



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

**Análisis de la comunidad de plántulas,
en relación con la de hongos
micorrizógenos arbusculares, en
fragmentos de vegetación remanente
de una selva húmeda**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTORA EN CIENCIAS

P R E S E N T A

IRENE SÁNCHEZ GALLEN

TUTOR PRINCIPAL

DR. FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ SÁNCHEZ

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR

DRA. MAYRA ELENA GAVITO PARDO

DR. JOSÉ ALEJANDRO ZAVALA HURTADO

MÉXICO, D.F.

NOVIEMBRE, 2011



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

**Análisis de la comunidad de plántulas,
en relación con la de hongos
micorrizógenos arbusculares, en
fragmentos de vegetación remanente
de una selva húmeda**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTORA EN CIENCIAS

P R E S E N T A

IRENE SÁNCHEZ GALLEN

TUTOR PRINCIPAL

DR. FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ SÁNCHEZ

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR

DRA. MAYRA ELENA GAVITO PARDO

DR. JOSÉ ALEJANDRO ZAVALA HURTADO

MÉXICO, D.F.

NOVIEMBRE, 2011



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/505/11

ASUNTO: Oficio de Jurado

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **27 de junio de 2011**, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** del (la) alumno (a) **SÁNCHEZ GALLEN IRENE** con número de cuenta **82539339** con la tesis titulada: **"Análisis de la comunidad de plántulas, en relación con la de hongos micorrizógenos arbusculares, en fragmentos de vegetación remanente de una selva húmeda"**, realizada bajo la dirección del (la) **DR. FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ SÁNCHEZ**:

Presidente:	DRA. SARA LUCÍA CAMARGO RICALDE
Vocal:	DRA. JULIETA BENÍTEZ MALVIDO
Secretario:	DRA. MAYRA ELENA GAVITO PARDO
Suplente:	DRA. EK DEL VAL DE GORTARI
Suplente	DR. JOSÉ ALEJANDRO ZAVALA HURTADO

De acuerdo con lo anterior, el(a) alumno(a) se acogió a la nueva normatividad, con base en el artículo QUINTO TRANSITORIO en apego a lo establecido en el Artículo 31 del Reglamento General de Estudios de Posgrado (9 octubre de 2006).

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a 08 de septiembre de 2011.

M. del Coro Arizmendi
Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa



Agradecimientos

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

A la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA) que, a través de su programa de apoyos para la superación del personal académico (PASPA), me otorgó un complemento de beca.

Al proyecto c01-668-2002 de CONACyT-SEMARNAT titulado **Restauración ecológica en la zona intertropical: el uso de los hongos micorrizógenos arbusculares** y al proyecto de PAPIIT IN-235402 (DGAPA) titulado **Modelos de restauración ecológica de la vegetación en ecosistemas intertropicales deteriorados**, por el apoyo financiero para realizar este trabajo.

Al Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez por su asesoría como tutor principal.

A los miembros de mi comité tutor Dra. Mayra Elena Gavito Pardo y Dr. José Alejandro Zavala Hurtado por sus atinados comentarios que proveyeron elementos más sólidos para esta investigación.

A los miembros del jurado revisor de esta tesis Dra. Sara Lucía Camargo Ricalde, Dra. Mayra Elena Gavito Pardo, Dra. Julieta Benítez Malvido, Dra. Ek del Val de Gortari y Dr. José Alejandro Zavala Hurtado por sus acertados comentarios que enriquecieron el presente trabajo.

Agradecimientos personales

A Javier Álvarez, quien me abrió la puerta a Los Tuxtlas, gracias por tu amistad y apoyo incondicionales.

A Mayra Gavito por su comprensión, apoyo constante y por compartir muchas ideas alrededor de este proyecto.

A Alejandro Zavala, siempre con la pregunta más reflexiva y difícil de contestar, por su paciencia y apoyo constante.

A Sara Lucía Camargo, Julieta Benítez y Ek del Val, por la revisión de este trabajo, por su solidaridad y ayuda.

Oswaldo Núñez fue mi brazo derecho en la búsqueda de los sitios, los muestreos, la organización de las salidas, etc., etc., **gracias** por acompañarme en esta pequeña aventura, ¡ahora sigues tú! Gracias por tu ayuda, apoyo superincondicional y amistad, esto aún no acaba.

Braulio Gómez Chagala hizo posible mucho de este trabajo, su amplia experiencia en el terreno de Los Tuxtlas, su ayuda en los muestreos, en la identificación de las plantas y sus guías fueron invaluable. Gracias por compartir tu experiencia y sapiencia de tu selva.

Gracias a Guillermo Ibarra Manríquez por compartir su conocimiento de las plántulas de la selva de Los Tuxtlas y apoyarme en su identificación.

Laura Hernández fue y es pieza clave en el desarrollo de este trabajo, muchas gracias amiga, sobre todo realizando la identificación de los hongos micorrizógenos arbusculares y compartiendo el conocimiento que tiene de ellos.

Un especial agradecimiento a Anita Antoninka, que me permitió conocer más sobre los SEM y despertar mi curiosidad por ellos. En este sentido también quiero agradecer a Raúl Posada por su paciencia y ayuda en desarrollar los SEM en esta tesis.

Ernesto Delgadillo y Diego Olivera nos apoyaron en gran parte del trabajo de campo, gracias a ambos por soportar los kilos de tierra y las caminatas. También agradezco a Mari Sinaca e Issac Gómez por su colaboración en los muestreos de vegetación.

A Julio Romero, Dulce María Moreno, Audra Patterson, Nelly Zamarripa, Wendy Luna, Eunice Juárez e Isela Jasso por todo el apoyo de campo y de laboratorio.

Un agradecimiento especial para los dueños de los diferentes fragmentos que muestreamos, Sr. Homero Cuver Ortíz (17 ha), Sr. Carlos Huber (211 ha), Dr. Daniel Moreno (23 ha), Sr. José Palacios (5 ha), Sr. Domingo Toto Bustamante (7 ha), gracias por permitirnos entrar y conocer más de estos sitios.

Agradezco a todo el personal de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Instituto de Biología, UNAM, por la ayuda prestada. Todos nuestros requerimientos para que nuestra estancia y desarrollo de proyectos llegaran a buen término fueron solventados gracias a Rosamond Coates, jefa de la Estación, y al Sr. Jorge Perea, administrador. En especial, Gil y Goyo siempre ofrecieron su ayuda solidaria que facilitó en mucho la realización de nuestras tareas en la Estación ¡gracias! Antonio Quinto siempre estuvo al tanto de nuestras reservaciones y solicitudes. Gracias a Miguel, José Luis, Ramón, Don Ángel, Jorge por apoyarnos. A las cocineras, Mila, Artemia y Doña Chica les agradezco ampliamente sus consentimientos. También a Gonzalo Pérez-Higareda† que siendo jefe de la Estación, siempre estuvo atento a apoyarnos en cuanto necesitáramos. A Martín Ricker por proporcionarnos el mapa del INEGI y los mapas de la Estación.

Dulce María Moreno elaboró todos los mapas de ubicación, sin su dedicación y ayuda jamás los hubiera podido sacar. Asimismo, agradezco a Marco Antonio Romero y Gabriela Santibáñez por toda su asesoría en el manejo del software y ayuda en los problemas con las computadoras.

Gracias a Juliana Padilla por su apoyo en los análisis de suelos y su interpretación.

Agradezco a Guadalupe Barajas por haber compartido su amplio conocimiento de los suelos y nutrientes y por su amistad.

A Gloria León y al Dr. Víctor Olalde por la oportunidad de aprender algo más sobre los estudios moleculares de los HMA. A Isela por no dejarme sola en esa aventura.

A Alfonso Alonso y a Felipe Lopes por sus ideas y sugerencias en el capítulo II.

A Wendy Luna y a Nelly Zamarripa por compartir conmigo su energía, parte de su vida y sus inquietudes.

Oswaldo, Braulio, Ernesto y Diego llenaron esas caminatas por la selva de momentos agradables y felices, olvidando por algunos instantes a las nauyacac.

Bueno, Yuriana, no sé si es o no LA tesis, pero ... gracias por la insistencia y el apoyo, sí sirvió.

Esthela, Mónica y Valeria, gracias por acompañarme en esta fase del grupo de Ecología del suelo. Néstor y Andrea gracias por la solidaridad y el apoyo, son muy especiales, valen su peso en oro.

Mariana, Rosalía, Oswaldo, Marielena, Lety, Pilar, Rocío, Adriana O, Nelly, Graciela, Milagros, Gema, Lety, Alfonso, Patricia son aquéllas personas cuya esencia, enseñanzas y porras, sin importar dónde estén, proporcionan el empuje para seguir en esto a pesar de todo, son muy importantes para mi.

Especialmente agradezco a Silvia Castillo, por muchas razones, pero en particular por no quitar el dedo del renglón y por mi pastel de chocolate.

¡Gracias a todos!

Dedicatoria

A mi nena Nat

A mi querido Juan Carlos

A esa hermosa selva húmeda que son Los
Tuxtlas, Veracruz, porque pueda seguir en pie a
pesar de todo lo que ha enfrentado y enfrentará

A Elisa, Adriana, David, Karla, Alejandra, David,
Adam, Axel, Sara, una familia pequeña pero que
aquí está

“En general, los argumentos más convincentes a favor de la conservación de la biodiversidad hasta ahora se basan en la ética, la estética, la economía y los servicios del ecosistema. La curiosidad humana con respecto al mundo debiera ser, por sí sola, otro argumento convincente. Pero, como apunta May, los astrónomos han tenido más suerte al recurrir a este argumento para estudiar la diversidad de las estrellas, que los biólogos para estudiar la diversidad, mucho mayor, de los organismos. Mientras que dentro de cien años las estrellas todavía estarán ahí, éste no será el caso de muchas especies de organismos. Y algo que está desapareciendo aún más rápidamente que las especies, son las interacciones extremadamente especializadas y los contextos de la comunidad en que se han formado”

John N. Thompson. El proceso coevolutivo (1994).

Índice

Resumen	1
Abstract	3
INTRODUCCIÓN GENERAL	5
I.1. Generalidades de la fragmentación	5
I.2. Fragmentación en los trópicos húmedos	6
I.3. Fragmentación y hongos micorrizógenos arbusculares	7
I.4. La interrelación entre las comunidades de plántulas y de hongos micorrizógenos arbusculares. Su repercusión en la conservación de los trópicos húmedos	10
I.5. Objetivo general	12
I.6. Hipótesis	12
I.7. Zona de estudio	13
I.8. Literatura citada	13
CAPÍTULO I. Estructura vegetal y factores abióticos en fragmentos remanentes de una selva húmeda en México	18
Resumen	20
Palabras claves	20
Abstract	21
Key words	21
Introducción	22
Materiales y método	24
Sitio de estudio	24
Descripción general de los fragmentos	24
Estructura y composición arbórea	26
Resultados	30
Características generales de los fragmentos	30
Estructura y composición arbórea	31
Variables abióticas	37
Discusión	39
Agradecimientos	45

Literatura citada	46
Apéndice 1	55
Apéndice 2	59
CAPÍTULO II. Structure of the advanced regeneration community in tropical rain forest fragments of Los Tuxtlas, Mexico	60
Abstract	62
1. Introduction	62
2. Methods	63
2.1. Study area and study sites	63
2.2. Sampling methods	64
2.3. Data analysis	64
3. Results	64
3.1. Seedling species richness and diversity	64
3.2. Changes in floristic composition	65
4. Discussion	65
Acknowledgements	69
References	69
CAPÍTULO III. Estructura de la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares en fragmentos de selva húmeda	70
III.1. Introducción	72
III.2. Objetivo general	74
III.2.1. Objetivos particulares	74
III.3. Zona de estudio	74
III.4. Materiales y método	75
III.4.1. Caracterización de la estructura de la comunidad de HMA	75
Muestreo de suelo	75
Separación de esporas	76
III.4.2. Análisis de suelo	76
III.4.3. Análisis de datos	77
Estructura de la comunidad de HMA	77
Relación con factores abióticos	78

III.5. Resultados	78
III.6. Discusión	87
III.7. Agradecimientos	94
III.8. Referencias bibliográficas	94
Anexo 1	100
CAPÍTULO IV. ¿Es la comunidad de regeneración de avanzada determinante de la estructura de la comunidad de los hongos micorrizógenos arbusculares?	101
IV. 1. Introducción	103
IV.2. Zona de estudio	105
IV.3. Materiales y métodos	105
IV.3.1. Muestreo de vegetación y HMA	105
IV.3.2. Análisis de datos	107
IV.4. Resultados	110
IV.4.1. Relación riqueza-tamaño del fragmento	110
IV.4.2. Correlación entre variables fúngicas y vegetales	111
IV.4.3. Modelos de ecuaciones estructurales	114
IV.5. Discusión	117
IV.6. Agradecimientos	122
IV.7. Referencias bibliográficas	122
DISCUSIÓN GENERAL	127
Literatura citada	132

Resumen

La fragmentación antropogénica es un proceso que afecta negativamente a los ecosistemas. Estudios, en diferentes ambientes (*e.g.* bosques tropicales y templados) han resaltado su papel en la alteración de los factores bióticos y abióticos. La magnitud de estas alteraciones está relacionada, entre otros aspectos, con el tamaño del fragmento y el grado de aislamiento (*i.e.* la distancia media entre fragmentos). Sin embargo, las consecuencias de la fragmentación en las selvas sobre las comunidades de plántulas y de organismos del suelo son muy poco conocidas. Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) son un grupo de organismos edáficos muy importantes para el desarrollo vegetal ya que establecen una relación con una gran cantidad de especies vegetales denominada micorriza arbuscular (MA), y que se describe como mutualista en muchos casos. Los HMA pueden determinar la estructura y composición de la comunidad vegetal e intervenir en la funcionalidad del ecosistema y en el mantenimiento de la fertilidad del suelo. Por todo lo anterior, la regeneración de una selva muy fragmentada dependerá, hasta cierto grado, de la interacción hongo-plántula. En particular, la regeneración de la selva húmeda en la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas, Veracruz, está supeditada a las condiciones en las que se encuentren los fragmentos más abundantes, que son aquéllos con un área menor a 10 ha, los cuales de acuerdo a lo sustentado para otros sistemas semejantes, por su tamaño, son los más propensos a variaciones ambientales, pérdida de especies y alteraciones en el funcionamiento ecosistémico.

El objetivo principal de este trabajo fue analizar la estructura de las comunidades de HMA y de plántulas y su interrelación, en el contexto de un paisaje fragmentado de selva húmeda de la región de Los Tuxtlas, Veracruz.

Seleccioné siete fragmentos de tamaños contrastantes (3, 5, 7, 17, 23, 211 y 640 ha) en la zona norte de la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas, Ver. El fragmento de 640 ha corresponde a la Estación de Biología Tropical, UNAM y lo utilicé como referencia. En cada uno muestreé los individuos vegetales con alturas entre 0.5 m y 1.5 m (plántulas) y mayores a 1.5 m (dosel), los HMA y tomé en cuenta diversas variables abióticas (apertura del dosel, índice de área foliar (ÍÁF), pH, contenido de materia orgánica (MO), carbono orgánico y nitrógeno total (N_{total}), concentración de fósforo lábil ($P_{l\acute{a}bil}$), capacidad de intercambio catiónico (CIC) y textura del suelo).

Del total de especies leñosas del dosel, las tolerantes a la sombra representaron más del 50% en todos los fragmentos y los fragmentos de mayor tamaño compartieron más especies entre sí que con el resto. Además la riqueza y diversidad de estas especies se relacionó significativa y negativamente con el tamaño del fragmento, mientras que éste no tuvo un efecto sobre las variables edáficas, de éstas el $P_{l\acute{a}bil}$ y la CIC discriminaron mejor los grupos de fragmentos formados *a priori* por semejanzas en composición o tamaño. Por su parte, al igual que las especies del dosel, la riqueza y diversidad de plántulas se relacionó de manera significativa y negativa con el tamaño del fragmento, pero en este caso los fragmentos 5 y 640 fueron los más semejantes. En el caso de los HMA, los géneros registrados con más especies fueron *Glomus* y *Acaulospora*. Las curvas de acumulación de especies indicaron un número mucho mayor de especies esperadas en los fragmentos 3, 5 y 640. Y al igual que en plantas del dosel y plántulas, la relación riqueza observada y diversidad fue significativa y negativa en función del tamaño del fragmento. La similitud entre fragmentos fue alta, pero aún así los fragmentos 211 y 640 son los menos semejantes al resto. La distribución de las especies menos frecuentes estuvo explicada por

el pH, N_{total} , MO y el $\dot{I}\dot{A}F$, mientras que aquélla de las especies más frecuentes se vio afectada más por la textura del suelo, apertura del dosel, $\dot{I}\dot{A}F$ y el $P_{l\acute{a}bil}$.

Las correlaciones entre la riqueza y diversidad de HMA y de plántulas, por cuadro de muestreo, no fueron significativas, tampoco entre las riquezas promedio. Los modelos de ecuaciones estructurales para cada fragmento señalaron la riqueza de plántulas y al porcentaje de arcilla como los principales predictores de la riqueza de HMA en la mayoría de los fragmentos.

El sistema de fragmentos de la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas muestra que, a pesar de la reducción en tamaño, la estructura de la comunidad epigea e hipogea no se ha visto negativa ni fuertemente afectada. Esto puede ser explicado por la interrelación de diversos factores tales como las variaciones intra- e interfragmentos de las variables abióticas, que derivan en una alta heterogeneidad ambiental, en conjunción con la alta disponibilidad de nutrientes en todos los fragmentos y una alta conectividad entre fragmentos, todo ello produce un efecto sinérgico tal que repercute en una mayor riqueza y diversidad. Asimismo, los datos evidencian un alto valor de conservación de todo el sistema ya que desde un enfoque global, hay una alta riqueza de especies nativas, tanto vegetales como fúngicas, pero la composición varía dependiendo del fragmento, por lo que la conservación exclusivamente de los fragmentos grandes, no comprendería más que un subconjunto de las especies registradas, este hecho es fundamental para entender y promover la regeneración natural y restauración de esta selva húmeda.

La presente tesis está organizada en seis capítulos. El primer capítulo comprende una introducción general donde se hace un planteamiento global de la fragmentación como un proceso ecológico, las implicaciones y repercusiones que tiene en la recuperación de la selva húmeda; asimismo incluye información general sobre sus efectos a nivel de las comunidades epigea e hipogea. Los siguientes tres capítulos recopilan la información abiótica y biótica por fragmento estudiado en la Reserva de la Biosfera de de Los Tuxtlas. El quinto capítulo hace una síntesis general de las relaciones observadas entre la riqueza de la comunidad de plántulas y HMA, representando una primera aproximación al entendimiento de dicha relación. El capítulo final consiste en una discusión general, enfocada principalmente al valor que tienen los fragmentos para la conservación de las comunidades de plantas y HMA y cómo es que la relación entre especies vegetales y HMA puede contribuir a incrementar dicho valor.

Abstract

Anthropogenic fragmentation is a process that has negative effects on natural ecosystems. Studies, in different environments (e.g. tropical and temperate forests) have highlighted fragmentation role in modifying biotic and abiotic factors. The magnitude of these alterations is related, among other variables, with fragment size and isolation degree (*i.e.* mean distance between fragments). However, studies about fragmentation effects on seedling and belowground communities in tropical rain forests (TRF) are very scarce. Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) are very important soil organisms for plant development because they together with plants form the arbuscular mycorrhiza, which is an ecological association described as mutualistic in many cases. AMF can determine plant community structure and composition, and contribute to ecosystem function and fertility maintenance. Due to the above, fragmented TRF regeneration will depend on AMF-seedling interaction. TRF regeneration is mainly reliant on fragments less than 10 ha size at the Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas, Veracruz; these fragments, in comparison to the largest ones, is expected to undergo severe environmental variations, and consequently great species losses and ecosystem function alterations.

The main goal of this study was to analyze AMF and seedling community structure and their interrelationship in a fragmented landscape of a TRF at Los Tuxtlas region, Ver.

I chose seven fragments of different size (3, 5, 7, 17, 23, 211 and 640 ha) located at the northern part of the Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas, Ver. 640 Fragment corresponded to the Estación de Biología Tropical, UNAM, and I considered it as the reference fragment. In each fragment, I sampled plant individuals between 0.5 m and 1.5 m height (seedlings), and individuals > 1.5 m height (canopy), also AMF and I took into account several abiotic variables (canopy openness, leaf area index (LAI), pH, organic matter (OM), organic carbon and total nitrogen content (N_{total}), available phosphorus ($P_{available}$), cationic exchange capacity (CEC) and soil texture).

Shade tolerant woody canopy species represented more than 50% of total plant species in all fragments; also larger fragments shared more species between them than with the rest. Besides, species richness and diversity were significant and negatively related to fragment size, while I found no relationship among soil variables and fragment size. $P_{available}$ and CEC best discriminated among fragment groups, *a priori* established by size or plant similarity. On the other hand, seedling community behaved as canopy species did; but in terms of similarity, 5 and 640 fragments shared more species than with the rest. For AMF, the most recorded genera were *Glomus* and *Acaulospora*. Species accumulation curves showed a larger expected number of species in 3, 5 and 640 fragments. And as well as seedling and canopy communities, observed species richness and diversity against fragment size relationship was significant and negative. Similarity among fragments was high, and 211 and 640 were the least similar to the rest. Less frequent species distribution was explained by pH, N_{total} , OM and LAI; while more frequent species distribution mainly depended on soil texture, canopy openness, LAI and $P_{available}$.

Seedling and AMF species richness and diversity correlations, by sample unit, were not significant, neither mean species richness per fragment. Structural equation models, one for each fragment, showed seedling species richness and clay percentage as the main AMF species richness predictors for most of the fragments.

Our fragment system at the Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas showed that, despite size reduction, above- and belowground community structure has not been negatively affected. This can be explained by multifactor interactions that encompass intra and interfragment abiotic

variable variation, which brings as a consequence high environmental heterogeneity that together with high nutrient availability and a high connectivity among fragments produces a synergic effect that has a positive impact on species richness and diversity. Likewise, all data point at a high conservation value of the whole system because at a global point of view, there is a high plant as well as fungi native species richness, but species composition fluctuates depending on the fragment, due to this larger fragments conservation will not endure all species permanence because they comprise of a subset of all system species recorded, this fact is fundamental to understand and promote TRF natural regeneration and restoration.

This dissertation was organized in six chapters. The first chapter comprehends a general introduction where I present fragmentation global arguments as an ecological process, and its implications and repercussions on TRF recovery; also, I include general information on above- and belowground community fragmentation effects. The next three chapters gather all abiotic and biotic data related to canopy (second chapter), seedling (third chapter) and AMF (forth chapter) communities. Fifth chapter was conceived as a general synthesis of seedling and AMF species richness relationships; this is the first approach of this type for TRF structure understanding. Final chapter consists of a general discussion, mainly focused on the biological value of our fragments for TRF seedling and AMF community conservation and how is that plant and AMF relationships can contribute to increase such value.

INTRODUCCIÓN GENERAL

I.1. Generalidades de la fragmentación

La fragmentación es un proceso resultado de la deforestación de los sistemas naturales que, a causa de diversas actividades humanas, son eliminados y sustituidos por otros usos del suelo tales como ganadería, cultivos mono y poliespecíficos, etc. Una consecuencia final de esta deforestación es un paisaje de fragmentos o parches de vegetación forestal original, de diferentes tamaños y formas, inmersos en una matriz poco favorable para el mantenimiento de las especies nativas de los hábitats destruidos (Gómez-Pompa y Burley 1991, Laurance 2004).

Este paisaje fragmentado, a lo largo del tiempo, presenta una degradación biológica que se mide a través de la disminución de la riqueza de especies y de la diversidad nativa, así como del incremento de especies exóticas, la pérdida de las interacciones ecológicas y la alteración de los ciclos biogeoquímicos y de los procesos ecosistémicos (Lindenmayer y Fischer 2006).

Todo ello ocurre debido a que, al eliminar parte de la cobertura vegetal original y sustituirla por pastos o cultivos, las condiciones ambientales se ven modificadas a una escala regional, que engloba toda la matriz y los fragmentos, y a una escala más pequeña, que abarca la zona de contacto o borde entre fragmentos y matriz. En particular, en esta última escala los cambios microambientales ocurren a lo largo de un gradiente, desde el interior hacia el exterior del fragmento, donde se han registrado modificaciones importantes en diversos factores abióticos, como la radiación solar, temperatura, humedad relativa, concentración de materia orgánica, potencial hídrico, compactación y estructura del suelo, etc. (Kapos 1989, Collinge 1996, McIntyre y Hobbs 1999).

De esta forma, el cambio en las condiciones ambientales favorece el establecimiento diferencial de especies vegetales, dependiendo de sus respuestas ecofisiológicas. Mientras que en el interior del fragmento se encuentran en gran medida las especies tolerantes a la sombra que eran los componentes principales de la vegetación original, hacia el exterior se observa la dominancia de especies más demandantes de luz, ya sean componentes de la vegetación original o exóticas, lo cual repercute, a nivel de todo el sistema, en cambios en la estructura, riqueza,

diversidad y composición de la vegetación y en las interacciones que se establecen entre las especies, la productividad primaria y la estabilidad del sistema (Worm y Duffy 2003).

Asimismo, los ambientes en donde se presenta una gran variedad de arreglos espaciales entre fragmentos de diferentes tamaños, pueden ser también fundamentales para amortiguar los mencionados cambios abióticos y bióticos, por ejemplo, los fragmentos pequeños muy cercanos entre sí pueden presentar más resistencia y resiliencia debido a que están cercanos entre sí, que los fragmentos de mayor tamaño pero muy alejados entre sí (Laborde *et al.* 2008).

De hecho, la situación aún se puede complicar más si consideramos otros elementos del paisaje tales como los árboles que quedan en pie en los potreros (o cualquier otro tipo de matriz con condiciones adversas para la vegetación nativa) y la vegetación de las zonas riparias, ya que pueden ser elementos del paisaje fundamentales para promover una mayor conectividad entre fragmentos, dado que diferentes especies animales los utilizan de perchas en lo que cruzan la matriz rumbo a otro fragmento, para descansar o alimentarse. En este momento, al defecar dejan propágulos de especies vegetales que provienen de los fragmentos aledaños y que, bajo la copa de los mencionados árboles, pueden crecer porque ahí encuentran las condiciones ambientales para hacerlo (Laborde *et al.* 2008).

I.2. Fragmentación en los trópicos húmedos

Las selvas húmedas a nivel mundial contienen el 50% de todas las especies conocidas; es decir, su valor ecológico, económico y social es incalculable y, a pesar de ello, presentan altas tasas promedio de desaparición de especies, ya que aunque en algunas regiones han descendido, en otras se mantienen o han aumentado. Actualmente, sólo ocupan aproximadamente el 50% del área que abarcaban hacia 1830, antes de la era industrial, con un deterioro impactante (Myers 1984, Whitmore 1998) y, en gran medida, todas están divididas en fragmentos, a menudo muy pequeños (Gascon *et al.* 2000, Peres 2001).

El paso de un ambiente continuo a uno fragmentado implica una reducción del área original lo que conlleva una implícita pérdida de número y tipos diferentes de hábitat que contenía (Fahrig 2003), por lo que varias de las especies especialistas de estos ambientes

tropicales húmedos, dependientes de características ambientales muy particulares, ya no pueden seguir existiendo en los fragmentos remanentes. Aunado a ello, el área del fragmento es muy importante ya que mientras el área es menor, hay una mayor tendencia a tener menor heterogeneidad espacial dentro del fragmento y menor cantidad de recursos, de tal forma que tendrán menos especies y las perderán más rápidamente a lo largo del tiempo, que los fragmentos grandes (Ferraz *et al.* 2003). Además, el aislamiento entre parches puede traer como consecuencia que el arribo de otros individuos de las especies ahí establecidas sea muy pobre, lo que repercutirá, a largo plazo, en una mayor reducción de la densidad poblacional por factores estocásticos con un mayor riesgo de extinción (Kattan 2002, Fahrig 2003).

I.3. Fragmentación y hongos micorrizógenos arbusculares

Sin embargo, la mayoría de estos resultados proceden de estudios sobre animales vertebrados y plantas. Aún falta explorar las respuestas de otros conjuntos de organismos, entre los que se encuentran los hongos del suelo y, en especial, los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA), cuya importancia ecológica ha sido ampliamente reconocida (Smith y Read 2008) debido a las implicaciones que tiene su relación simbiótica con especies vegetales, denominada micorriza arbuscular (del griego *mikos* - hongo, *rhiza* - raíz); en la que los simbioses intercambian algunos de sus recursos y, por lo tanto, influyen respectivamente el uno en el otro, y viceversa. En principio, es de esperarse que su comportamiento ante la fragmentación, dada su estrecha relación con las plantas, se rijan por las tendencias generales anteriormente mencionadas para éstas.

La micorriza arbuscular se ha descrito como una relación ecológica casi siempre mutualista, lo que implica que al estar juntas las dos poblaciones de los respectivos interactuantes, los beneficios individuales se traducen a nivel poblacional, en un balance neto positivo (beneficios > costos) (Stiling 1999). Dentro de los beneficios que recibe la planta por parte del hongo se encuentra el incremento de la superficie de absorción por el crecimiento del micelio en el suelo, lo que trae como consecuencia una mayor posibilidad de encontrar y obtener nutrientes y agua, además de proporcionar protección contra depredadores (patógenos, herbívoros), producción de hormonas y resistencia al estrés hídrico (Smith y Read 2008).

A su vez, los HMA obtienen de las plantas los carbohidratos que no pueden sintetizar y un lugar protegido donde permanecer. Además son simbioses obligados; es decir, dependen enteramente de la asociación con una planta para su supervivencia, mantenimiento y desarrollo, porque es su única fuente de carbono ya que no tienen capacidades quimioheterotróficas para desdoblar y asimilar compuestos de carbono del suelo como los hongos saprófitos. Las plantas que se asocian con ellos, en cambio, pueden ser micótrofas facultativas u obligadas (Allen 1991). Esta asociación está relacionada con las características de historia de vida de los simbioses vegetales, *e.g.* demandantes de luz o tolerantes a la sombra en el caso de las selvas húmedas (Martínez-Ramos 1994, Siqueira *et al.* 1998); y con las condiciones edáficas y ambientales predominantes, ya que si existe una gran cantidad de nutrientes y agua, la relación mutualista puede ser superflua o incluso tornarse en parasitismo debido a que el hongo representa un mayor gasto para la planta, en comparación con los beneficios que obtiene de él y, por lo tanto, la planta tiende a inhibir el crecimiento del hongo. No obstante, si las condiciones son estresantes la relación mutualista se puede tornar muy estrecha (Johnson *et al.* 1997, Hart y Klironomos 2002).

El efecto de la fragmentación sobre los HMA ha sido poco abordado y, hasta la fecha, lo que se ha encontrado es que la riqueza se mantiene al comparar entre continente e islas (parches grandes y pequeños, respectivamente), sin importar su tamaño y distancia; aunque, sí se detectaron variaciones en su composición relacionadas con el área (Mangan *et al.* 2004) o al estudiarlos a lo largo de un gradiente de borde selva-potrero se demostró que la composición, la diversidad y riqueza varían a lo largo de dicho gradiente (Núñez-Castillo *et al.* en prep.). Aunado a esto y, de acuerdo a algunos estudios que abordan la fragmentación y su influencia sobre las interacciones, se ha señalado que las interacciones mutualistas pueden verse negativamente afectadas (Kolb 2008), debido a que su tamaño poblacional se reduce en fragmentos de menor área, y hay un mayor aislamiento espacial entre fragmentos y pérdida de hábitat, esto puede afectar gravemente la estructura de las comunidades.

Actualmente, los HMA están representados por alrededor de 17 géneros y 233 especies descritas (Schüßler y Walker 2010), y muchos estudios habían señalado su baja especificidad para asociarse con diferentes plantas (Allen *et al.* 1995). Sin embargo, en fechas recientes varios trabajos han aportado información muy relevante con respecto a sus características ecológicas, en

particular, se ha resaltado una fuerte complementariedad fisiológica planta-hongo, tal que la permanencia de la relación mutualista dependerá de los factores anteriormente señalados y de la identidad de las especies tanto fúngicas como vegetales interactuantes (Kiers *et al.* 2000, Hart y Klironomos 2002, van der Heijden y Sanders 2002). Se ha planteado que esto está dado por una efectividad diferencial por parte de las especies de hongos y de plantas para complementar las necesidades del uno y del otro. Es decir, hay especies de plantas que se ven favorecidas al asociarse con ciertas especies de hongos y desfavorecidas al asociarse con otras e igualmente hay especies de HMA cuyo desarrollo es mejor al asociarse con unas plantas que con otras (Bever 2002), a pesar de que en todos los casos sí se puede establecer la relación micorrízica, ésta no necesariamente será mutualista, aunque es muy importante considerar sus repercusiones a diferentes escalas, ya que a nivel poblacional puede no representar beneficios compartidos pero a nivel comunidad sí puede ocurrir un incremento en la diversidad.

A la escala individuo-individuo, el tipo de inóculo puede ser un factor determinante para observar respuestas favorables de las especies vegetales. Si es un inóculo exótico que contiene especies fúngicas menos afines a las especies vegetales nativas, éste sería menos efectivo y con menor potencial (Johnson *et al.* 2010). De acuerdo a este planteamiento, si un inóculo procede de fragmentos pequeños, donde se han suscitado cambios microambientales particulares tales que las especies demandantes de luz han sido las más favorecidas, entonces se esperaría que los HMA que han establecido la relación más exitosa fueran los más afines a éstas. Si se utilizara este consorcio de hongos para inocular especies más tolerantes a la sombra, sería muy probable que esos hongos sí las colonizaran pero no fueran los simbioses más efectivos, a diferencia de los HMA provenientes de los fragmentos grandes, donde las condiciones ambientales claramente han favorecido la permanencia y desarrollo de especies tolerantes a la sombra, que son las plantas dominantes en la vegetación original de la selva húmeda.

A una escala mucho mayor, a nivel de comunidad, es posible explicar la diversidad vegetal existente en un ambiente en función de la diversidad de HMA que hay en ese momento ya que a mayor diversidad de HMA, las especies afines (planta-hongo), funcionalmente hablando como se explicó anteriormente, pueden encontrarse y, así promover una mayor diversidad vegetal (van der Heijden *et al.* 1998a, 1998b, Allen *et al.* 2003, Hart *et al.* 2003), esto ocurre siempre y

cuando las especies que son débiles competidoras son las que tienen una mayor respuesta ante la micorrización, de tal forma que superen competitivamente a las especies dominantes (Urcelay y Díaz 2003). De hecho, yendo aún más lejos, los HMA pueden ser un factor fundamental para explicar la coexistencia de las plantas y la distribución diferencial de los recursos entre ellas ya que efectivamente, dependiendo de las especies de HMA presentes, se modifica la composición vegetal y la distribución de los recursos entre aquellas plantas que coexisten (van der Heijden *et al.* 2003) y lo mismo pasa con las especies de plantas y la composición de las comunidades de HMA (Landis *et al.* 2004). Por lo tanto, hay mecanismos de retroalimentación positiva y negativa entre las comunidades de plantas y de HMA que continuamente están modificando las relaciones entre las plantas y los HMA y viceversa (Bever 2002).

I.4. La interrelación entre las comunidades de plántulas y de hongos micorrizógenos arbusculares. Su repercusión en la conservación de los trópicos húmedos

Ante el deterioro ambiental que ha padecido el trópico húmedo mexicano, en el ámbito de la conservación biológica hay una necesidad inmediata y práctica de entender los efectos de la fragmentación originada sobre las poblaciones y comunidades naturales.

Dentro de este contexto, una pregunta imprescindible es qué tanto la fragmentación ha modificado a las comunidades epígea e hipógea y su interrelación, de tal forma que la regeneración natural o la restauración de la selva húmeda se vean afectadas. El generar información al respecto nos permitirá apoyar o refutar una de las hipótesis más novedosas que sostiene que la interacción entre los organismos por arriba y por debajo del suelo es clave en el desarrollo y mantenimiento de las comunidades vegetales (Bardgett y Wardle 2010, Verhoef y Morin 2010).

En la selva húmeda de Los Tuxtlas se han explorado, con anterioridad, en invernadero, las relaciones mutualistas entre HMA y plántulas de especies de árboles con historias de vida contrastantes de la selva y bajo condiciones ambientales diferentes; por ejemplo, en el caso de *Nectandra ambigens* (Lauraceae), la presencia de los HMA no determinó diferencias en biomasa, área foliar o tasa de crecimiento pero sí de recambio foliar (Sánchez-Gallen 1999); mientras que

para dos especies arbóreas pioneras, el incremento de biomasa fue mayor para la pionera tardía (*Stemmadenia donnellsmithii*, Apocynaceae) con inoculación, siempre y cuando estuviera en competencia con la pionera temprana (*Heliocarpus appendiculatus*, Tiliaceae), de lo contrario la mayor tasa de crecimiento se observó en el tratamiento libre de micorrizas (Guadarrama *et al.* 2004). Asimismo, datos de especies trasplantadas a campo señalan que la presencia de HMA no siempre generó diferencias significativas positivas en las variables de crecimiento vegetal consideradas pero, en especial, Álvarez-Sánchez *et al.* (2007, 2009) reportaron que, en repetidas ocasiones, la respuesta más alta la presentaron las especies pioneras.

Otros estudios probaron que la procedencia del inóculo de HMA, de fragmento pequeño o fragmento grande, ya sea en campo (Patterson 2008) o en invernadero (Zamarripa *et al.*, en prep.), puede ser un factor relevante para el desempeño de las plántulas demandantes de luz y tolerantes a la sombra, ya que reportaron que los hongos sí colonizan a todas las especies vegetales pero afectan, de manera diferencial, las variables de crecimiento o supervivencia; así, los HMA provenientes de fragmentos grandes favorecen, generalmente en invernadero, la supervivencia de las especies tolerantes a la sombra y aquéllos procedentes de fragmentos pequeños, mantienen más alta la supervivencia de especies demandantes de luz.

En este sentido, indagar sobre el estado de la comunidad de plántulas o de la regeneración de avanzada más que de la comunidad vegetal ya establecida es de particular importancia. Por lo mismo, en este trabajo el centro de atención es la fase de plántula de las especies arbóreas ya que esta fase es la que está más relacionada con el potencial de regeneración de la selva húmeda (Martínez-Ramos 1994) y puede ser el componente más sensible a cambios en la comunidad de HMA debidos a la fragmentación. En este estudio, la fase de plántula abarca todos aquellos individuos de especies leñosas con alturas entre 0.5 y 1.5 m de altura.

I.5. Objetivo general

El objetivo general de este trabajo consistió en analizar la estructura de las comunidades de hongos micorrizógenos arbusculares y plántulas, y las relaciones ecológicas entre ambas, en fragmentos de vegetación remanente de selva húmeda de la región de Los Tuxtlas, Veracruz.

A raíz de este objetivo surgen varias preguntas que se abordarán en este proyecto:

1. ¿Cuáles son las características abióticas y bióticas de los diferentes fragmentos que pueden estar determinando la relación ecológica plántulas-HMA? (Capítulo I).
2. ¿Cuál es la riqueza, diversidad y composición de la comunidad de plántulas (individuos arbóreos con alturas entre 0.50 y 1.5 m) en fragmentos de selva de diferente tamaño? (Capítulo II).
3. ¿Cuál es la riqueza, diversidad y composición de la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares en fragmentos de selva de diferente tamaño? (Capítulo III).
4. ¿Existe una relación ecológica entre la estructura y la composición de las comunidades de plántulas con la de los hongos micorrizógenos arbusculares? ¿Qué factores la determinan? (Capítulo IV).

I.6. Hipótesis

Por todo lo anterior, las comunidades de hongos micorrizógenos arbusculares y de plántulas de los fragmentos de selva de menor tamaño, tenderán a ser menos diversas dada la íntima interrelación entre ellas y, en caso contrario, tanto las comunidades de plántulas como de HMA de los fragmentos de selva de mayor tamaño tendrán una mayor diversidad.

Asimismo, el tamaño del fragmento estará relacionado con la composición de especies de plántulas y de HMA, teniendo una mayor abundancia relativa de especies pioneras en los fragmentos de selva de menor tamaño y una mayor abundancia relativa de especies tolerantes a la sombra en los fragmentos de selva de mayor tamaño.

I.7. Zona de estudio.

Este trabajo se llevó a cabo dentro de la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas, Veracruz. Se ubica en la vertiente sureste del Golfo de México, y forma parte de la sierra de Los Tuxtlas, la mayor parte de la región está por debajo de los 200 m sobre el nivel del mar (Guevara *et al.* 2004). La temperatura promedio anual oscila alrededor de 24 °C, mientras que la precipitación total anual en esta zona fluctúa entre 3 000 y 4 000 mm (Soto y Gama 1997). La vegetación original donde se desarrolló el presente estudio corresponde a un bosque tropical perennifolio (Rzedowski 1978) o selva alta perennifolia (selva húmeda) (Miranda y Hernández-X. 1963) que se encuentra distribuida en parches de tamaños muy variados (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997), que van de 1 hasta 211 ha, sin considerar la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” (UNAM), Veracruz, que representa el parche de selva más grande con 640 ha y que es el sistema de referencia para este estudio.

La extensión original de selva alta perennifolia en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, fue de 97 015 ha en 1972 y que se vio reducida a 52 132 ha para 1993; en la actualidad, no se cuenta con datos precisos del área efectiva que abarca dicho tipo de vegetación pero es evidente que ha disminuido aún más y que se encuentra contenida en fragmentos de muy diversos tamaños, rodeados principalmente por una matriz de potreros (Guevara *et al.* 2004).

I.8. Literatura citada

Allen, M.F. 1991. The ecology of mycorrhizae. Cambridge University Press, Cambridge. 184 p.

Allen, E.B., M.F. Allen, D.J. Helm, J.M. Trappe, R. Molina y E. Rincón. 1995. Patterns and regulation of mycorrhizal plant and fungal diversity. *Plant and Soil* 170: 47-62.

Allen M.F., Swenson W., Querejeta J.I., Egerton-Warburton L.M. y K.K. Treseder. 2003. Ecology of mycorrhizae: a conceptual framework for complex interactions among plants and fungi. *Annual Review of Phytopathology* 41: 271-303.

Álvarez-Sánchez, F.J., P. Guadarrama, I. Sánchez-Gallen y D. Olivera. 2007. Restauración de ambientes deteriorados derivados de la selva húmeda: el uso de los hongos micorrizógenos arbusculares. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80 (suplemento): 59-68.

Álvarez-Sánchez, F.J., I. Sánchez-Gallen y P. Guadarrama. 2009. Analyses of ecophysiological traits of tropical rain forest seedlings under arbuscular mycorrhization: implications in ecological restoration. En: Varma, A. y A.C. Kharkwal (eds.). *Symbiotic fungi: principles and practice*. Springer-Verlag, Berlín, pp. 293-305.

Bardgett, R.D. y D.A. Wardle (eds.). 2010. *Aboveground-belowground linkages. Biotic interactions, ecosystem processes, and global change*. Oxford University Press, Oxford. 301 p.

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

Bever, J.D. 2002. Negative feedback within a mutualism: host-specific growth of mycorrhizal fungi reduces plant benefit. *Proceedings of the Royal Society of London* 260: 2505-2601

Camargo, J.L.C. y V. Kapos. 1995. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 11: 205-221.

Collinge, S.K. 1996. Ecological consequences of habitat fragmentation: implications for landscape architecture and planning. *Landscape and urban planning* 36: 59-77.

Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34:487-515.

Ferraz, G., G.J. Russell, P.C. Stouffer, R.O. Bierregard Jr., S.L. Pimm y T.E. Lovejoy. 2003. Rates of species loss from Amazonian forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 14069–14073.

Gascon, C., G.B. Williamson y G.A.B. da Fonseca. 2000. Receding forest edges and vanishing reserves. *Science* 288: 1356–1358.

Gómez-Pompa, A. y F. Burley 1991. The management of natural tropical forest. En: Gómez-Pompa, A., T. Whitmore y M. Hadley (eds.). *Rain forest regeneration and management*. Man and the Biosphere Series - UNESCO, Francia, pp. 3-8.

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

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

Hewitt, N. y M. Kellman. 2004. Factors influencing tree colonization in fragmented forests: an experimental study of introduced seeds and seedlings. *Forest Ecology and Management* 191: 39-59.

Ibarra-Manríquez, G., M. Martínez-Ramos, R. Dirzo y J. Núñez-Farfán. 1997. La vegetación. En: González-Soriano, E., R. Dirzo y R.C. Vogt (eds.). *Historia natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., pp. 61-174.

Johnson, N.C., J.H. Graham y F.A. Smith. 1997. Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytologist* 135: 575-585.

Johnson, N.C., G.W.T. Wilson, M.A. Bowker, J.A. Wilson y R.M. Miller. 2010. Resource limitation is a driver of local adaptation in mycorrhizal symbioses. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107: 2093-2098.

Kapos, V. 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 5:173-185.

Kattan, G.H. 2002. Fragmentación: patrones y mecanismos de extinción de especies. En: Guariguata, M.R. y G.H. Kattan (comp.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Libro Universitario Regional (EULAC-GTZ), Cartago, Costa Rica, pp. 561-590.

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.

Kolb, A. 2008. Habitat fragmentation reduces plant fitness by disturbing pollination and modifying response to herbivory. *Biological Conservation* 141: 2540-2549.

Laborde, J., S. Guevara y G. Sánchez-Ríos. 2008. Tree and shrub seed dispersal in pastures: the importance of rainforest trees outside forest fragments. *Écoscience* 15: 6-16.

Laurance, W.F. 2004. Forest-climate interactions in fragmented tropical landscapes. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 359: 345-352.

Lindenmayer, D.B. y J. Fischer. 2006. *Habitat fragmentation and landscape change. An ecological and conservation synthesis*. Island Press, Washington. 328 p.

Malcolm, J.R. 1998. A model of conductive heat flow in forest edges and fragmented landscapes. *Climatic Change* 39: 487-502.

Mangan, S.A., A.-H. Eom, G.H. Adler, J.B. Yavitt y E.A. Herre. 2004. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi across a fragmented forest in Panama: insular spore communities differ from mainland communities. *Oecologia* 141: 687-700.

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

McIntyre, S. y R. Hobbs. 1999. A framework for conceptualizing human effects on landscapes and its relevance to management and research models. *Conservation Biology* 13: 1282-1292.

- Miranda, F. y E. Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28: 29-179.
- Miranda, M.H., R.J. Reader y J.N. Klironomos. 2003. Plant coexistence mediated by arbuscular mycorrhizal fungi. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 418-423.
- Myers, N. 1984. *The primary source: tropical forests and our future*. Norton, Nueva York. 399 p.
- Peres, C.A. 2001. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. *Conservation Biology* 15: 1490–1505.
- Picone, C. 2000. Diversity and abundance of arbuscular-mycorrhizal fungus spores in tropical forest and pasture. *Biotropica* 32: 734-750.
- Patterson, O.A.M. 2008. *Crecimiento de especies vegetales y los hongos micorrizógenos arbusculares: una alternativa para la restauración*. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa, México, D.F. 432 p.
- 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, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 86 p.
- Schüßler, A. y C. Walker. 2010. *The Glomeromycota. A species list with new families and new genera*. Gloucester, Inglaterra.
- Siqueira, J.O., M.A.C. Carneiro, N. Curi, S.C.S. Rosado y A.C. Davide. 1998. Mycorrhizal colonization and mycotrophic growth of native woody species as related to successional groups in southeastern Brazil. *Forest Ecology and Management* 107: 241-252.
- Soto, M. y L. Gama. 1997. Climas. En: González-Soriano, E., R. Dirzo y R.C. Vogt (eds.). *Historia natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. pp. 7-23.
- Smith, S.E. y D.J. Read. 2008. *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press, Londres. 787 p.
- Stiling P. 1999. *Ecology. Theories and applications*. Prentice Hall, Nueva Jersey.
- Urcelay, C. y S. Díaz 2003. The mycorrhizal dependence of subordinates determines the effect of arbuscular mycorrhizal fungi on plant diversity. *Ecology Letters* 6: 388–391.
- van der Heijden M.G.A., Boller T., Wiemken A. e I.R. Sanders. 1998a. Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecology* 79: 2082-2091.

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

van der Heijden, M.G.A. e I.R. Sanders (eds.). 2002. *Mycorrhizal ecology*. Ecological studies 157. Springer-Verlag, Berlin. 469 p.

van der Heijden, M.G.A., A. Wiemken e I.R. Sanders. 2003. Different arbuscular mycorrhizal fungi alter coexistence and resource distribution between co-occurring plant. *New Phytologist* 157: 569-578.

Verhoef, A.H. y J.P. Morin (eds.). 2010. *Community ecology. Processes, models, and applications*, Oxford University Press, Oxford. 247 p.

Whitmore, T.C. 1998. *An introduction to tropical rain forests*. 2a. edición. Oxford University Press, Oxford.

Worm, B. y J.E. Duffy 2003. Biodiversity, productivity and stability in real food webs. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 628-632.

CAPÍTULO I

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25

Sánchez-Gallen et al.- Fragmentos remanentes en Los Tuxtlas

Estructura vegetal y factores abióticos en fragmentos remanentes de una selva húmeda en México

Plant community structure and abiotic factors in remnant fragments of a tropical rain forest in Mexico

Sánchez-Gallen, Irene^{1,*}, F. Javier Álvarez-Sánchez¹, J. Alejandro Zavala-Hurtado² y Braulio Gómez-Chagala¹

¹Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, UNAM.
*irene_sgallen@ciencias.unam.mx, javier.alvarez@ciencias.unam.mx,
braulio.gomez71@yahoo.com.mx

²Departamento de Biología, UAM-Iztapalapa. jazh@xanum.uam.mx

Sometido a la Revista Mexicana de Biodiversidad

26 **Resumen.** En la mayoría de los trópicos húmedos del mundo, las selvas altas y medianas se
27 encuentran fragmentadas. Se ha demostrado que a menor área del fragmento, menor riqueza y
28 diversidad porque, se plantea, los fragmentos más pequeños tienen menor número de hábitats y
29 de concentración de recursos, sin embargo, esto no se ha elucidado en función de las condiciones
30 abióticas. Nuestro objetivo fue evaluar el estado de conservación de diferentes fragmentos de
31 selva alta perennifolia mediante el análisis de algunas variables abióticas (pH, textura,
32 concentración de N total y fósforo lábil, apertura del dosel, contenido de materia orgánica) y
33 bióticas (estructura vertical, riqueza y diversidad de especies leñosas), respecto al área del
34 fragmento. Seleccionamos siete fragmentos de diferente tamaño en la Reserva de la Biosfera de
35 Los Tuxtlas, Veracruz. Analizamos la estructura y composición de la comunidad de individuos
36 arbóreos con una altura >1.5 m, y de algunas propiedades físico-químicas del suelo, así como de
37 la apertura del dosel y el índice de área foliar. Las variables bióticas se relacionaron con el
38 tamaño del fragmento de manera inversa. La similitud entre fragmentos fue baja y las variables
39 abióticas mostraron una alta heterogeneidad, independientemente del tamaño del fragmento. A
40 pesar de la reducción del área, los fragmentos de esta zona no han sufrido alteraciones abióticas
41 significativas que pudiesen implicar un deterioro de la vegetación presente y, por lo tanto, tienen
42 aún un alto valor de conservación.

43

44 **Palabras clave:** análisis multivariado, condiciones ambientales, diversidad, estructura vegetal,
45 fragmentación

46

47 **Abstract.** In most of the humid tropics of the world, original tropical rain forest vegetation is
48 gathered in fragments. It has been demonstrated that as the fragment size diminishes, species
49 richness and diversity decrease since it has been hypothesized that the number of habitats and
50 resource concentrations diminish as well; however, this has not been elucidated in terms of
51 abiotic conditions. Our main goal was to evaluate the conservation status of different size
52 fragments through the analysis of some abiotic (pH, texture, N and P concentration, organic
53 matter content, canopy openness) and biotic (vertical structure, diversity and richness of woody
54 species) variables as a function of fragment size. We chose seven different size fragments located
55 at the Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas, Veracruz. We analyzed structure and composition
56 of the >1.5 m-tall tree community, and some soil physical and chemical properties; as well as
57 canopy openness and leaf area index. Fragment size was inversely related with biotic variables.
58 Similarity among fragments was low, and abiotic variables showed a high heterogeneity,
59 regardless fragment size. Despite the reduction in area, fragments analyzed within this study have
60 not undergone significant abiotic alterations that could imply a degradation of the actual plant
61 community; therefore, their conservation value is still high.

62

63 **Key words:** multivariate analysis, environmental conditions, diversity, plant structure,
64 fragmentation

65

66

67

68 **Introducción**

69 La fragmentación, definida como un proceso que conlleva la ruptura de un hábitat continuo en
70 secciones de diferentes formas y tamaños y que trae como consecuencia cambios ambientales al
71 interior de cada uno de esos remanentes, ha ocurrido desde hace mucho tiempo en todos los
72 ecosistemas naturales y de manera más impactante después de la era industrial (Pimm, 2001). En
73 particular los trópicos húmedos han sido de los más afectados y, actualmente, la mayoría de ellos
74 presenta un paisaje fragmentado observándose que la vegetación original está concentrada en
75 fragmentos de diferentes tamaños, inmersos en una matriz de pastizales para el ganado y cultivos
76 de diversa índole (Whitmore, 1997).

77 Al comparar la riqueza, la diversidad y la composición de especies entre fragmentos y
78 el continuo de la selva se ha detectado una relación directa positiva entre el tamaño del fragmento
79 y la riqueza y la diversidad; así como un cambio en la composición, donde los fragmentos
80 pequeños favorecen más la presencia de especies vegetales demandantes de luz debido al cambio
81 en las condiciones microambientales (da Silva y Tabarelli, 2000; Benítez-Malvido y Martínez-
82 Ramos, 2003; Fahrig, 2003). Además, se ha demostrado que el eventual control del tamaño de los
83 parches y su arreglo espacial pueden ser variables determinantes para mitigar la pérdida de la
84 biodiversidad (Favila, 2005; Laborde-Dovalí et al., 2008; Herrera y García, 2009).

85 Las variaciones en las condiciones ambientales de los fragmentos, en función de su
86 tamaño y arreglo espacial, han sido escasamente analizadas; los pocos estudios realizados hasta el
87 momento no muestran patrones claros o están enfocados a la descripción de las condiciones
88 microambientales a lo largo de la zona de contacto del fragmento y la matriz circundante
89 (Lovejoy et al., 1986; Kapos, 1989; Camargo y Kapos, 1995; Williams-Linera et al., 1998). Sin
90 embargo, es fundamental conocer dichos patrones dado que las condiciones microambientales

91 son las que determinan la permanencia de las especies vegetales, de acuerdo a sus características
92 ecofisiológicas en un sitio determinado.

93 En particular, poco se conoce del efecto de la fragmentación sobre las características
94 edáficas. El suelo representa una mezcla muy heterogénea de variables que, por sí solas o en
95 conjunto, tienen una influencia radical en el desarrollo vegetal; sin embargo, su estudio es muy
96 complicado dada la gran cantidad de variables entrelazadas que existen en él y, aún más, la
97 interpretación de lo que ocurre dentro de él en términos de sus variaciones (Herrera-Peraza et al.,
98 2011). En este sentido, es importante reconocer que el suelo constituye una matriz que puede ser
99 muy resistente a alteraciones que ocurren por arriba de él.

100 Las especies tolerantes a la sombra dominan en los fragmentos más grandes y menos
101 perturbados, por lo que éstos constituyen una fuente de especies nativas de selva que contribuyen
102 a mantener las propiedades biológicas del sistema original (Williams-Linera, 1990; Williams-
103 Linera et al., 1998; Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006; Delgadillo, 2006). Además, dicha
104 composición vegetal repercute en algunas propiedades del suelo, por ejemplo, se ha reportado
105 que la calidad de la hojarasca de especies tolerantes a la luz tiende a ser menor, ya que tiene una
106 relación carbono:nitrógeno mayor que la de un sitio con una mayor abundancia de especies
107 demandantes de luz; ello trae como consecuencia que el proceso de descomposición sea más
108 lento, lo que promueve la acumulación de materia orgánica en el suelo, con el consecuente
109 decremento de pH y una menor disponibilidad de nutrientes a corto plazo (Álvarez-Sánchez y
110 Becerra-Enríquez, 1996); aunque, a largo plazo, este tipo de hojarasca es una fuente continua de
111 nutrientes en bajas concentraciones que promueve la diversidad de la microbiota edáfica
112 (Barajas-Guzmán y Álvarez-Sánchez, 2003) y con el buen funcionamiento del ecosistema.

113 Dado lo anterior, se esperaría que conforme el tamaño del fragmento se reduce, las
114 condiciones ambientales se modifiquen, alterando las relaciones entre el componente vegetal y

115 algunos factores abióticos relacionados con el aspecto nutricional del sistema, lo que repercutiría
116 negativamente en su estado de conservación.

117 Por lo que, el objetivo de este trabajo fue describir fragmentos de diferente tamaño,
118 en función de la estructura de la vegetación y analizando algunas variables abióticas
119 fundamentales para el desempeño vegetal en función del tamaño del fragmento, relacionándolas
120 con el estado de conservación de cada fragmento.

121

122 **Materiales y métodos**

123 *Sitio de estudio.* El trabajo se llevó a cabo en la zona norte de la Reserva de la Biosfera de Los
124 Tuxtlas que se encuentra ubicada al sureste del estado de Veracruz en la región de Los Tuxtlas
125 (18°12' y 18°43' N, 94°40' y 95°20' W) (CONANP, 2006) (Figura 1). La selva alta y mediana
126 perennifolia predominan en las altitudes bajas (< 1000 m s.n.m.) y ocupan menos del 19 % del
127 total de la superficie de la Reserva (155 122 ha) (Castillo-Campos y Laborde-Dovalí, 2004). El
128 promedio de la precipitación total, considerando un periodo de observación de 1996 a 2008, es de
129 4084 mm (± 172) y la temperatura media anual es de 24.98 °C (± 0.21), concentrándose la menor
130 precipitación entre los meses de febrero y mayo (datos provenientes de la estación metereológica
131 ubicada en la Estación de Biología, UNAM).

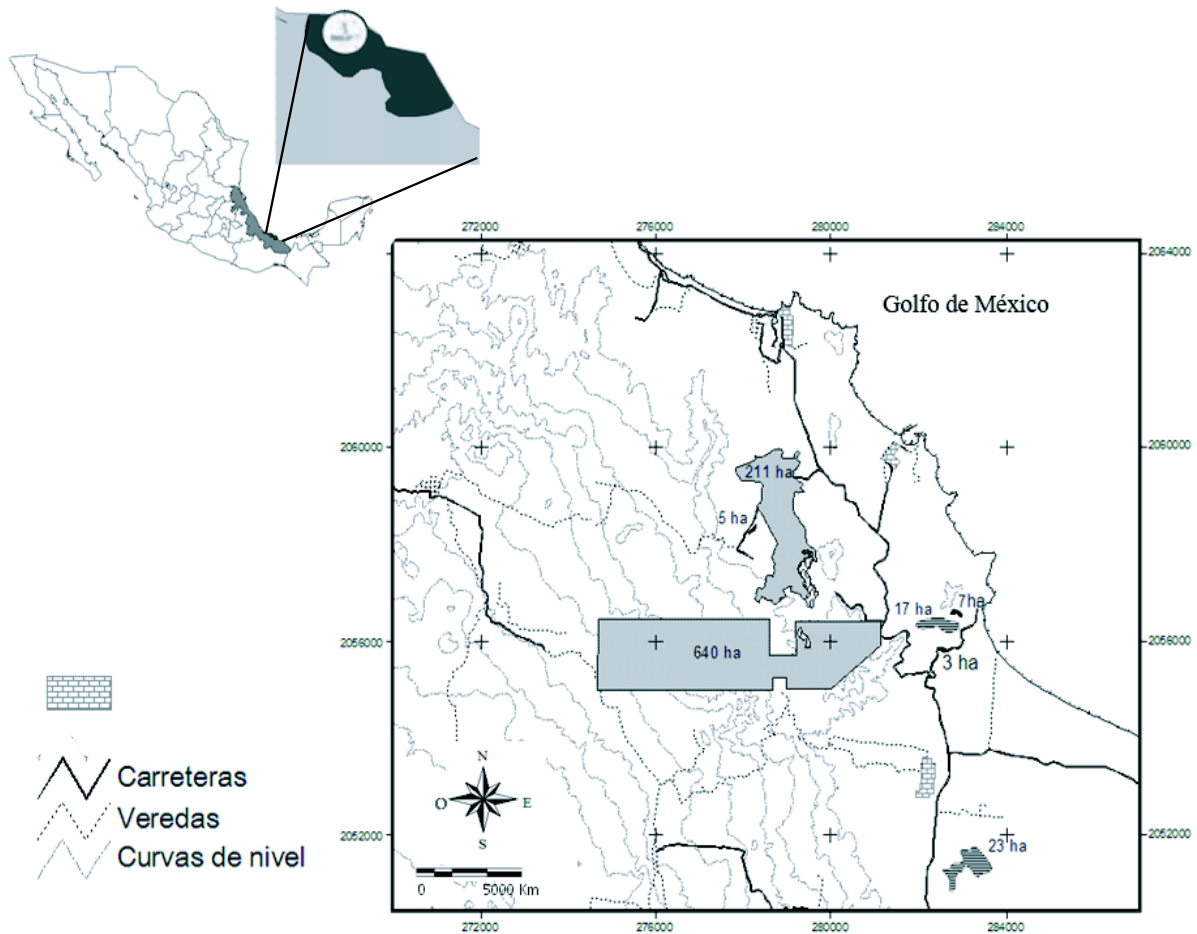
132 *Descripción general de los fragmentos.* Seleccionamos siete fragmentos de 3, 5, 7, 17, 23, 211 y
133 640 ha (Figura 1). Los principales criterios de selección fueron que tuvieran cubierta vegetal
134 original hacia su interior, lo menos perturbada posible, y que tuvieran una determinada área, con
135 el fin de reunir al menos dos fragmentos representantes de cada categoría de tamaño, pequeños (<
136 10 ha), medianos (entre 10 y 50 ha) y grandes (> 100 ha), además de que fueran accesibles y la
137 disponibilidad de los dueños para su muestreo.

138 Posterior a su elección, consultamos las cartas geológicas y edáficas del sitio (carta INEGI
139 E15-1-4, escala 1:250 000) y otra información disponible (García-Aguirre et al. 2010) con el fin
140 de caracterizar el origen del sustrato y el tipo de suelo. Encontramos que en términos de su
141 geología, todos eran iguales ya que todos se ubicaban en una zona de rocas de origen ígneo
142 extrusivas; pero en términos edafológicos, los fragmentos 5, 17, 211 y 640 están ubicados en una
143 unidad de suelo denominada andosol y los fragmentos 3, 7 y 23 en la unidad luvisol (Figura 1).

144 El mayor de todos los fragmentos correspondió a los terrenos de la Estación de
145 Biología Tropical “Los Tuxtlas” (EBT) del Instituto de Biología, bajo la administración de la
146 Universidad Nacional Autónoma de México y, dado su estado de alta conservación, lo
147 consideramos el fragmento de referencia para este estudio.

148 Con base en entrevistas orales a informantes clave (personas que presenciaron los eventos
149 históricos y que pudieron dar testimonio fiel de lo ocurrido), obtuvimos información sobre la
150 fecha de separación de los fragmentos del continuo y de los cambios de uso de suelo que han
151 ocurrido a su alrededor o en su interior desde esa época.

152



153
 154 Figura 1. Localización de los siete fragmentos de vegetación remanente de selva alta perennifolia
 155 considerados en este estudio. El fragmento más grande (640 ha) corresponde a la Estación de
 156 Biología Tropical Los Tuxtlas, del Instituto de Biología de la UNAM.
 157

158 *Estructura y composición arbórea.* Seguimos la técnica de Gentry (1988) modificada que
 159 consistió en trazar siete transectos de 100 m x 2 m, ubicados aleatoriamente y separados entre sí
 160 al menos por 20 m, dentro de la zona más conservada de cada fragmento, evitando las zonas con
 161 gran abundancia de especies identificadas claramente como pioneras, *i.e.* *Myriocarpa longipes*,
 162 *Eupatorium galeottii*, *Croton schiedeanus*, porque ello nos indicaba que estábamos en la zona de
 163 borde.

164 El método modificado de Gentry (1988) nos permitió recabar rápidamente diversos datos
165 de las especies vegetales y es un método que ha sido utilizado en otros estudios, realizados en la
166 zona, con el objetivo de describir la estructura vegetal de individuos con diámetros a la altura del
167 pecho (DAP) ≥ 2.5 cm (Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006; Arroyo-Rodríguez et al., 2009);
168 también es importante mencionar que lo modificamos con el fin de cubrir un área total de 1400
169 m² por fragmento, un área un poco mayor que lo que Gentry recomienda como mínima.

170 A lo largo de los transectos, en cada metro registramos la especie, altura y DAP de
171 cualquier individuo arbóreo con una altura mayor de 1.5 m. Identificamos las especies vegetales
172 directamente en campo y, en caso de que no se lograra esto, colectamos ejemplares para verificar
173 su identidad, ya sea en el herbario de la Estación de Biología Tropical o en el Herbario Nacional
174 de México (MEXU). Todos los nombres de las especies siguen las reglas de nomenclatura del
175 International Plant Name Index (www.ipni.org; consultada 13 de agosto de 2010), el Smithsonian
176 Institute (www.tropicos.org; consultada 13 de agosto de 2010) y de los listados de especies
177 reportados para la Estación de Biología Tropical (Ibarra-Manríquez y Sinaca, 1995, 1996a,
178 1996b). Por otra parte, asignamos las especies registradas a una de las tres categorías funcionales
179 propuestas por Hill y Curran (2003) de acuerdo a los requerimientos lumínicos para su
180 germinación: pionera (P), demandante de luz no secundaria (DLNS) y tolerante a la sombra (TS),
181 para ello consultamos varios listados florísticos de la zona (Ibarra-Manríquez y Sinaca, 1995,
182 1996a, 1996b; Delgadillo, 2006). Decidimos establecer un cuarto grupo funcional que
183 correspondió al grupo de las lianas (L) dado que éstas presentan características particulares ya
184 que su dominancia es un indicador de disturbio y pueden afectar de manera significativa la
185 estructura de la comunidad (Laurance et al., 2001).

186 *Variables abióticas.* En cada fragmento y dentro de su zona más conservada, ubicamos al azar 12
187 cuadros de 5 x 5 m, que trazamos cuidando que coincidieran con los transectos previamente

188 descritos, georreferenciamos cada uno y, posteriormente, los ubicamos en un mapa escala
189 1:50000 de la zona (La Nueva Victoria E15A63, INEGI), con la ayuda del programa ArcView
190 (Ver. 3.2), a través del cual obtuvimos las distancias geográficas lineales promedio de los
191 fragmentos al fragmento de referencia.

192 En cada cuadro, integramos muestras compuestas de suelo a partir de cuatro
193 submuestras que se obtuvieron removiendo la capa de hojarasca y tomando suelo de los primeros
194 20 cm de profundidad. Secamos las muestras a temperatura ambiente para después enviarlas al
195 Laboratorio de Fertilidad de Suelos, Colegio de Postgraduados, Montecillo, para la determinación
196 del pH, textura (% de arena, limo y arcilla), contenido de materia orgánica (MO) y carbono
197 orgánico (C_{org}), capacidad de intercambio catiónico (CIC) y la concentración de fósforo lábil
198 ($P_{lábil}$) y de nitrógeno total (N_{total}). Con la información del C_{org} y el N_{total} , posteriormente
199 calculamos la proporción C/N, que es una medida de la calidad nutricional de la materia orgánica,
200 $C/N \leq 20$ se descompone relativamente rápido, mientras que $C/N > 20$ representa una materia
201 orgánica más difícil de descomponer y un aporte más a largo plazo de nutrientes (G. Barajas,
202 com. pers.).

203 Todos los análisis fueron realizados siguiendo protocolos básicos (Etchevers, 1992).
204 La concentración de nitrógeno total (N_{total}) se obtuvo por digestión húmeda con la mezcla ácido
205 sulfúrico-salicílico y una destilación semi-micro Kjeldahl por arrastre de vapor y titulación con
206 ácido sulfúrico 0.05 N. La concentración de fósforo lábil ($P_{lábil}$) se estimó mediante la extracción
207 del fósforo con $NaHCO_3$ 0.5 M pH 8.5 y determinación colorimétrica (método Olsen) (Olsen et
208 al., 1954). Mientras que la determinación del pH se realizó en agua (relación 1:2), el contenido de
209 materia orgánica (MO) se obtuvo por medio de una digestión húmeda y el de carbono orgánico
210 (C_{org}) con el método automatizado, la capacidad de intercambio catiónico (CIC) se estimó usando

211 NH_4OAc 1N pH 7 y la textura se estimó mediante dispersión con hexametafosfato de sodio y
212 carbonato de sodio (Etchevers, 1992).

213 Además, por fragmento, marcamos dos líneas, la primera siempre siguiendo la parte
214 más larga de la zona mejor conservada de cada fragmento y la segunda perpendicular a ella. Cada
215 20 metros se tomaron fotografías hemisféricas del dosel, sumando en total 12 puntos.
216 Posteriormente, procesamos dichas fotos con el programa Gap Light Analyzer (GLA v.2) (Frazer
217 et al., 1999), a través del cual obtuvimos los datos del porcentaje de apertura del dosel y el índice
218 de área foliar (ÍÁF) ($\text{mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$), por punto, por fragmento.

219 *Análisis de datos.* Obtuvimos el índice del valor de importancia relativa (IVI), con la sumatoria
220 de la frecuencia, la densidad y la dominancia relativas de cada especie vegetal por fragmento
221 (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). Asimismo, calculamos el índice de diversidad de
222 Shannon, global para cada fragmento, con el programa Species Diversity and Richness IV (Seaby
223 y Henderson, 2006).

224 Describimos la estructura de la comunidad vegetal por fragmento a través del número
225 de las especies por grupo ecológico registradas y la frecuencia de individuos por clases de altura
226 y área basal, que establecimos *a priori* para todos los fragmentos. En el caso de la altura, las
227 clases se establecieron en intervalos de cinco unidades a partir de los 10 metros y los individuos
228 que se ubicaban en el intervalo de 1.5 a 10, se distribuyeron en clases divididas cada dos metros.
229 Para el área basal, los individuos de 0.1 m^2 se dividieron en categorías de 0.1 cada una, y los
230 individuos por debajo del 0.1, se repartieron en tres categorías que fueron: <0.025 , $0.025-0.05$ y
231 0.05 a 0.1 con el fin de visualizar más claramente las frecuencias del número de individuos en
232 cada una de ellas.

233 Otra fase del análisis comprendió, por un lado, un análisis de ordenación de
234 componentes principales (ACP), centrado, no estandarizado, que nos permitió ordenar los

235 fragmentos en función de la composición y abundancias vegetales (McCune y Grace, 2002), y,
236 por el otro lado, aplicamos un análisis de clasificación numérica jerárquica a partir de la matriz de
237 las abundancias de las especies, para ello calculamos el cuadrado de la distancia euclidiana y
238 utilizamos el método de Ward (varianza mínima) (MacGarigal et al., 2000) para formar los
239 grupos. Finalmente, aplicamos un análisis de discriminantes y utilizamos los grupos obtenidos en
240 la previa clasificación o en función de su tamaño, es decir, tres grupos, los pequeños (3, 5 y 7 ha),
241 medianos (17 y 23 ha) y grandes (211 y 640 ha), con el fin de determinar cuáles eran las variables
242 abióticas que explicaban la separación entre grupos (Tatsuoka, 1970). Realizamos estos análisis
243 con el programa estadístico multivariado MVSP 3.11 (Kovach, 1998). También analizamos la
244 correlación entre las similitudes de la composición vegetal de los fragmentos y las distancias
245 geográficas lineales promedio entre ellos, a través de la prueba de Mantel con 999 iteraciones
246 utilizando el paquete PopTools ver. 3.0 (Hood, 2008).

247 Analizamos la relación entre las variables bióticas y las abióticas y el tamaño del
248 fragmento, a través del módulo de regresión múltiple, para ello todas las variables fueron
249 transformadas con logaritmo natural con el fin de cumplir con los supuestos de normalidad y
250 homocedasticidad de la regresión. Además, calculamos la correlación de las variables edáficas
251 relacionadas más estrechamente con la fertilidad del suelo (pH, MO, P_{lábil}, N_{total}, C/N y CIC) a
252 través de correlaciones no paramétricas de Spearman, como indicadores del estado del suelo
253 (Herrera-Peraza et al., 2011). Todos estos análisis se llevaron a cabo con el programa Statistica
254 ver. 8.0 (StatSoft, 2001).

255

256 **Resultados**

257 *Características generales de los fragmentos.* La altitud fluctuó entre 50 y 304 m s.n.m y la
258 distancia de los fragmentos con respecto al Fragmento 640 (referencia) estuvo entre 995 y 4831

259 m. Los datos recabados indican que los fragmentos en estudio fueron aislados entre 1965 y 1970;
260 es decir, el tiempo que ha transcurrido desde que se constituyeron como fragmentos hasta que se
261 registró la información para este trabajo, está entre 38 y 48 años, rodeados todos por una matriz
262 de potrero. Hacia el interior, ninguno de ellos ha sido talado o manejado en alguna forma
263 evidente (Cuadro 1).

264 *Estructura y composición arbórea.* En total se encontraron 3023 individuos, pertenecientes a 210
265 especies y 58 familias, destacándose las familias Rubiaceae (17 especies, 191 individuos),
266 Euphorbiaceae (11, 182), Lauraceae (11, 140), Mimosaceae (10, 47), Fabaceae (9, 61) y
267 Arecaceae (8, 754) como las más frecuentes. Las especies que se encuentran presentes en todos
268 los fragmentos son *Astrocaryum mexicanum* Liebm., *Brosimum alicastrum* Sw., *Croton*
269 *schiedeanus* Schltl., *Cymbopetalum baillonii* R.E.Fr., *Eugenia mexicana* Steud., *Myriocarpa*
270 *longipes* Liebm., *Poulsenia armata* (Miq.) Standl., *Pouteria durlandii* (Standl.) Baehni,
271 *Pseudolmedia oxyphyllaria* Donn.Sm., *Psychotria chiapensis* Standl. y *Trophis mexicana*
272 (Liebm.) Bureau (Apéndice 1).

273 Tanto la diversidad como el número observado de especies disminuyen
274 significativamente conforme se incrementa el tamaño del fragmento ($F_{1,5} = 36.71$, $p < 0.01$; $F_{1,5} =$
275 27.491 , $p < 0.01$, respectivamente), mientras que el número de familias no está relacionado
276 significativamente con el tamaño. En cuanto al número de especies por grupo ecológico, en todos
277 los fragmentos, las especies tolerantes a la sombra representan más del 50% del total del número
278 de especies presentes; mientras que las lianas son la minoría y tienen una mayor presencia en los
279 fragmentos pequeños, al igual que las especies pioneras (Figura 2, Cuadro 1).

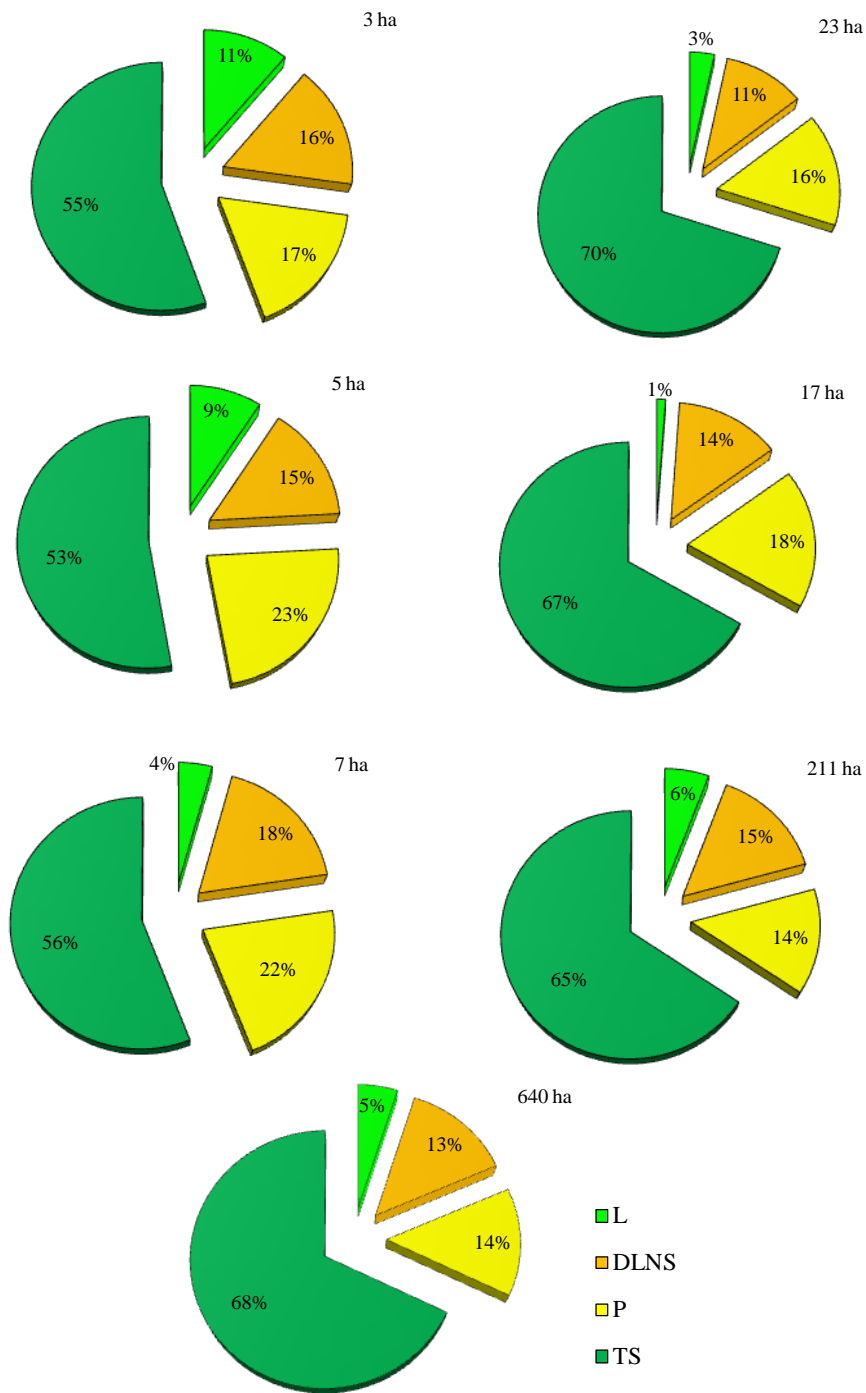
280 Dentro de las especies que contribuyen con alrededor del 50% del índice de valor de
281 importancia de cada uno de los fragmentos, destacan *A. mexicanum*, *M. longipes* y *P. armata*
282 como las especies que reiterativamente aparecen en todos o casi todos los fragmentos; aunque los

283 valores más altos de *A. mexicanum* corresponden a los fragmentos de mayor tamaño (Apéndice
 284 2). Asimismo, es importante destacar que en todos los fragmentos existen especies pertenecientes
 285 a la vegetación leñosa original, con áreas basales muy grandes por fragmento, como *P. armata*,
 286 *Ficus yoponensis* Desv., *Pouteria sapota* (Jacq.) H.E.Moore & Stearn, *Coccoloba hondurensis*
 287 Lundell, *Piper sanctum* Miq., *Cedrela odorata* L. y *Pterocarpus rohrii* Vahl (Apéndice 2).

288
 289 Cuadro 1. Valores mínimos y máximos de las características generales de los fragmentos
 290 estudiados dentro de la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas, Ver.
 291

Área del fragmento (ha)	3	5	7	17	23	211	640
Altitud (m s.n.m.)	66 - 93	134 - 304	100 - 122	50 - 135	95 - 189	71 - 146	161 - 296
Distancia promedio al Fragmento 640 (m)	995 - 1096	1763 - 1944	1734 - 1891	4535 - 4831	1011 - 1469	1753 - 2634	0
Tiempo transcurrido desde su aislamiento (años)	43	38	43	48	43	38	43
Número de especies que contribuyen a ca. 50% del IVI total	15	12	11	17	10	5	8
Diversidad global (H')	4.117	3.921	3.803	3.831	3.846	2.829	2.953
Área basal (m ² ha ⁻¹)	61.7	50.52	69.83	56.81	49.64	50.88	71.03
No. total de especies observadas	99	89	95	87	90	87	81
No. de familias	41	39	39	36	37	43	36
Apertura del dosel (%)	3.5 - 8.28	2.72 - 8.69	4.95 - 15.11	4.56 - 13.14	5.43 - 15.32	7.72 - 19.09	6.69 - 17.81
ÍÁF (mol m ⁻² d ⁻¹)	2.86 - 4.67	2.73 - 4.72	2.39 - 3.73	2.32 - 4.18	2.11 - 3.82	1.83 - 3.35	2.05 - 4.03
pH	5.5 - 6.3	5.5 - 6.1	5.8 - 6.4	5.8 - 6.6	5.4 - 6.3	5.3 - 6.5	5.6 - 6.2
MO (%)	7 - 17	10 - 32	5 - 16	7 - 14	7 - 12	12 - 50	6 - 40
Corg (%)	5 - 12	7 - 23	3 - 11	5 - 10	5 - 9	8 - 35	5 - 28
C/N	14 - 25	12 - 27	12 - 15	13 - 21	12 - 15	11 - 33	12 - 33
N (%)	0.33 - 0.85	0.48 - 1.34	0.27 - 0.85	0.28 - 0.55	0.36 - 0.62	0.66 - 1.41	0.36 - 0.97
P (ppm)	2 - 18	0 - 18	4 - 27	6 - 15	0 - 8	0 - 35	0 - 39
CIC (meq/100 g)	29 - 46	31 - 59	36 - 50	37 - 55	29 - 45	22 - 76	32 - 64
arena (%)	32 - 64	54 - 76	15 - 41	34 - 66	21 - 57	41 - 84	41 - 71
limo (%)	17 - 52	11 - 31	31 - 46	21 - 42	18 - 49	11 - 38	18 - 36
arcilla (%)	10 - 37	8 - 19	25 - 39	12 - 32	18 - 45	5 - 30	8 - 30

292



294

295

296 Figura 2. Distribución porcentual del número de especies de acuerdo a su grupo ecológico en
 297 siete fragmentos de la selva húmeda en Los Tuxtlas, Veracruz. Nomenclatura: L = lianas, DLNS
 298 = demandantes de luz no secundarias, P = pioneras y TS = tolerantes a la sombra.

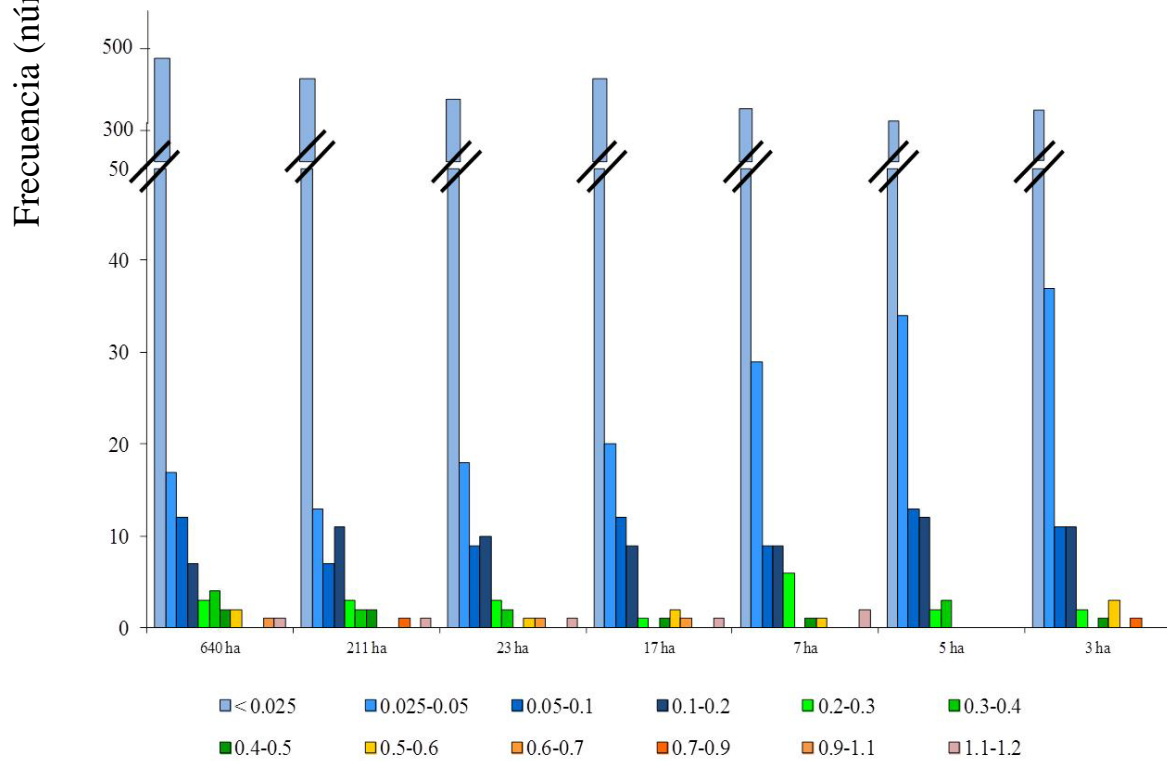
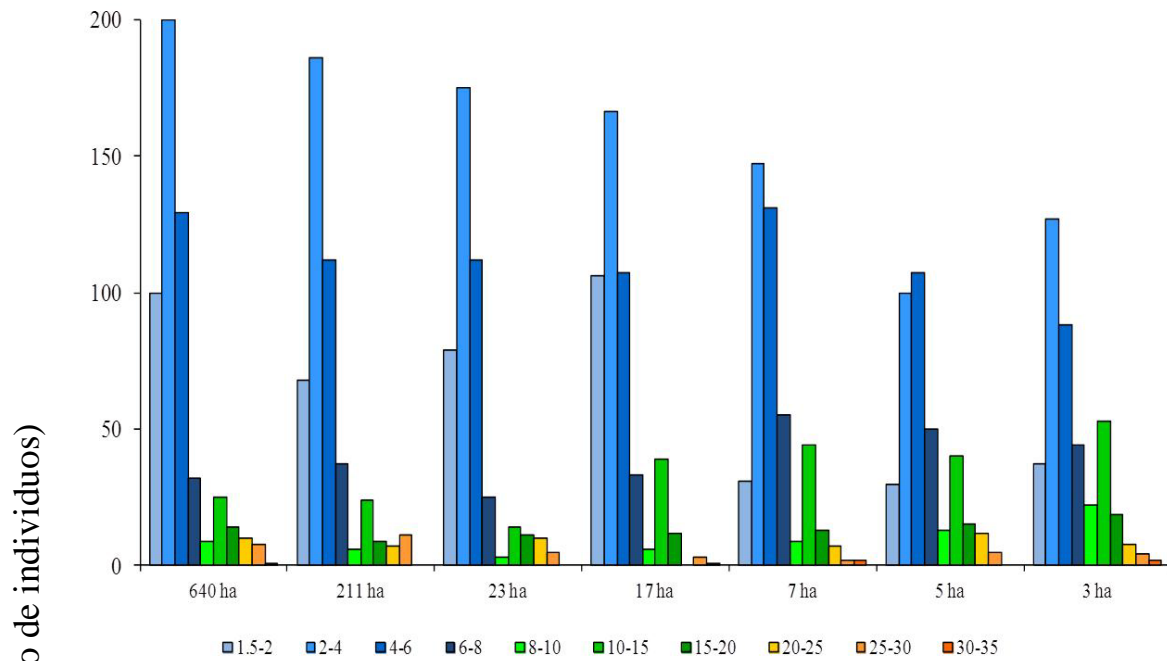
299 El patrón de distribución de los individuos en las diferentes clases de altura y área
300 basal, fue muy semejante para cada uno de los fragmentos, destacando básicamente la presencia
301 de muchos individuos con área basal y altura pequeñas, sin importar el tamaño del fragmento. Por
302 otro lado, es notoria la mayor presencia de individuos de la clase de área basal de 0.025 a 0.05 m²
303 conforme disminuye el tamaño del fragmento y, lo mismo sucede, con la clase de altura de 10 a
304 15 m (Figura 3a y b).

305 En el ACP, los dos primeros ejes explican el 88.25% de la varianza de los datos. Se
306 observa una clara segregación de los fragmentos grandes del resto (Figura 4a) dada,
307 principalmente, por la mayor abundancia de *A. mexicanum*, de varias especies de *Chamaedorea* y
308 de *P. oxyphyllaria* en los fragmentos 211 y 640 ha (Figura 4b). En el caso de los otros
309 fragmentos, destacan *E. galeottii* y *P. chiapensis* como las especies que explican el alejamiento
310 de los fragmentos 7 y 3, respectivamente (Figura 4a).

311 En términos de la composición florística, los fragmentos de mayor tamaño conforman
312 claramente un grupo separado del resto (Grupo 3); mientras que los otros dos grupos, unidos a
313 menos de 5000 unidades de distancia euclidiana, están compuestos por los fragmentos 3 y 23
314 (Grupo 1) por un lado, y por los fragmentos 5, 7 y 17 (Grupo 2) por el otro (Figura 5). Estos
315 grupos coinciden con lo obtenido en el ACP y fueron considerados para el análisis de
316 discriminantes con las variables ambientales; además de los grupos por tamaño.

317 Por otra parte, la distancia geográfica lineal no explicó la composición florística de
318 los fragmentos ($r=0.08$, $p>0.05$).

319



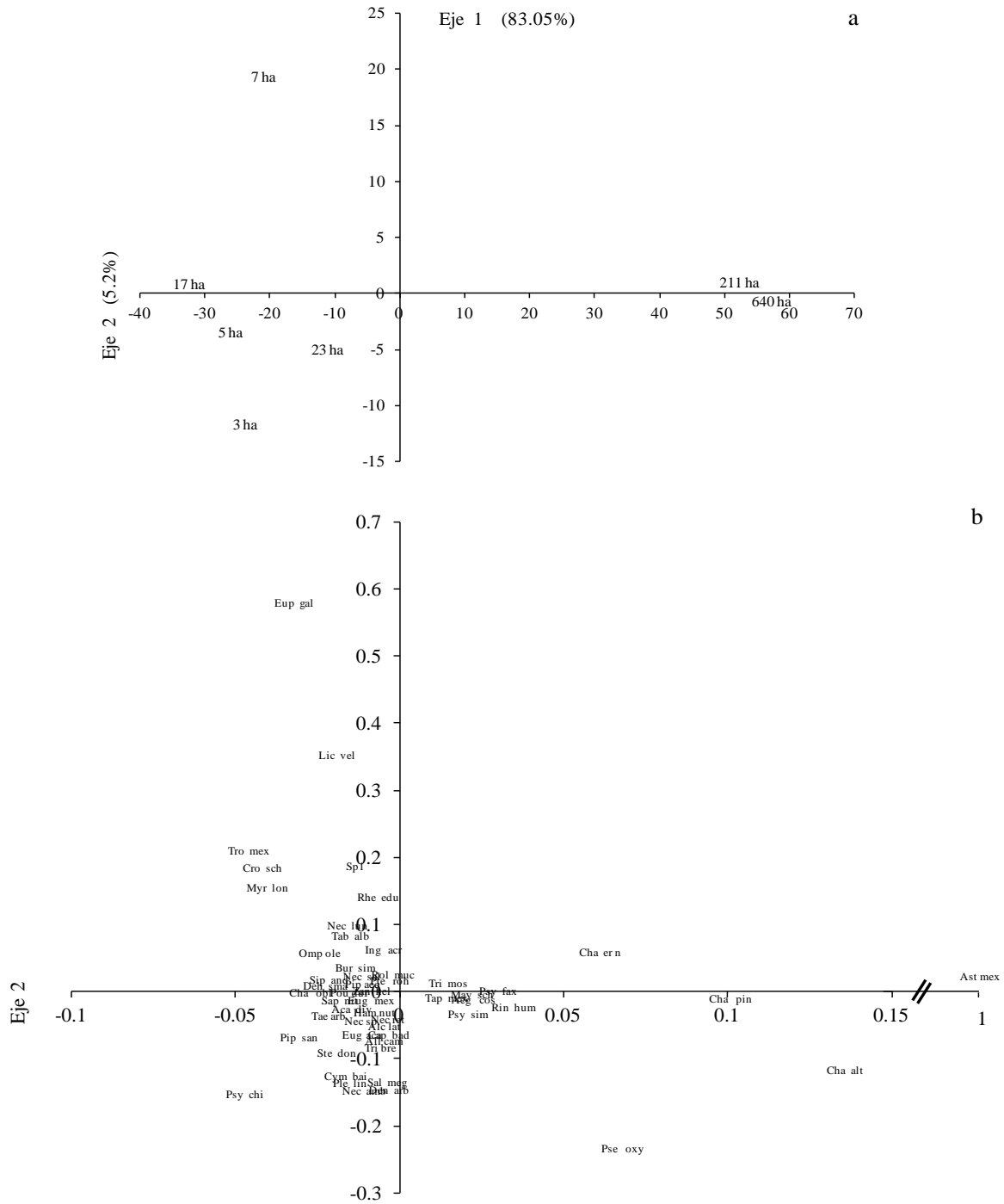
320

321

322

323

Figura 3. Distribución del número de individuos por: a) Clases de altura (m) y b) Clases de área basal (m²).

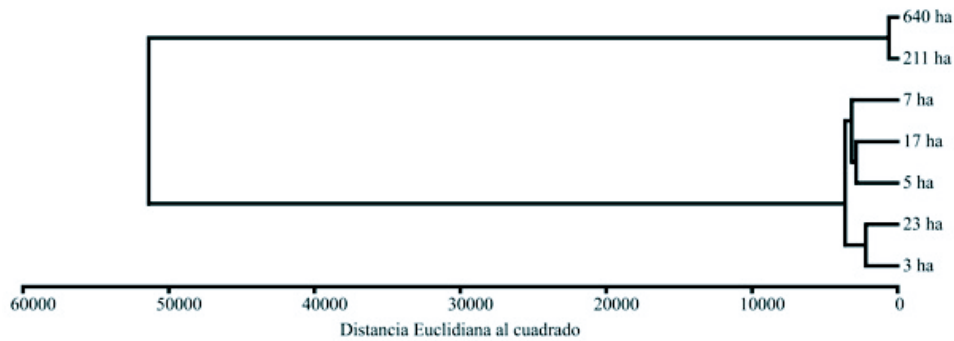


324

325

326 Figura 4. Ordenación de los fragmentos en función de las especies vegetales muestreadas. a)
 327 Arreglo de los fragmentos, b) Arreglo de las especies vegetales en el espacio de ordenación.
 328 Clave de los nombres de las especies de acuerdo al Apéndice 1.

329



330

331

332 Figura 5. Clasificación de fragmentos de diferente área con base en la similitud de especies
333 vegetales (que tuvieron individuos con alturas mayor de 1.5 m) utilizando el índice del cuadrado
334 de la distancia euclidiana.

335

336

337 *Variables abióticas.* Al tomar en cuenta todos los fragmentos, observamos que el porcentaje de

338 apertura del dosel fue muy bajo y fluctuó entre 2.72% y 19.09%, mientras que el ÍÁF varió entre

339 $1.83 \text{ mol m}^{-2}\text{d}^{-1}$ y $4.72 \text{ mol m}^{-2}\text{d}^{-1}$. El pH se mantuvo entre 5.3 y 6.6, de ácido a casi neutro, el

340 contenido de MO estuvo entre 5% y 50%, el C_{org} fluctuó entre 3% y 35%, el N_{total} se mantuvo

341 entre 0.28% y 1.41% y el $P_{\text{lábil}}$ varió fuertemente de 0 hasta 39 ppm. Por su parte, la CIC tuvo

342 valores entre 22 meq/100 g y 76 meq/100 g. En cuanto a la estructura del suelo, los porcentajes

343 de arena, limo y arcilla variaron entre 15% y 84%, 11% y 52% y 5% y 45%, respectivamente

344 (Cuadro 1).

345 El análisis múltiple de discriminantes no mostró una correspondencia significativa

346 entre los grupos obtenidos en la clasificación (primer caso) o aquéllos delimitados por los

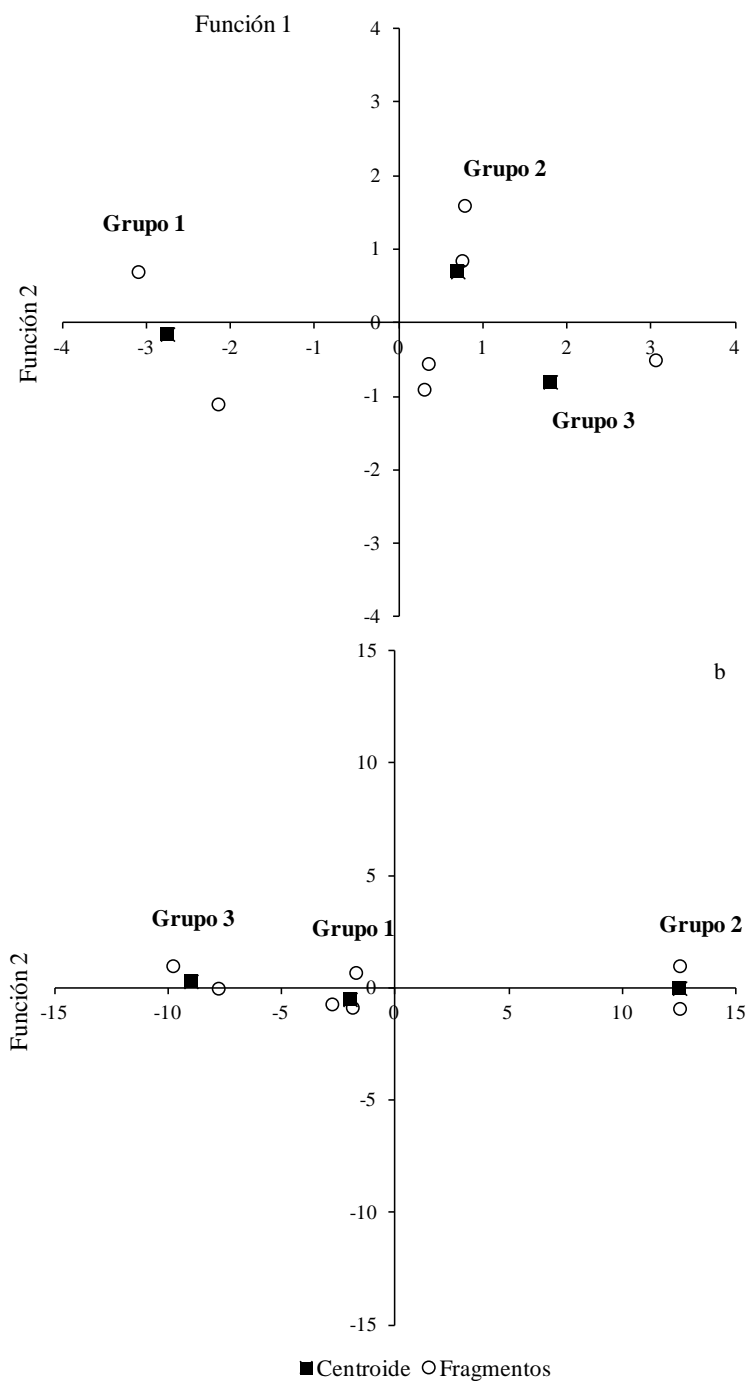
347 tamaños de los fragmentos (segundo caso) con el promedio de las variables abióticas por

348 fragmento; aunque indica que el 100 % de los casos están correctamente agrupados en ambos

349 casos. El $P_{\text{lábil}}$ fue la variable que más discrimina entre grupos para el primer caso y la CIC para

350 el segundo caso. Las variables que no fueron importantes para discriminar los grupos del primer

351 caso fueron el porcentaje de arcilla y la CIC, y para el segundo caso fueron el $P_{\text{lábil}}$ y el pH
 352 (Figura 6).



353

354

355 Figura 6. Análisis de discriminantes usando a) Grupos de la clasificación (primer caso) y b)
 356 Grupos por categorías de tamaño de los fragmentos (segundo caso).

357 De las variables abióticas y su relación con el tamaño del fragmento, sólo la apertura
358 del dosel se relacionó significativa y directamente con el tamaño del fragmento; mientras que el
359 ÍÁF lo hizo de manera significativa e inversa (Figura 7).

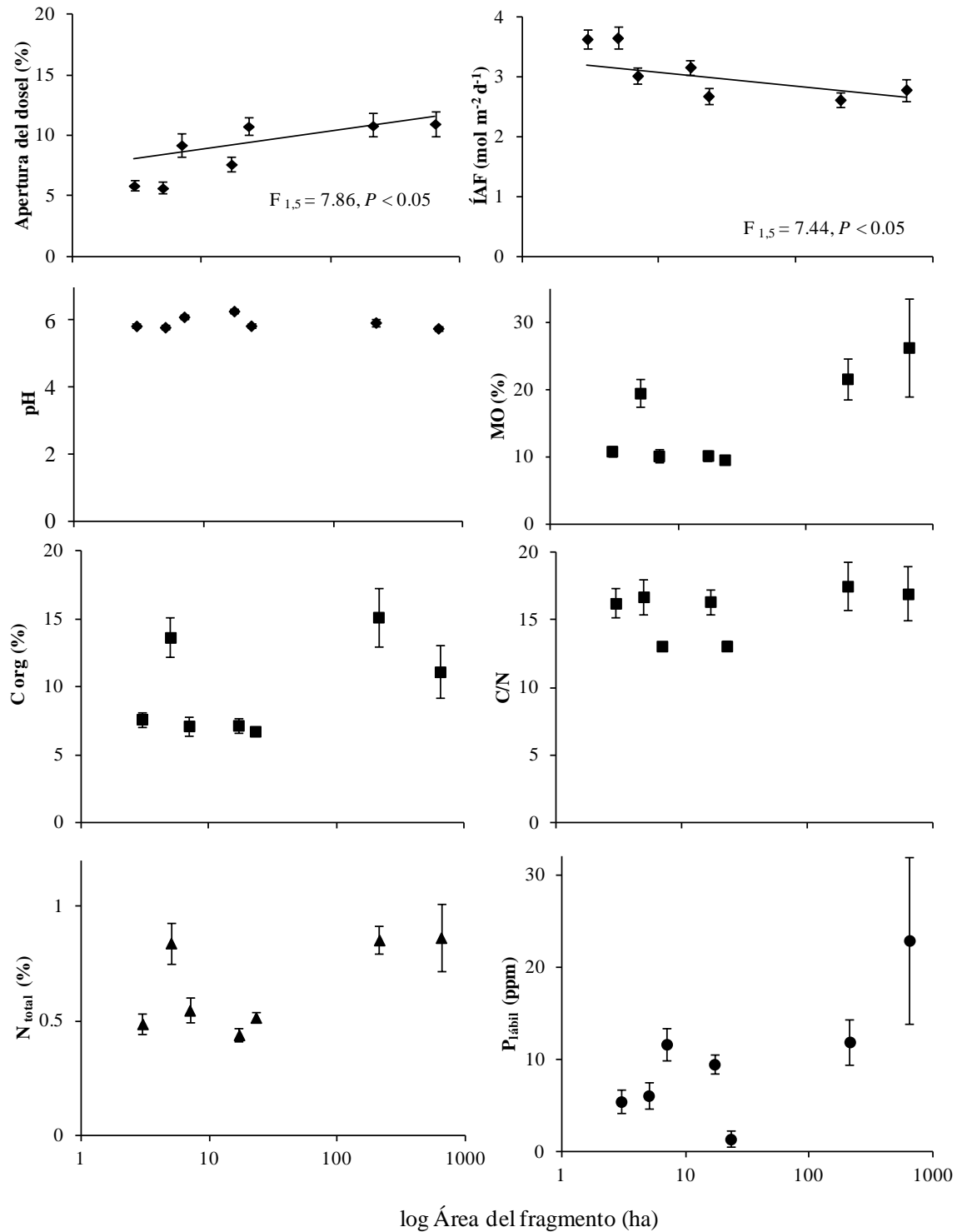
360 Las correlaciones significativas entre las variables edáficas son pocas (entre 3 y 8) y
361 no están relacionadas con el tamaño del fragmento. Por un lado, el fragmento 211 ha fue el que
362 tuvo el mayor número de correlaciones positivas y significativas y, por el otro, el
363 comportamiento del fragmento 640 ha fue semejante al de los fragmentos más pequeños,
364 mientras que el fragmento 23 ha se diferenció de todos. Dentro de las correlaciones significativas
365 y reiterativas de todos o casi todos los fragmentos, está la correlación entre la MO con el N_{total} y
366 la CIC y estos dos últimos entre sí (Figura 8).

367

368 **Discusión**

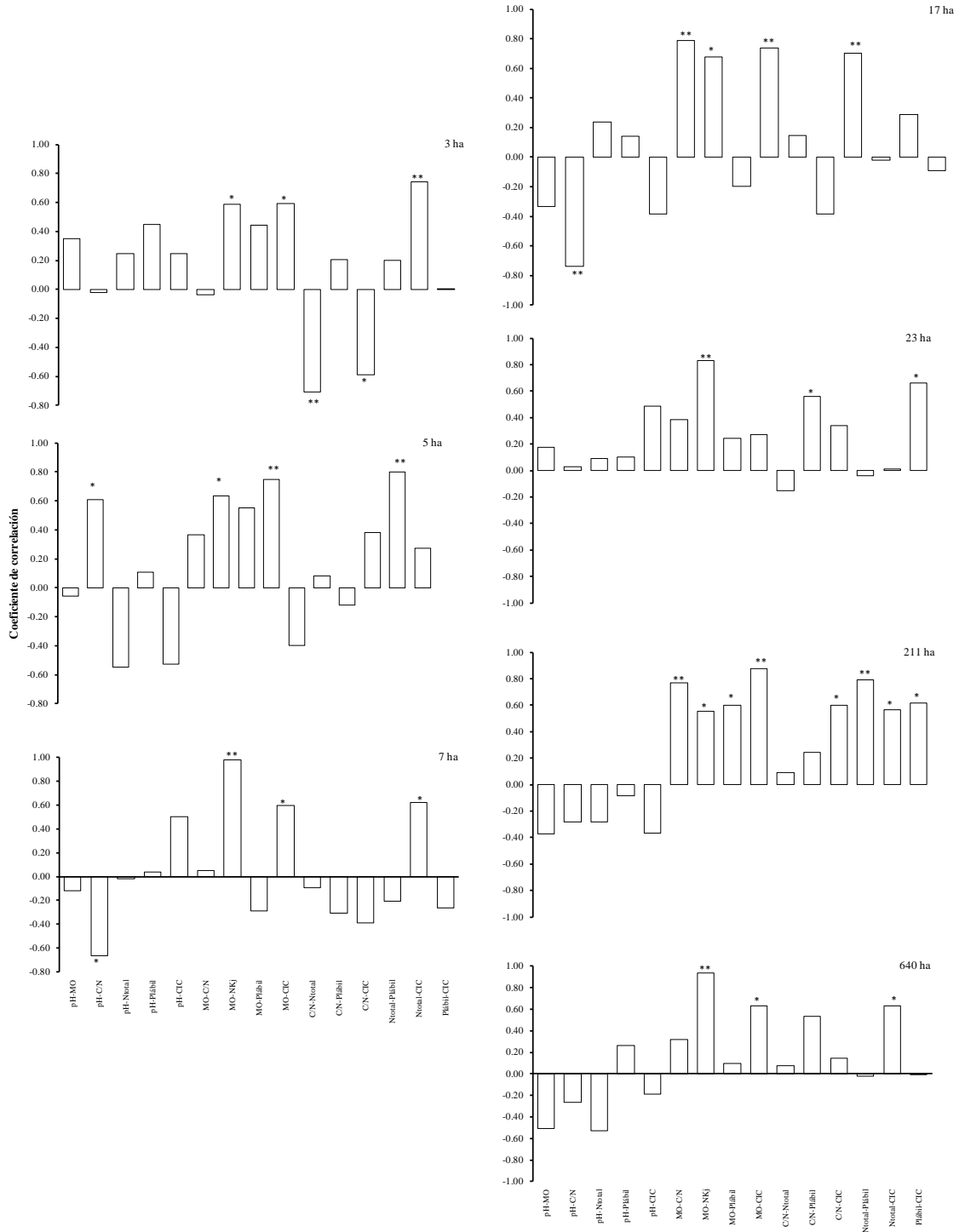
369 En todos los fragmentos predominaron las especies vegetales tolerantes a la sombra, aunque los
370 valores de importancia para los miembros de la familia Arecaceae fueron claramente mayores en
371 los fragmentos grandes, siendo su presencia la que explicó la separación de los fragmentos
372 grandes del resto, en términos florísticos. Tanto la concentración de fósforo lábil como la
373 capacidad de intercambio catiónico fueron las variables ambientales importantes para explicar la
374 separación de los fragmentos por semejanzas en composición florística o por tamaño.

375 Diversos estudios han señalado que la cubierta vegetal arbórea, ante el proceso de
376 fragmentación, tiende a modificarse por la desaparición de especies tolerantes a la sombra y
377 demandantes de luz no secundarias previamente establecidas (Brown y Lugo, 1994; Masera,
378 1996), ello favorece la entrada de luz y, por lo tanto, el establecimiento de especies de lianas y
379 demandantes de luz (Laurance et al., 2001; Brooks et al., 2002). En el caso de los fragmentos
380 estudiados, observamos que, a pesar de tener una menor apertura de dosel, la presencia de lianas



381

382 Figura 7. Valores promedio (± 1 E.E.) de las variables abióticas en función del logaritmo del área
 383 del fragmento; además, se muestra la línea de tendencia y los valores de F y P asociados cuando
 384 la regresión fue significativa. ÍÁF = índice de área foliar, MO = materia orgánica, C_{org} = carbono
 385 orgánico, C/N = proporción carbono orgánico y nitrógeno total, N_{total} = nitrógeno total, P_{ábil} =
 386 fósforo disponible.



387

388

389 Figura 8. Coeficientes de correlación entre las variables edáficas en cada uno de los fragmentos.

390 Nivel de significancia: * = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$.

391

392 y especies pioneras es mayor en los fragmentos de menor área; sin embargo, las diferencias entre
393 aperturas no van más allá de las 11 unidades, por lo que las diferencias en composición florística
394 pueden deberse más a factores intrínsecos de cada fragmento (Mejía, 2006) más que al tamaño de
395 éstos.

396 La estructura vertical de la vegetación, en conjunto con la distribución de individuos
397 por área basal, indica que todos los fragmentos estudiados presentan un alto potencial de
398 regeneración de la selva húmeda dada la abundancia de individuos jóvenes y no solamente los de
399 mayor tamaño.

400 En el mismo sentido, la mayor abundancia y riqueza de especies registrada en los
401 fragmentos de menor tamaño, en especial la de las tolerantes a la sombra, indica que estos
402 fragmentos tienen un estado de conservación semejante al de los fragmentos de mayor tamaño;
403 aunque, es importante mencionar que hay algunas especies vegetales tolerantes a la sombra, que
404 podrían ser consideradas como indicadoras del buen funcionamiento de un sitio de selva húmeda,
405 tal es el caso de *A. mexicanum* y de *Chamaedorea* spp., que tienen un menor número de
406 individuos conforme disminuye el área del fragmento, esta condición ya ha sido previamente
407 reportada para la misma zona (Arroyo-Rodríguez et al., 2007) y su ausencia puede ser un
408 indicador de que hay alteraciones en el funcionamiento del sistema.

409 Otro punto que destaca este análisis, es el hecho de que la similitud entre fragmentos
410 es baja por lo que el resguardo de solamente algunos de los fragmentos no favorece el
411 mantenimiento de la diversidad regional de la zona. Lo anterior, es un argumento más que apoya
412 la promoción de la conservación de todo el sistema a una escala espacial mucho más grande
413 (regional) que la que, en muchas ocasiones, se tiene presente para los planes de conservación.
414 La zona norte de la Reserva de la Biosfera ha sido la menos deforestada y mantiene un 24% de su
415 cobertura original, lo que puede explicar los resultados obtenidos en términos del tamaño del

416 fragmento y de la estructura de la vegetación, ya que se ha planteado que a una escala de paisaje,
417 si se mantiene un umbral mínimo de hábitat adecuado, el efecto de la reducción del tamaño se
418 aminora y las especies vegetales nativas de la selva húmeda son capaces de mantenerse a lo largo
419 del tiempo, tanto en fragmentos grandes como pequeños (Fahrig, 1998; Arroyo-Rodríguez et al.,
420 2009), hecho que no ocurre en la zona sur de la misma Reserva (Arroyo-Rodríguez y Mandujano,
421 2006).

422 Aunque también es posible considerar que el tiempo de relajación o de aislamiento
423 transcurrido es corto para muchas de las especies leñosas tolerantes a la sombra, que son de larga
424 vida, y que pueden estar interactuando dos situaciones. Por un lado, de acuerdo a la teoría de
425 biogeografía de islas (Cody 2006), probablemente todavía las tasas de extinción y de
426 colonización no han alcanzado el equilibrio y es por ello que siguen presentes con altos números
427 en los fragmentos pequeños y, por el otro, la presencia de individuos pre-fragmentación que no
428 han muerto está oscureciendo los efectos del área sobre este grupo ecológico. La conjunción de
429 ambos argumentos promueve que actualmente a más de 30 años de la formación de los
430 mencionados fragmentos, aún se observa una riqueza y diversidad vegetales muy altas para el
431 área que tienen, contrario a lo esperado. Sin embargo, también es importante mencionar que en
432 otro estudio realizado en los mismos fragmentos, la diversidad y la riqueza de especies arbóreas
433 menores de 1.5 m de altura, en particular, las tolerantes a la sombra, presentan el mismo
434 comportamiento, lo que indica que, después de más de tres décadas aún están ocurriendo
435 reclutamientos de muchas especies vegetales tolerantes a la sombra sin importar el tamaño del
436 fragmento (Sánchez-Gallen et al., 2010).

437 Las variables edáficas no estuvieron relacionadas con el tamaño del fragmento, a
438 pesar de que éste sí tuvo una influencia significativa sobre el número de especies y diversidad
439 vegetales, esto puede ser consecuencia de que las características del suelo están, antes que nada,

440 más relacionadas a una escala de paisaje con factores tales como el origen de la roca y la
441 geomorfología de la región. En particular, con respecto a esto último, los fragmentos 3, 7 y 23
442 están ubicados en un luvisol, mientras que los otros cuatro fragmentos (5, 17, 211 y 640) en un
443 andosol; ambos tipos tienen un origen geológico común, rocas ígneas extrusivas (carta INEGI
444 E15-1-4, escala 1:250 000, Campos 2004, García-Aguirre 2010). Esto no implica que a una
445 escala menor, hacia el interior de cada fragmento, la riqueza, diversidad y/o composición
446 vegetales no sean factores importantes para explicar las características edáficas, como se ha
447 resaltado en otros estudios (Gessner et al., 2010).

448 Algo a destacar es que los factores edáficos pueden dar cuenta del estado nutricional
449 de un ambiente y permiten evaluar de una manera gruesa el potencial de recuperación de un sitio
450 ante un disturbio. Por ejemplo, el contenido de MO es un parámetro considerado como uno de los
451 más sensibles en el suelo y se utiliza como indicador parcial de la fertilidad del mismo
452 (Escamilla, 2010), ya que influye sobre las características químicas y físicas de los suelos,
453 especialmente en los trópicos, y en aquéllos que son infértiles determina, en gran proporción, el
454 nivel de nutrientes y la CIC (Kauffman et al., 1998). En nuestro caso, los contenidos de MO entre
455 fragmentos se encuentran por arriba del 9 %, que describen un suelo relativamente fértil (Flores-
456 Delgadillo et al., 1999). Asimismo, es fundamental considerar que la proporción C/N está por
457 debajo de 20 en cualquiera de los fragmentos, lo que indica una MO de alta calidad y, por lo
458 tanto, de una más fácil descomposición propiciando una mayor liberación de nutrientes a corto
459 plazo (Barajas-Guzmán, com. pers.), lo que se refleja en los altos valores de fósforo disponible y
460 de nitrógeno total en todos los casos.

461 El análisis conjunto de todas las variables abióticas no permitió diferenciar los
462 fragmentos de acuerdo a los grupos que resultaron del análisis de su composición o por su
463 tamaño; probablemente esto se deba a la alta variación abiótica que se presenta en el interior de

464 cada fragmento, lo que genera condiciones ambientales muy particulares que favorecen el
465 establecimiento de una gran cantidad de especies vegetales, las que en ambientes más
466 homogéneos, no podrían darse (Nicotra et al., 1999; Kumar et al., 2006); es posible que el incluir
467 otras variables ambientales contribuya al entendimiento de las agrupaciones vegetales ahora
468 observadas en cada uno de ellos, por ejemplo, algunas otras variables podrían ser la humedad
469 ambiental y del suelo (Camargo y Kapos 1995), los tipos de agregados del suelo y su abundancia
470 (Posada *et al.*, en prep.), la cantidad de nitrógeno orgánico e inorgánico del suelo y la presencia
471 de otros organismos (en particular, mutualistas) entre otros (Berg, 2010).

472 En este estudio, las variables analizadas de la comunidad vegetal no se vincularon
473 con las variables abióticas seleccionadas, excepto por el tamaño del fragmento, que claramente
474 determinó de manera negativa la riqueza y diversidad de las especies vegetales.

475 El conocimiento del estado de la riqueza, diversidad y composición vegetales es
476 fundamental para evaluar el estado de conservación de un ambiente, mientras más cercanas al
477 original, más conservado, pero en un ambiente fragmentado como es la selva húmeda de Los
478 Tuxtlas, el hecho de que diversos fragmentos, sin importar su tamaño, alberguen una gran gama
479 de especies vegetales leñosas nativas que son poco compartidas entre ellos, resalta la importancia
480 de promover su conservación a una escala regional, donde se debe incluir la variación de los
481 factores abióticos para asegurar la variación vegetal a largo plazo.

482

483 **Agradecimientos**

484 Agradecemos a M. Sinaca, I. Gómez, O. Núñez, E. Delgadillo y D. Olivera por la ayuda en el
485 trabajo de campo y al personal de la Estación de Biología Tropical, UNAM, por su apoyo y
486 atenciones. A S. Castillo y G. Santibáñez por la asesoría en el análisis multivariado; también a
487 D.M. Moreno por la elaboración del mapa y a M.A. Romero Romero por solucionar cualquier
488 asunto que se presentó con los programas de cómputo. Asimismo, agradecemos a J.C. Flores-

489 Vázquez por la edición final. A los dueños de los fragmentos por permitirnos su acceso. El apoyo
490 económico fue proporcionado por SEMARNAT-CONACyT (proyecto 2002-c01-668). I. S-G
491 agradece a la DGAPA-UNAM por haberle otorgado una beca parcial, así como al Posgrado en
492 Ciencias Biológicas de la UNAM.

493

494 **Literatura citada**

495 Álvarez-Sánchez, J. y R. Becerra-Enríquez. 1996. Leaf decomposition in a Mexican tropical rain
496 forest. *Biotropica* 28:657-667.

497

498 Arroyo-Rodríguez, V. y S. Mandujano. 2006. The importance of tropical rain forest fragments to
499 the conservation of plant species diversity in Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation*
500 15:4159–4179.

501

502 Arroyo-Rodríguez, V., A. Aguirre, J. Benítez-Malvido y S. Mandujano. 2007. Impact of rain
503 forest fragmentation on the population size of a structurally important palm species: *Astrocaryum*
504 *mexicanum* at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* 132:198-206.

505

506 Arroyo-Rodríguez, V., E. Pineda, F. Escobar y J. Benítez-Malvido. 2009. Value of small patches
507 in the conservation of plant-species diversity in highly fragmented rainforest. *Conservation*
508 *Biology* 23:729-739.

509

510 Barajas-Guzmán, G. y J. Álvarez-Sánchez. 2003. The relationships between litter fauna and rates
511 of litter decomposition in a tropical rain forest. *Applied Soil Ecology* 24:91-100.

512

513 Benítez-Malvido, J. y M. Martínez-Ramos. 2003. Impact of forest fragmentation on understory
514 plant species richness in Amazonia. *Conservation Biology* 17:389-400.

515

516 Berg, P. M. 2010. Spatio-temporal structure in soil communities and ecosystem processes. *In*
517 *Community ecology. Processes, models, and applications*, A. H. Verhoef y J. P. Morin (eds.).
518 Oxford University Press, Oxford. p. 69-80.

519

520 Brooks, T. M., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B Fonseca., A. B. da Rylands, W. R.
521 Konstat, P. Flick, J. Pilgrim, S. Olfield, G. Magin y C. Hilton-Taylor. 2002. Habitat loss and
522 extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology* 6:91-100.

523

524 Brown, S. y A. Lugo. 1994. Rehabilitation of tropical lands: A key to sustaining development.
525 *Restoration Ecology* 2:97-111.

526

527 Camargo, J. L. C. y V. Kapos. 1995. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in
528 central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 11:205-221.

529

530 Campos, A. C. 2004, El suelo. *In Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*, S. Guevara-Sada, J.
531 Laborde-Dovalí y G. Sánchez-Ríos (eds.). Instituto de Ecología, A. C., Unión Europea. p. 181-
532 193.

533

534 Castillo-Campos, G. y J. Laborde-Dovalí. 2004. La vegetación. *In Los Tuxtlas. El paisaje de la*
535 *sierra*, S. Guevara-Sada, J. Laborde-Dovalí y G. Sánchez-Ríos (eds.). Instituto de Ecología, A. C.,
536 Unión Europea. p. 231-265.

537

538 CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2006. Mapa 1. *Programa de*
539 *conservación y manejo Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, México*. México, D.F. pp. 165.

540

541 Cody, M. L. 2006. *Plants on islands. Diversity and dynamics on a continental archipelago.*
542 University of California Press, Berkeley. 259 p.

543

544 García-Aguirre, M.C., R. Álvarez, R. Dirzo, M.A. Ortiz y M.M. Eng. 2010. Delineation of
545 biogeomorphic land units across a tropical natural and humanized terrain in Los Tuxtlas,
546 Veracruz, México. *Geomorphology 121*: 245-256.

547

548 Delgadillo, E. 2006. Análisis de la estructura de la vegetación en una zona de borde de una selva
549 tropical húmeda. Tesis, Fac. de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
550 67 p.

551

552 Escamilla, N. 2010. Características del suelo en un borde selva-potrero en Los Tuxtlas, Veracruz.
553 Tesis, Fac. de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 112 p.

554

555 Etchevers, B. J. D. 1992. Manual de métodos para análisis de suelos, plantas, aguas y
556 fertilizantes. Análisis rutinarios en estudios y programas de fertilidad. Laboratorio de fertilidad de
557 suelos, Colegio de Postgraduados, Montecillo, Estado de México. 125 p.

558

559 Fahrig, L. 1998. When does fragmentation of breeding habitat affect population survival?
560 *Ecological Modelling 105*:273–292.

561

562 Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology,*
563 *Evolution and Systematics* 34:487-515.

564

565 Favila, M. E. 2005. Diversidad alfa y beta de los escarabajos de estiércol (Scarabaeinae) en Los
566 Tuxtlas, México. *In* Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y
567 gama, G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.). *Monografías Tercer Milenio,*
568 Zaragoza, España. p. 209-219.

569

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

573

574 Frazer, G. W., C. D. Canham y K. P. Lertzman. 1999. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0:
575 Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour
576 fisheye photographs, users manual and program documentation. Copyright © 1999: Simon Fraser
577 University, Burnaby, British Columbia and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, Nueva
578 York. 36 p.

579

580 García-Aguirre, M. C., R. Álvarez, R. Dirzo, M. A. Ortiz y M. M. Eng. 2010. Delineation of
581 biogeomorphic land units across a tropical natural and humanized terrain in Los Tuxtlas,
582 Veracruz, México. *Geomorphology* 121:245-256.

583

584 Gentry, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on
585 environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75:1-34.
586

587 Gessner, M. O., C. M. Swan, C. K. Dang, B. G. McKie, R. D. Bardgett, D. H. Wall y S.
588 Hättenschwiler. 2010. Diversity meets decomposition. *Trends in Ecology and Evolution* 25:372-
589 380.

590

591 Herrera, J. M. y D. García. 2009. The role of remnant trees in seed dispersal through the matrix:
592 Being alone is not always so sad. *Biological Conservation* 142:149-158.

593

594 Herrera-Peraza, R., C. Hamel, F. Fernández, R. L. Ferrer y E. Furrázola. 2011. Soil-strain
595 compatibility: the key to effective use of arbuscular mycorrhizal inoculants? *Mycorrhiza* 21:183-
596 193.

597

598 Hill, J. L. y P. J. Curran. 2003. Area, shape and isolation of tropical forest fragments: effects on
599 tree species diversity and implications for conservation. *Journal of Biogeography* 30:1391-1403.
600

601 Hood, G. M. 2010. PopTools version 3.2.3. Available on the internet. URL Commonwealth
602 Scientific and Industrial Research Organisation (CSIRO), Australia.
603 <http://www.cse.csiro.au/poptools>; última consulta: 30.XII.2010.

604

605 Ibarra-Manríquez, G. y S. Sinaca-Colín. 1995. Lista florística comentada de la Estación de
606 Biología Tropical “Los Tuxtlas”, Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical* 43:75-115.
607

608 Ibarra-Manríquez, G. y S. Sinaca- Colín. 1996a. Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”,
609 Veracruz, México: Lista florística comentada (Mimosaceae a Verbenaceae). *Revista de Biología*
610 *Tropical* 44:41-60.
611

612 Ibarra-Manríquez, G. y S. Sinaca-Colín. 1996b. Lista comentada de plantas de la Estación de
613 Biología Tropical “Los Tuxtlas”, Veracruz, México: (Violaceae-Zingiberaceae). *Revista de*
614 *Biología Tropical* 44:427-447.
615

616 Kapos, V. 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian
617 Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 5:173-185.
618

619 Kauffman, S., W. Sombroek y S. Mantel. 1998. Soils of rainforests, characterization and major
620 constraints of dominant forest soils in the humid tropics. *In* *Soils of tropical forest ecosystems.*
621 *Characteristics, ecology and management*, Schulte A. y D. Ruhayat (eds.). Springer-Verlag,
622 Berlín. p. 9-20.
623

624 Kovach, W. L. 1998. MVSP – A multivariate statistical package for Windows, versión 3.1.
625 Kovach Computing, Pentraeth, Reino Unido.
626

627 Kumar, S., T. J. Stohlgren y G. W. Chong. 2006. Spatial heterogeneity influences native and
628 nonnative plant species richness. *Ecology* 87:3186–3199.
629

630 Laborde-Dovalí, J. 2004. La Reserva de la Biosfera. *In* Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra, S.
631 Guevara-Sada, J. Laborde-Dovalí y G. Sánchez-Ríos (eds.). Instituto de Ecología, A.C., Unión
632 Europea, Xalapa. p. 271-279.
633
634 Laborde-Dovalí, J., S. Guevara-Sada y G. Sánchez-Ríos. 2008. Tree and shrub seed dispersal in
635 pastures: the importance of rainforest trees outside forest fragments. *Écoscience* 15:6-16.
636
637 Laurance, W. F., D. Pérez-Salicrup, P. Delamônica, P. M. Fearnside, S. D'Angelo, A.
638 Jerozolinski, L. Pohl y T. E. Lovejoy. 2001. Rain forest fragmentation and the structure of
639 Amazonian liana communities. *Ecology* 82:105-116.
640
641 Lovejoy, T. E., R. O. Bierregaard, A. Rylands, J. Malcolm, C. Quintela, L. Harper, K. Brown, A.
642 Powell, H. Schubart y M. Hays. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest
643 fragments. *In* Conservation biology: the science of scarcity and diversity, M. E. Soulé (ed.).
644 Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. p. 257-287.
645
646 Masera, O. R. 1996. Deforestación y degradación forestal en México. Documentos de trabajo
647 núm. 19. GIRA, A. C. Pátzcuaro, México. 141 p.
648
649 McCune, B. y J. B. Grace. 2002. Analysis of ecological communities. MjM Software Design,
650 Gleneden Beach, Oregon. 300 p.
651
652 McGarigal, K., S. Cushman y S. Stafford. 2000. Multivariate statistics for wildlife and ecology
653 research. Springer-Verlag, Nueva York. 283 p.

654

655 Mejía, N. R. 2006. Dinámica de la comunidad de árboles de un bosque mesófilo de montaña en la
656 Sierra Madre del Sur (Oaxaca), México. Tesis, Fac. de Ciencias, Universidad Nacional
657 Autónoma de México. México, D.F. 93 p.

658

659 Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John
660 Wiley y Sons, Inc., Nueva York. 547 p.

661

662 Nicotra, A., L. R. Chazdon y S. Iriarte. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling
663 regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80:1908–1926.

664

665 Pimm, S. L. 2001. The world according to Pimm: a scientist audits the Earth. McGraw-Hill,
666 Nueva York. 293 p.

667

668 Olsen, S. R., C. V. Cole, F. S. Watanabe y L. A. Dean. 1954. Estimation of available phosphorus
669 in soils by extraction with sodium bicarbonate. USDA Circ. 939. Gobierno de EU, Print Office,
670 Washington, D. C. 18 p.

671

672 Sánchez-Gallen, I., F. J. Álvarez-Sánchez y J. Benítez-Malvido. 2010. Structure of the advanced
673 regeneration community in tropical rain forest fragments of Los Tuxtlas, Mexico. *Biological
674 Conservation* 143:2111–2118.

675

676 Seaby, R. M. H. y P. A. Henderson. 2006. Species diversity and richness. Ver. 4.0. Pisces
677 Conservation Ltd., IRC House Pennington Lymington, Hampshire, Reino Unido.

678

679 StatSoft, Inc. 2001. STATISTICA (data analysis software system), version 6. www.statsoft.com.

680

681 da Silva, J. M. C. y M. Tabarelli. 2000. Tree species impoverishment and the future of the

682 Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* 404:72-74.

683

684 SPSS. 2006. SPSS for Windows. Release 15.0. Statistical Package for Social Sciences Inc,

685 Chicago.

686

687 Tatsuoka, M. M. 1970. Discriminant analysis. The study of group differences. IPAT, Champaign,

688 Illinois. 57 p.

689

690 Whitmore, T. C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. *In* Tropical

691 forest remnants. Ecology, management, and conservation of fragmented communities, W. F.

692 Laurance y R. O. Bierregaard Jr. (eds.). The University of Chicago Press, Chicago. p. 3-12.

693

694 Williams-Linera, G. 1990. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in

695 Panama. *Journal of Ecology* 78:356-373.

696

697 Williams-Linera, G., V. Domínguez-Gastelú y M.-E. García-Zurita. 1998. Microenvironment and

698 floristics of different edges in a fragmented tropical rain forest. *Conservation Biology* 12:1091-

699 1102.

700

701

702 Apéndice 1. Listado de especies y el número de individuos (>1.5 m altura) registrados en cada
 703 uno de los fragmentos (3, 5, 7, 17, 23, 211 y 640 ha). Se incluye la densidad total por especie
 704 (DT) y el grupo ecológico al que corresponden (GE): pionera (P), tolerantes a la sombra (TS),
 705 demandantes de luz no secundarias (DLNS), lianas (L) y no determinado (ND).
 706

Familia	Especie	Clave	GE	3	5	7	17	23	211	640	DT
Acanthaceae	<i>Schaueria parviflora</i> (Leonard) T.F.Daniel	<i>Sch par</i>	P	0	0	0	2	0	0	2	4
Actinidiaceae	<i>Saurauia yasicae</i> Loes.	<i>Sau yas</i>	L	0	0	0	1	0	1	0	2
Anacardiaceae	<i>Spondias radlkoferi</i> Donn.Sm.	<i>Spo rad</i>	TS	2	5	1	2	2	1	1	14
	<i>Tapirira mexicana</i> Marchand	<i>Tap mex</i>	TS	0	0	0	0	1	0	2	3
Annonaceae	<i>Cymbopetalum baillonii</i> R.E.Fr.	<i>Cym bai</i>	TS	14	1	2	5	11	2	2	37
	<i>Guamia</i> sp.	<i>Gua sp.</i>	TS	1	1	0	2	1	0	0	5
	<i>Malmea depressa</i> R.E.Fr.	<i>Mal dep</i>	TS	0	0	0	1	0	1	0	2
	<i>Rollinia jimenezii</i> Saff.	<i>Rol jim</i>	P	0	6	3	0	0	0	0	9
	<i>Rollinia mucosa</i> Jacq.	<i>Rol muc</i>	P	0	1	2	1	0	0	0	4
Apocynaceae	<i>Aspidosperma megalocarpon</i> Müll.Arg.	<i>Asp meg</i>	DLNS	0	0	1	0	2	2	1	6
	<i>Forsteronia viridescens</i> S.F.Blake	<i>For vir</i>	L	2	0	0	0	0	0	0	2
	<i>Stemmadenia donnell-smithii</i> Woodson	<i>Ste don</i>	P	7	9	1	5	5	1	1	29
	<i>Tabernaemontana alba</i> Mill.	<i>Tab alb</i>	P	2	3	8	0	0	0	0	13
	<i>Tabernaemontana arborea</i> Rose	<i>Tab arb</i>	P	5	12	4	3	2	0	0	26
	<i>Thevetia ahouai</i> A.DC.	<i>The aho</i>	P	0	0	1	0	0	0	0	1
Aquifoliaceae	<i>Ilex quercetorum</i> I.M.Johnst.	<i>Ile que</i>	DLNS	0	0	1	0	0	0	0	1
	<i>Ilex valerioi</i> Standl.	<i>Ile val</i>	TS	0	0	1	0	0	2	0	3
Araliaceae	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	<i>Den arb</i>	TS	20	1	6	1	5	1	8	42
Arecaceae	<i>Astrocaryum mexicanum</i> Liebm.	<i>Ast mex</i>	TS	20	18	31	70	51	169	187	546
	<i>Bactris mexicana</i> Mart.	<i>Bac mex</i>	TS	2	1	2	0	1	2	3	11
	<i>Chamaedorea alternans</i> H.Wendl.	<i>Cha alt</i>	TS	7	4	0	9	1	25	34	80
	<i>Chamaedorea ernesti-augusti</i> H.Wendl.	<i>Cha ern</i>	TS	0	0	4	0	0	14	5	23
	<i>Chamaedorea oblongata</i> Mart.	<i>Cha obl</i>	TS	0	0	0	26	0	1	1	28
	<i>Chamaedorea pinnatifrons</i> Oerst.	<i>Cha pin</i>	TS	0	2	0	7	0	15	20	44
	<i>Scheelea liebmannii</i> Becc.	<i>Sch lie</i>	TS	0	0	0	3	0	0	0	3
Aristolochiaceae	<i>Aristolochia ovalifolia</i> Duch.	<i>Ari ova</i>	L	0	0	1	0	0	0	0	1
Asclepiadaceae	<i>Marsdenia macrophylla</i> E.Fourn.	<i>Mar mac</i>	ND	0	1	0	0	0	0	0	1
Asteraceae	<i>Eupatorium galeottii</i> B.L.Rob.	<i>Eup gal</i>	P	2	1	39	6	0	4	2	54
	<i>Eupatorium morifolium</i> Mill.	<i>Eup mor</i>	P	0	0	2	0	0	0	0	2
Bignoniaceae	<i>Amphitecna tuxtliensis</i> A.H.Gentry	<i>Amp tux</i>	TS	2	1	1	0	2	2	2	10
	<i>Arrabidaea verrucosa</i> (Standl.)A.H.Gentry	<i>Arr ver</i>	L	0	1	0	0	0	0	0	1
	<i>Callichlamys latifolia</i> K.Schum.	<i>Cal lat</i>	L	1	0	0	0	0	0	0	1
Bombacaceae	<i>Bernoullia flammea</i> Oliv.	<i>Ver fla</i>	TS	0	0	0	0	1	1	2	4
	<i>Quararibea funebris</i> (La Llave) Vischer	<i>Qua fun</i>	TS	0	1	0	1	3	0	2	7
	<i>Quararibea yunckeri</i> Standl.	<i>Qua yun</i>	TS	3	0	0	1	1	3	2	10
Boraginaceae	<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Cham.	<i>Cor all</i>	P	0	0	0	1	0	0	0	1
	<i>Cordia megalantha</i> S.F.Blake	<i>Cor meg</i>	DLNS	2	3	1	0	0	0	0	6
	<i>Cordia stellifera</i> I.M.Johnst.	<i>Cor ste</i>	TS	0	0	0	1	0	0	0	1
	<i>Rochefortia lundellii</i>	<i>Roc lun</i>	TS	0	0	2	0	0	0	0	2
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	<i>Bur sim</i>	DLNS	4	2	6	4	0	0	0	16
Caesalpinaceae	<i>Cynometra retusa</i> Britton & Rose	<i>Cyn ret</i>	DLNS	2	0	0	0	0	2	0	4
	<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith in A.C.Sm.	<i>Dia gui</i>	DLNS	0	0	0	0	0	1	0	1
	<i>Senna multijuga</i> (Rich.) H.S.Irwin & Barneby	<i>Sen mul</i>	TS	3	0	0	0	0	0	0	3
	<i>Senna papillosa</i> (Britton & Rose) H.S.Irwin & Barneby	<i>Sen pap</i>	P	3	0	0	0	1	0	0	4
Capparaceae	<i>Capparis baduicca</i> L.	<i>Cap bad</i>	TS	7	0	1	11	6	1	5	31
	<i>Capparis mollicella</i> Standl.	<i>Cap mol</i>	TS	0	1	0	0	0	3	1	5
	<i>Crateva tapia</i> L.	<i>Cra tap</i>	TS	1	0	0	0	3	2	0	6
Caricaceae	<i>Carica papaya</i> L.	<i>Car pap</i>	TS	0	2	0	0	0	0	0	2
	<i>Jacaratia dolichaula</i> (Donn.Sm.) Woodson	<i>Jac dol</i>	TS	0	0	0	0	0	1	2	3
Cecropiaceae	<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	<i>Cec obt</i>	P	2	4	1	0	0	1	2	10

707

708 Apéndice 1 (cont.)
709

Familia	Especie	Clave	GE	3	5	7	17	23 h:	211	640	DT	
Celastraceae	<i>Crossopetalum parviflorum</i> (Hemsl.) Lundell	<i>Cro par</i>	TS	0	0	0	0	1	0	0	1	
	<i>Hippocratea celastroides</i> Kunth	<i>Hip cel</i>	L	0	1	0	0	0	0	0	1	
	<i>Maytenus schippii</i> Lundell	<i>May sch</i>	TS	0	0	0	0	1	1	4	6	
	<i>Perrottetia longistylis</i> Rose	<i>Per lon</i>	TS	1	0	3	0	1	0	0	5	
	<i>Salacia megistophylla</i> Standl.	<i>Sal meg</i>	L	11	3	0	0	2	1	2	19	
Chrysobalanac	<i>Couepia polyandra</i> Rose	<i>Cou pol</i>	DLNS	0	0	4	0	2	0	1	7	
	<i>Hirtella triandra</i> Sw.	<i>Hir tri</i>	TS	0	0	0	0	0	1	1	2	
Clusiaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	<i>Cal bra</i>	DLNS	0	0	0	4	6	0	0	10	
	<i>Rheedia edulis</i> Planch. & Triana	<i>Rhe edu</i>	TS	0	2	12	12	7	3	6	42	
Connaraceae	<i>Connarus schultesii</i> Standl. ex R.E.Schult.	<i>Con sch</i>	L	0	0	0	0	3	1	0	4	
Ebenaceae	<i>Diospyros digyna</i> Jacq.	<i>Dio dig</i>	TS	0	0	0	5	1	0	0	6	
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum panamense</i> Turcz.	<i>Ery pan</i>	TS	0	2	0	0	0	0	0	2	
Euphorbiaceae	<i>Acalypha diversifolia</i> Jacq.	<i>Aca div</i>	P	3	4	2	5	1	0	0	15	
	<i>Acalypha macrostachya</i> Jacq.	<i>Aca mac</i>	P	0	0	0	2	0	0	0	2	
	<i>Acalypha skutchii</i> L.M.Johnst.	<i>Aca sku</i>	TS	7	0	0	0	0	0	2	9	
	<i>Adelia barbinervis</i> Cham. & Schldtl.	<i>Ade bar</i>	TS	0	0	0	2	0	0	0	2	
	<i>Alchornea latifolia</i> Sw.	<i>Alc lat</i>	DLNS	5	5	1	1	0	1	0	13	
	<i>Cnidocolus multilobus</i> (Pax) L.M.Johnst.	<i>Cni mul</i>	P	0	0	1	0	0	0	0	1	
	<i>Croton pyramidalis</i> Donn.Sm.	<i>Cro pyr</i>	P	1	0	2	0	0	0	0	3	
	<i>Croton schiedeana</i> Schldtl.	<i>Cro sch</i>	P	9	11	21	2	16	1	3	63	
	<i>Omphalea oleifera</i> Hemsl.	<i>Omp ole</i>	DLNS	1	20	8	12	0	0	6	47	
	<i>Sapium nitidum</i> Alain	<i>Sap nit</i>	TS	5	8	4	1	1	0	0	19	
	<i>Tetrorchidium rotundatum</i> Standl.	<i>Tet rot</i>	P	2	2	0	0	1	0	0	5	
	Fabaceae	<i>Dussia mexicana</i> Harms	<i>Dus mex</i>	DLNS	3	1	1	0	0	1	0	6
		<i>Erythrina folkersii</i> Krukoff & Moldenke	<i>Ery fol</i>	TS	2	2	1	2	1	1	0	9
<i>Lonchocarpus cruentus</i> Lundell		<i>Lon cru</i>	DLNS	0	2	0	0	0	0	0	2	
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i> Benth.		<i>Lon gua</i>	TS	0	0	2	3	0	1	0	6	
<i>Machaerium floribundum</i> Benth.		<i>Mac flo</i>	L	6	0	1	0	0	0	4	11	
<i>Platymiscium pinnatum</i> (Jacq.) Dugand		<i>Pla pin</i>	DLNS	0	2	0	1	0	0	0	3	
<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl		<i>Pte roh</i>	TS	1	1	3	3	1	0	0	9	
<i>Swartzia guatemalensis</i> Pittier		<i>Swa gua</i>	TS	3	0	0	4	2	2	0	11	
<i>Vatairea lundellii</i> (Standl.) Killip ex Record		<i>Vat lun</i>	DLNS	0	0	0	0	1	0	0	1	
Flacourtiaceae		<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	<i>Cas syl</i>	TS	0	3	1	0	1	0	0	5
	<i>Casearia tacanensis</i> Lundell	<i>Cas tac</i>	TS	0	0	1	0	0	0	0	1	
	<i>Lunania mexicana</i> Brandege	<i>Lun mex</i>	TS	0	0	0	0	0	0	2	2	
Lacistemataceae	<i>Lacistema aggregatum</i> (P.J.Bergius) Rusby	<i>Lac agg</i>	TS	1	0	0	0	0	0	0	1	
Lamiaceae	<i>Aegiphila costaricensis</i> Moldenke	<i>Aeg cos</i>	TS	1	1	0	0	0	6	1	9	
Lauraceae	<i>Licaria velutina</i> van der Werff	<i>Lic vel</i>	TS	0	0	24	0	1	0	0	25	
	<i>Nectandra ambigens</i> (S.F.Blake) C.K.Allen	<i>Nec amb</i>	DLNS	9	3	0	3	16	1	3	35	
	<i>Nectandra hihua</i> Ruiz & Pav.	<i>Nec hih</i>	DLNS	0	0	0	0	0	1	0	1	
	<i>Nectandra lundellii</i> C.K.Allen	<i>Nec lun</i>	TS	0	0	11	0	18	0	0	29	
	<i>Nectandra reticulata</i> Mez	<i>Nec ret</i>	TS	1	8	0	0	0	0	0	9	
	<i>Nectandra salicifolia</i> Kunth	<i>Nec sal</i>	TS	0	0	2	10	0	0	0	12	
	<i>Nectandra</i> sp.	<i>Nec sp.</i>	ND	0	12	0	0	0	0	0	12	
	<i>Ocotea dendrodaphne</i> Mez	<i>Oco den</i>	TS	1	0	0	2	1	0	2	6	
	<i>Ocotea uxpanapana</i> T.Wendt & van der Werff	<i>Oco uxp</i>	TS	1	0	0	0	0	1	0	2	
	<i>Ocotea verticillata</i> Rohwer	<i>Oco ver</i>	TS	0	1	0	1	5	0	0	7	
	<i>Persea americana</i> Mill.	<i>Per ame</i>	DLNS	1	0	0	0	0	0	0	1	
Loganiaceae	<i>Strychnos tabascana</i> Sprague & Sandwith	<i>Str tab</i>	L	0	0	1	0	3	0	0	4	

710
711

712 Apéndice 1 (cont.)

Familia	Especie	Clave	GE	3	5	7	17	23 h:	211	640
Malpighiaceae	<i>Bunchosia lindeniana</i> A.Juss.	<i>Bun lin</i>	TS	0	0	0	1	5	3	0
	<i>Heteropterys laurifolia</i> (L.) A.Juss.	<i>Het lau</i>	L	1	1	2	0	0	0	0
	<i>Hiraea jagifolia</i> (DC.) A.Juss.	<i>Hir fag</i>	L	1	0	0	0	0	0	1
Malvaceae	<i>Hampea nutricia</i> Fryxell	<i>Ham nut</i>	P	4	8	2	2	1	1	1
	<i>Robinsonella mirandae</i> Gómez Pompa	<i>Rob mir</i>	TS	1	0	0	3	0	0	0
Meliaceae	<i>Cedrela odorata</i> L.	<i>Ced odo</i>	DLNS	0	3	1	0	0	0	0
	<i>Guarea glabra</i> Vahl	<i>Gua gla</i>	TS	5	3	4	9	10	2	12
	<i>Guarea grandifolia</i> DC.	<i>Gua gra</i>	TS	3	3	1	0	1	0	2
	<i>Trichilia breviflora</i> S.F.Blake & Standl.	<i>Tri bre</i>	TS	6	2	3	4	9	1	3
	<i>Trichilia havanensis</i> Jacq.	<i>Tri hav</i>	TS	0	1	0	0	0	0	0
	<i>Trichilia martiana</i> C.DC.	<i>Tri mar</i>	TS	0	2	1	1	1	0	2
	<i>Trichilia moschata</i> Sw.	<i>Tri mos</i>	TS	0	0	1	2	1	2	4
Menispermaceae	<i>Abuta panamensis</i> (Standl.) Krukoff & Barneby	<i>Abu pan</i>	L	1	0	0	0	0	0	0
	<i>Hyperbaena mexicana</i> Miers	<i>Hyp mex</i>	L	0	0	0	0	0	0	1
Mimosaceae	<i>Acacia cornigera</i> (L.) Willd.	<i>Aca cor</i>	P	0	6	2	0	0	0	0
	<i>Acacia mayana</i> Lundell	<i>Aca may</i>	P	0	0	0	0	3	0	0
	<i>Albizia purpusii</i> Britton & Rose	<i>Alb pur</i>	DLNS	0	0	1	0	0	0	0
	<i>Cojoba arborea</i> (L.) Britton & Rose	<i>Cojarb</i>	TS	0	0	0	0	0	1	2
	<i>Inga acrocephala</i> Steud.	<i>Ing acr</i>	DLNS	3	0	7	2	0	0	1
	<i>Inga paterno</i> Harms	<i>Ing pat</i>	DLNS	2	0	0	0	2	0	1
	<i>Inga pavoniana</i> G.Don	<i>Ing pav</i>	DLNS	0	0	2	0	0	1	0
	<i>Inga quaternata</i> Poepp.	<i>Ing qua</i>	TS	4	0	2	0	1	0	0
	<i>Inga sinacae</i> M.Sousa	<i>Ing sin</i>	TS	0	0	0	0	0	1	0
	<i>Pithecellobium hymenaeifolium</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.)	<i>Pit hym</i>	TS	0	0	0	3	0	0	0
Monimiaceae	<i>Mollinedia viridiflora</i> Tolm.	<i>Mol vir</i>	TS	0	1	4	0	2	0	0
	<i>Siparuna andina</i> A.DC.	<i>Sip and</i>	P	4	10	8	3	11	1	2
Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	<i>Bro ali</i>	DLNS	3	1	2	6	3	0	4
	<i>Clarisia biflora</i> Ruiz & Pav.	<i>Cla bif</i>	TS	3	0	0	2	0	0	0
	<i>Ficus tecolutensis</i> Miq.	<i>Fic tec</i>	DLNS	2	2	0	0	0	0	0
	<i>Ficus yoponensis</i> Desv.	<i>Fic yop</i>	DLNS	0	0	2	2	0	1	0
	<i>Poulsenia armata</i> (Miq.) Standl.	<i>Pou arm</i>	TS	10	1	3	1	14	3	4
	<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i> Donn.Sm.	<i>Pse oxy</i>	TS	17	6	8	8	20	19	23
	<i>Trophis mexicana</i> (Liebm.) Bureau	<i>Tro mex</i>	TS	10	16	31	39	34	12	25
Myristicaceae	<i>Virola guatemalensis</i> Warb.	<i>Vir gua</i>	TS	0	0	0	0	0	2	1
Myrsinaceae	<i>Icacorea compressa</i> (Kunth) Standl.	<i>Ica com</i>	TS	2	0	1	0	0	2	0
	<i>Oerstedianthus brevipes</i> (Lundell) Lundell	<i>Oer bre</i>	TS	2	0	1	1	2	0	0
	<i>Parathesis lenticellata</i> Lundell	<i>Par len</i>	TS	0	0	0	0	0	1	0
	<i>Parathesis macronema</i> Bullock	<i>Par mac</i>	TS	0	0	0	1	0	0	0
Myrtaceae	<i>Calyptanthus chiapensis</i> Lundell	<i>Cal chi</i>	TS	0	0	0	1	0	0	0
	<i>Eugenia acapulcensis</i> Steud.	<i>Eug aca</i>	TS	10	0	2	2	0	0	0
	<i>Eugenia capuli</i> (Schlttdl. & Cham.) Hook. & Arn.	<i>Eug cap</i>	P	1	2	0	0	1	0	0
	<i>Eugenia colipensis</i> O.Berg	<i>Eug col</i>	TS	0	0	1	0	2	0	0
	<i>Eugenia inirebensis</i> P.E.Sánchez	<i>Eug ini</i>	TS	2	0	2	0	0	4	0
	<i>Eugenia mexicana</i> Steud.	<i>Eug mex</i>	TS	3	4	2	5	3	1	0
	<i>Eugenia</i> spl	<i>Eug spl</i>	ND	0	0	3	0	0	0	0
ND	Spl	Spl	ND	0	0	12	0	0	0	0
Nyctaginaceae	<i>Neea psychotrioides</i> Donn.Sm.	<i>Nee psy</i>	TS	0	0	1	0	0	1	0
	<i>Pisonia aculeata</i> L.	<i>Pis acu</i>	L	0	1	0	0	0	0	0
Ochnaceae	<i>Ouratea aff. tuerckheimii</i> Donn.Sm.	<i>Our tue</i>	TS	2	0	0	1	0	2	0
Piperaceae	<i>Piper aequale</i> Vahl	<i>Pip aeq</i>	TS	0	2	4	9	8	2	1
	<i>Piper amalago</i> L.	<i>Pip ama</i>	TS	2	5	3	3	11	3	5

714 Apéndice 1 (cont.)

Familia	Especie	Clave	GE	3	5	7	17	23 h	211	640 DT	
Piperaceae	<i>Piper auritum</i> Kunth	<i>Pip aur</i>	TS	0	1	0	0	0	0	1	
	<i>Piper hispidum</i> Sw.	<i>Pip his</i>	P	0	6	0	1	0	2	9	
	<i>Piper lapathifolium</i> Steud.	<i>Pip lap</i>	TS	2	1	0	0	0	1	4	
	<i>Piper psilorhachis</i> C.DC.	<i>Pip psi</i>	TS	0	1	0	0	0	0	1	
	<i>Piper sanctum</i> Miq.	<i>Pip san</i>	TS	1	32	2	2	0	1	40	
Polygonaceae	<i>Coccoloba hondurensis</i> Lundell	<i>Coc hon</i>	TS	3	8	4	1	5	4	27	
	<i>Coccoloba matudae</i> Lundell	<i>Coc mat</i>	TS	0	0	1	0	0	0	1	
Rubiaceae	<i>Alibertia edulis</i> A.Rich.	<i>Ali edu</i>	TS	0	0	1	0	0	0	1	
	<i>Faramea occidentalis</i> (L.) A.Rich.	<i>Far occ</i>	TS	1	0	14	10	2	5	40	
	<i>Hamelia longipes</i> Standl.	<i>Ham lon</i>	DLNS	0	2	3	1	0	2	10	
	<i>Hamelia patens</i> Jacq.	<i>Ham pat</i>	P	0	3	0	0	0	0	3	
	<i>Posoqueria latifolia</i> Roem. & Schult.	<i>Pos lat</i>	TS	0	0	0	0	0	1	2	
	<i>Psychotria chiapensis</i> Standl.	<i>Psy chi</i>	TS	20	2	15	13	14	1	66	
	<i>Psychotria faxlucens</i> Lorence & Dwyer	<i>Psy fax</i>	TS	0	0	0	0	0	9	9	
	<i>Psychotria flava</i> Oerst.	<i>Psy fla</i>	P	16	0	2	0	2	2	23	
	<i>Psychotria limonensis</i> K.Krause	<i>Psy lim</i>	TS	1	2	0	1	3	0	7	
	<i>Psychotria papantlensis</i> Hemsl.	<i>Psy pap</i>	TS	1	0	0	0	2	0	3	
	<i>Psychotria sarapiquensis</i> Standl.	<i>Psy sar</i>	TS	0	0	0	0	0	1	1	
	<i>Psychotria simiarum</i> Standl.	<i>Psy sim</i>	TS	1	0	0	1	1	4	10	
	<i>Psychotria veracruzensis</i> Lorence & Dwyer	<i>Psy ver</i>	TS	0	0	0	0	2	0	2	
	<i>Randia pterocarpa</i> Lorence & Dwyer	<i>Ran pte</i>	TS	1	1	1	0	2	0	4	9
	<i>Randia retroflexa</i> Lorence & M.Nee	<i>Ran ret</i>	L	2	0	0	0	0	1	0	3
	<i>Rondeletia galeotii</i> Standl.	<i>Ron gal</i>	TS	0	0	0	0	3	0	0	3
<i>Sommeria arborescens</i> Schltld.	<i>Som arb</i>	TS	0	0	0	0	0	0	1	1	
Rutaceae	<i>Zanthoxylum kellermanii</i> P.Wilson	<i>Zan kel</i>	TS	0	11	2	1	0	0	14	
	<i>Zanthoxylum procerum</i> Donn.Sm.	<i>Zan pro</i>	TS	1	0	0	0	0	0	1	
Sapindaceae	<i>Allophylus campstostachys</i> S.F.Blake	<i>All cam</i>	TS	4	1	1	1	8	0	15	
	<i>Cupania glabra</i> Sw.	<i>Cup gla</i>	P	2	1	2	0	3	0	8	
	<i>Paullinia clavigera</i> Schltld.	<i>Pau cla</i>	L	1	0	0	0	0	0	1	
	<i>Paullinia costata</i> Schltld. & Cham.	<i>Pau cos</i>	L	1	1	0	0	0	0	2	
	<i>Sapindus saponaria</i> L.	<i>Sap sap</i>	TS	0	0	0	1	0	0	1	
Sapotaceae	<i>Serjania goniocarpa</i> Radlk.	<i>Ser gon</i>	L	0	1	0	0	0	0	1	
	<i>Manilkara zapota</i> (L.) Royen	<i>Man zap</i>	TS	0	0	0	0	2	0	2	
	<i>Pouteria campechiana</i> (Kunth) Baehni	<i>Pou cam</i>	TS	0	0	1	0	0	0	1	
	<i>Pouteria durlandii</i> (Standl.) Baehni	<i>Pou dur</i>	TS	5	2	5	11	4	3	32	
	<i>Pouteria reticulata</i> (Engl.) Eyma	<i>Pou ret</i>	TS	0	0	0	0	2	3	5	
	<i>Pouteria rhynchocarpa</i> T.D.Penn.	<i>Pou rhy</i>	TS	7	0	1	1	8	1	20	
	<i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H.E.Moore & Stearn	<i>Pou sap</i>	TS	0	0	0	0	2	0	2	
Solanaceae	<i>Sideroxylon persimile</i> (Hemsl.) T.D.Penn.	<i>Sid per</i>	DLNS	0	0	0	0	0	1	1	
	<i>Sideroxylon portoricense</i> Urb.	<i>Sid por</i>	TS	5	1	0	0	4	1	14	
	<i>Cestrum oblongifolium</i> Schltld.	<i>Ces obl</i>	P	0	0	0	0	1	0	1	
Staphyleaceae	<i>Cestrum racemosum</i> Ruiz & Pav.	<i>Ces rac</i>	P	0	6	0	0	0	0	6	
	<i>Lycianthes heteroclitia</i> Bitter	<i>Lyc het</i>	L	1	0	0	0	0	1	2	
Theophrastaceae	<i>Turpinia occidentalis</i> (Sw.) G.Don	<i>Tur occ</i>	DLNS	2	0	0	0	2	2	6	
Tiliaceae	<i>Deherainia smaragdina</i> (Linden) Decne.	<i>Deh sma</i>	TS	0	0	0	15	0	0	15	
	<i>Heliocharis appendiculatus</i> Turcz.	<i>Hel app</i>	P	0	0	0	0	1	1	2	
Ulmaceae	<i>Mortoniendron guatemalense</i> Standl. & Steyerm.	<i>Mor gua</i>	DLNS	0	0	1	1	1	0	3	
	<i>Pleuranthodendron lindenii</i> (Turcz.) Sleumer	<i>Ple lin</i>	P	14	0	0	5	0	2	21	
	<i>Trichospermum galeotii</i> (Turcz.) Kosterm.	<i>Tri gal</i>	P	0	0	0	1	0	1	2	
Violaceae	<i>Ampelocera hotteii</i> Standl.	<i>Amp hot</i>	DLNS	4	0	0	0	4	1	9	
	<i>Celís iguanaea</i> (Jacq.) Sarg.	<i>Cel igu</i>	L	0	1	0	0	0	0	1	
	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	<i>Tre mic</i>	TS	0	3	0	0	0	0	3	
Urticaceae	<i>Myriocarpa longipes</i> Liebm.	<i>Myr lon</i>	P	17	28	28	32	5	18	143	
	<i>Ureca caracasana</i> (Jacq.) Gaudich. ex Griseb.	<i>Ure car</i>	P	1	3	0	0	0	0	4	
	<i>Ureca elata</i> (Sw.) Griseb.	<i>Ure ela</i>	P	0	0	1	1	0	4	6	
Verbenaceae	<i>Citharexylum affine</i> D.Don	<i>Cit aff</i>	DLNS	1	0	0	0	0	0	1	
Violaceae	<i>Orthion oblanceolatum</i> Lundell	<i>Ort obl</i>	TS	2	0	2	1	10	0	18	
	<i>Rinorea guatemalensis</i> Bartlett	<i>Rin gua</i>	TS	0	0	0	3	0	1	4	
	<i>Rinorea hummelii</i> Sprague	<i>Rin hum</i>	TS	0	0	0	9	4	6	27	
Vochysiaceae	<i>Vochysia guatemalensis</i> Donn.Sm.	<i>Voc gua</i>	TS	0	2	0	0	1	1	2	

717 Apéndice 2. Índice de Valor de Importancia (IVI) de las especies que contribuyen con *ca.* 50%
 718 del IVI total de cada uno de los fragmentos.

719

Especie	Área del fragmento (ha)						
	3	5	7	17	23	211	640
<i>Astrocaryum mexicanum</i>	10.54	9.79	15.40	33.70	23.76	99.39	80.45
<i>Chamaedorea alternans</i>	---	---	---	---	---	11.43	13.20
<i>Poulsenia armata</i>	17.09	---	---	7.56	22.22	---	12.97
<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	10.21	---	---	---	12.35	---	11.06
<i>Trophis mexicana</i>	5.62	11.27	15.37	18.93	15.27	---	10.53
<i>Sideroxylon persimile</i>	---	---	---	---	---	---	9.94
<i>Nectandra ambigens</i>	---	---	---	---	7.06	---	8.78
<i>Chamaedorea pinnatifrons</i>	---	---	---	---	---	---	7.86
<i>Dendropanax arboreus</i>	15.95	---	8.94	---	---	---	---
<i>Psychotria chiapensis</i>	12.66	---	---	---	---	---	---
<i>Dussia mexicana</i>	11.16	---	---	---	---	---	---
<i>Cymbopetalum baillonii</i>	10.15	---	---	---	---	---	---
<i>Spondias radlkoferi</i>	10.08	8.53	---	---	---	---	---
<i>Myriocarpa longipes</i>	9.40	17.75	14.34	15.81	---	9.95	---
<i>Eugenia acapulcensis</i>	8.38	---	---	---	---	---	---
<i>Psychotria flava</i>	8.10	---	---	---	---	---	---
<i>Pleuranthodendron lindenbergii</i>	7.93	---	---	---	---	---	---
<i>Coccoloba hondurensis</i>	7.28	---	---	---	---	22.13	---
<i>Brosimum alicastrum</i>	6.69	---	---	---	9.71	---	---
<i>Piper sanctum</i>	---	28.17	---	---	---	---	---
<i>Omphalea oleifera</i>	---	18.62	---	8.73	---	---	---
<i>Cedrela odorata</i>	---	13.22	---	---	---	---	---
<i>Zanthoxylum kellermanii</i>	---	10.95	---	---	---	---	---
<i>Sapium nitidum</i>	---	8.89	---	---	---	---	---
<i>Croton schiedeana</i>	---	7.98	12.22	---	9.23	---	---
<i>Nectandra sp.</i>	---	7.85	---	---	---	---	---
<i>Stemmadenia donnell-smithii</i>	---	7.13	---	---	---	---	---
<i>Eupatorium galeottii</i>	---	---	19.29	---	---	---	---
<i>Ficus yoponensis</i>	---	---	18.98	23.24	---	16.33	---
<i>Pterocarpus rohrii</i>	---	---	13.23	---	---	---	---
<i>Licaria velutina</i>	---	---	12.86	---	---	---	---
<i>Bursera simaruba</i>	---	---	11.05	10.34	---	---	---
<i>Nectandra lundellii</i>	---	---	8.41	---	7.91	---	---
<i>Chamaedorea oblongata</i>	---	---	---	9.39	---	---	---
<i>Platymiscium pinnatum</i>	---	---	---	8.07	---	---	---
<i>Deherainia smaragdina</i>	---	---	---	7.11	---	---	---
<i>Rollinia mucosa</i>	---	---	---	7.07	---	---	---
<i>Pouteria durlandii</i>	---	---	---	7.00	---	---	---
<i>Pouteria sapota</i>	---	---	---	---	27.66	---	---
<i>Trichilia breviflora</i>	---	---	---	---	19.89	---	---

720
 721
 722

CAPÍTULO II

Structure of the advanced regeneration community in tropical rain forest fragments of
Los Tuxtlas, Mexico

Irene Sánchez-Gallen^{a,*}, Francisco Javier Álvarez-Sánchez^a, Julieta Benítez-Malvido^b

^a Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito Exterior s/n, Cd. Universitaria. 04510 México, D.F., México

^b Centro de Investigación en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México. Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701, Ex Hacienda de San José de la Huerta. 58190 Morelia, Michoacán, México

* Corresponding author. Tel.: +52 55 5622 4835; fax: +52 55 56224828.

E-mail addresses: irene_sgallen@ciencias.unam.mx (I. Sánchez-Gallen),

javier.alvarez@ciencias.unam.mx (J. Álvarez-Sánchez), jbenitez@oikos.unam.mx (J.

Benítez-Malvido).

Sánchez-Gallen, I., J. Álvarez-Sánchez y J. Benítez. 2010. Structure of the advanced regeneration community in tropical rain forest fragments of Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* 143: 2111-2118.



Structure of the advanced regeneration community in tropical rain forest fragments of Los Tuxtlas, Mexico

Irene Sánchez-Gallen^{a,*}, Francisco Javier Álvarez-Sánchez^a, Julieta Benítez-Malvido^b

^a Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito Exterior s/n, Cd. Universitaria, 04510 México, D.F., Mexico

^b Centro de Investigación en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701, Ex Hacienda de San José de la Huerta, 58190 Morelia, Michoacán, Mexico

ARTICLE INFO

Article history:

Received 4 December 2009

Received in revised form 2 April 2010

Accepted 28 May 2010

Available online 20 June 2010

Keywords:

Diversity

Fragmented landscape

Los Tuxtlas

Seedlings

Species richness

Tropical rain forest

ABSTRACT

We characterized the tree seedling community within seven forest fragments of different size (3–640 ha) at Los Tuxtlas, Mexico. We considered individual density, species richness, diversity, composition and functional group (shade tolerant, non-pioneer-light demander and pioneer species). We recorded 8038 individuals, belonging to 128 species and 40 morphospecies. Overall, shade-tolerant species had the highest density and diversity followed by non-pioneer-light demanders and pioneer species. Mean individual density per plot was not related to fragment size, but mean species richness per plot, total observed species richness and diversity were inversely related to fragment size, with the smallest fragments having the highest values. Species composition comparisons highlighted low similarity among fragments. Furthermore, larger fragments shared more species with the smallest fragments than between each other. Our results show that the largest fragments do not always hold the highest species richness; that small fragments comprise of high seedling species diversity, and represent a high regeneration potential for tree native species in the study landscape.

© 2010 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

Increasing anthropogenic pressures on tropical rain forest (TRF) have diminished forest cover worldwide, leaving a landscape where several different size fragments of original vegetation are surrounded by a matrix of non-forest environments (Whitmore, 1997). As a result, plant community structure and composition undergoes drastic changes; pioneer and exotic plant species are favored by the new biotic and abiotic conditions, and native biodiversity tends to decrease strongly.

This is more evident in small rather than large fragments because they are more sensitive to edge effects (Laurance et al., 2001; Benítez-Malvido and Martínez-Ramos, 2003; Zanne and Chapman, 2005); but even when these fragments are less diverse and their original composition is altered, they are important at a regional scale because they promote connectivity among larger isolated fragments (Pither and Kellman, 2002), which nowadays is a crucial feature to TRF conservation. Furthermore, in abandoned pastures and crop fields, propagule sources from these small forest

fragments, facilitate natural regeneration (Guariguata et al., 1997; Arroyo-Rodríguez and Mandujano, 2006).

Most studies that have considered plant species loss in tropical fragmented forests have taken into account native species that established long before fragmentation and how they were affected by micro-environmental changes (Tabarelli et al., 1999). Adult trees can persist for over many decades after fragmentation (Martínez-Ramos and Álvarez-Buylla, 1995) and therefore the differences in species richness and composition among fragments can be difficult to perceive because the persistence of these trees masks the effect of fragmentation on other life stages as the newly established regeneration community (i.e., seedlings and saplings).

The assessment of the plant community that establishes after fragmentation, mainly tree seedlings, is helpful for understanding the regeneration potential of the fragments and, therefore their conservation value. Previous studies have shown that as fragment size decreases and disturbance regime increases the diversity, richness and abundance of new recruits is reduced (Benítez-Malvido, 1998; Benítez-Malvido and Martínez-Ramos, 2003). Mean low seedling density in small fragments is explained by changes in plant-pollinator or -predator interactions that result in reduction of plant fecundity, and low survivorship (Benítez-Malvido, 1998; Laurance, 2005), also, small areas can not maintain viable populations of tropical trees (Álvarez-Buylla et al., 1996). Furthermore, species composition becomes dominated by light demanding

* Corresponding author. Tel.: +52 55 5622 4835; fax: +52 55 5622 4828.

E-mail addresses: irene.sgallen@ciencias.unam.mx (I. Sánchez-Gallen), javier.alvarez@ciencias.unam.mx (F.J. Álvarez-Sánchez), jbenitez@oikos.unam.mx (J. Benítez-Malvido).

pioneer species as fragment size diminishes (Laurance et al., 2001; Benítez-Malvido and Martínez-Ramos, 2003; Muthuramkumar et al., 2006). In addition, canopy species in forest fragments are not necessarily related to the observed understory species, implying future shifts in species composition within fragments when compared to continuous forests (Benítez-Malvido and Martínez-Ramos, 2003; Chapman et al., 2003).

The Los Tuxtlas region, southern Mexico, has experienced severe deforestation since the 1960s, when several land use changes took place. Nowadays most of the remaining forest fragments are small (55% are between 0.1 and 1 ha, and 38% between 1 and 10 ha) (Mendoza et al., 2005), however, they concentrate a great portion of the regional plant biodiversity (≥ 2.5 cm d.b.h.) (Arroyo-Rodríguez et al., 2009). Although the latter study included only individuals >2.5 cm d.b.h., one important conclusion is that forest regeneration at Los Tuxtlas region relies largely on small fragments. Therefore, the evaluation of advanced regeneration community (i.e., seedlings and saplings in the shaded understory) is fundamental to have an overall vision of the regeneration potential of the fragments and of their conservation value in the long-term (Arroyo-Rodríguez et al., 2009). Several studies have shown that small fragments are poor examples of tropical rain forest plant communities. However, if high landscape connectivity and micro-environmental heterogeneity exist, high native species richness and diversity of plants could be maintained in small fragments, as is the case in other organisms (Flaspohler et al., 2010). The main goal of this study was to assess the community structure of tree seedlings within fragments of different sizes and to evaluate the regeneration potential of the fragments.

2. Methods

2.1. Study area and study sites

The study area is located in Los Tuxtlas region, southeastern of Veracruz State, Mexico, limiting east to the Gulf of Mexico close to

San Martín Volcano ($18^{\circ}32'–18^{\circ}37'N$, $95^{\circ}02'–95^{\circ}08'W$). The mean annual temperature over 30 years is $24^{\circ}C$ and total annual precipitation is 4100 mm (Soto and Gama, 1997). The main original vegetation is classified as tropical rain forest, but towards the highest altitudes tropical cloud forest is present. This region conforms the northern most tropical rain forest in the Neotropics (Dirzo and Miranda, 1991) (Fig. 1). It was decreed a Biosphere Reserve in 1998, with an extension of around 150,000 ha (Diario Oficial de la Federación, 1998).

Based on their accessibility, age since isolation (ca. 40–50 years), and excluding all riparian fragments, we selected seven forest fragments of different size (i.e., 3, 5, 7, 17, 23, 211, and 640 ha). Fragment area and distance among them were measured using the ESRI ArcView version 3.2 GIS.

Previously in 2004, Sánchez-Gallen (unpub. data) carried out a structural analysis of the fragments canopy, by randomly locating seven 100×2 m transects placed in the centre of each fragment; all ≥ 0.08 m girth individuals (0.025 m d.b.h.) were considered. The structural analysis showed that most of the canopy trees with the highest importance value index (IVI) were shade-tolerant species (e.g., *Trophis mexicana* (Liebm.) Bureau, and *Pseudolmedia oxyphyllaria* Donn.Sm.), and non-pioneer-light demanders (e.g., *Poulsenia armata* (Miq.) Standl., and *Dussia mexicana* Harms), with only one pioneer (*Myriocarpa longipes* Liebm.). Basal area values fluctuated between 7.03 and 9.71 m^2 ; whereas the percentage of ≥ 1.41 m girth individuals varied between 3% and 10%, indicating the presence of large trees in all fragments. Number of species and families varied from 76 to 97 and 35 to 44, respectively. Tree species diversity decreased as fragment size increased (Table 1). Mean distances of all fragments to the Los Tuxtlas Biology Station (640 ha) fluctuated from 1045.71 to 4724.5 m (Table 1, Fig. 1). The largest fragment (640 ha) of the region corresponds to the Tropical Biology Station “Los Tuxtlas” (TBS). It represents the least disturbed vegetation in the region, because it has never been deforested, although there are some reports of wood extraction, mainly in the borders (Fig. 1). We considered the TBS as the reference (control) fragment.

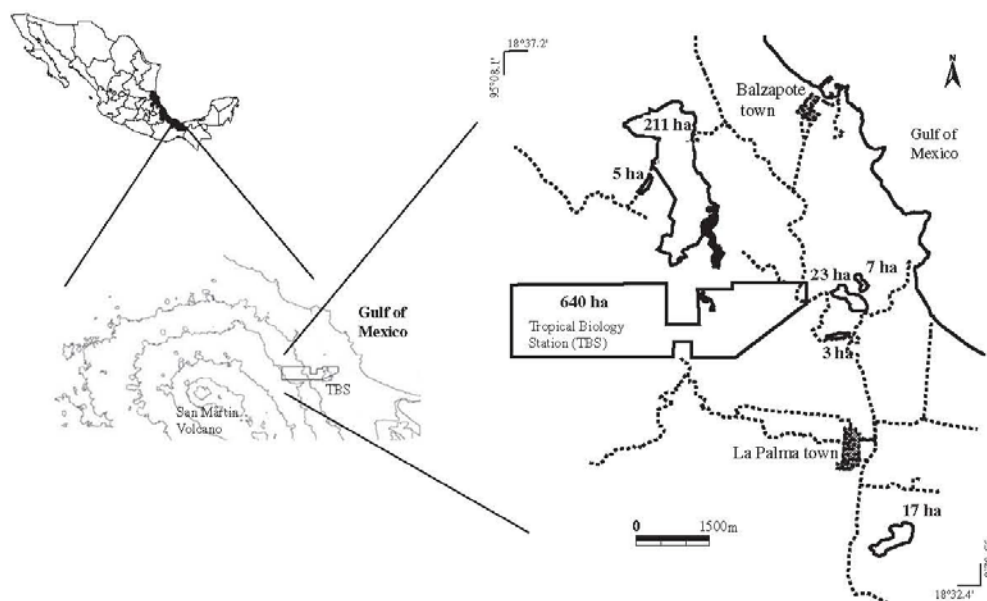


Fig. 1. Location of the seven studied fragments, showing size, shape and landscape configuration within the Los Tuxtlas Biosphere Reserve, Veracruz, Mexico. All fragments were surrounded by cattle pastures.

Table 1

General features and canopy description of each fragment studied at the Los Tuxtlas tropical rain forest, southern Mexico. The information includes mean altitude, mean distance to the largest fragment, years after isolation, the five canopy tree species with the highest Importance Value Index (IVI), number of tree species that contributes to 50% of total fragment IVI, Shannon diversity index (H'), total basal area, girth intervals and percentage of species with ≥ 1.4 m girth. Total sampling area per fragment = 1400 m².

Fragment size (ha)	3	5	7	17	23	211	640
Altitude (m a.s.l.)	75 ± 6.55	255.43 ± 31.25	110.29 ± 3.25	78.75 ± 8.31	153 ± 8.98	95.18 ± 6.07	195.62 ± 13.96
Mean distance to Fragment 640 (m)	1045.71 ± 490.5	1853.62 ± 247.7	1813.05 ± 534.4	4724.5 ± 370.5	1272.6 ± 653.7	2113.57 ± 336.8	0
Elapsed time since isolation (yrs)	43	38	43	48	43	38	43
Dominant canopy species (without considering Arecaceae species)	<i>Poulsenia armata</i> (Miq.) Standl.	<i>Piper sanctum</i> Miq.	<i>Eupatorium galeottii</i> B.L.Rob.	<i>Ficus yoponensis</i> Desv.	<i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H.E.Moore & Stearn	<i>Coccoloba hondurensis</i> Lundell	<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i> Donn.Sm.
	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	<i>Omphalea oleifera</i> Hemsl.	<i>Ficus yoponensis</i> Desv.	<i>Trophis mexicana</i> (Liebm.) Bureau	<i>P. armata</i>	<i>Myriocarpa longipes</i> Liebm.	<i>T. mexicana</i>
	<i>Psychotria chiapensis</i> Standl.	<i>M. longipes</i>	<i>T. mexicana</i>	<i>M. longipes</i>	<i>Trichilia breviflora</i> S.F.Blake & Standl.	<i>F. yoponensis</i>	<i>P. armata</i>
	<i>Dussia mexicana</i> Harms	<i>Cedrela odorata</i> L.	<i>M. longipes</i>	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	<i>T. mexicana</i>	<i>T. mexicana</i>	<i>M. longipes</i>
	<i>P. oxyphyllaria</i>	<i>T. mexicana</i>	<i>Licaria velutina</i> van der Werff	<i>O. oleifera</i>	<i>P. oxyphyllaria</i>	<i>Ilex valerii</i> Standl.	<i>D. arboreus</i>
Number of species that contributed to 50% of total IVI	15	12	11	17	11	14	14
Diversity (H')	4.135	3.928	3.818	3.839	3.853	2.829	2.961
Basal area (m ² ha ⁻¹)	61.21	50.21	69.36	55.29	48.86	47.71	68.07
Girth interval (m)	0.08–3.14	0.08–2.04	0.08–4.71	0.08–4.71	0.08–3.77	0.08–3.77	0.08–3.77
≥ 1.41 m Girth individuals (%)	4	4	4	3	5	9	10
No. of species	97	88	94	85	88	82	76
No. of families	42	41	39	35	37	44	37

2.2. Sampling methods

All woody plants between 0.5 to 1.5 m tall were considered as seedlings. From March to August 2005, we sampled tree seedlings in ten randomly stratified 5 × 5 m plots placed in the centre of each of the fragments to minimize edge effects, resulting in a total area sampled of 250 m² per fragment, and a total overall area of 1750 m². In each plot we counted and identified (to species level) all tree seedlings. Nomenclature followed the International Plant Name Index (<http://www.ipni.org>) and Ibarra-Manríquez and Sinaca (1995, 1996a,b). All not identified individuals were categorized as ND (not determined) and they were only included in all groups category analyses.

All identified plant species were classified into three functional groups (FG) according to their germination requirements as (Hill and Curran, 2003): shade tolerant (ST), non-pioneer-light demander (NPLD), and pioneer (P). The first group is formed by those species that germinate under the shaded understory and comprises of old-growth forest tree species. The second group constitutes all plant species that are capable to germinate under the shade but they need a canopy gap to complete their life cycle. These species are present in the mature forest and in the upper canopy. Finally, the third group corresponds to light demanding species that need high sunlight to germinate and grow; such species are associated to treefall gaps, forest edges and early successional stages.

2.3. Data analysis

To compare species richness according to fragment size and ecological group, we calculated the mean estimated number of species using the program EstimateS (ver. 8.0) (Colwell, 2006). Species richness was estimated with the following indices (based on species incidence): incidence-based coverage estimator (ICE), and Chao2, which are the best estimators for tropical rain forest understory plant communities (Chazdon et al., 1998). To compare

species richness among fragments, we standardized the number of individuals sampled (and not the area sampled) to control for differences in individual density (Gotelli and Colwell, 2001). Diversity per fragment and ecological group was estimated with the Shannon diversity index (Magurran, 1988).

In order to evaluate the effect of fragment size on the structure of the tree seedling community, we performed simple regression analysis with generalized linear models for mean individual density per plot, mean observed species richness per plot, total observed species richness and diversity for each fragment and ecological group, using the Statistica ver. 6.0 program (Statsoft, Inc., 2000). Changes in abundance and floristic composition of seedling species among fragments were evaluated with a hierarchical agglomerative clustering method performed with the computer program PRIMER 5 for Windows (Jongman et al., 1995; Clarke and Gorley, 2001), using the Bray-Curtis similarity index and a group average algorithm. Also, we analyzed whether or not differences in species similarity were related to geographic distances among fragments by Mantel-tests after 999 randomizations (Sokal and Rohlf, 1995; Hood, 2008).

3. Results

3.1. Seedling species richness and diversity

We recorded a total of 8038 individuals belonging to 168 species (including 40 morphospecies with 266 individuals), and 47 families, with the Rubiaceae (16 species and 667 individuals) as the most common followed by Piperaceae (11 species and 68 individuals), Myrtaceae (11 species and 199 individuals), and Lauraceae (9 species and 2338 individuals). Most plant families (28) were represented by one or two species (Table 2).

One or two species and families per ecological group made up around 50% of the total number of individuals, in any fragment (Table 2). According to functional groups, shade-tolerant species (ST)

Table 2

Total observed species richness (S_{obs}), number of families, and density (TD), and the most abundant species and families per each ecological group per fragment at the Los Tuxtlas tropical rain forest landscape, southern Mexico. All groups category includes all species per ecological group and non determined species.

Fragment size (ha)		3	5	7	17	23	211	640
S_{obs} , number of families	P	10, 8	20, 14	10, 8	11, 9	12, 9	3, 3	13, 9
	NPLD	15, 12	15, 9	11, 8	12, 10	12, 10	6, 6	13, 9
	ST	39, 25	34, 23	37, 22	38, 22	26, 17	16, 11	34, 19
	All groups	77, 34	72, 31	59, 28	65, 32	64, 27	33, 20	61, 27
TD (proportion of individuals)	P	389 (0.25)	112 (0.22)	58 (0.04)	61 (0.06)	162 (0.09)	11 (0.01)	46 (0.18)
	NPLD	582 (0.37)	166 (0.32)	636 (0.44)	112 (0.10)	909 (0.51)	743 (0.66)	84 (0.33)
	ST	601 (0.38)	235 (0.46)	765 (0.52)	897 (0.84)	701 (0.40)	380 (0.34)	122 (0.48)
	All groups	1630	525	1471	1078	1912	1166	256
Most abundant species (each species percentage of individuals)	P	<i>Pleuranthodendron lindenii</i> (Turcz.) Sleumer (62%)	<i>Myriocarpa longipes</i> Liebm. (28%), <i>Croton schiedeianus</i> Schltdl. (10%)	<i>M. longipes</i> (33%), <i>Psychotria chiapensis</i> Standl. (31%)	<i>M. longipes</i> (41%), <i>Eupatorium galeottii</i> B.L.Rob. (13%)	<i>M. longipes</i> (37%), <i>Cupania glabra</i> Sw. (30%)	<i>M. longipes</i> (73%)	<i>C. schiedeianus</i> (30%), <i>M. longipes</i> (20%)
	NPLD	<i>Nectandra ambigens</i> (S.F.Blake) C.K.Allen (54%)	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw. (23%), <i>N. ambigens</i> (19%)	<i>Ampelocera hottlei</i> Standl. (36%), <i>Nectandra lundellii</i> C.K.Allen (26%)	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess. (25%), <i>B. alicastrum</i> (22%)	<i>N. ambigens</i> (63%)	<i>N. ambigens</i> (85%)	<i>N. ambigens</i> (31%), <i>B. alicastrum</i> (20%)
	ST	<i>Posoqueria latifolia</i> Roem. & Schult. (53%)	<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i> Donn.Sm. (23%), <i>Trophis mexicana</i> (Liebm.) Bureau (12%)	<i>P. oxyphyllaria</i> (53%)	<i>Trichilia moschata</i> Sw. (44%), <i>Rheedia edulis</i> Planch. & Triana (9%)	<i>Ocotea dendrodaphne</i> Mez (68%)	<i>Rinorea hummelii</i> Sprague (48%)	<i>T. mexicana</i> (24%), <i>P. oxyphyllaria</i> (12%)
	All groups	<i>P. latifolia</i> (19%), <i>N. ambigens</i> (19%)	<i>P. oxyphyllaria</i> (10%), <i>B. alicastrum</i> (7%)	<i>P. oxyphyllaria</i> (28%), <i>A. hottlei</i> (16%)	<i>T. moschata</i> (37%), <i>R. edulis</i> (7%)	<i>N. ambigens</i> (30%), <i>O. dendrodaphne</i> (25%)	<i>N. ambigens</i> (54%)	<i>T. mexicana</i> (11%), <i>N. ambigens</i> (10%)
Most abundant families	P	Tiliaceae	Urticaceae, Euphorbiaceae	Rubiaceae, Urticaceae	Urticaceae, Asteraceae	Urticaceae, Sapindaceae	Urticaceae	Euphorbiaceae, Urticaceae
	NPLD	Lauraceae	Moraceae, Lauraceae	Ulmaceae, Lauraceae	Clusiaceae, Moraceae	Lauraceae	Lauraceae	Lauraceae, Moraceae
	ST	Rubiaceae	Rubiaceae, Moraceae	Moraceae	Meliaceae, Moraceae	Lauraceae	Violaceae	Moraceae, Rubiaceae
	All groups	Rubiaceae, Lauraceae	Moraceae, Lauraceae	Moraceae, Ulmaceae	Meliaceae, Moraceae	Lauraceae	Lauraceae	Moraceae, Lauraceae

were the most abundant with a total of 3701 individuals, belonging to 77 species, and 35 families. In general, Rubiaceae and Moraceae were the most abundant families and the most abundant species were *Pseudolmedia oxyphyllaria* Donn.Sm. (7.23% of all seedlings), *Ocotea dendrodaphne* Mez (5.92%), *Trichilia moschata* Sw. (5.46%), *Posoqueria latifolia* Roem. & Schult. (3.94%), and *Trophis mexicana* (Liebm.) Bureau (2.48%) (Table 2). Non-pioneer light demanding species (NPLD) were represented by a total of 3232 individuals in 25 species, and 16 families, with Lauraceae and *Nectandra ambigens* (S.F.Blake) C.K.Allen (19.75% of all seedlings) being the most common family and species, respectively, followed by *Brosimum alicastrum* Sw. (6.46%), *Ampelocera hottlei* Standl. (2.94%), *Nectandra lundellii* C.K.Allen (2.13%), and *Omphalea oleifera* Hemsl. (2.13%) (Table 2). Pioneer species (P) were represented by 839 individuals in 26 species, and 16 families; Urticaceae was the most conspicuous family and the most dominant species were *Pleuranthodendron lindenii* (Turcz.) Sleumer (3.17% of all seedlings), *Myriocarpa longipes* Liebm. (1.94%), *Cupania glabra* Sw. (1.84%), *Psychotria chiapensis* Standl. (0.68%), and *Croton schiedeianus* Schltdl. (0.50%) (Table 2). Also, we found that the proportion of individuals belonging to each ecological group was not related to fragment size; but it was evenly distributed among ecological groups in those fragments with the highest diversity values (Table 2).

The estimated number of species was standardized to the lowest total number of individuals found per functional group in any of the fragments (i.e., 11 individuals for pioneer species; 99 for non-pioneer-light demander species; 107 for shade tolerant; and 300 for all groups), showing that as fragment size increases, species richness

decreases for all ecological groups, except for shade-tolerant species that had high species richness in almost all fragments (Table 3).

Mean observed species richness per plot of non-pioneer-light demanders, shade tolerant and all groups pooled, decreased significantly with increasing fragment size (Fig. 2). The linear relationship between mean density per plot and fragment size was not significant, instead we observed a clear intra-fragment variation (Fig. 2). The negative linear relationship between total observed species richness and diversity with fragment size was significant for all ecological groups and for all groups pooled, except for shade-tolerant species diversity that showed a positive significant relationship (Fig. 3).

3.2. Changes in floristic composition

All fragments were very different in terms of their composition. The clustering analysis dendrogram showed that most of the fragments shared less than 50% of their species with any other fragment; the most similar fragments were Fragments 640 ha and 5 ha and the least were Fragments 7 ha and 17 ha (Fig. 4). Fragment size did not explain fragment grouping. Mantel-tests did not show any significant correlation between similarity indexes and distances between fragments ($r = 0.0593$, $p > 0.05$).

4. Discussion

Overall, the number of identified seedlings to the species level (97% of all individuals) was higher than in other studies on the same

Table 3

Non-parametric estimators of species richness based on species presence/absence: incidence-based coverage estimator (ICE) and Chao 2 of seedling species present in seven forest fragments at the Los Tuxtlas tropical rain forest, southern Mexico. Both estimators are standardized to the lowest number of individuals found per each ecological group (EG) in any of the fragments. The mean \pm EE of both estimators is specified.

EG	Fragment size (ha)	ICE	Chao 2	Mean \pm EE
P	3	19.5	19.5	19.5 \pm 0
	5	60.5	60.5	60.5 \pm 0
	7	11	7.25	9.1 \pm 1.9
	17	33.5	18.5	26 \pm 7.5
	23	5.7	5.7	5.7 \pm 0
	211	3.9	3.5	3.7 \pm 0.2
	640	5.7	5.7	5.7 \pm 0
NPLD	3	19.5	19.5	19.5 \pm 0
	5	16.14	14.33	15.2 \pm 0.9
	7	25.9	25.9	25.9 \pm 0
	17	18.73	29	23.9 \pm 5.1
	23	9.4	9.4	9.4 \pm 0
	211	2.9	2.9	2.9 \pm 0
	640	18.79	17.13	18 \pm 0.8
ST	3	23.91	21.9	22.9 \pm 1
	5	58.63	64.13	61.4 \pm 2.8
	7	46.95	41.33	44.1 \pm 2.8
	17	95.9	95.9	95.9 \pm 0
	23	8	6.5	7.25 \pm 0.8
	211	46.5	32.5	39.5 \pm 7
	640	101.94	99.13	100.5 \pm 1.4
	All groups	3	159.45	89.83
	5	110.9	103.2	107 \pm 3.8
	7	91.06	55.16	73.1 \pm 18
	17	104.43	61.26	82.8 \pm 21.6
	23	138.74	138.74	138.7 \pm 0
	211	77.55	45.15	61.4 \pm 16.2
	640	138.11	118.04	128.1 \pm 10

topic. This represents the more accurate approach in the study of seedling communities in a tropical fragmented rain forest (see Martínez-Ramos, 1991; Benítez-Malvido and Martínez-Ramos, 2003; Benítez-Malvido and Lemus-Albor, 2005, for comparisons). In the tropical fragmented landscape of Los Tuxtlas, the tree seedling community showed changes in density and species richness, diversity, and composition according to fragment size. However, for most cases there was a negative relation with fragment size. A similar trend was reported for adult tree species located in the northern part of the same study region (Arroyo-Rodríguez et al., 2009).

Seedlings from all ecological groups were present in all fragments but pioneer species were scarce even in the smallest more disturbed fragments, which contrast with studies of adult tree species (Murcia, 1995; Tabarelli et al., 1999; Arroyo-Rodríguez and Mandujano, 2006). Shade-tolerant species dominated the understory plant community in fragments as has been reported for other areas (Benítez-Malvido and Lemus-Albor, 2005). This result is probably a consequence of the presence of large reproductive old-growth forest tree species that favor the recruitment of shade tolerant seedling species. Additionally, the closed vegetation developed at the edge can act as a shield that buffers micro-environmental changes produced by edge exposure (Didham and Lawton, 1999); or at least diminishing their impact. In most of our fragments, the high abundance of herbs, shrubs and some juvenile trees at edges was noticeable (Sánchez-Gallen, pers. obs.); whereas in fragment interiors there is a dominance of large trees (indicated by their large girth, Table 1). We found no consistent pattern showing that dominant species may limit resource availability to other species as fragments with a strong species dominance did not necessarily show lower species richness and diversity (e.g., fragments 211, 23 and 3) (Table 2).

Total seedling species richness and density found in the largest fragment (640 ha, TBS) have changed after 20 years (see Martínez-

Ramos, 1991). Species richness of seedlings (<100 cm tall) has doubled the previous value recorded for a total area of 3125 m² (i.e., 0.27 species m⁻² vs. 0.46 species m⁻² in this study); while seedling density showed a 10 times decrease in ca. 20 years (i.e., 11.6 seedlings m⁻² vs. 1.02 seedlings m⁻² in this study). This implies that although nowadays total diversity and species richness are still high, seedling recruitment has decreased strongly at the landscape level. The low seedling density within the largest fragment (640 ha) is a reference to take into account for evaluating seedling performance in other fragments, because a reduction in seedling density could be a consequence of an interplay of factors of two kinds: (1) those that increase seedling mortality (i.e., drastic environmental changes, increase litterfall; disease and predation); and (2) those that reduce seedling establishment (i.e., reduced seed germination, lack of dispersers and pollinators) (see Benítez-Malvido, 1998) which may have an important impact in species assemblage of future seedling communities.

We detected differences in composition among fragments that are not explained by fragment size or distance among them. Recent evidence has shown that the spatial configuration of the landscape and fragment shape may be more important than fragment size in explaining vegetation diversity and composition (Borges, 2000; da Silva and Tabarelli, 2000; Laurance et al., 2002; Laborde et al., 2008). In general, the fragments under study were not uniform in terms of edaphic and structural variables (Sánchez-Gallen, unpub. data, Table 1), this indicates a high spatial heterogeneity related to rough topography, that is a consequence of the volcanic origin of the soils from this region. Topography can modify canopy structure and soil characteristics promoting a high understory species diversity and richness (Enoki and Abe, 2004; Réjou-Méchain et al., 2008) restraining habitat loss which is one of the consequences of fragmentation (McGarigal and Cushman, 2002; Fahrig, 2003). Furthermore, the low species composition similarity among fragments

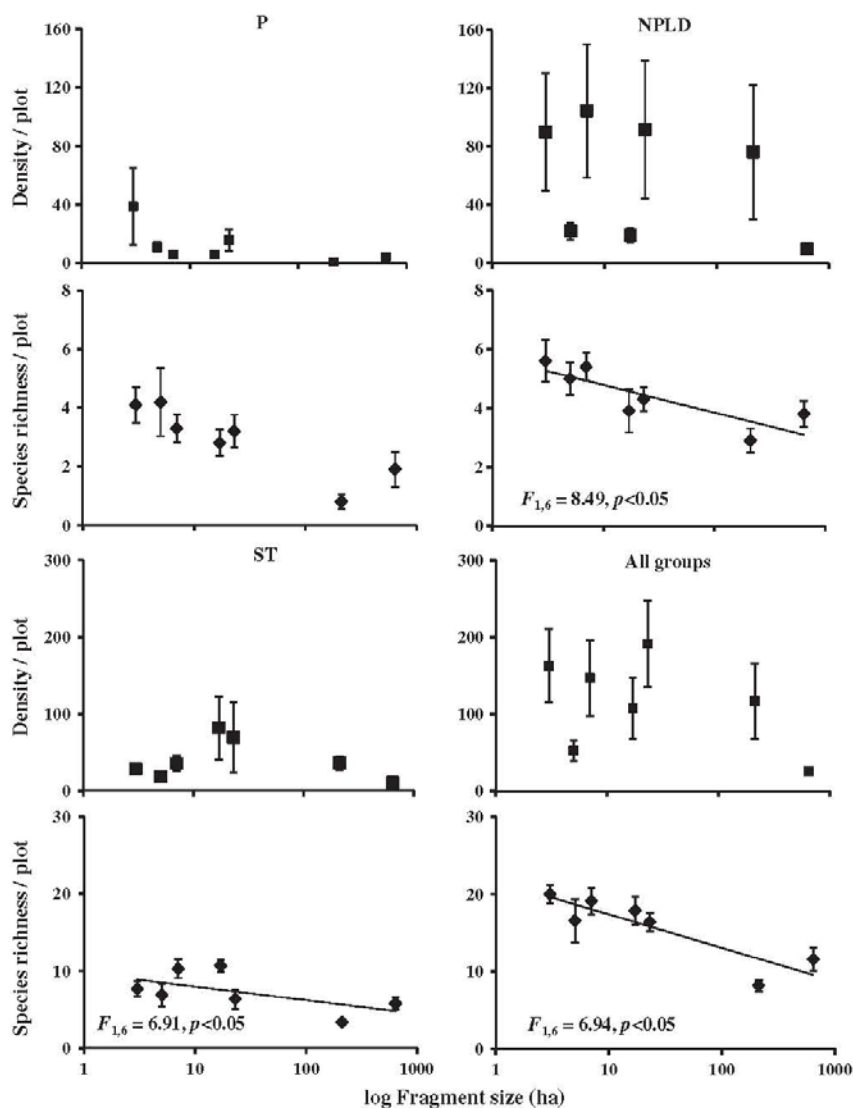


Fig. 2. Individual density and observed species richness ($\bar{x} \pm 1$ SE) per plot as a function of fragment size for pioneer, non-pioneer-light demander and shade-tolerant species (P, NPLD, and ST, respectively), and for all groups pooled. F -values for the linear regression analysis are shown when $p < 0.05$.

found in this study can be a consequence of this spatial heterogeneity promoting a high complementarity among habitats.

In Los Tuxtlas region several studies have reported high connectivity among fragments due to the presence of living-fences, riparian corridors and remnant trees in pastures (Martínez-Garza and González-Montagut, 1999; Bejarano, 2008; Laborde et al., 2008). These landscape features may facilitate the movement of seed vectors, as well as the persistence and recruitment of native shade-tolerant species, mitigating the negative effects of the fragmentation process (Herrera and García, 2009). Fragment connectivity together with the fact that the northern part of the Los Tuxtlas Biosphere Reserve presents lower human activity (Arroyo-Rodríguez et al., 2009) imply an important conservation value for these fragments, regardless of their small size. These small fragments are important propagule sources for native vegetation and may highly

facilitate forest regeneration and expansion throughout cattle pasture areas once these are abandoned. The only way to preserve the greatest diversity and species richness of the Los Tuxtlas tropical rain forest is promoting a landscape view of conservation (Arroyo-Rodríguez et al., 2009; da Silva and Tabarelli, 2000).

The old-growth seedling species (i.e., with long life spans) will endure several other unfavorable conditions that will determine their future presence in the tree community, but persistence of large trees and seedlings are crucial for tropical rain forest species regeneration and the maintenance of biodiversity (Álvarez-Buylla, 1994). Our results suggest that small forest fragments at Los Tuxtlas region have a high regeneration potential but that further studies at the landscape scale are fundamental to clearly understand future forest regeneration and conservation of this fragmented, highly diverse, tropical rain forest (see Arroyo-Rodríguez et al., 2009).

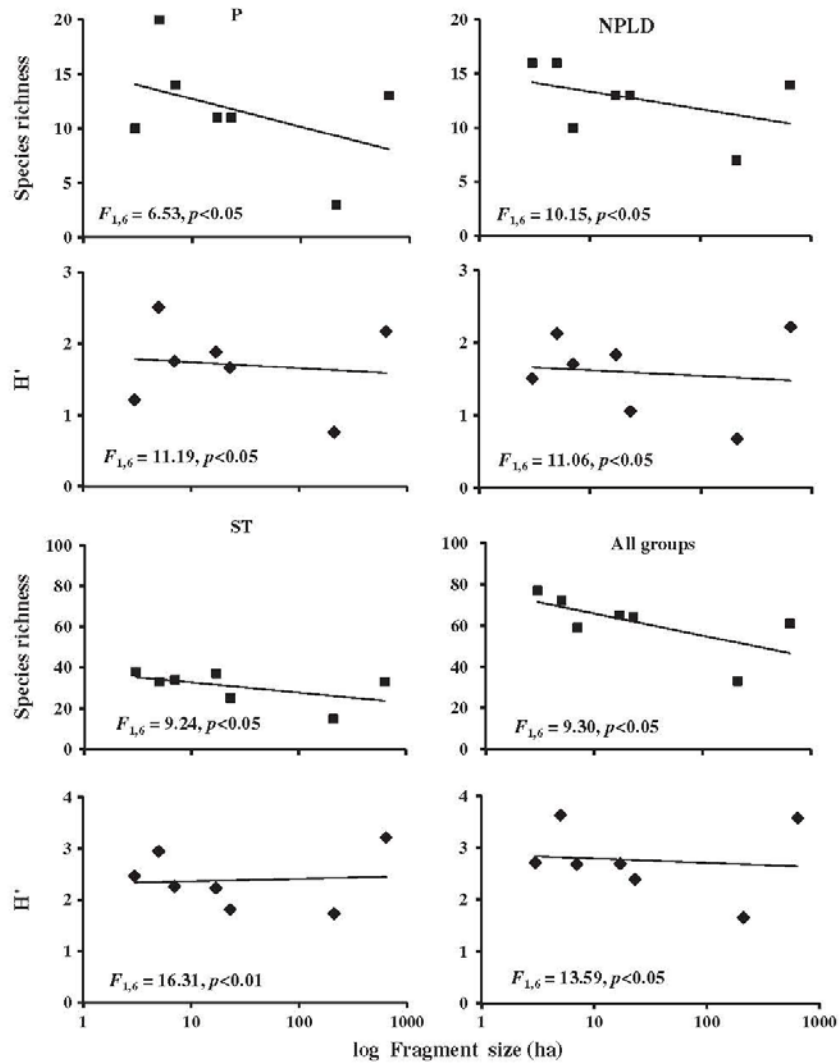


Fig. 3. Total observed species richness and diversity in relation to fragment size for pioneer, non-pioneer-light demander and shade-tolerant species (P, NPLD, and ST, respectively), and all groups pooled. *F*-values for the linear regression analysis are shown as well when $p < 0.05$.

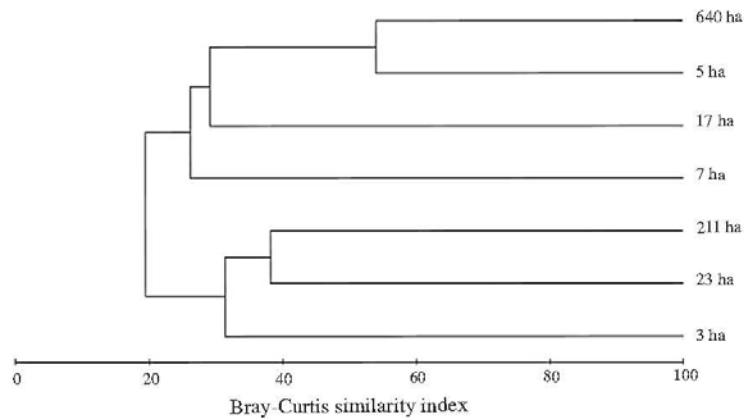


Fig. 4. Group average dendrogram for the seedling community of seven forest fragments studied at Los Tuxtlas.

Acknowledgements

We would like to thank Braulio Gómez-Chagala for identifying the plant species, and to B. Gómez-Chagala, O. Núñez, D. Olivera, E. Delgadillo, and J. Romero for field assistance. We thank all landowners for their permission to conduct this research in their lands. We are grateful to M.A. Romero-Romero and D.M. Moreno for their software assistance. We thank G. Ibarra-Manríquez for species identification. A. Saynes was very helpful with data analyses. An early draft of this paper was enriched with the help of F. Melo and A. Alonso-Mejía. We thank two anonymous reviewers for their comments that help to improve the manuscript. This work was fully financial supported by project SEMARNAT-CONACYT 2002-c01-668. I.S.-G. is grateful to DGAPA-UNAM for a grant and to the Posgrado en Ciencias Biológicas (UNAM) for educational background.

References

- Álvarez-Buylla, E., 1994. Density dependence and patch dynamics in tropical rain forests: matrix model and applications to a tree species. *The American Naturalist* 143, 155–191.
- Álvarez-Buylla, E., García-Barrios, R., Lara-Moreno, C., Martínez-Ramos, M., 1996. Demographic and genetic models in conservation biology: applications and perspectives for tropical rain forest tree species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27, 387–421.
- Arroyo-Rodríguez, V., Mandujano, S., 2006. The importance of tropical rain forest fragments to the conservation of plant species diversity in Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 15, 4159–4179.
- Arroyo-Rodríguez, V., Pineda, E., Escobar, F., Benítez-Malvido, J., 2009. Value of small patches in the conservation of plant-species diversity in highly fragmented rainforest. *Conservation Biology* 23, 729–739. doi:10.1111/j.1523-1739.2008.01120.x.
- Bejarano, C.M., 2008. Restauración de la conectividad del paisaje: manejo de los árboles aislados en potreros de Los Tuxtlas, Veracruz. Master Sc. degree Thesis. Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City.
- Benítez-Malvido, J., 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12, 380–390.
- Benítez-Malvido, J., Lemus-Albor, A., 2005. The seedling community of tropical rain forest edges and its interaction with herbivores and pathogens. *Biotropica* 37, 301–313.
- Benítez-Malvido, J., Martínez-Ramos, M., 2003. Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. *Conservation Biology* 17, 389–400.
- Borges, R.M., 2000. The anatomy of fragmentation. *Journal of the Indian Institute of Sciences* 80, 601–608.
- Chapman, C.A., Chapman, L.J., Vulinec, K., Zanne, A., Lawes, M.J., 2003. Fragmentation and alteration of seed dispersal processes: an initial evaluation of dung beetles, seed fate, and seedling diversity. *Biotropica* 35, 382–393.
- Chazdon, R.L., Colwell, R.K., Denslow, J.S., Guariguata, M.R., 1998. Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forests of northeastern Costa Rica. In: Dallmeier, F., Comiskey, J.A. (Eds.), *Forest Biodiversity Research, Monitoring and Modeling: Conceptual Background and Old World Case Studies*. Parthenon Publishing Group, Paris, pp. 285–309.
- Clarke, K.R., Gorley, R.N., 2001. *Primer v5: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth.
- Colwell, R., 2006. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.0.0. Persistent URL <url.oclc.org/estimates>. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates> (accessed December 2008).
- da Silva, J.M.C., Tabarelli, M., 2000. Tree species impoverishment and the future of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* 404, 72–74.
- Diario Oficial de la Federación, 1998. Tomo DLXII No 16. Decreto Presidencial de la Reserva de la Biosfera “Los Tuxtlas”.
- Didham, K.R., Lawton, H.J., 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica* 31, 17–30.
- Dirzo, R., Miranda, A., 1991. 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.
- Enoki, T., Abe, A., 2004. Saplings distribution in relation to topography and canopy openness in an evergreen broad-leaved forest. *Plant Ecology* 173, 283–291.
- Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34, 487–515.
- Flaspohler, D.J., Giardina, C.P., Asner, G.P., Hart, P., Price, J., Lyons, C.K., Castaneda, X., 2010. Long-term effects of fragmentation and fragment properties on bird species richness in Hawaiian forests. *Biological Conservation* 143, 280–288.
- Gotelli, N.J., Colwell, R.K., 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4, 379–391.
- Guariguata, M.R., Chazdon, R.L., Denslow, J.S., Dupuy, J.M., Anderson, L., 1997. Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. *Plant Ecology* 132, 107–120.
- Herrera, J.M., García, D., 2009. The role of remnant trees in seed dispersal through the matrix: being alone is not always so sad. *Biological Conservation* 142, 149–158.
- Hill, J.L., Curran, P.J., 2003. Area, shape and isolation of tropical forest fragments: effects on tree species diversity and implications for conservation. *Journal of Biogeography* 30, 1391–1403.
- Hood, G.M., 2008. Poptools version 3.0.6. URL <cse.csiro.au/poptools> (accessed November 2008).
- Ibarra-Manríquez, G., Sinaca, C.S., 1995. Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical* 43, 75–115.
- Ibarra-Manríquez, G., Sinaca, C.S., 1996a. Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, Veracruz, México: Lista florística comentada (Mimosaceae a Verbenaceae). *Revista de Biología Tropical* 44, 41–60.
- Ibarra-Manríquez, G., Sinaca, C.S., 1996b. Lista comentada de plantas de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, Veracruz, México: (Violaceae-Zingiberaceae). *Revista de Biología Tropical* 44, 427–447.
- Jongman, R.H.G., Ter Braak, C.J.F., van Tongeren, O.F.R., 1995. *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Laborde, J., Guevara, S., Sánchez-Rios, G., 2008. Tree and shrub seed dispersal in pastures: the importance of rainforest trees outside forest fragments. *Écoscience* 15, 6–16.
- Laurance, W.F., 2005. The alteration of biotic interaction in fragmented tropical forests. In: Burslem, D.F.R.P., Pinard, M.A., Hartley, S.E. (Eds.), *Biotic Interactions in the Tropics. Their Role in the Maintenance of Species Diversity*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 441–458.
- Laurance, W.F., Lovejoy, T.E., Vasconcelos, H.L., Bruna, E.M., Didham, R.K., Stouffer, P.C., Gascon, C., Bierregaard, R.O., Laurance, S.G., Sampaio, E., 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology* 16, 605–618.
- Laurance, W.F., Pérez-Salicrup, D., Delamónica, P., Fearnside, P.M., D'Angelo, S., Jerozolinski, A., Pohl, L., Lovejoy, T.E., 2001. Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. *Ecology* 82, 105–116.
- Magurran, A.E., 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Martínez-Garza, M.C., González-Montagut, R., 1999. Seed rain from forest fragments into tropical pastures in Los Tuxtlas, Mexico. *Plant Ecology* 145, 255–265.
- Martínez-Ramos, M., 1991. *Patrones, procesos y mecanismos en la comunidad de plántulas de una selva húmeda neotropical*. Ph.D. Thesis, UACyP-Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City.
- Martínez-Ramos, M., Álvarez-Buylla, E., 1995. Ecología de poblaciones de plantas en selvas húmedas de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56, 121–153.
- McGarigal, K., Cushman, S.A., 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications* 12, 335–345.
- Mendoza, E., Fay, J., Dirzo, R., 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.
- Murcia, C., 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10, 58–62.
- Muthuramkumar, S., Ayyapan, N., Parthasarathy, N., Mudapa, D., Shankar Raman, T.R., Selwyn, M.A., Pragasam, I.A., 2006. Plant community structure in tropical rain forest fragments of the Western Ghats, India. *Biotropica* 38, 143–160.
- Pither, R., Kellman, M., 2002. Tree species diversity in small, tropical riparian forest fragments in Belize, Central America. *Biodiversity and Conservation* 11, 1623–1636.
- Réjou-Méchain, M., Pélissiera, R., Gourlet-Fleury, S., Couteron, P., Nasia, R., Thompson, J.D., 2008. Regional variation in tropical forest tree species composition in the Central African Republic: an assessment based on inventories by forest companies. *Journal of Tropical Ecology* 24, 663–674.
- Sokal, R.S., Rohlf, F.J., 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. W.H. Freeman, New York.
- Soto, M., Gama, L., 1997. Climas. In: González, E., Dirzo, R., Vogt, R.C. (Eds.), *Historia natural de Los Tuxtlas*. CONABIO, Instituto de Ecología – UNAM, Instituto de Biología – UNAM, Mexico City, pp. 7–23.
- Statsoft, Inc., 2000. *STATISTICA for Windows (Computer Program Manual)*. Statsoft, Inc., Tulsa, Oklahoma, USA.
- Tabarelli, M., Mantovani, W., Peres, C.A., 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation* 91, 119–127.
- Whitmore, T.C., 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. In: Laurance, W.F., Bierregaard, R.O., Jr. (Eds.), *Tropical Forest Remnants. Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities*. The University Chicago Press, Chicago, pp. 3–12.
- Zanne, A.E., Chapman, C.A., 2005. Diversity of woody species in forest, treefall gaps, and edge in Kibale National Park, Uganda. *Plant Ecology* 178, 121–139.

CAPÍTULO III

Estructura de la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares en fragmentos de selva húmeda

Community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in fragments of a Mexican tropical rain forest

III.1. Introducción

La fragmentación y la consecuente modificación de los patrones y procesos ecológicos en las selvas húmedas han quedado fundamentadas en términos del componente vegetal y animal (Laurance *et al.* 2002, Arroyo-Rodríguez *et al.* 2006, Melo *et al.* 2010); sin embargo, los efectos de la fragmentación en el comportamiento de las comunidades de organismos hipógeos no han sido ni siquiera medianamente explorados (Mangan *et al.* 2004), hecho que no se debe dejar de lado, dada la importancia que tienen estos organismos en la funcionalidad, estructura y composición de las comunidades epígeas (Berg 2010).

Dentro de los organismos edáficos más estudiados por su relevancia a diferentes escalas espaciales y temporales, y por su influencia en diferentes niveles de organización, desde individuo hasta ecosistema, se encuentran los hongos micorrizógenos (HM), que son capaces de establecer una relación mutualista con plantas de muy diferentes grupos denominada micorriza. En particular, los HM arbusculares (HMA) forman, junto con las raíces de las plantas, la micorriza arbuscular, que es uno de los tipos de micorriza más extendido en todos los grupos vegetales y ambientes conocidos; aunque, se destaca su importancia relativa en las selvas húmedas donde se reporta reiterativamente su influencia ecológica en la mayoría de las especies vegetales analizadas (Janos 1980, McGuire *et al.* 2008).

Algunos factores inherentes a su naturaleza biológica hacen muy complicado abordar preguntas sobre su ecología, como son su desarrollo en una matriz edáfica que requiere procesos de extracción particulares y que muchas veces no aseguran la obtención total de lo que estaba presente en la muestra de suelo original, su identificación a través de la morfología de sus esporas, que son estructuras de resistencia y no de reproducción, su identificación molecular, las complicaciones que conlleva su propagación *in vitro* pero, a pesar de ello, en repetidas ocasiones se han resaltado como organismos fundamentales en la ecología de las plantas, como la estructuración de las comunidades vegetales y el desarrollo de los procesos ecosistémicos (van der Heijden y Sanders 2002, van der Heijden y Horton 2009).

En particular, los estudios a escala de paisaje para abordar el efecto de la fragmentación y los consecuentes cambios de uso de suelo sobre la estructura de la comunidad de los HMA son muy escasos, y los datos recabados son contradictorios. Por un lado, indican que al comparar entre el continente (fragmentos grandes) y las islas (fragmentos pequeños), tanto la diversidad como la riqueza de especies no presentan diferencias significativas; aunque, la composición entre islas, por más lejanas que estén, es más semejante entre ellas que con los sitios del continente (Mangan *et al.* 2004). También al comparar comunidades de HMA de selva y de potrero o campos de cultivo, las diferencias en riqueza no resultan significativas; aunque, destacan cambios en la composición de especies entre ambientes (Picone 2000). En el caso, del efecto de borde, aunque determinante en la parte epígea, no parece tener un impacto en la diversidad y riqueza pero sí en la composición de la comunidad de HMA (Núñez 2006).

Pero, por otro lado, otros estudios sí han reportado diferencias a nivel de riqueza, diversidad y equitabilidad entre la vegetación tropical original y algún otro tipo de vegetación como diferentes tipos de cultivos (Boddington *et al.* 2000, Oehl *et al.* 2003), bosque secundario reciente o tardío o pastizal (Cuenca *et al.* 1998, Stürmer y Siqueira 2010), entre otros.

El cambio en la composición florística puede ser un indicador de que la relación HMA-plantas se ve modificada (van der Heijden *et al.* 1998), ya que se ha demostrado en estudios recientes que la identidad específica de los HMA puede ser fundamental para determinar, a su vez, la composición vegetal (Scheublin *et al.* 2004, Mummey *et al.* 2005, Öpik *et al.* 2006, Johnson *et al.* 2010), esto ha sido explicado a través de la hipótesis de la complementariedad funcional entre hongos y plantas, que implica que la presencia de una especie particular de hongo puede ser determinante para la permanencia de una determinada especie vegetal (Koide 2000, van der Heijden 2002). De esta forma, se puede plantear que si las especies vegetales subordinadas son altamente micótrofas y los HMA complementarios desaparecen como un efecto de estos cambios de uso de suelo, la diversidad vegetal tenderá a disminuir o, si las especies dominantes son altamente dependientes de dichos hongos y éstos desaparecen, entonces tenderán a ser menos dominantes y la diversidad se incrementará (Urcelay y Díaz 2003); sin embargo, estas relaciones pueden verse alteradas de acuerdo a la disponibilidad de nutrientes, en particular de fósforo (P) que si llega a ser limitante,

puede favorecer la presencia de HMA y la productividad y diversidad vegetales (Collins y Foster 2009).

La estructura de la comunidad de HMA depende, además de la estructura de la comunidad vegetal, de factores abióticos como el tipo de suelo y el contenido de nutrientes, así como de la historia de disturbio en donde se desarrollan (Helgason *et al.* 1998, Egerton-Warburton *et al.* 2007, Fitzsimons *et al.* 2008) y de la heterogeneidad ambiental a pequeña escala (van der Voorde *et al.* 2010).

III. 2. Objetivo general

Describir la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares en fragmentos de selva húmeda remanente de Los Tuxtlas, Veracruz.

III.2.1. Objetivos particulares

Caracterizar la estructura de la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en fragmentos de diferente tamaño.

Analizar las diferencias de la estructura de la comunidad de los HMA en función de algunos factores abióticos, básicamente aquéllos relacionados con las propiedades del suelo y captura de carbono en fragmentos de selva húmeda de diferente tamaño.

III.3. Zona de estudio

Este estudio se llevó a cabo en los terrenos de la zona norte de la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas, Veracruz. La Reserva se ubica entre los 18°30' y 18°35' latitud norte y los 95°00' y 95°05' longitud W (Laborde-Dovalí 2004) y fue decretada como reserva de la biosfera en 1998 (Diario Oficial de la Federación 1998). El principal tipo de vegetación que se encuentra en las altitudes bajas (< 300 m s.n.m.) corresponde a una selva alta perennifolia (Miranda y Hernández-X. 1963), que está dentro del grupo de las selvas húmedas. A la fecha, este sistema ha perdido más del 17.2% de su cobertura original en la sierra de Los Tuxtlas (Castillo-Campos y Laborde 2004) y los remanentes de vegetación forestal original se encuentran concentrados en fragmentos de diferentes tamaños, pero la mayoría (90%) se concentra por debajo de las 5 hectáreas (Mendoza *et al.* 2005). El fragmento de mayor tamaño, en toda la Reserva, es de 640 ha y

corresponde a la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBT), que está bajo la administración del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México; este fragmento no ha sido talado ni manejado y es el más conservado, por lo que en este estudio lo utilizaremos como el fragmento de referencia para toda comparación (Figura III.1).

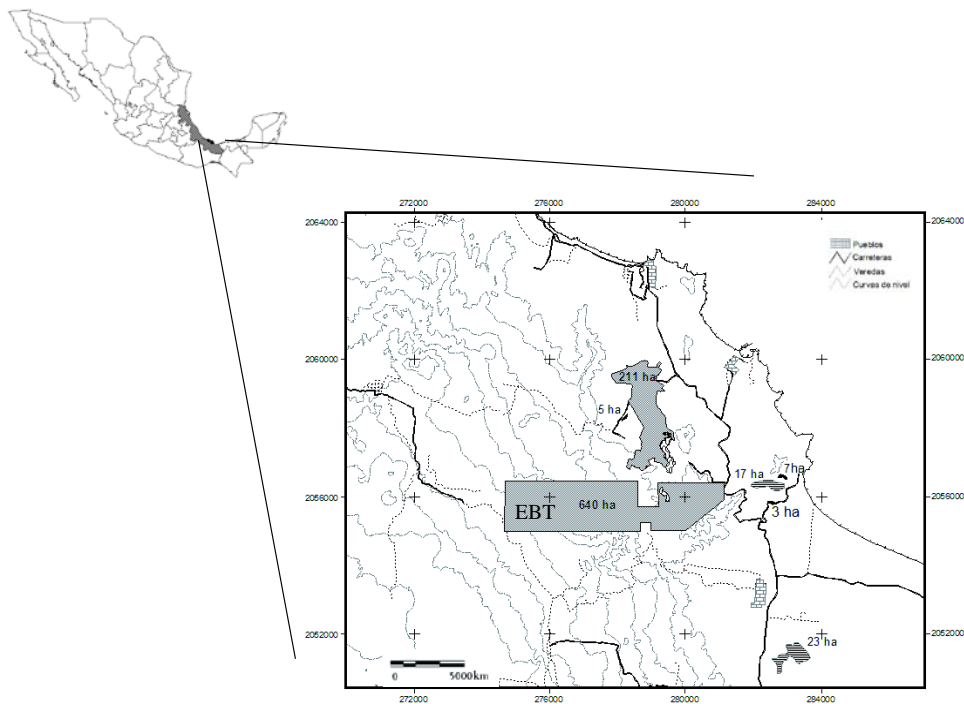


Figura III.1. Localización de la zona de estudio al sureste del estado de Veracruz, México, y la ubicación de los siete fragmentos. EBT = Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas.

III.4. Materiales y método

III.4.1. Caracterización de la estructura de la comunidad de HMA.

Muestreo de suelo. Muestreamos siete fragmentos de vegetación remanente de selva húmeda, de diferente tamaño con 3, 5, 7, 17, 23, 211 y 640 ha de superficie. En cada fragmento delimitamos 12 cuadros de 5 m x 5 m, y recolectamos medio kilogramo de

suelo a la mitad (a los 2.5 m) de cada lado del cuadro, para formar una muestra compuesta de 2 kg por cuadro. Tomamos el suelo de los primeros 20 cm de profundidad, retirando previamente la capa de hojarasca. El suelo colectado se secó a temperatura ambiente y se empacó hasta su posterior procesamiento.

Separación de esporas. Una vez secas las muestras, tamizamos el suelo con un tamiz de 2 mm de apertura, con el fin de eliminar pedazos de raíces, rocas, troncos, cadáveres de animales, etc. Posteriormente, pesamos 100 g de suelo para extraer las esporas de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA), de acuerdo al método modificado de tamizado húmedo, decantación y centrifugación en agua y sacarosa de Brundrett *et al.* (1996) (ver Anexo 1). Todas las esporas halladas fueron montadas en portaobjetos con alcohol polivinílico (PVLG) como medio fijador; después las contamos y determinamos hasta morfoespecie.

La determinación taxonómica se efectuó siguiendo las claves de Schenck y Perez (1990) y las descripciones disponibles en las páginas del International Vesicular Arbuscular Culture Collection (www.invam.caf.wvu.edu/, consultada en junio de 2008), de Glomeromycota Phylogeny (<http://www.lrz.de/~schuessler/amphylo/>, consultada en junio de 2010) y de Janusz Blaszkowski de la Universidad de Agronomía de Szczecin (www.agro.ar.szczecin.pl/~jblaszkowski/Introduction.html, consultada en junio de 2008). La nomenclatura sigue la propuesta más reciente de Schüßler y Walker (2010).

Además, como un paso fundamental para cotejar los ejemplares obtenidos en campo, se procedió a establecer macetas de propagación con el suelo colectado en cada uno de los siete parches con el fin de obtener un mayor número de esporas y de mejor calidad (Brundrett *et al.* 1996). Posteriormente, al analizarlas logramos ratificar a las especies registradas en campo.

Las preparaciones están depositadas en el Herbario de Hongos Micorrizógenos Arbusculares del Centro en Ciencias Biológicas, de la Universidad Autónoma de Tlaxcala.

III.4.2. Análisis de suelo. Del suelo colectado al que se hace referencia en el apartado anterior, tomamos aproximadamente un kilogramo para su análisis físico-químico.

Secamos las muestras a temperatura ambiente para después enviarlas al Laboratorio de Fertilidad de Suelos, Colegio de Postgraduados, Montecillo, para la determinación del pH, textura (% de arena, limo y arcilla), contenido de materia orgánica (MO) y carbono orgánico (C_{org}), capacidad de intercambio catiónico (CIC) y la concentración de fósforo lábil ($P_{lábil}$) y de nitrógeno total (N_{total}). Con la información del C_{org} y el N_{total} , posteriormente calculamos la proporción C/N, que es una medida de la calidad nutricional de la materia orgánica, $C/N \leq 20$ se descompone relativamente rápido, mientras que $C/N > 20$ representa una materia orgánica más difícil de descomponer y un aporte más a largo plazo de nutrientes (G. Barajas, com. pers.).

Todos los análisis fueron realizados siguiendo protocolos básicos (Etchevers, 1992). La concentración de N_{total} se obtuvo por digestión húmeda con la mezcla ácido sulfúrico-salicílico y una destilación semi-micro Kjeldahl por arrastre de vapor y titulación con ácido sulfúrico 0.05 N. La concentración de $P_{lábil}$ se estimó mediante la extracción del fósforo con $NaHCO_3$ 0.5 M pH 8.5 y determinación colorimétrica (método Olsen) (Olsen *et al.*, 1954). Mientras que la determinación del pH se realizó en agua (relación 1:2), el contenido de MO se obtuvo por medio de una digestión húmeda y el de C_{org} con el método automatizado, la CIC se estimó usando NH_4OAc 1N pH 7 y la textura se estimó mediante dispersión con hexametáfosfato de sodio y carbonato de sodio (Etchevers, 1992).

III.4.3. Análisis de datos

Estructura de la comunidad de HMA. Estimamos el número de especies, por fragmento, de acuerdo a los índices de presencia-absencia índice de estimación de cobertura (ICE), Chao2 y Jack2, que son los índices más recomendados para estimar la riqueza en sitios con alta diversidad (Chazdon *et al.* 1998), usando el programa EstimateS ver. 8.2 (Colwell 2009). Posteriormente, calculamos el número de especies esperadas promedio, por fragmento, al obtener la media aritmética de los tres índices, estandarizados al menor número de esporas registradas en alguno de los fragmentos.

Además, obtuvimos la diversidad con el Índice de Shannon y la equitabilidad por cuadro utilizando el programa Species Diversity and Richness IV (Seaby y Henderson 2006). Analizamos los patrones de variación de los promedios de cada variable en función del tamaño del fragmento para, posteriormente, evaluar la

significancia de la relación con la rutina de modelos lineales generalizados del programa Statistica ver. 8.0 (Statsoft Inc. 2001). Asimismo, graficamos, por fragmento, a las especies jerarquizadas de acuerdo al número relativo de esporas y evaluamos el ajuste de las curvas obtenidas a los cuatro modelos posibles, logarítmico, log-normal, de vara rota o geométrico (Magurran 2004) mediante el programa Species Diversity and Richness IV (Seaby y Henderson 2006).

Comparamos los fragmentos en términos de la composición de especies de HMA con el Índice de disimilitud de Sørensen a partir del cual elaboramos un dendrograma aplicando el método de unión UPGMA (unweighted-pair group method with arithmetic mean), que considera la disimilitud promedio mínima entre todos los posibles pares de miembros como criterio para unir los grupos (Jongman *et al.* 1995) con el programa Primer ver. 5.1 (Clarke and Gorley 2001).

Relación con factores abióticos. Analizamos la correlación entre las similitudes de los HMA de los fragmentos y las distancias geográficas lineales promedio entre ellos a través de la prueba de Mantel, con 999 iteraciones, utilizando el paquete PopTools ver. 3.0 (Hood, 2008). Aplicamos un análisis canónico de correspondencia (CCA, siglas por su significado en inglés) al conjunto de datos de todos los fragmentos, con el fin de explorar la relación entre la composición de la comunidad de HMA y las variables edáficas, utilizando el programa Multivariate Statistical Package (MVSP ver. 2.11) (Kovach 1998).

III.5. Resultados

Registramos un total de siete familias, 11 géneros y 43 especies, de las cuales siete son morfoespecies que no pudieron ser identificadas. El fragmento 7 ha tuvo el mayor número de especies observadas (29) y el menor número correspondió al fragmento 640 ha (19). Los géneros que estuvieron presentes en todos los fragmentos fueron *Acaulospora*, *Claroideoglosum*, *Funneliformis*, *Glomus* y *Redeckera*, mientras que los géneros *Ambispora*, *Entrophospora* y *Scutellospora* fueron los menos frecuentes ya que sólo los registramos en uno o dos fragmentos (Cuadro III.1).

Las especies *Acaulospora foveata* Trappe & Janos, *A. mellea* Spain & N.C. Schenck, *A. scrobiculata* Trappe, *A. spinosa* C. Walker & Trappe, *Claroideoglomus claroideum* (N.C. Schenck & G.S. Sm.) C. Walker & A. Schüßler, *Funneliformis geosporum* (T.H. Nicolson & Gerd. C. Walker & A. Schüßler, *F. verruculosum* (Blszk.) C. Walker & A. Schüßler, *Glomus tenebrosus* (Thaxt.) S.M. Berch y *Redeckera fulvum* (Berk. & Broome) C. Walker & A. Schüßler, son las registramos en los siete fragmentos (Cuadro III.1).

Al clasificar los fragmentos en tres categorías (pequeños, medianos y grandes) observamos que *Gigaspora rosea* T.H. Nicolson & N.C. Schenck y *Gl. viscosum* T.H. Nicolson fueron especies asociadas exclusivamente a uno de los fragmentos pequeños (3, 5 y 7 ha); mientras que *Gl. globiferum* Koske & C. Walker y *Scutellospora heterogama* (T.H. Nicolson & Gerd.) C. Walker & F.E. Sanders a los medianos (17 y 23 ha) y, finalmente, *Gl. microcarpum* Tul & C. Tul., *Scutellospora* sp. 1, *Entrophospora infrequens* (I.R. Hall) R.N. Ames & R.W. Schneid., *Glomus* sp. 5 y *Sclerocystis rubiformis* Gerd. & Trappe a los más grandes (211 y 640 ha) (Cuadro III.1).

En todos los casos, las curvas de jerarquía de especies se ajustaron significativamente a un modelo logarítmico, donde las especies con la mayor contribución proporcional de esporas en el fragmento más grande (640 ha) estuvieron presentes en la mayoría de los fragmentos, ocupando en varias ocasiones los valores con el mayor número de esporas (Figura III.2). Es importante destacar que el fragmento que presentó el menor número de estas especies fue el fragmento 211 ha (con seis de las diez), seguido del fragmento 23 ha (con siete de las diez).

El número de especies observadas acumuladas para todos los fragmentos, estuvo por debajo de los valores estimados y solamente en el caso de los fragmentos 7 y 211, con el máximo número de esporas que tuvieron, se igualan ambos valores. Además, las curvas promedio de acumulación de especies, en todos los casos, presentaron una alta tasa de incorporación de nuevas especies en las primeras 100 esporas, para luego:

- 1) alcanzar la asíntota, como en el caso de los fragmentos 7, 17, 23 y 211 ha, ó
- 2) no, como en los fragmentos 3, 5 y 640 (Figura III.2).

Lo anterior, refleja la necesidad de extender el muestreo para estos últimos y que 12 muestras de suelo no fueron suficientes para abarcar el número total de especies (Figura III.3). No obstante, al estandarizar, en todos los fragmentos, al menor número de esporas encontradas en un fragmento (115), establecimos una relación positiva y significativa entre el número de especies estimadas y el tamaño del fragmento (Figura III.4).

La relación entre el tamaño del fragmento y los valores promedio de la riqueza observada de especies, la diversidad y la equitabilidad no fue significativa, aunque la tendencia fue inversa a lo esperado; mientras que, ya se señaló, para el caso de la riqueza esperada fue significativamente positiva (Figura III.4).

Al comparar los fragmentos en términos de su composición, se observa que los fragmentos de menor tamaño se unen al 80% de disimilitud de Sørensen (20% de similitud) y antes de alcanzar el 60% de disimilitud ya todos forman un solo grupo, lo que indica que todos comparten más del 50% de las especies. Es importante destacar que los fragmentos más grandes (211 y 640) se unen al conjunto de datos hacia el 35% de similitud, indicando que son los menos parecidos con respecto a todos los demás.

Cuadro III.1. Familias y especies de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) registradas en siete fragmentos de selva, en la Reserva de Los Tuxtlas, Veracruz, y la presencia (1) o ausencia (0) de cada especie por fragmento. Los fragmentos están indicados de acuerdo a su área. **Frec:** es la frecuencia relativa de cada especie en relación al total de fragmentos, se resaltan, en negritas, los valores más altos. **Clave:** abreviatura de las especies.

Área del fragmento (ha)	Clave especie	3	5	7	17	23	211	640	Frec
Glomerales									
Glomeraceae									
<i>Glomus aggregatum</i> N.C. Schenck & G.S. Sm.	Glo agg	1	1	1	1	1	1	0	85.71
<i>Glomus globiferum</i> Koske & C. Walker	Glo glo	0	0	0	1	0	0	0	14.29
<i>Glomus lacteum</i> S.L. Rose & Trappe	Glo lac	0	1	0	1	1	0	0	42.86
<i>Glomus magnicaule</i> I.R. Hall	Glo mag	0	0	1	1	0	0	0	28.57
<i>Glomus microaggregatum</i> Koske, Gemma & P.D. Olexia	Glo mica	1	1	0	0	0	1	0	42.86
<i>Glomus microcarpum</i> Tul. & C. Tul.	Glo micc	0	0	0	0	0	1	0	14.29
<i>Glomus tenebrosum</i> (Thaxt.) S.M. Berch	Glo ten	1	1	1	1	1	1	1	100
<i>Glomus viscosum</i> T.H. Nicolson	Glo vis	0	0	1	0	0	0	0	14.29
<i>Glomus</i> sp. 1	Glo sp1	0	1	1	1	1	1	1	85.71
<i>Glomus</i> sp. 2	Glo sp2	0	0	0	1	0	1	0	28.57
<i>Glomus</i> sp. 3	Glo sp3	0	0	1	1	0	1	0	42.86
<i>Glomus</i> sp. 4	Glo sp4	1	0	1	0	0	1	0	42.86
<i>Glomus</i> sp. 5	Glo sp5	0	0	0	0	0	1	0	14.29
<i>Funneliformis aff. coronatum</i> (Giovann.) C. Walker & A. Schüßler	Fun cor	0	0	1	0	1	0	0	28.57
<i>Funneliformis constrictum</i> (Trappe) C. Walker & A. Schüßler	Fun con	1	1	1	1	1	0	1	85.71
<i>Funneliformis geosporum</i> (T.H. Nicolson & Gerd.) C. Walker & A. Schüßler	Fun geo	1	1	1	1	1	1	1	100
<i>Funneliformis mosseae</i> (T.H. Nicolson & Gerd.) C. Walker & A. Schüßler	Fun mos	0	1	1	1	0	1	0	57.14
<i>Funneliformis verruculosum</i> (Blaszk.) C. Walker & A. Schüßler	Fun ver	1	1	1	1	1	1	1	100
<i>Rhizophagus clarus</i> (T.H. Nicolson & N.C. Schenck) C. Walker & A. Schüßler	Rhi cla	1	1	1	0	1	0	0	57.14
<i>Rhizophagus fasciculatus</i> (Thaxt.) C. Walker & A. Schüßler	Rhi fas	0	1	1	0	0	0	1	42.86
<i>Sclerocystis clavispora</i> Trappe	Scl cla	1	1	1	1	0	0	0	57.14
<i>Sclerocystis rubiformis</i> Gerd. & Trappe	Scl rub	0	0	0	0	0	1	0	14.29
<i>Sclerocystis sinuosa</i> Gerd. & B.K. Bakshi	Scl sin	1	1	1	1	1	0	0	71.43
Claroideoglomeraceae									
<i>Claroideoglomus claroideum</i> (N. C. Schenck & G. S. Sm.) C. Walker & A. Schüßler	Cl a cla	1	1	1	1	1	1	1	100
Diversisporales									
Gigasporaceae									
<i>Gigaspora decipiens</i> I.R. Hall & L.K. Abbott	Gig dec	1	1	1	1	0	1	1	85.71
<i>Gigaspora rosea</i> T.H. Nicolson & N.C. Schenck	Gig ros	1	0	0	0	0	0	0	14.29
<i>Scutellospora gilmorei</i> (Trappe & Gerd.) C. Walker & F.E. Sanders	Scu gil	0	1	0	0	0	1	0	28.57
<i>Scutellospora heterogama</i> (T.H. Nicolson & Gerd.) C. Walker & F.E. Sanders	Scu het	0	0	0	0	1	0	0	14.29
<i>Scutellospora</i> sp. 1	Scu sp1	0	0	0	0	0	1	0	14.29
Acaulosporaceae									
<i>Acaulospora delicata</i> C. Walker, C.M. Pfeiff. & Bloss	Aca del	1	1	1	1	0	0	0	57.14
<i>Acaulospora excavata</i> Ingleby & C. Walker	Aca exc	1	0	1	0	1	1	1	71.43
<i>Acaulospora foveata</i> Trappe & Janos	Aca fov	1	1	1	1	1	1	1	100
<i>Acaulospora kentinensis</i> (C.G. Wu & Y.S. Liu) Kaonongbua, J.B. Morton & Bever	Aca ken	1	0	0	0	0	0	1	28.57
<i>Acaulospora laevis</i> Gerd. & Trappe	Aca lae	1	1	1	1	1	1	0	85.71
<i>Acaulospora mellea</i> Spain & N.C. Schenck	Aca mel	1	1	1	1	1	1	1	100
<i>Acaulospora morrowiae</i> Spain & N.C. Schenck	Aca mor	1	0	1	1	1	0	0	57.14
<i>Acaulospora rhemii</i> Sieverd. & S. Toro	Aca rhe	1	1	1	0	0	1	1	71.43
<i>Acaulospora scrobiculata</i> Trappe	Aca scr	1	1	1	1	1	1	1	100
<i>Acaulospora spinosa</i> C. Walker & Trappe	Aca spi	1	1	1	1	1	1	1	100
<i>Acaulospora</i> sp. 2	Aca sp2	0	0	1	1	0	0	1	42.86
Entrophosporaceae									
<i>Entrophospora infrequens</i> (I.R. Hall) R.N. Ames & R.W. Schneid.	Ent inf	0	0	0	0	0	0	1	14.29
Diversisporaceae									
<i>Redeckera fulvum</i> (Berk. & Broome) C. Walker & A. Schüßler	Red ful	1	1	1	1	1	1	1	100
Archaeosporales									
Ambisporaceae									
<i>Ambispora leptoticha</i> (N.C. Schenck & G.S. Sm.) C. Walker, Vestberg & A. Schüßler	Amb lep	0	0	0	1	0	0	1	28.57

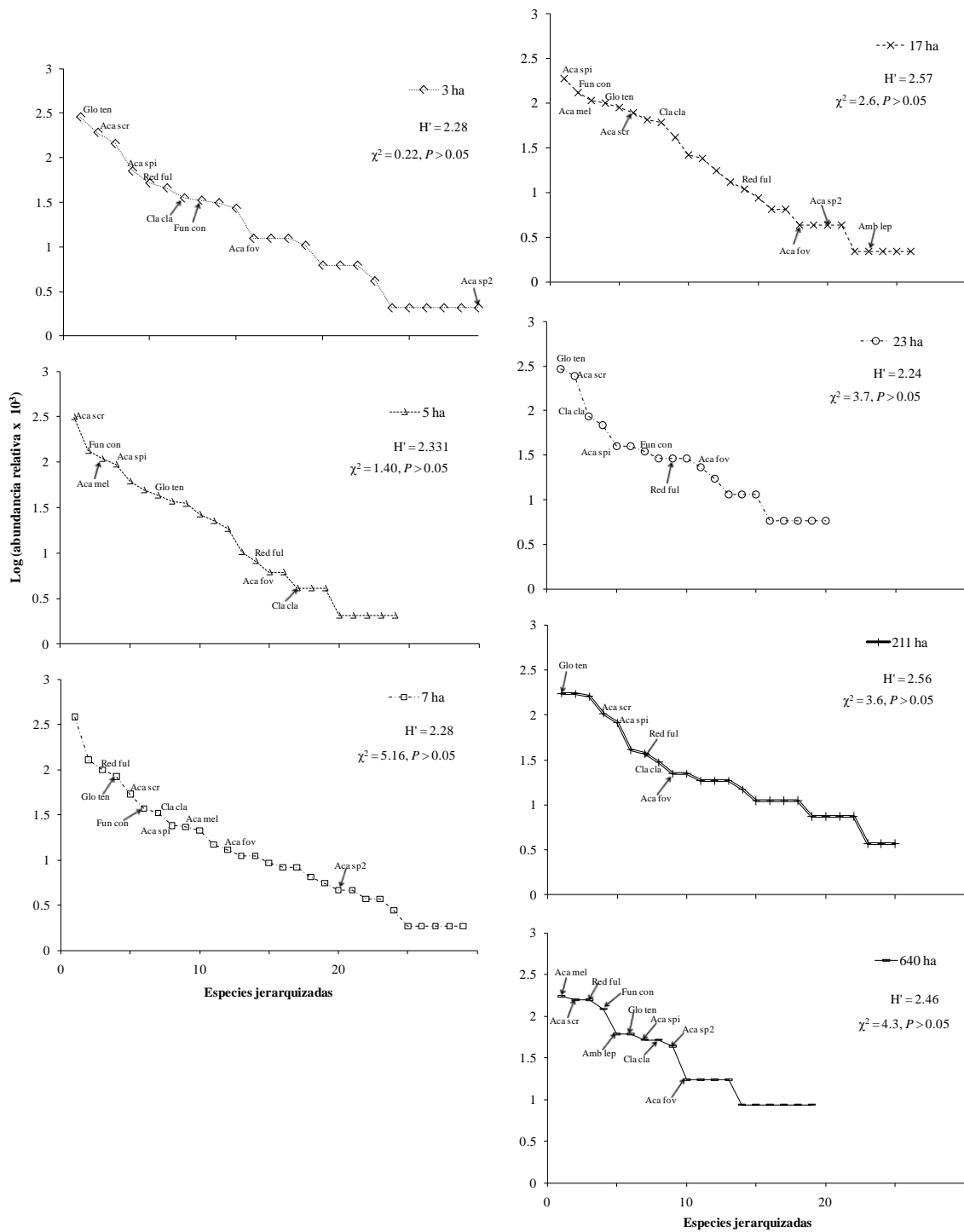


Figura III.2. Curvas de abundancia de especies de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) jerarquizadas por fragmento. H' = índice de diversidad de Shannon por fragmento. En todas las gráficas se muestra el resultado de la prueba de bondad de ajuste al modelo logarítmico (χ^2 y su nivel de significancia asociado, P). Las especies señaladas corresponden a aquéllas que ocuparon los primeros diez lugares en el fragmento de 640 ha. Nomenclatura de las especies como en el Cuadro III.1.

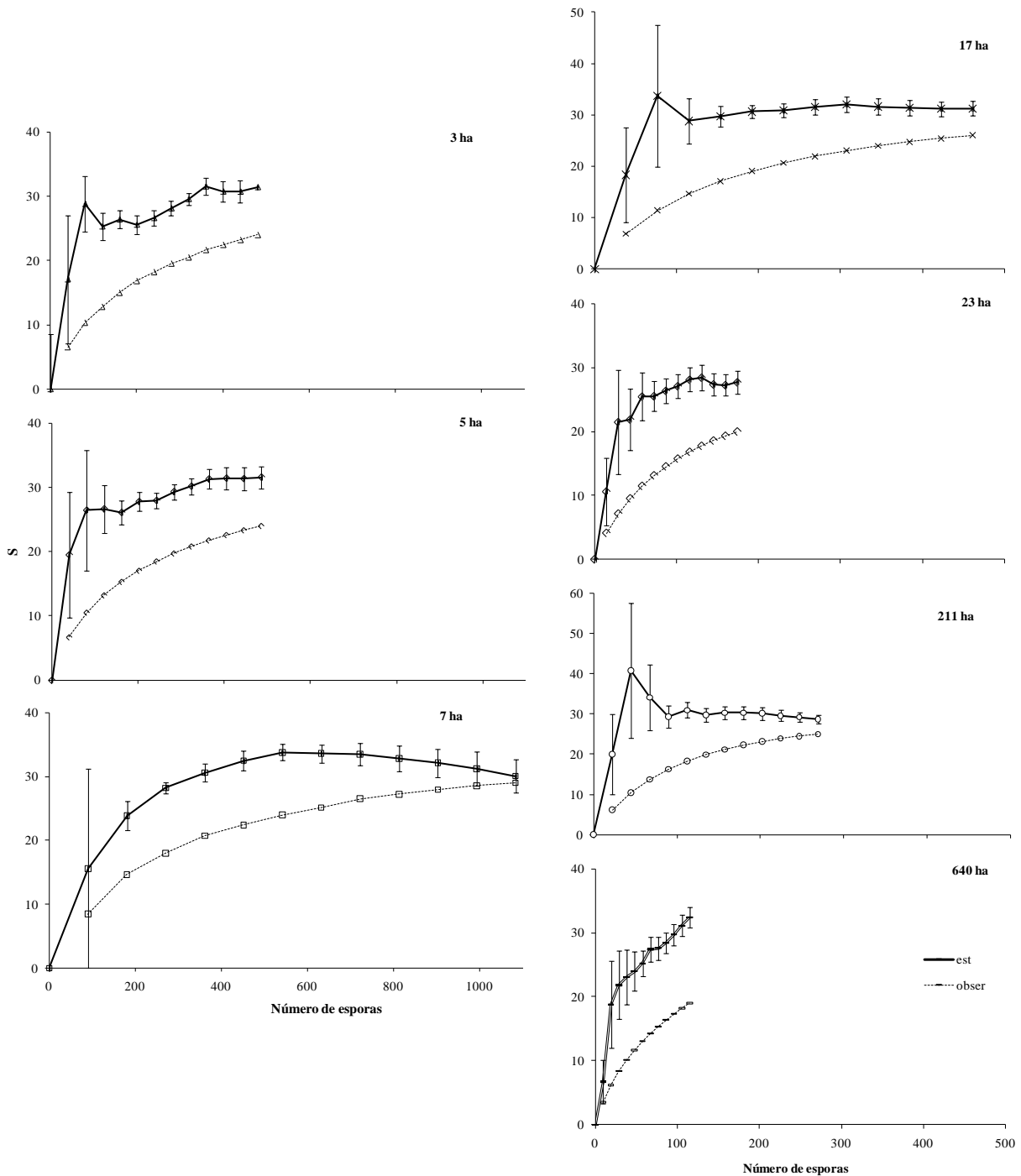


Figura III.3. Curvas de acumulación de especies de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA). Se grafican los datos observados (obser) y el promedio de los tres índices evaluados (ICE, Jackknife 2 y Chao2) (est) para cada uno de los fragmentos, en función del número de esporas. El valor máximo que alcanzan los ejes de las abscisas (X) y ordenadas (Y), no es el mismo en todos los casos; la escala del eje X en el primer grupo de gráficas es menor que la del segundo.

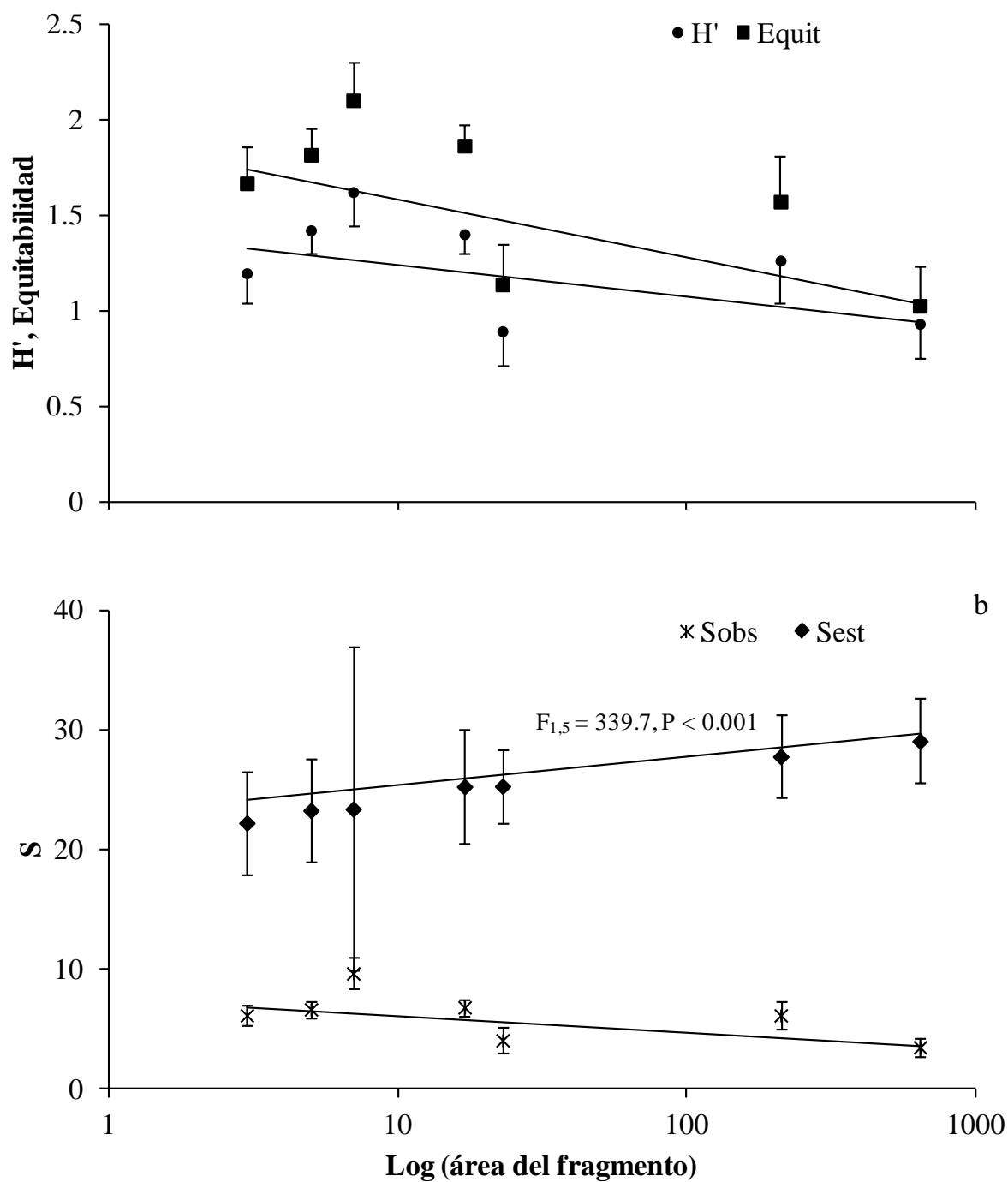


Figura III.4. Comportamiento de la diversidad (H') y equitabilidad (a) y riquezas de especies de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) observada (S_{obs}) y estimada (S_{est}) (b) en función del logaritmo del área del fragmento. Los resultados de los análisis de regresión se presentan en caso de que hubiesen sido significativos.

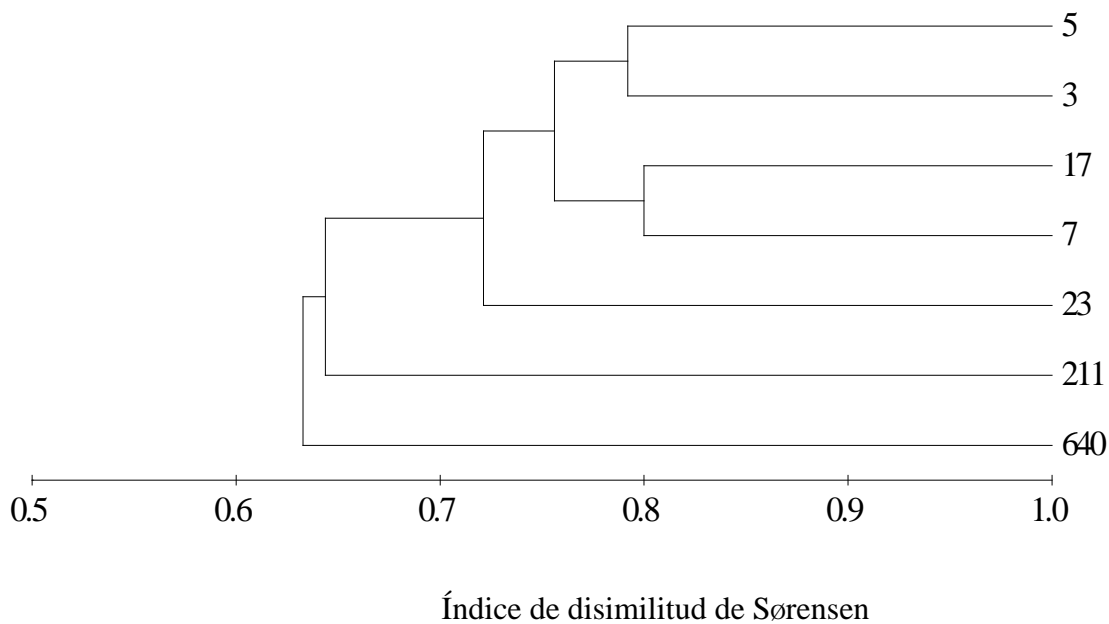


Figura III.5. Dendrograma de los fragmentos estudiados en función del Índice de Disimilitud de Sørensen.

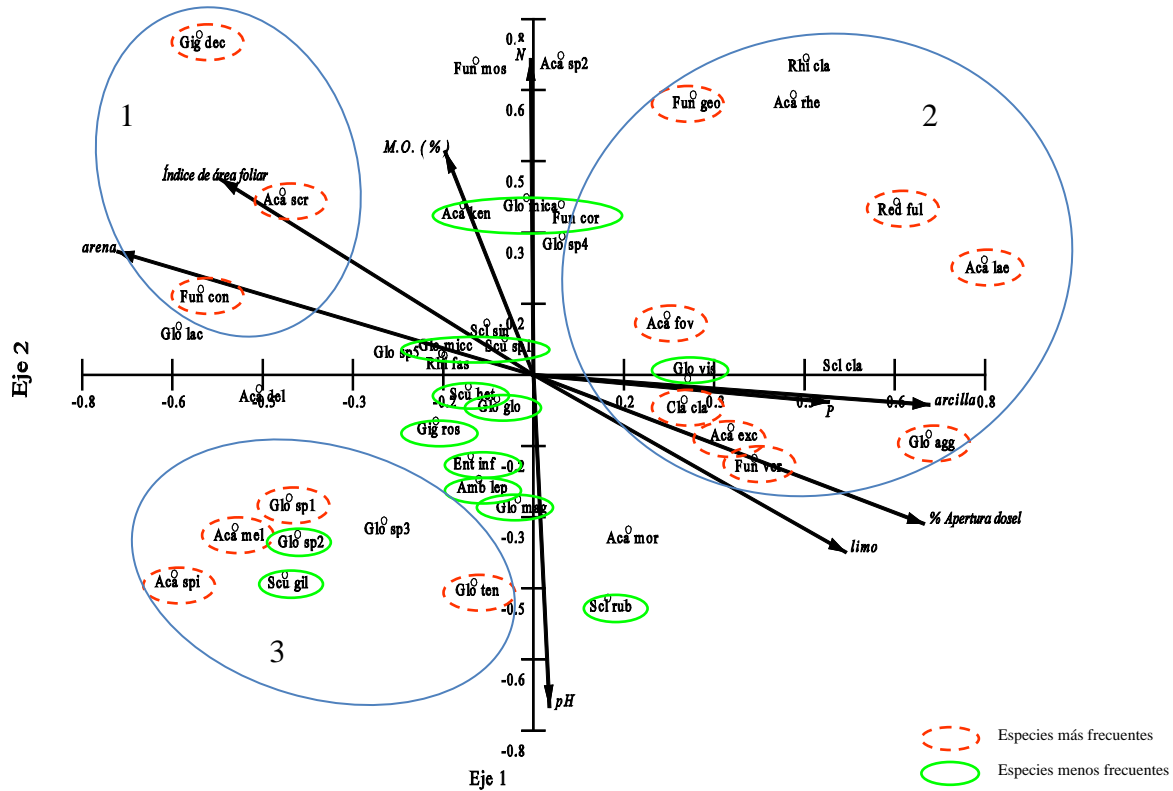
De acuerdo al CCA, el porcentaje de varianza explicada por los dos primeros ejes fue alrededor de 10% y el de la relación especies-variables ambientales fue del 54%. Siguiendo los coeficientes de correlación de Pearson, el eje 1 (X) del espacio de la ordenación de las especies de HMA, restringido por la correlación de sus ejes con los patrones de variación de las variables ambientales, está relacionado con el porcentaje de arcilla, la concentración de $P_{lábil}$ y en menor proporción con el porcentaje de apertura del dosel, el porcentaje de limo y arena, y el ÍÁF. El eje 2 (Y) está correlacionado fuertemente con la concentración de N_{total} y el pH, y en menor proporción con el contenido de MO e ÍÁF (Cuadro III.2). Esto a su vez se refleja en una distribución diferencial de especies.

Cuadro III.2. Eigenvalores y porcentaje de variación explicado por el CCA, con las correlaciones de Pearson (r) entre las variables ambientales y los tres ejes canónicos. Valores de significancia: * = p<0.05, ** = p<0.01, *** = p<0.001 (N=84).

	Eje 1 (X)	Eje 2 (Y)	Eje 3
Eigenvalores	0.233	0.124	0.11
Correlaciones especies-ambiente	0.764	0.688	0.743
Porcentaje acumulado de varianza de las especies	6.098	9.34	12.223
Porcentaje acumulado de varianza de la relación especies-ambiente	35.336	54.121	70.824
Correlaciones intragrupos entre variables ambientales y sitios			
pH	0.026	-0.682 ***	0.166
MO (%)	-0.144	0.458 ***	0.113
N _{total} (%)	-0.005	0.648 ***	0.114
P _{lábil} (ppm)	0.477 ***	-0.056	0.815 ***
arena (%)	-0.674 ***	0.253*	0.34 **
limo (%)	0.505 ***	-0.364 **	-0.114
arcilla (%)	0.641 ***	-0.062	-0.467 ***
Apertura dosel (%)	0.632 ***	-0.306 **	-0.03
Índice de área foliar (ÍÁF) (moles m ⁻² d ⁻¹)	-0.506***	0.401 ***	0.025

Las especies más frecuentes se pueden dividir en tres grupos, 1) este grupo engloba aquellas especies que están más asociadas a sitios con valores bajos de pH, bajo porcentaje de arcilla y limo pero alto de arena, altos valores del índice de área foliar (ÍÁF) y bajas concentraciones de P_{lábil} pero altas de N_{total} (Gig dec, Fun con, Aca scr); 2) este grupo abarca las especies que se encuentran en sitios con valores intermedios a altos del porcentaje de apertura del dosel, con valores altos e intermedios de P_{lábil} y de N_{total}, además de altos porcentajes de limo y arcilla y con pH bajos a intermedios (Aca fov, Aca lae, Fun geo, Red ful), y 3) especies más relacionadas con altos valores de pH, arena e índice de área foliar (ÍÁF), bajas concentraciones de N_{total} y de P_{lábil} y bajo porcentaje de arcillas, en este grupo se encuentran Aca mel, Aca spi, Glo ten y Glo sp1 (Figura III.6, Cuadro III.2).

Mientras que las especies menos frecuentes, *i.e.* aquellas que están presentes en sólo uno o dos fragmentos, se distribuyen a lo largo del eje 2, a partir de lo cual se puede plantear que el pH, el N_{total}, la MO y el ÍÁF son las variables abióticas que pueden determinar más fuertemente su presencia. En particular, la mayoría de las especies se concentran en los valores intermedios de las mencionadas variables.



Vector scaling: 1.09

Figura III.6. Diagrama de ordenación de las especies de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) a partir del análisis de correspondencia canónica (CCA); se usaron 84 puntos, 43 especies y nueve variables ambientales. Se señalan las especies que estuvieron en 6 ó 7 fragmentos (Especies más frecuentes, Frec >80%) y aquéllas que se presentaron sólo en uno o dos fragmentos (Especies menos frecuentes, Frec < 30%). Los círculos azules enmarcan los subgrupos diferenciados para el caso de las especies más frecuentes (1, 2 y 3, ver texto para mayor información). El nombre de las especies se enuncia de acuerdo al Cuadro III.1.

III.6. Discusión

Encontramos que el tamaño del fragmento está relacionado con la estructura de la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) de manera inversa, donde los fragmentos pequeños presentan una mayor riqueza observada, diversidad y equitabilidad; sin embargo, en términos de la composición, las especies se agruparon en función de otras variables ambientales y no del tamaño del fragmento. De acuerdo al CCA, las variables que mejor explicaron dicho comportamiento (con $r > 0.6$) fueron la textura del suelo (porcentaje de arcilla, de arena y de limo), la apertura del dosel, el índice de área foliar, el pH y la concentración de N_{total} .

La riqueza encontrada de HMA (43 especies) es baja en comparación a la riqueza vegetal que se ha reportado; aunque representa la quinta parte de todas las especies descritas de HMA a nivel mundial (233 especies) (Schüßler y Walker 2010). De hecho, una comparación somera con un estudio en la misma Reserva, pero realizado en la zona sur, con diferentes usos de suelo (Varela *et al.* 2008), mostró que ambos estudios sólo comparten el 13% del total de especies registradas. Esto hace patente la necesidad de emprender estudios de la comunidad de HMA con diferentes aproximaciones, como son la colecta de esporas en el campo, la corroboración con plantas trampa en macetas en invernadero y la identificación de especies colonizando suelo y raíces a través de métodos moleculares, con el fin de tener un espectro más completo y fidedigno de las especies de HMA que hay y una caracterización más precisa a nivel comunidad.

Asimismo, del total de especies registradas, siete constituyen morfotipos que no pudimos identificar ya sea porque los especímenes de campo no lo permitieron o porque no encontramos una descripción que se les ajustara por lo que, al menos algunas de ellas, podrían ser nuevas especies para la ciencia.

Al igual que otros estudios en selvas húmedas, el género con mayor número de especies fue *Glomus* (13 especies) seguido de *Acaulospora* (11 especies) (Guadarrama y Álvarez 1999, Mangan *et al.* 2004, Varela *et al.* 2008, Stürmer y Siqueira 2010); ambos géneros son los que tienen mayor número de especies de HMA y, por lo tanto, la probabilidad de que sean los que predominen es mayor. Uno de los factores que está fuertemente relacionado con la riqueza de *Glomus* es su historia filogenética, dado que es un género con varios clados monofiléticos (Schwarzott *et al.* 2001) lo que explica una gran diversificación al interior de este género, mientras que el género *Acaulospora* no presenta una historia filogenética tan compleja y su riqueza está más relacionada con suelos ácidos y lluvias sostenidas a lo largo del año (Stürmer y Siqueira 2010), características comunes de la selva de Los Tuxtlas.

En particular predominaron, por su frecuencia en más de cinco fragmentos, *Acaulospora mellea*, *A. scrobiculata*, *A. spinosa*, *Claroideoglomus claroideum*, *Funneliformis verruculosum*, *Glomus aggregatum* y *Gl. tenebrosus*. Estas especies se

han reportado con anterioridad en zonas tanto perturbadas como prístinas, que pueden comprender cultivos de maíz (Varela y Trejo 2001, Varela *et al.* 2008, Wang *et al.* 2008), pastizales (Picone 2000, Varela *et al.* 2008), claros (Guadarrama y Álvarez 1999), sitios de borde de selva-potrero (Núñez 2006), fragmentos pequeños y grandes de selva original (Luna-González 2009), áreas de pastizales nativos (Gai *et al.* 2006), selva húmeda (Guadarrama y Álvarez 1999, Stürmer y Siqueira 2010), lo que sugiere que estos hongos poseen tolerancias fisiológicas muy amplias, y que explica el por qué de su amplia presencia a pesar de los cambios ambientales que conlleva la fragmentación.

El género *Sclerocystis* predominó en los fragmentos pequeños, lo que puede estar relacionado con el tipo de esporas que produce ya que es el único género que esporula en forma de esporocarpos, y éstos se han interpretado como una respuesta a ambientes estresantes, sin embargo, también se han encontrado en zonas no perturbadas (Guadarrama y Álvarez 1999, Picone 2000, Gai *et al.* 2006, Stürmer y Siqueira 2010) lo que no sustenta la hipótesis previa; una propuesta alterna, en las zonas de selva húmeda, puede ser, por un lado, que las condiciones ambientales constantes en el tiempo no promueven la esporulación ya que las esporas son estructuras de resistencia y no de reproducción y sí favorecen el crecimiento lento del micelio y, por el otro lado, el carbono es un nutriente escaso en estos ambientes con baja disponibilidad de luz, por lo que los HMA no pueden asignar grandes cantidades de carbono constantemente a la producción de esporas, pero aún menos a esporocarpos (que llegan a contener entre 7 y cientos de esporas (L. Hernández, com. pers.)) por lo que la probabilidad de muestrear estas estructuras en estas zonas sería muy baja, independientemente de que su micelio sí esté presente y por ello los reportes más constantes en las zonas abiertas donde las condiciones no son constantes y el carbono es más abundante.

Ambispora leptoticha (N.C. Schenck & G.S. Sm.) C. Walker, Vestberg & Schuessler, *Gigaspora decipiens* I.R. Hall & L.K. Abbott, *Glomus lacteum* S.L. Rose & Trappe, *Glomus verruculosum* Błaszk. y *Scutellospora heterogama* (T.H. Nicolson & Gerd.) C. Walker & F.E. Sanders, son especies que no se habían reportado con anterioridad en México y, excepto por *A. leptoticha*, todas las demás no se habían reportado en zonas de selva.

La distribución de las especies mantiene una curva logarítmica en todos los fragmentos, lo que indica una predominancia de ciertas especies sobre otras pero no una absoluta dominancia, favoreciendo la existencia de una mayor riqueza (Magurran 2004). Seis de las diez especies más abundantes en el fragmento 640, también estuvieron presentes en el resto de los fragmentos, en particular, *Ac. scrobiculata* y *Gl. tenebrosum* mantuvieron una alta jerarquía sin importar el fragmento, aunque otras como *Am. leptoticha*, *Acaulospora* sp. 2 y *Ac. mellea* no estuvieron presentes en los demás u ocuparon bajas jerarquías. Esto implica que existe un reservorio de varias especies en los diferentes fragmentos y que las condiciones edáficas diferenciales no han afectado su desarrollo.

Las curvas de acumulación de especies claramente indican que varios fragmentos requieren de un mayor muestreo, este método de análisis ha sido muy poco utilizado en comunidades de HMA (Stürmer y Siqueira 2010) y, a diferencia de los otros estudios, nosotros decidimos utilizar los índices ICE, jackknife 2 y Chao2 porque son los que mejor se ajustan a ambientes muy diversos como es la selva húmeda (Chazdon *et al.* 1998).

La comunidad de HMA mantuvo, en todos los fragmentos estudiados, una alta riqueza y diversidad, las que aunque no estuvieron inversamente relacionadas con el tamaño del fragmento mostraron una tendencia en ese sentido, resultado contrario a lo esperado, ya que otros estudios de fragmentación de hábitat destacan que a menor tamaño, menor la riqueza y diversidad que pueden sostener esos hábitats, ya sea de plantas (Benítez-Malvido y Martínez-Ramos 2003; Laurance *et al.* 2006) o de otros organismos asociados al suelo como microartrópodos (Hoyle *et al.* 2005), nemátodos (Rantalainen *et al.* 2005), escarabajos acarreadores y colémbolos (Gibbs y Stanton 2001). En particular, en el caso de los HMA, estudios previos no han reportado un impacto negativo de la fragmentación, como es el caso de la selva de Barro Colorado, Panamá (Mangan *et al.* 2004), o del efecto de borde en la selva de Los Tuxtlas, México (Núñez 2006), sobre la riqueza y la diversidad de los HMA; aunque sí señalan que en términos de la composición sí hay diferencias entre islas y continente, predominando *Gl. "tsh"* y *Scl. clavispota* en el continente, y *Glomus* "small brown" y *A. mellea* en las islas (Mangan *et al.* 2004) o zona de pastizal, predominando *Gi. decipiens* y *Gl.*

caledonium, y zona de selva, con la presencia exclusiva de *Ac. scrobiculata* y *Ac. spinosa*, a lo largo del gradiente del borde (Núñez 2006).

Esto último está relacionado directamente con el cambio en la composición vegetal ya que se ha mencionado que la identidad de las especies vegetales puede favorecer la presencia diferencial de especies de HMA y viceversa (Burrows y Pflieger 2002, Hart *et al.* 2003, Mummey *et al.* 2005). Por ejemplo, en un pastizal natural en Cedar Creek, Minnesota, se ha detectado que al incrementar la cubierta de una leguminosa (*Amorpha canescens*), se favorece la esporulación de *Gigaspora*, *Sc. calospora*, *Ac. morrowiae*, *Gl. intraradices* y *Paraglomus* spp. (Burrows y Pflieger 2002); o en el caso de una pradera donde *Dactylis glomerata* es la especie de pasto nativa dominante y *Centaurea maculosa* una maleza muy difícil de erradicar, se ha encontrado que la maleza promueve la presencia de más ribotipos de HMA en las raíces del pasto que cuando el pasto está aislado de la maleza (Mummey *et al.* 2005).

Es importante subrayar que el comportamiento de la riqueza y la diversidad de los HMA fue semejante al de la riqueza de especies de árboles con diámetros a la altura del pecho mayores de 3 cm y de plántulas en los mismos fragmentos (Arroyo-Rodríguez *et al.* 2009, Sánchez-Gallen *et al.* 2010). Básicamente esto se puede explicar con base en la hipótesis de la complementariedad funcional, la cual se plantea como un mecanismo de selección de especies fúngicas y vegetales (van der Heijden 2002). Los datos obtenidos en este estudio indican que en esta zona, la disminución del área del fragmento no ha repercutido fuertemente en cambios en las condiciones ambientales (Sánchez-Gallen *et al.*, en prep.), lo que, a su vez, no ha repercutido en una alteración del hábitat *per se* para las plantas y los HMA, tal que la riqueza y diversidad sean muy altas en los fragmentos pequeños. Este hecho también se ha reportado para macromicetos en diferentes usos de suelo de una selva húmeda en la India, *i.e.* arboledas de olivos (que tienen las áreas más pequeñas), cultivos de café y áreas de selva protegidas, los autores hallaron que la diversidad y riqueza de esporocarpos fue mayor en las arboledas de olivos que son sitios sagrados y que comprenden hábitats diferentes a los de las otras zonas (Brown *et al.* 2006).

Otra explicación probable del elevado registro de especies de HMA en los fragmentos de menor tamaño es que la matriz que rodea a los fragmentos no es

enteramente inhóspita para los HMA ya que mantiene una gran cantidad de especies de herbáceas que pueden estar jugando un papel muy importante en su preservación y diseminación en el espacio (Zhang *et al.* 2004).

Este estudio destaca la alta similitud entre las comunidades pertenecientes a los fragmentos de categorías de tamaño diferentes, pequeños (< 10 ha), medianos (entre 10 y 100 ha) y grandes (> 100 ha), por lo que no se observa que el tamaño esté relacionado con las diferencias en composición de los HMA. Sin embargo, cabe destacar que los fragmentos que comparten más especies entre sí son los fragmentos de menor tamaño y el fragmento de 640 se mantiene separado del resto hasta alcanzar un 40% de similitud. Parece ser que, a pesar de las variaciones de las variables abióticas entre fragmentos, las especies de HMA no se ven afectadas fuertemente. Las respuestas de los HMA a la fragmentación no han sido previamente descritas o reportadas, sólo se han realizado comparaciones entre cambios de uso de suelo o islas y continente y los resultados indican que aún cambios tan drásticos, como es la conversión de selva a potrero o a cultivos, no necesariamente implican fuertes cambios en la composición de HMA (Picone 2000, Núñez 2006).

De esta forma, a una escala de paisaje, nuestros resultados indican que gran parte de las especies se encuentran representadas en cada uno de los fragmentos. Esta conclusión es muy importante ya que conduciría a la idea de que la conservación del fragmento más grande aseguraría el máximo de especies de la zona, sin embargo, es el que menos especies comparte con el resto del sistema, por lo que no es recomendable, desde el punto de vista de la conservación de los HMA, mantener únicamente el fragmento más grande, de hecho, la mejor recomendación es mantener el conjunto de fragmentos para así mantener la alta riqueza de HMA a nivel de paisaje, asegurando la existencia de las especies, a través de metapoblaciones (Bellemain y Ricklefs 2008).

Además, en el caso de los HMA, no sólo es importante considerar la estructura de la comunidad y la composición si no también, evaluar su funcionalidad ya que el principal papel ecológico de los HMA radica principalmente en su función (Smith y Read 2008). En este sentido, algunos estudios han reportado que en la selva de Los Tuxtlas, a pesar de que fragmentos grandes y pequeños comparten una gran proporción de especies, los potenciales de inóculo varían de acuerdo al fragmento de que se trate

(Luna-González *et al.*, en prep.), además el efecto que el inóculo de fragmentos grandes y pequeños, tiene sobre la supervivencia de especies nativas de la selva es diferencial, y depende tanto de la historia de vida de la planta como del origen del inóculo (fragmento grande o pequeño) (Zamarripa *et al.*, datos no publicados).

La concentración del $P_{\text{lábil}}$ y N_{total} , junto con la textura del suelo, el pH y el contenido de MO fueron las variables ambientales-edáficas que determinaron la distribución de las especies de HMA. En particular, la concentración de $P_{\text{lábil}}$ es una variable que ha explicado, de manera directa, el porcentaje de colonización por HMA y el desarrollo fúngico (Smith *et al.* 2009), pero no así los otros factores edáficos evaluados en este estudio. El análisis multivariado resalta la importancia de contemplar más de un factor a la vez, con el fin de tener un mayor acercamiento a lo que ocurre realmente. En nuestro caso, también la concentración de N_{total} fue un factor determinante en la distribución de las especies. De hecho, lo que se observa es que dentro de las especies más frecuentes, se encuentran las que están más asociadas a sitios menos ácidos y altos porcentajes de arena con bajas concentraciones de N_{total} y $P_{\text{lábil}}$ (*A. mellea* y *A. spinosa*). Tal vez, en este caso, estos HMA establecen una relación mutualista más fuerte con las plantas, porque la escasez de nutrientes promueve que los beneficios que conllevan los HMA, sean mayores que los gastos, para las plantas y por ello, éstas favorecen la colonización y desarrollo de estos hongos (Reynolds *et al.* 2005). Por otro lado, si las concentraciones de estos nutrientes son elevadas, los HMA tienden a mantener la relación con las plantas pero ya no de índole mutualista, si no parasítica, porque los gastos que representan para las plantas el transferirles carbono, son mucho mayores que los beneficios que ofrecen (Johnson *et al.* 1997).

Una hipótesis que se puede plantear ante la alta dispersión de las especies de HMA en el espacio de ordenación es que cada especie fúngica es capaz de hacer uso de una combinación de variables abióticas y bióticas muy definida pero con intervalos amplios, situación planteada por la teoría de diferenciación de nichos (Morin 2009), de tal forma que a pesar de ocurrir drásticos cambios ambientales, como aquellos asociados a la fragmentación, muchas especies de HMA son capaces de persistir dada su alta plasticidad a grandes escalas de tiempo y espacio, siempre y cuando la fragmentación no tenga como consecuencia principal la desaparición de hábitats. Sin embargo,

estudios sobre la funcionalidad de cada una de las especies reforzaría, en gran medida, esta hipótesis.

III.7. Agradecimientos

A B. Gómez-Chagala, O. Núñez-Castillo, E. Delgadillo, D. Olivera y W. Luna por su ayuda en el trabajo de campo y gabinete. También agradecemos a la M. en C. Juliana Padilla por su apoyo en los análisis de suelo. Asimismo, extendemos nuestro agradecimiento a los dueños de los terrenos el permitirnos el acceso a ellos. En especial, al personal de la Estación de Biología Tropical por el apoyo durante nuestra estancia y el trabajo en el campo. IS-G agradece una beca complementaria otorgada por la DGAPA a través de su programa de becas (PASPA) y al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM por el acervo académico recibido y los apoyos varios para acudir a reuniones académicas. Este estudio fue financiado por los proyectos SEMARNAT-CONACyT 2002-c01-668 y PAPIIT IN-235402.

III.8. Referencias bibliográficas

- Arroyo-Rodríguez, V., E. Pineda, F. Escobar y J. Benítez-Malvido. 2009. Value of small patches in the conservation of plant-species diversity in highly fragmented rainforest. *Conservation Biology* 23: 729-739.
- Bellemain, E. y R.E. Ricklefs. 2008. Are islands the end of the colonization road? *Trends in Ecology and Evolution* 23: 461-468.
- Benítez-Malvido, J. y M. Martínez-Ramos. 2003. Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. *Conservation Biology* 17: 389-400.
- Berg, M.P. 2010. Spatio-temporal structure in soil communities and ecosystem processes. En: Verhoef, H.A. y P.J. Morin (eds.). *Community ecology. Processes, models, and applications*. Pp. 69-80. Oxford University Press, Oxford.
- Boddington, C.L. y J.C. Dodd. 2000. The effect of agricultural practices on the development of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi. I. Field studies in an Indonesian ultisol. *Plant and Soil* 218: 137-144.
- Brown, N., S. Bhagwat y S. Watkinson. 2006. Macrofungal diversity in fragmented and disturbed forests of the Western Ghats of India. *Journal of Applied Ecology* 43: 11-17.
- Brundrett, M., N. Bougher, B. Dell, T. Grove y N. Malajczuk. 1996. *Working with mycorrhizas in forestry and agriculture*. Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra, Australia.
- Burrows, R. y F. Pflieger. 2002. Arbuscular mycorrhizal fungi respond to increasing plant diversity. *Canadian Journal of Botany* 80: 120-130.

- Castillo-Campos, G. y J. Laborde. 2004. La vegetación. En: Guevara-Sada S., J. Laborde y G. Sánchez-Ríos. (eds.). *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*. Pp. 231-265. Instituto de Ecología, A.C., Unión Europea.
- Chazdon, R.L., R.K. Colwell, J.S. Denslow y M.R. Guariguata. 1998. Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forests of northeastern Costa Rica. En: F. Dallmeier y J.A. Comiskey (eds.). *Forest biodiversity research, monitoring and modeling: conceptual background and old world case studies*. Pp. 285-309. Parthenon Publishing Group, Paris.
- Clarke, K.R. y R.N. Gorley. 2001. Primer v5: User manual/tutorial. Primer-E, Plymouth.
- Collins, C.D. y B.L. Foster. 2009. Community-level consequences of mycorrhizae depend on phosphorus availability. *Ecology* 90: 2567–2576.
- Colwell, R.K. 2009. *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Version 8.2. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates> (consultada el 13 de enero de 2011).
- Cuenca, G., Z. de Andrade y G. Escalante. 1998. Diversity of Glomalean spores from natural, disturbed and revegetated communities growing on nutrient-poor tropical soils. *Soil Biology and Biochemistry* 30: 711-719.
- Diario Oficial de la Federación, 1998. Tomo DXLII No 16. Decreto Presidencial de la Reserva de la Biosfera ‘‘Los Tuxtlas’’.
- Egerton-Warburton, L.M., N.C. Johnson y E.B. Allen. 2007. Mycorrhizal community dynamics following nitrogen fertilization: a cross-site test in five grasslands. *Ecological Monographs* 77: 527-544.
- Fitzsimons, M.S., R.M. Miller y J.D. Jastrow. 2008. Scale-dependent niche axes of arbuscular mycorrhizal fungi. *Oecologia* 158: 117-127.
- Gai, J.P., P. Christie, G. Feng y X.L. Li. 2006. Twenty years of research on community composition and species distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in China: a review. *Mycorrhiza* 16: 229-239.
- Gibbs, J.P. y E.J. Stanton. 2001. Habitat fragmentation and arthropod community change: carrion beetles, phoretic mites, and flies. *Ecological Applications* 11: 79-85.
- Govindarajulu, M., P.E. Pfeffer, H. Jin, J. Abubaker, D.D. Doude, J.W. Allen, H. Bücking, P.J. Lammers y Y. Shachar-Hill. 2005. Nitrogen transfer in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Nature* 435: 819-823.
- Guadarrama, P. y J. Álvarez. 1999. Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different environments in a tropical rain forest, Veracruz, Mexico. *Mycorrhiza* 8: 267-270.

- Hart, M., R.J. Reader y J. Klironomos. 2003. Plant coexistence mediated by arbuscular mycorrhizal fungi. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 418-423.
- Helgason, T., T.J. Daniell, R. Husband, A.H. Fitter y J.P.W. Young. 1998. Ploughing up the wood-wide web? *Nature* 394: 431.
- Hodge, A., T. Helgason y A.H. Fitter. 2010. Nutritional ecology of arbuscular mycorrhizal fungi. *Fungal Ecology* 3: 267-273.
- Hood, G.M. 2008. *PopTools versión 3.0.6*. Available on the internet. URL <http://www.cse.csiro.au/poptools> (consultada el 30 de diciembre de 2010).
- Hoyle, M. y H. Alastair. 2005. Mixed effects of habitat fragmentation on species richness and community structure in a microarthropod microecosystem. *Ecological Entomology* 30: 684-691.
- Janos, D. 1980. Vesicular-arbuscular mycorrhizae affect lowland tropical rain forest plant growth. *Ecology* 61: 151-162.
- Johnson, N.C., J.H. Graham y F.A. Smith. 1997. Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytologist* 135: 575-585.
- Johnson, D., P.J. Vandenkoornhuysen, J.R. Leake, L. Gilbert, R.E. Booth, J.P. Grime, J.P.W. Young y D.J. Read. 2004. Plant communities affect arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community composition in grassland microcosms. *New Phytologist* 161: 503-515.
- Johnson, N.C., G.W.T. Wilson, M.A. Bowker, J.A. Wilson y R.M. Miller. 2010. Resource limitation is a driver of local adaptation in mycorrhizal symbioses. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107: 2093-2098.
- Jongman, R.H.G., C.J.F. Ter Braak y O.F.R. van Tongeren 1995. *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge. 299 p.
- Koide, R.T. 2000. Functional complementarity in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist* 147: 233-235.
- Kovach, W.L. 1998. *MVSP – A multivariate statistical package for Windows*, version 3.1. Kovach Computing, Pentraeth, UK.
- Laborde-Dovalí J. 2004. La Reserva de la Biosfera. En: Guevara-Sada S., J. Laborde-Dovalí y G. Sánchez-Ríos. (eds.) *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*. Pp. 271-279. Instituto de Ecología, A.C., Unión Europea.
- Landis, F.C., A. Gargas y T.J. Givnish. 2004. Relationships among arbuscular mycorrhizal fungi, vascular plants and environmental conditions in oak savannas. *New Phytologist* 164: 493-504.

- Laurance, W.F., H.E.M. Nascimento, S.G. Laurance, A. Andrade, J.E.L.S. Ribeiro, J.P. Giraldo, T.E. Lovejoy, R. Condit, J. Chaver, K.E. Harms y S. D'Angelo. 2006. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103: 19010-19014.
- Luna-González, W. 2009. *Diversidad y potencial de inóculo de la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares en fragmentos de selva alta perennifolia en Los Tuxtlas, Veracruz*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Science Ltd., Malden, Massachusetts. 256 p.
- McGuire, K.L., T.W. Henkel, I. Granzow de la Cerda, G. Villa, F. Edmund y C. Andrew. 2008. Dual mycorrhizal colonization of forest-dominating tropical trees and the mycorrhizal status of non-dominant tree and liana species. *Mycorrhiza* 18: 217-222.
- Melo, F.P.L., E. Martínez-Salas, J. Benítez-Malvido y G. Ceballos. 2010. Forest fragmentation reduces recruitment of large-seeded tree species in a semi-deciduous tropical forest of southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 26: 35-43.
- Mendoza, E., Fay, J., Dirzo, R., 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. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28: 29-179.
- Mummey, D.L., M.C. Rillig y W.E. Holben. 2005. Neighboring plant influences on arbuscular mycorrhizal fungal community composition as assessed by T-RFLP analysis. *Plant and Soil* 271: 83-90.
- Núñez, O. 2006. *Efecto de borde en una selva húmeda tropical: implicaciones en las comunidades de hongos micorrizógenos arbusculares*. Tesis de maestría en Ciencias (Biología ambiental). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 75 p.
- Oehl, F., E. Sieverding, K. Ineichen, P. Mäder, T. Boller y A. Weimken. 2003. Impact of land use intensity on the species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems of central Europe. *Applied Environmental Microbiology* 69: 2816-2824.
- Öpik, M., M. Moora, J. Liira y M. Zobel. 2006. Composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungal communities in different ecosystems around the globe. *Journal of Ecology* 94: 778-790.
- Picone, C. 2000. Diversity and abundance of arbuscular-mycorrhizal fungus spores in tropical forest and pasture. *Biotropica* 32: 734-750.

Rantalainen, M.-L., H. Fritze, J. Haimi, T. Pennanen y H. Setälä. 2005. Species richness and food web structure of soil decomposer community as affected by the size of habitat fragment and habitat corridors. *Global Change Biology* 11: 1614-1627.

Reynolds, H.L., A.E. Hartley, K.M. Vogelsang, J.D. Bever y P.A. Schultz. 2005. Arbuscular mycorrhizal fungi do not enhance nitrogen acquisition and growth of old-field perennials under low nitrogen supply in glasshouse culture. *New Phytologist* 167: 869-880.

Rohlf, F.J. 2002. *NTSYS-pc: numerical taxonomy and multivariate analysis system*. Exeter Software, Setauket, NY.

Schenk, N. y Y. Perez. 1987. *Manual for the identification of VA mycorrhizal fungi*. 1a. edición. Universidad de Florida, Gainesville, Florida. 245 p.

Scheublin, T.R., K.P. Ridgway, J.P.W. Young y M.G.A. van der Heijden. 2004. Nonlegumes, legumes, and root nodules harbor different arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Applied and Environmental Microbiology* 70: 6240-6246.

Schüßler, A. y C. Walker. 2010. *The Glomeromycota. A species list with new families and new genera*. Gloucester, Inglaterra.

Schwarzott, D., C. Walker y A. Schüßler. 2001. Glomus, the largest genus of the arbuscular mycorrhizal fungi (Glomales), is non-monophyletic. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 21: 190-197.

Seaby, R.M.H. y P.A. Henderson. 2006. *Species diversity and richness*. Ver. 4.0. Pisces Conservation Ltd., IRC House Pennington Lymington, Hampshire, R.U.

Smith, S.E. y D.J. Read. 2008. *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press, Londres. 787 p.

Smith, F.A., E.J. Grace y S.E. Smith. 2009. More than a carbon economy: nutrient trade and ecological sustainability in facultative arbuscular mycorrhizal symbioses. *New Phytologist* 182: 347-358.

StatSoft, Inc. 2001. *STATISTICA* (data analysis software system), versión 6. www.statsoft.com.

Stürmer, S.L. y J.O. Siqueira. 2010. Species richness and spore abundance of arbuscular mycorrhizal fungi across distinct land uses in Western Brazilian Amazon. *Mycorrhiza* DOI 10.1007/s00572-010-0330-6.

Urcelay, C. y S. Díaz. 2003. The mycorrhizal dependence of subordinates determines the effect of arbuscular mycorrhizal fungi on plant diversity. *Ecology Letters* 6: 388-391.

van der Heijden, M.G.A., T. Boller, A. Wiemken e I.R. Sanders. 1998. Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecology* 79: 2082-2091.

van der Heijden, M.G.A. 2002. Arbuscular mycorrhizal fungi as a determinant of plant diversity: in search for underlying mechanisms and general principals. En: van der Heijden, M.G.A. e I.R. Sanders (eds.). *Mycorrhizal ecology*. Ecological studies 157. Springer-Verlag, Berlin, pp. 243-261.

van der Heijden, M.G.A. y T.R. Horton. 2009. Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems. *Journal of Ecology* 97: 1139-1150.

van der Voorde, T.F.J., W.H. van der Putten, H.A. Gamper, W.H.G. Hol y T.M. Bezemer. 2010. Comparing arbuscular mycorrhizal communities of individual plants in a grassland biodiversity experiment. *New Phytologist* 186: 746-754.

Varela, L. y D. Trejo. 2001. Los hongos micorrizógenos arbusculares como componentes de la biodiversidad del suelo en México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) Número especial 1: 39-51.

Varela, L., A. Estrada, F.J. Alvarez-Sánchez e I. Sánchez-Gallen. 2008. *Catálogo de hongos micorrizógenos arbusculares en la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas*. Edición digital. Facultad de Ciencias, UNAM.

Anexo 1.

Separación de esporas. Método modificado de Brundrett *et al.* (1996) para muestras con gran cantidad de materia orgánica.

1. Secar el suelo a temperatura ambiente, desmenuzándolo para que no queden trozos de suelo muy grandes y eliminando la mayor parte de las rocas.
2. Pesar 100 g del suelo ya seco.
3. En un bote de boca ancha de 1 litro, se colocan los 100 g de suelo y se le adicionan aproximadamente 750 ml de agua de la llave. Se deja reposar por 15 min, permitiendo que todo el suelo se humedezca.
4. El suelo remojado se amasa a mano por 15 min, deshaciendo cualquier grumo de suelo.
5. El suelo ya completamente disuelto en el agua, se pasa por un par de tamices (0.5 cm y 44 micras de apertura), teniendo mucho cuidado en recabar todo el suelo que queda en el tamiz de menor apertura.
6. El suelo se reparte homogéneamente en tubos de centrífuga de 50 ml de capacidad. Y se le adiciona agua, llenando cada tubo hasta 45 ml.
7. Los tubos con el suelo y el agua son colocados en una centrífuga, siempre teniendo la precaución de balancearlos correctamente y se centrifugan a 3500 r.p.m. (revoluciones por minuto) durante 4 min.
8. Cuando acaba el centrifugado, se retiran los tubos y se elimina el sobrenadante, quedándose con la pastilla de suelo.
9. Se resuspende la pastilla de suelo en sacarosa (o azúcar refinada) al 40%, la cual se debe adicionar lentamente hasta llegar a la marca de 45 ml, revolviendo el suelo y mezclándolo bien con la sacarosa. Se vuelven a introducir en la centrífuga y se ponen a 3500 r.p.m. durante 30 segundos.
10. Transcurrido el tiempo, los tubos son retirados y se colecta el sobrenadante de cada uno, colocándolo en un tamiz pequeño. El material colectado se debe lavar varias veces con agua de la llave, para posteriormente trasladarlo a una caja de Petri de 5 cm de diámetro, de donde se colectarán posteriormente las esporas con ayuda de agujas entomológicas y pipetas Pasteur.

CAPÍTULO IV

¿Es la comunidad de regeneración de avanzada determinante de la estructura de la comunidad de los hongos micorrizógenos arbusculares?

Is the advanced regeneration community determinant for arbuscular mycorrhizal fungi community structure?

IV. 1. Introducción

La estructura de una comunidad es reflejo de la interacción de una gran cantidad de factores tanto abióticos como bióticos (Roughgarden y Diamond 1986). La importancia relativa de cada factor depende de la escala en tiempo y espacio (Begon *et al.* 2006, Gurevitch *et al.* 2006).

Aunado a lo anterior, en fechas recientes se ha destacado como un componente fundamental para entender la estructura de una comunidad vegetal, a los organismos del suelo, como son las bacterias fijadoras de nitrógeno, organismos degradadores de materia orgánica, lombrices, hongos micorrizógenos (HM), debido a las interacciones que establecen con ellos y que pueden generar un vínculo muy estrecho entre las plantas y los organismos (Wardle 2002, Bever *et al.* 2010, van der Putten 2010).

Los HM arbusculares (HMA) son un grupo de hongos del suelo que forman una asociación mutualista denominada micorriza arbuscular, cuya importancia relativa en las zonas tropicales es mayor dado que se ha reportado que colonizan una mayor proporción de especies vegetales en comparación con los otros tipos de micorrizas (Smith y Read 2008). Obtienen el carbono de las plantas con las que se asocian pero, a diferencia de los hongos patógenos, ocurre un intercambio bidireccional de recursos con ellas, tal que la relación se mantiene a lo largo del tiempo con un balance neto de beneficios menos costos positivo, característica fundamental para considerarla un mutualismo (Stiling 1999), si no se da ese balance positivo, la relación deja de ser mutualista.

Los beneficios que los HMA proporcionan a las plantas a través de una mayor eficiencia en la absorción de agua, nutrientes y, en algunos casos, la producción de hormonas de crecimiento repercuten en un mejor estado nutricional e hídrico de las plantas, por lo que son capaces de resistir más a las sequías y a la depredación (Smith y Read 2008). Sin embargo, la persistencia de la relación a lo largo del tiempo depende de muchos otros factores que, en un momento dado, pueden modificarse y tornar la interacción a un parasitismo de los hongos sobre las plantas, dado que el gasto energético para mantenerlos es muy elevado de modo que representan una fuente de

pérdida de carbohidratos no compensada por los aportes fúngicos (Johnson *et al.* 1997, van der Heijden y Horton 2009).

Cualquier estudio que pretenda entender la interacción plantas-HMA debe contemplar las características y los efectos del ambiente abiótico ya que, en pequeña o gran medida, éste determina la evolución de la interacción. El fósforo es el nutriente reiterativamente mencionado como el más importante que aporta el hongo a la relación, y por ello es un determinante en el estado del balance neto positivo; se ha observado que concentraciones entre 0.02 y 0.2 mg l⁻¹ propician una mayor respuesta positiva tanto fúngica como vegetal (Manjunath y Habte 1991, Guadarrama *et al.* 2004), pero a concentraciones mayores, la relación mutualista tiende a ser más débil y las plantas tienden a presentar respuestas ecofisiológicas negativas (Hodge *et al.* 2010). Sin embargo, en fechas recientes se ha descubierto que el nitrógeno puede tener un papel relevante, aún más que el fósforo, en la relación micorrízica (Antoninka *et al.* 2009). Por otro lado, el pH, la textura, la materia orgánica, el tipo de suelo, los factores de disturbio y el tipo de vegetación, pueden explicar la estructura y composición de la comunidad de HMA en varios ecosistemas de Norteamérica (Álvarez-Sánchez *et al.* 2011).

Dado lo anterior, la interrelación plantas-HMA se vislumbra como un factor fundamental para entender y explicar la riqueza, la diversidad, la composición y el funcionamiento de las comunidades vegetales y fúngicas (van der Heijden *et al.* 1998a, b, Hart *et al.* 2003, van der Heijden *et al.* 2003, Lovelock *et al.* 2003). Sin embargo, este planteamiento ha sido muy poco explorado en comunidades naturales y, mucho menos en comunidades con una alta diversidad vegetal, como es la selva húmeda de Los Tuxtlas, Veracruz.

Nuestro objetivo principal fue analizar la relación entre la riqueza vegetal y la riqueza de HMA, incluyendo la influencia de algunos factores edáficos. Asimismo, nos planteamos una hipótesis: *i*) Dado el funcionamiento conjunto de las comunidades vegetales y de HMA, se espera encontrar una relación directamente proporcional entre la riqueza de HMA y la riqueza de especies vegetales.

IV.2. Zona de estudio

El presente estudio se llevó a cabo en los terrenos de la zona norte de la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas, Veracruz. La Reserva se ubica entre las coordenadas 18°12' y 18°43' latitud norte y los 94°40' y 95°20' longitud oeste (CONANP 2006) y fue decretada como reserva de la biosfera en 1998 (Diario Oficial de la Federación 1998). El principal tipo de vegetación que se encuentra en las altitudes bajas (< 300 m s.n.m.) corresponde a una selva alta perennifolia (Miranda y Hernández-X. 1963), que está dentro del grupo de las selvas húmedas. A la fecha este sistema ha perdido más del 17.2% de su cobertura original en la sierra de Los Tuxtlas (Castillo-Campos y Laborde-Dovalí 2004). En particular, en la zona norte de la Reserva los remanentes de vegetación forestal original se encuentran concentrados en fragmentos de diferentes tamaños, pero la mayoría (90%) se concentra por debajo de las 5 hectáreas (Mendoza *et al.* 2005). El fragmento de mayor tamaño en toda la reserva es de 640 ha y corresponde a la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBT), que está bajo la administración del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México; es un fragmento que no ha sido talado ni manejado y es el más conservado, por lo que en este trabajo lo utilizamos como el fragmento de referencia para toda comparación (Figura IV.1).

IV.3. Materiales y métodos

IV.3.1. *Muestreo de vegetación y HMA.* En cada uno de los fragmentos se hizo un muestreo extensivo, ubicamos aleatoriamente cuadros de 5m × 5m en el área más conservada al interior de cada fragmento, evitando cualquier contacto con el área de borde. Tratamos de muestrear un número de cuadros en función del tamaño del fragmento, de esta forma, en principio establecimos un total de 150 cuadros repartidos 19, 17, 14, 14, 18, 28 y 40 en los fragmentos 3, 5, 7, 17, 23, 211 y 640 ha, respectivamente. Sin embargo, al recopilar toda la información requerida para nuestros análisis, tuvimos que eliminar algunos cuadros porque no tuvieron todos los datos requeridos como son especies de HMA y análisis fisicoquímicos, por lo que para todos los análisis aquí considerados, sólo utilizamos las muestras de 115 cuadros (19, 17, 12, 12, 10, 17 y 28 para los fragmentos 3, 5, 7, 17, 23, 211 y 640 ha, respectivamente).

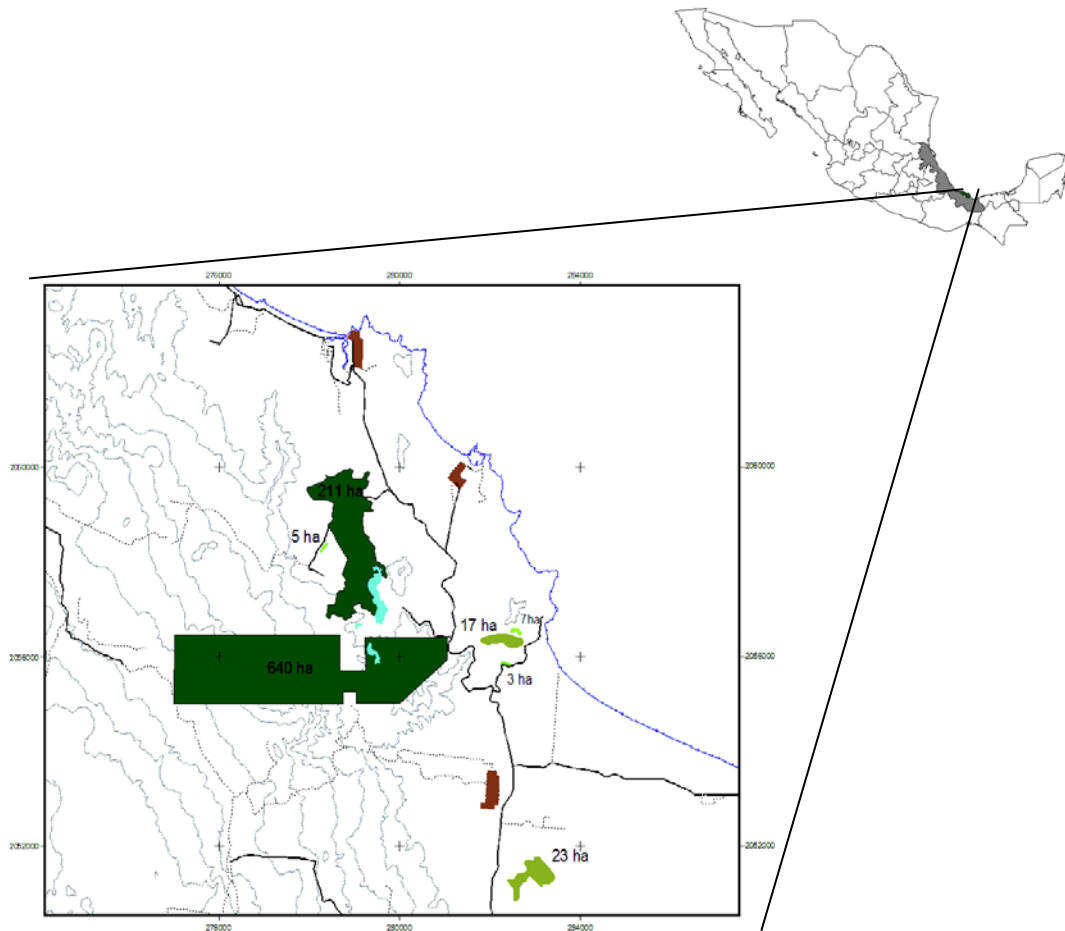


Figura IV.1. Localización de los siete fragmentos muestreados al norte de la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas, Veracruz, se señala su área. El fragmento de 640 corresponde a la Estación de Biología Tropical, Los Tuxtlas.

En cada cuadro registramos el número de especies e individuos por cada una de ellas, de todas las plantas entre 0.5 y 1.5 m de alto (a partir de aquí denominadas plántulas). Además, al punto 2.5 m de cada uno de los lados del cuadro, colectamos 0.5 kg de suelo para formar una muestra compuesta de aproximadamente 2 kg por cada cuadro de 5m × 5m, que posteriormente en el laboratorio pusimos a secar a temperatura ambiente. Del suelo seco, tomamos una submuestra de 100 g por cuadro para la extracción de las esporas de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA), con el fin de contabilizar el número de especies (Sánchez-Gallen *et al.* en prep.).

El remanente de suelo fue enviado al Colegio de Postgraduados, Montecillo, para los análisis de pH, fósforo lábil (por el método de Olsen) ($P_{\text{lábil}}$), nitrógeno total (por el método de Kjeldhal) (N_{total}), materia orgánica (MO) y % de arcilla (Sánchez-Gallen *et al.* en prep.).

IV.3.2. *Análisis de datos.* Obtuvimos los coeficientes de variación de la riqueza de HMA y plántulas por fragmento y analizamos su relación con el área del fragmento, a través de un análisis de regresión usando el programa Statistica ver. 6 (Statsoft 2001).

Calculamos el índice de diversidad de Shannon (Magurran 2004) por cada cuadro, tanto para las plántulas como para los HMA, mediante el programa Species Diversity and Richness IV (Seaby y Henderson 2006)

Además, graficamos los valores de riqueza observada fúngica y de plántulas por cuadro, los cuales fueron ordenados de manera descendiente de acuerdo a la riqueza observada de HMA.

En un estudio previo (Sánchez-Gallen *et al.* en prep.) realizamos un muestreo de todas las plantas con una altura por arriba de 1.5 m, para cada uno de los fragmentos, por lo que para analizar la correlación entre riqueza de HMA y plantas utilizamos dos aproximaciones. La primera consistió en evaluar la correlación entre el promedio de la riqueza fúngica y de plántulas (todas aquellas plantas entre 0.5 y 1.5 m de alto) por fragmento; mientras que la segunda radicó en evaluar la correlación entre la riqueza total de HMA *versus* la riqueza total de especies de plántulas, de plantas por arriba de 1.5 m de altura y la riqueza total abarcando ambos grupos de plantas por fragmento. La significancia estadística de las diferentes correlaciones fue evaluada a través de la prueba de correlación de Spearman con el programa Statistica ver. 6 (Statsoft 2001).

Con el fin de evaluar de manera integral la influencia de diversos factores, tanto abióticos como bióticos, sobre la riqueza de HMA, a través del programa AMOS ver. 16.0.0 (Arbuckle 2007), usamos el modelaje de ecuaciones estructurales (SEM, por sus siglas en inglés) para probar si nuestro modelo hipotético, diseñado *a priori* y sustentado con base en diversas referencias bibliográficas y nuestro conocimiento

previo del sistema (Sánchez-Gallen *et al.*, en prep.) (Figura IV.2), se ajustaba significativamente a los datos observados en cada uno de los fragmentos estudiados.

Debido a que el tamaño de muestra de algunos de los fragmentos fue pequeño, nos restringimos a hipotetizar en el modelo *a priori* sólo algunas de las posibles relaciones causales entre el pH, las concentraciones de nitrógeno total (N_{total}) y de fósforo lábil ($P_{lábil}$), el contenido de materia orgánica (MO), el porcentaje de arcilla (% arcilla) y la riqueza vegetal (en este caso, la que corresponde a las plantas entre 0.5 m y 1.5 m de alto, denominadas plántulas) sobre la riqueza de HMA, ya que estas variables, en un análisis previo, resultaron estar altamente correlacionadas con la distribución de las especies de HMA (Sánchez-Gallen *et al.*, en prep.) (Figura IV.2).

El SEM permite analizar los efectos netos de diversos factores sobre las variables de respuesta y las interacciones entre ellos (McCune y Grace 2002). Una de las virtudes más interesantes de este tipo de modelos es que no hay necesidad de transformación de variables; aunque se recomienda su estandarización. Además, utiliza coeficientes estructurales o coeficientes de vías (path coefficients, λ) que son matemáticamente equivalentes a los coeficientes de correlación parcial que permiten evaluar los efectos directos, indirectos y totales de cada factor sobre la variable de respuesta analizada, lo que ofrece una gran ventaja sobre las regresiones múltiples (Schumacker y Lomax 2004).

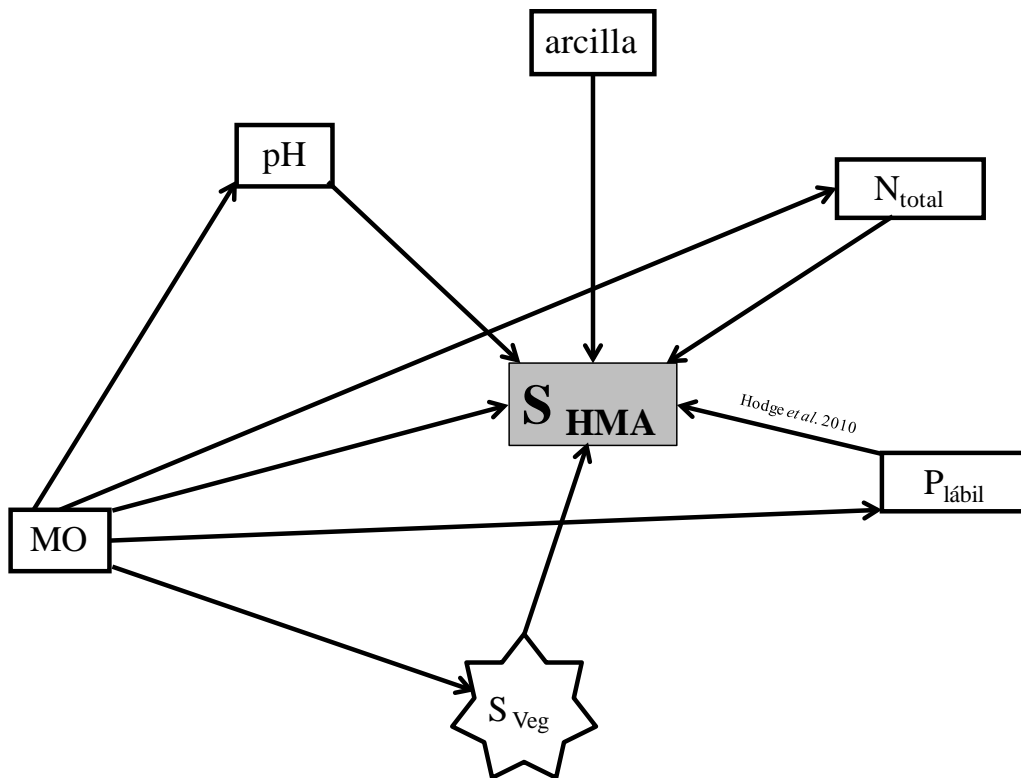


Figura IV.2. Modelo *a priori* de las relaciones entre diversas variables abióticas y bióticas, donde S_{HMA} es la variable de respuesta a explicar. Nomenclatura: S_{Veg} = riqueza de especies de plántulas, $P_{lábil}$ = concentración de fósforo disponible, N_{total} = concentración de nitrógeno total, MO = contenido de materia orgánica.

Para confirmar que los datos observados respaldan el modelo teórico bajo prueba (modelo *a priori*), utilizamos indicadores de bondad de ajuste absoluto que comparan la estructura de las covarianzas que están implicadas en el modelo, con la estructura real de covarianzas de los datos. Para ello usamos la máxima verosimilitud con bondad de ajuste por χ^2 , que debe tener asociada una $P \geq 0.05$ para poder considerar un buen ajuste significativo (que es muy útil para estudios con menos de 200 datos), y la raíz cuadrada del cuadrado medio del error de aproximación (RMSEA, por sus siglas en inglés, root-mean-square error of approximation) cuyo valor debe ser menor a 0.05 para poder considerar el ajuste significativo.

Además, dado que la χ^2 es muy sensible al tamaño de muestra, consideramos indicadores de ajuste comparativo que controlan el efecto del número total de muestras sobre la significancia de la χ^2 , que también contrastan el modelo *a priori* con el modelo de independencia (modelo nulo), el cual por definición tiene el peor ajuste, como el

índice de Bentler-Bonett de ajuste normado (NFI, por sus siglas en inglés) que se interpreta como un porcentaje de incremento en la bondad de ajuste sobre el modelo nulo. Lo anterior implica que un valor de 0.90 señala que el modelo hipotético se ajusta 90% mejor que el nulo; el índice comparativo de ajuste de incremento de Bollen (IFI, por sus siglas en inglés), reintroduce un factor de escala para que los valores se mantengan en el intervalo de 0 a 1, al igual que el índice comparativo de ajuste de Bentler (CFI, por sus siglas en inglés), para ambos índices aquellos valores iguales a, o por arriba de, 0.90 son indicativos de un ajuste razonable. Los valores comparativamente más altos que otros indican mejor ajuste (Hu y Bentler 1995).

Los índices de modificación fueron una herramienta muy útil para discernir los modelos finales ya que en ocasiones el modelo *a priori* no se ajustó a los datos observados, por lo que fue necesario modificar las interacciones del modelo inicial para reducir al máximo los índices de modificación y los valores de χ^2 y su *P* asociada, siempre y cuando las relaciones estuvieran sustentadas en una explicación biológica probada. Es importante tener en cuenta que este tipo de modelos permiten hacer una exploración de los datos, más que establecer verdades absolutas ya que, teniendo en cuenta relaciones causales entre ellos, directas o indirectas, no tienen que ser estrictamente verdaderos o falsos.

IV.4. Resultados

IV.4.1. *Relación riqueza-tamaño del fragmento.* Las variaciones internas de la riqueza fúngica y de plántulas función del tamaño del fragmento, en cada uno de ellos, no mostraron una relación lineal significativa ($P > 0.05$); aunque las respuestas más amplias las observamos en los fragmentos grandes con respecto a los pequeños, excepto para el caso de la riqueza de plántulas, donde el fragmento de 23 ha es el que presenta el valor más alto del coeficiente de variación (Figura IV.3).

En general, la riqueza de plántulas está muy por arriba de la riqueza fúngica; sin embargo, observamos una tendencia a que aquellos cuadros con una menor riqueza de HMA presenten, a su vez, una menor riqueza vegetal y que ello no tiene que ver con el tamaño del fragmento, ya que los cuadros de menor número corresponden a los

fragmentos pequeños, mientras que los cuadros que tienen asignados números más altos, corresponden a los fragmentos más grandes (Figura IV.4).

IV.4.2. *Correlación entre variables fúngicas y vegetales.* Las correlaciones de la riqueza de las plántulas con la riqueza fúngica y la diversidad fúngica con la diversidad de plántulas por cuadro no fueron significativas ($P > 0.05$) (Figura IV.5). Lo mismo ocurrió cuando correlacionamos la riqueza promedio observada con la riqueza promedio de plántulas por fragmento.

Además, las correlaciones entre riqueza total fúngica y riqueza total de plántulas (individuos > 0.5 m y < 1.5 m de altura), riqueza total de plantas > 1.5 m y la riqueza total de todos los individuos vegetales por fragmento resultaron no significativas. Igualmente, en este último caso, la relación entre ambas variables no muestra un patrón con respecto al tamaño del fragmento (Figuras IV.6 a,b).

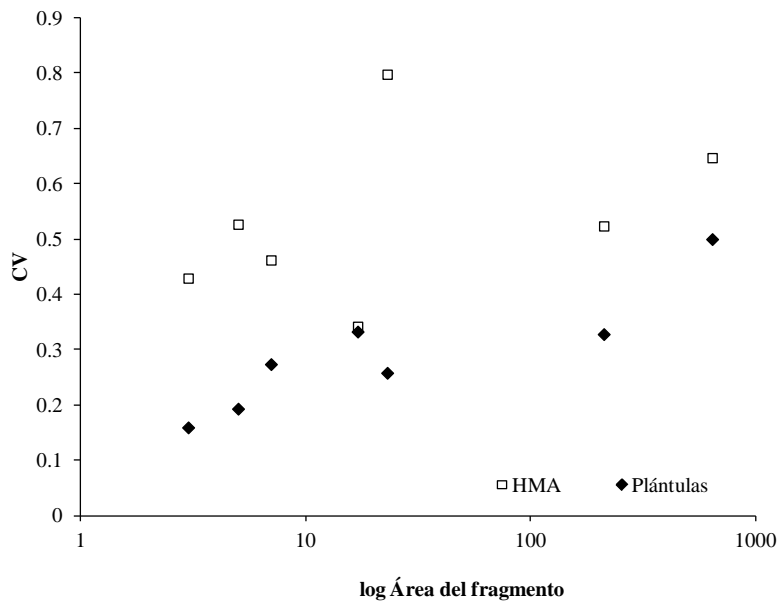


Figura IV.3. Coeficientes de variación de la riqueza de especies fúngicas (HMA) y de plántulas en función del tamaño de los fragmentos.

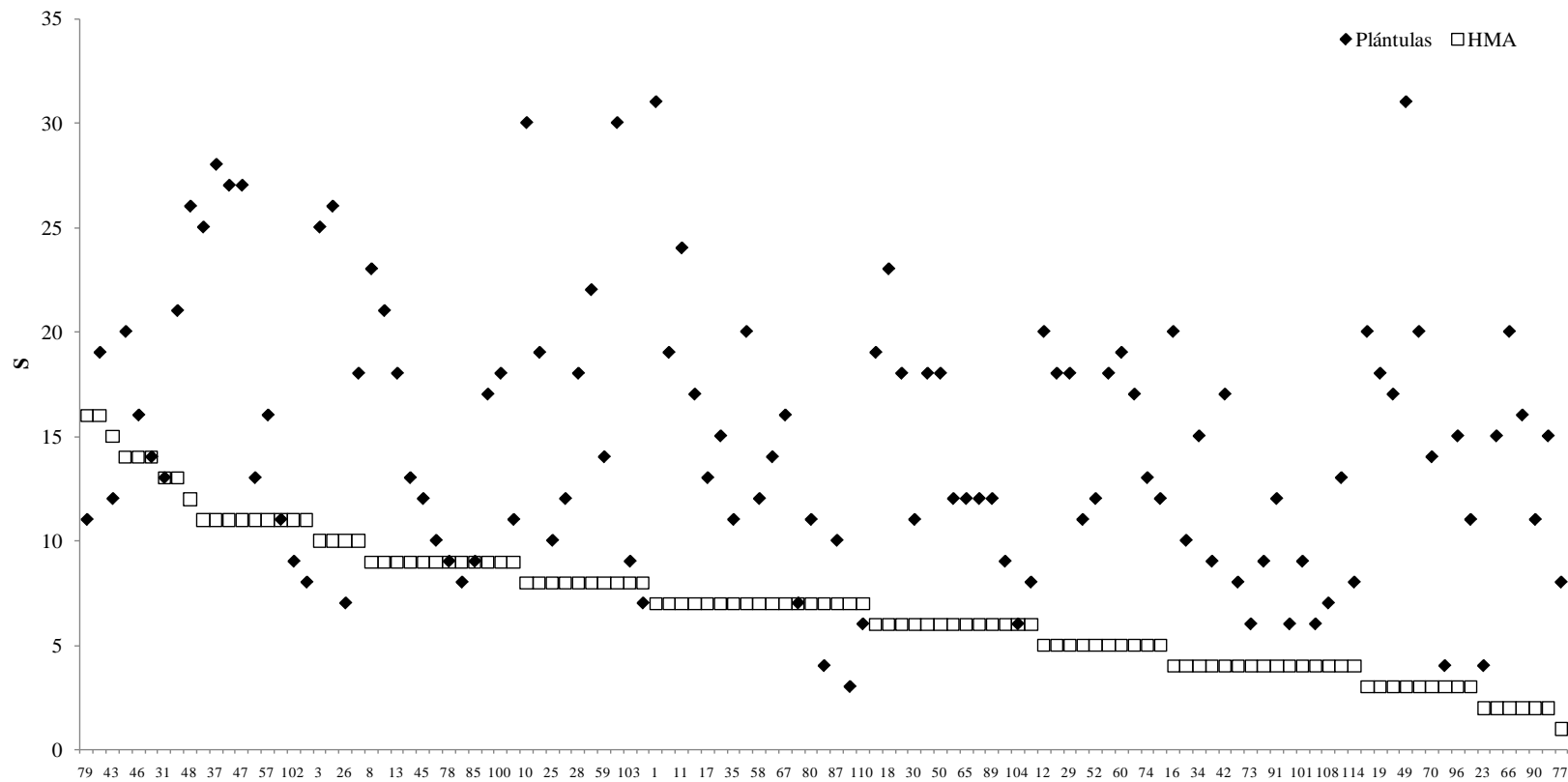


Figura IV.4. Número de especies de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) y de plántulas por cuadro. Los cuadros están graficados en orden descendiente de acuerdo a los valores de la riqueza de HMA (N=115). A mayor número de cuadro, mayor el tamaño del fragmento.

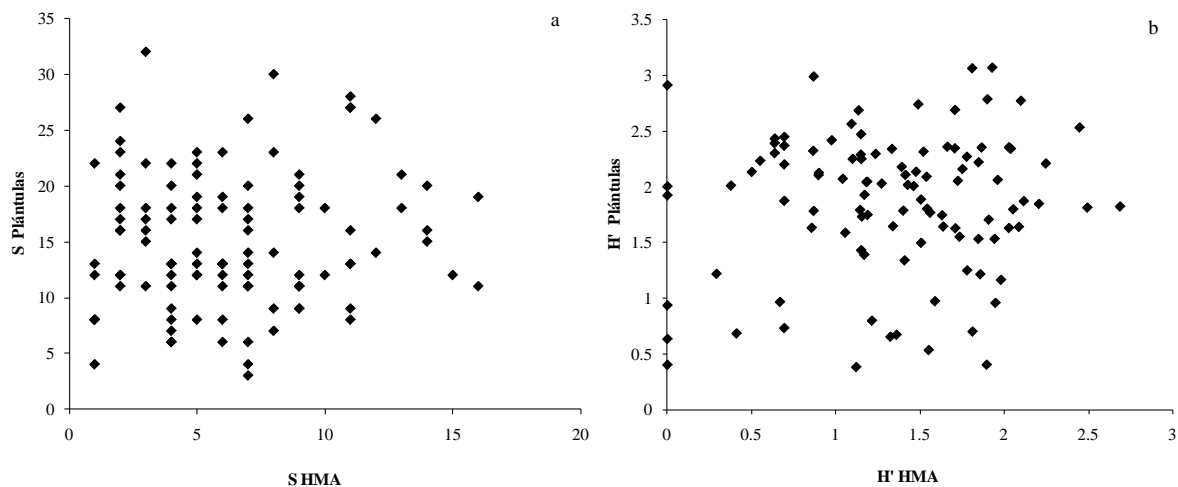


Figura IV.5. Correlación entre los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) y las plántulas usando dos variables estructurales de la comunidad, a) número de especies (S) y b) diversidad (índice de Shannon), por cada punto de muestreo (N = 115).

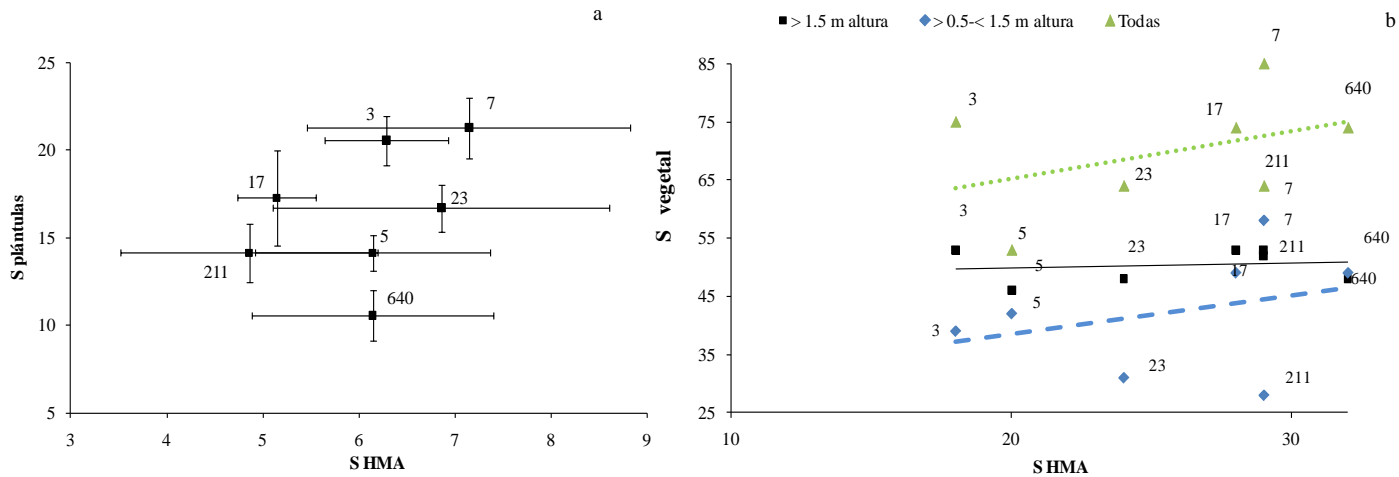


Figura IV.6. a) Riqueza observada promedio (± 1 EE) de plántulas en función de la riqueza observada promedio (± 1 EE) de HMA, por fragmento. b) Riqueza total vegetal observada de individuos entre 0.5 y 1.5 m (plántulas), mayores de 1.5 m y la suma de todos, en función de la riqueza total fúngica observada por fragmento. Nótese que ninguno de los ejes comienza en 0 por cuestiones de presentación gráfica. Los números indican el área del fragmento correspondiente.

IV.4.3. *Modelos de ecuaciones estructurales*. Nuestro modelo inicial no representó significativamente las relaciones esperadas entre las variables evaluadas al interior de cada uno de los fragmentos, por lo que los modelos finales que sí tuvieron un alto ajuste con respecto a los datos observados, variaron en algunas características que inicialmente habíamos planteado (Figura IV.2) excepto para los fragmentos 23 ha y 211 ha. Una vez hechos los ajustes, los modelos finales sí se ajustan significativamente a los datos observados de acuerdo al valor de χ^2 , pero los demás parámetros son menos contundentes, excepto por el fragmento 17 ha que sí tiene valores acordes con los esperados para un modelo con buen ajuste (Cuadro IV.1).

La varianza explicada de la riqueza de HMA (S_{HMA}) por los predictores, fluctuó entre 0.26 y 0.956; sus valores más bajos correspondieron a los fragmentos de 3 ha, 5 ha, 211 ha y 640 ha con un valor de 0.50 ó menos (Cuadro IV.1, Figuras IV.7 y IV.8).

Cuadro IV.1. Valores de los índices de ajuste de los siete modelos de ecuaciones estructurales generados fragmento. También se presenta el coeficiente cuadrado de correlación múltiple de la variable de respuesta (S_{HMA}) y el tamaño de muestra para cada fragmento. Los valores resaltados corresponden a los de un modelo bien ajustado. Nomenclatura: RMSEA= raíz cuadrada del cuadrado medio del error de aproximación, NFI= índice de Bentler-Bonett de ajuste normado, IFI= índice comparativo de ajuste de incremento de Bollen, CFI= índice comparativo de ajuste de Bentler.

Fragmento	n	R ² de S_{HMA}	Índices de ajuste de modelo					
			χ^2	P	RMSEA	NFI	IFI	CFI
Valores de un modelo con el mejor ajuste				> 0.05	< 0.05	> 0.90	> 0.90	> 0.90
3	19	0.367	7.801	0.168	0.176	0.85	0.941	0.925
5	17	0.26	9.178	0.328	0.096	0.75	0.959	0.925
7	12	0.956	10.52	0.31	0.124	0.872	0.979	0.975
17	12	0.952	9.176	0.515	0	0.831	1.019	1
23	10	0.892	17.587	0.092	0.258	0.644	0.828	0.768
211	17	0.498	16.531	0.085	0.202	0.643	0.82	0.741
640	28	0.405	16.782	0.079	0.158	0.694	0.849	0.8

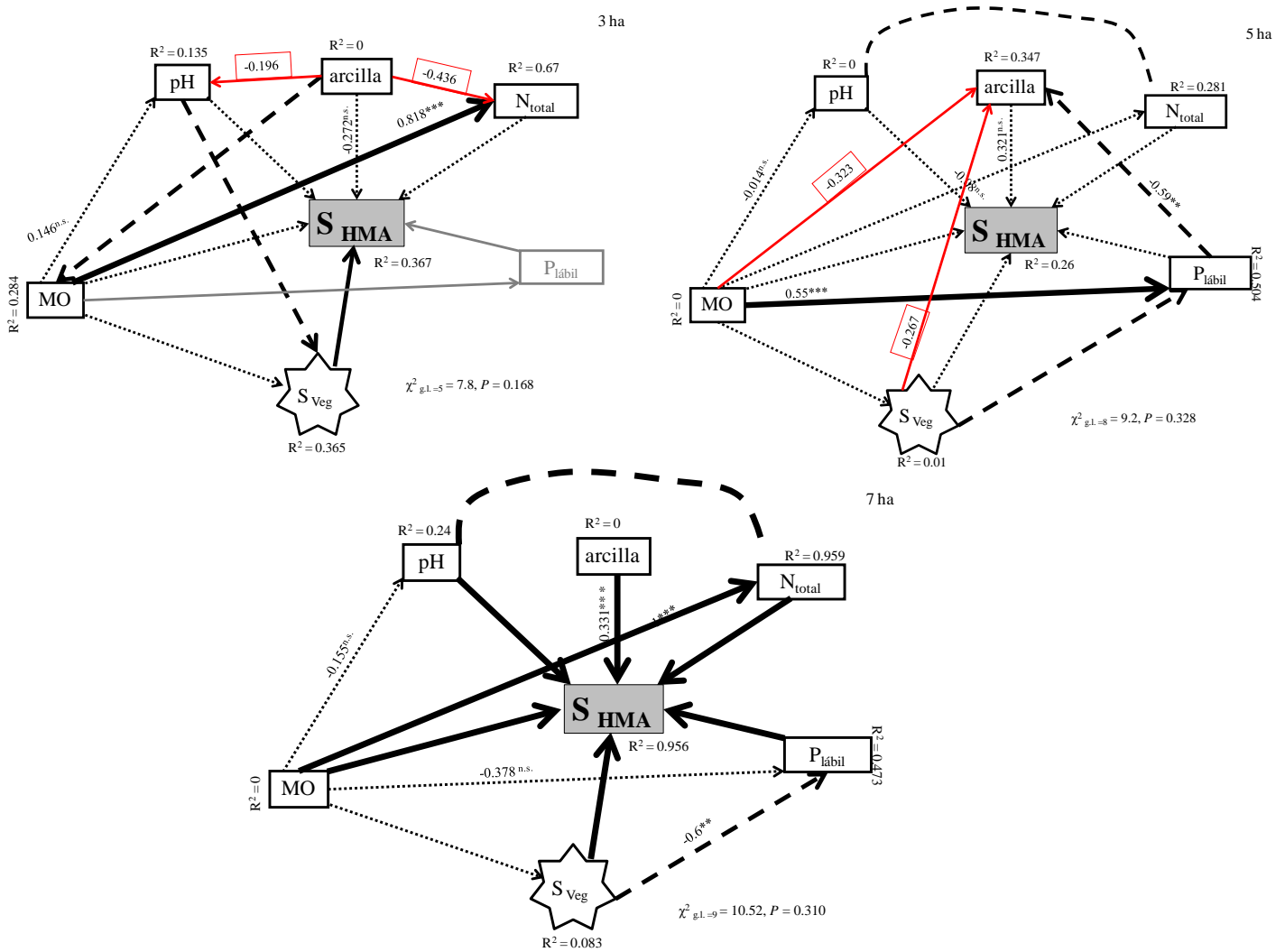


Figura IV.7. Modelos de ecuaciones estructurales con el mayor ajuste, mostrando las relaciones de las variables abióticas (rectángulos abiertos) y la variable biótica (heptaedro blanco) sobre la variable de respuesta (rectángulo gris) (S_{HMA} , riqueza de HMA) para los fragmentos de 3 ha, 5 ha y 7 ha. En cada modelo se señala el valor de χ^2 , los grados de libertad (g.l.) y el valor de P asociado. El grosor de las flechas indica la magnitud de la correlación entre variables. Los valores sobre las flechas indican los coeficientes de vía para los efectos totales estandarizados. Las flechas grises representan relaciones planteadas en el modelo *a priori* que fueron eliminadas del modelo final, las flechas punteadas indican relaciones inicialmente planteadas que no resultaron significativas ($\lambda \leq 0.05$) y las flechas en rayas representan relaciones significativas no planteadas en el modelo *a priori*. Las flechas rojas indican relaciones indirectas no planteadas en el modelo *a priori*. Los valores de R^2 representan la proporción de varianza explicada de cada una de las variables por sus predictores. Nomenclatura como en Figura IV.2.

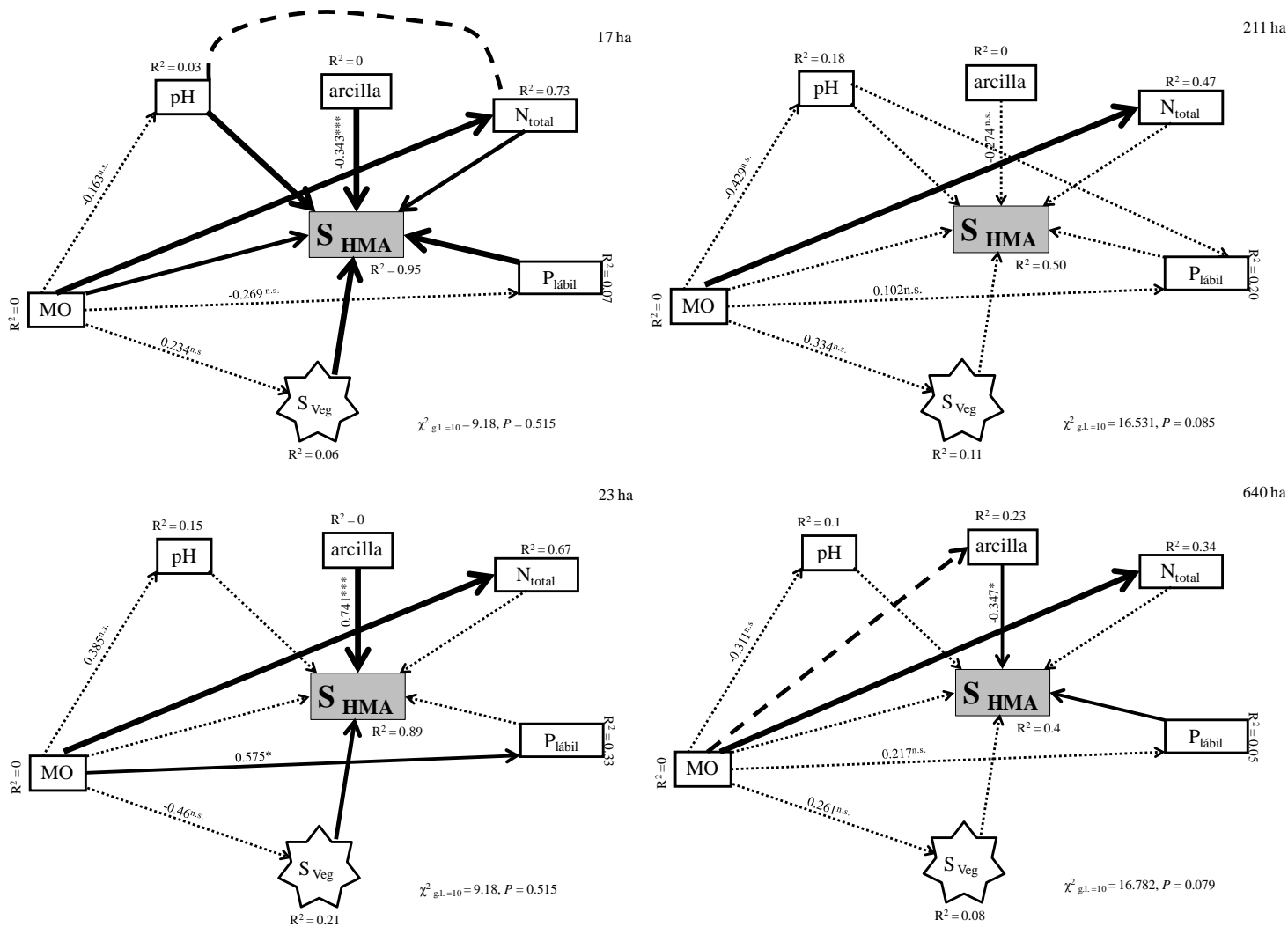


Figura IV.8. Modelos de ecuaciones estructurales con el mayor ajuste, mostrando las relaciones de las variables abióticas (rectángulos abiertos) y la variable biótica (heptaedro blanco) sobre la variable de respuesta (rectángulo gris) (S_{HMA} , riqueza de HMA) para los fragmentos de 17 ha, 23 ha, 211 ha y 640 ha. En cada modelo se señala el valor de χ^2 , los grados de libertad (g.l.) y el valor de P asociado. El grosor de las flechas indica la magnitud de la correlación entre variables. Los valores sobre las flechas indican los coeficientes de vía para los efectos totales estandarizados. Las flechas grises representan relaciones planteadas en el modelo *a priori* que fueron eliminadas del modelo final, las flechas punteadas indican relaciones inicialmente planteadas que no resultaron significativas ($P \geq 0.05$) y las flechas en rayas representan relaciones significativas no planteadas en el modelo *a priori*. Las flechas rojas indican relaciones indirectas y no planteadas en el modelo *a priori*. Los valores de R^2 representan la proporción de varianza explicada de cada una de las variables por sus predictores. Nomenclatura como en Figura IV.2.

En particular, en los fragmentos 7 ha y 17 ha, todos los predictores en conjunto explicaron más del 90% de la varianza de la riqueza fúngica, mientras que en los fragmentos restantes la varianza explicada de esta variable disminuyó y la mayoría de las variables evaluadas no fueron buenos predictores.

De las variables analizadas, S_{veg} , la riqueza vegetal (*i.e.* el número de especies de plantas entre 0.5 m y 1.5 m de alto), y el porcentaje de arcilla fueron los predictores que en un mayor número de fragmentos tuvieron una relación significativa con S_{HMA} , seguidos de la concentración de fósforo lábil. Un aspecto que sobresale es que, cuando la relación S_{veg} y S_{HMA} fue significativa, también fue inversa.

La fuerza e importancia de las relaciones múltiples no mostró un patrón constante, al contrario, variaron en cada uno de los fragmentos, a excepción de la relación contenido de materia orgánica-concentración de nitrógeno total, en seis de los siete fragmentos fue significativa y con coeficientes de vía (λ), correspondientes a los efectos totales, positivos muy altos ya que fluctuaron entre 0.583 y 0.951 (Figuras IV.7 y IV.8).

IV.5. Discusión

Nosotros encontramos que hubo mayor variación de la riqueza promedio de HMA en comparación con aquella de las plántulas, y esta variación estuvo ligada al tamaño del fragmento, donde la variación en los fragmentos pequeños fue menor que la encontrada en los fragmentos grandes. Además, la riqueza de plántulas y la de HMA no se correlacionaron y los modelos de ecuaciones estructurales indican que la riqueza fúngica está determinada básicamente por la riqueza de plántulas, de forma inversa, y el porcentaje de arcilla, de forma directa, seguidas de la concentración de fósforo lábil, sin importar el tamaño del fragmento.

Se ha reportado en experimentos de micro y mesocosmos que la variación de la riqueza de especies de los HMA depende de variables bióticas y abióticas. Por un lado, las variables bióticas tales como la riqueza, diversidad y composición vegetal influyen sobre la abundancia de esporas, el número de especies, su identidad y su productividad, o viceversa (van der Heijden *et al* 1998a,

Burrows y Pflieger 2002) ya que varios autores han demostrado que existe una relación asimétrica entre hongos y plantas, de tal forma que las especies vegetales y fúngicas no intercambian con igual magnitud los beneficios (Bever *et al.* 2002); esta asimetría permite que la competencia interespecífica entre especies fúngicas o vegetales se abata, se incremente la diversidad, la productividad y el reciclaje de nutrientes. Johnson *et al.* (2006) plantearon que el resultado de la interacción HMA-planta es afectado por la variación de las plantas entre su capacidad para adquirir y su necesidad por los recursos del suelo. Así, la identidad de las especies y su historia de vida son muy importantes ya que existe una respuesta diferencial dependiendo de la especie fúngica o vegetal de que se trate (Lovelock y Ewel 2005, Johnson *et al.* 2010) y el que esta última sea pionera o tolerante a la sombra (Siqueira *et al.* 1998), podría explicar la respuesta de la planta a la inoculación. En este sentido, Hoeksema *et al.* (2010) demostraron que es el grupo funcional (basado en el tipo de fotosíntesis) y la fertilización con N, las variables que predijeron más apropiadamente la respuesta a la inoculación con HMA.

Las variables abióticas son otro conjunto importante de variables determinantes de la estructura de la comunidad de HMA y sus variaciones, en particular la concentración de fósforo disponible, nitrógeno total y de carbono y el porcentaje de arcilla (Landis *et al.* 2004, Antoninka *et al.* 2009), junto con el pH, son las más estudiadas y en reiteradas ocasiones se han encontrado relaciones muy estrechas con los HMA; en nuestro sitio de estudio sus variaciones entre fragmentos han sido constatadas previamente (Sánchez-Gallen *et al.*, en prep.) lo que podría explicar las fluctuaciones en la riqueza de HMA.

La relación entre la riqueza vegetal y la riqueza fúngica se ha sustentado fuertemente con base en la complementariedad funcional que se refiere a que las especies de HMA y de plantas reciben beneficios y costos de manera diferencial dependiendo de las especies de qué se trate (Koide 2000, van der Heijden *et al.* 2002), de tal forma que se espera que a mayor riqueza vegetal en respuesta haya una mayor riqueza de HMA o viceversa, esta hipótesis no fue sustentada por nuestros datos. Probablemente porque coincidieron factores con una mayor relevancia, tal que oscurecieron o predominaron sobre la mencionada relación, en particular el tamaño del fragmento no tuvo un efecto patente pero la concentración de nutrientes o los componentes vegetales analizados pueden ofrecer una explicación alternativa.

Es importante considerar que el análisis entre la riqueza vegetal y de HMA se llevó a cabo, a nivel de cuadro, con la comunidad de plántulas y no de todo el conjunto de plantas existentes. Sabemos que la similitud entre las comunidades de plántulas y la del resto de plantas (juveniles y adultos) está por debajo del 40% (Sánchez-Gallen *et al.*, datos no publicados), por lo que al hacer el análisis a nivel de plántulas sólo tenemos una visión parcial de la correlación entre la riqueza de plantas y de HMA. Aunque debemos hacer notar que nosotros decidimos trabajar con las plántulas porque son con seguridad el componente vegetal que mayores indicios sobre los efectos de la fragmentación puede dar, dado que suponemos que las especies de plántulas registradas son las que lograron establecerse después de la fragmentación y, a su vez, esto sería reflejo de la existencia de especies de HMA complementarias con dichas especies de plántulas y favorecer su establecimiento, debido a la complementariedad funcional que existe entre los dos grupos de organismos (van der Heijden *et al.* 1998a, Johnson *et al.* 2010).

Asimismo, en todos los fragmentos, más del 50% de las especies de plántulas corresponden al grupo ecológico tolerantes a la sombra (Sánchez-Gallen *et al.* 2010), lo que puede estar relacionado con la baja correlación entre las riquezas de especies fúngicas y de plántulas, y su relación causal negativa planteada por el SEM, porque estudios previos han demostrado que las especies tolerantes a la sombra tienen menor respuesta a los HMA (Álvarez-Sánchez *et al.* 2009), y se ha planteado que esto tiene que ver con que las especies vegetales tolerantes a la sombra crecen en ambientes úmbricos donde el carbono fijado por fotosíntesis es poco, por lo que su asignación hacia los HMA es muy baja y costosa en términos energéticos (Siqueira *et al.* 1998), favoreciendo solamente a unas cuantas especies de hongos, sin importar la riqueza vegetal.

Las concentraciones de fósforo lábil y de nitrógeno total que encontramos estuvieron por arriba de lo que se ha reportado como máximo para promover y mantener la relación entre ambos interactuantes (Manjunath y Habte 1991, Antoninka *et al.* 2009), lo que a largo plazo determina que la relación hongo-planta genere más costos que beneficios a las plantas, es decir, que pase a ser un parasitismo (Johnson *et al.* 1997). Esto ocurre porque el papel de los HMA como suministradores de nutrientes pasa a segundo plano cuando las plantas pueden adquirir sus

nutrientes con mayor facilidad que a concentraciones más bajas, lo que trae como consecuencia que la asignación de carbohidratos a los HMA sea un gasto que las plantas tienden a eliminar (Johnson *et al.* 1997), por lo que nosotros esperaríamos que el número de especies fúngicas mantenidas por las plantas fuera menor que bajo condiciones limitantes de nutrientes, a pesar de la alta diversidad vegetal, ya que no les conferiría ninguna ventaja competitiva establecer la relación con los HMA, con respecto a aquellas especies vegetales que no lo hicieran si estuvieran bajo condiciones limitantes de nutrientes (Johnson 2010).

Los actuales avances en el estudio de la micorriza arbuscular y desarrollo vegetal hacen imposible negar la importancia que los HMA tienen para las plantas, pero en fechas recientes se ha hecho patente que su influencia no sólo es a nivel de individuos y poblaciones, sino que también tienen repercusiones sobre niveles de organización mayores como comunidades y ecosistemas (van der Heijden *et al.* 1998a, 2008, Johnson *et al.* 2006) que se visualizan a escalas espaciales y temporales mayores que en el caso de individuos y poblaciones. Estudios de esta índole son muy escasos, probablemente debido a la misma naturaleza multifactorial del sistema, donde el tipo de relación que se establezca y la dirección que tome, dependen de la múltiple interacción de factores bióticos y abióticos. En este estudio, al evaluar en conjunto el efecto de algunas variables abióticas y la riqueza de plántulas sobre la riqueza de HMA, encontramos que el porcentaje de arcilla junto con la riqueza vegetal fueron las variables que en un mayor número de fragmentos (seis de siete) explicaron significativamente la riqueza fúngica, seguidas de la concentración de fósforo lábil y de nitrógeno total, este último resultado coincide con otros estudios multifactoriales que reconocen la concentración de nitrógeno como un factor determinante de la estructura fúngica (Hoeksema *et al.* 2010, Antoninka *et al.* 2011).

El porcentaje de arcilla y el tipo de arcillas están relacionados con la disponibilidad de nutrientes y de agua (Baver *et al.* 1991), por lo que la presencia de arcillas puede ser un indicador indirecto de estas condiciones, tal que a mayor porcentaje de arcillas, mayor disponibilidad de nutrientes y, por lo tanto, menor riqueza fúngica debido a que las plantas, en condiciones elevadas de fertilidad, tienden a romper la relación mutualista con los HMA (Johnson *et al.* 2006).

Un caso interesante es la relación, que los modelos de ecuaciones estructurales plantean, entre el contenido de materia orgánica y el nitrógeno total que se mantuvo significativa y, en general, con altos coeficientes de vía, en seis de los siete fragmentos, aunque no se refleja en un efecto directo o indirecto significativo sobre la riqueza fúngica ni vegetal, pero la mencionada relación puede indicar un claro patrón de suministro de este nutriente en la selva húmeda de Los Tuxtlas a través de la descomposición de la materia orgánica, proceso ligado al funcionamiento del ecosistema (Coleman *et al.* 2004).

El tamaño del fragmento no explicó ninguno de los patrones observados con respecto a las características del suelo, lo que puede estar relacionado con el hecho de que a pesar de la reducción del tamaño, el suelo no se ha visto claramente afectado debido a una alta resistencia como sistema, hecho observado en otros bosques tropicales perennifolios (Picone 2000), o a que el efecto de la fragmentación sólo tiene un impacto relevante a una escala mucho mayor de paisaje en la comunidad vegetal. En especial en esta zona, es importante anotar que los fragmentos de menor tamaño presentan una mayor diversidad y riqueza vegetales (Sánchez-Gallen *et al.* 2010), y esto puede estar ligado a que la reducción del área no impactó fuertemente en la comunidad de plántulas de especies leñosas principalmente tolerantes a la sombra debido a que en la zona existe una alta heterogeneidad espacial (Sánchez-Gallen *et al.*, en prep.).

Por un lado, la baja varianza de la riqueza de HMA explicada por los modelos en algunos de los fragmentos (3 ha, 5 ha y 640 ha), indica que existen otras variables no valoradas en este estudio que probablemente están determinando más fuertemente la estructura de la comunidad de HMA, tales como biomasa y composición vegetal (Antoninka *et al.* 2009) y el disturbio (Álvarez-Sánchez *et al.* 2011); y, por el otro, es probable que la relación mutualista es tan estrecha y determinante que la alta riqueza de especies vegetales en la zona (a la fecha se han reportado 943 especies para el sitio de 640 ha (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997)) obscurece los efectos de las variables abióticas debido a que es más importante para una especie fúngica obligada, la presencia de una especie vegetal complementaria que la presencia de nutrientes y contenido de arcilla. Esto es probablemente debido a que las especies vegetales y la influencia de los factores abióticos se encuentran en dos escalas espaciales diferentes. Por un lado, los factores abióticos ejercen una mayor influencia a escalas espaciales más regionales (Chaudhary *et al.*

2008), mientras que la identidad de la especie vegetal es importante a una escala mucho más pequeña, de individuo a individuo (Wolfe *et al.* 2009).

Nuestros resultados hacen evidente la necesidad de llevar a cabo más estudios que provean mayor información acerca de los factores que determinan la coexistencia entre plantas y el mantenimiento de la diversidad de las comunidades vegetales, sin perder de vista la interacción entre las comunidades por arriba y por debajo del suelo y la importancia de la escala del análisis (Landis *et al.* 2004, Wolfe *et al.* 2009).

IV.6. Agradecimientos

Queremos agradecer a B. Gómez-Chagala, O. Núñez-Castillo, E. Delgadillo, D. Olivera y W. Luna por su ayuda en el trabajo de campo y gabinete. En especial, agradecemos a Anita Antoninka por introducirnos al estudio de los modelos de ecuaciones estructurales y a Raúl Posada por la discusión de resultados. Asimismo, extendemos nuestro agradecimiento a los dueños de los terrenos que nos permitieron el acceso a ellos. En especial agradecemos todo el apoyo que nos otorgó el personal de la Estación de Biología Tropical durante nuestra estancia en el campo. IS-G agradece una beca complementaria otorgada por la DGAPA a través de su programa de becas (PASPA) y al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM por el acervo académico recibido y los apoyos varios para acudir a reuniones académicas. Este estudio fue financiado por los proyectos SEMARNAT-CONACyT 2002-c01-668 y PAPIIT IN-235402.

IV.7. Referencias bibliográficas

Álvarez-Sánchez, J., I. Sánchez-Gallen y P. Guadarrama. 2009. Ecophysiological traits of tropical rain forest seedlings under arbuscular mycorrhization: implications in ecological restoration. En: Varma, A. y A.C. Kharkwal (eds.). *Symbiotic Fungi: Principles and Practice*. Springer-Verlag, Berlin. pp. 293-305.

Álvarez-Sánchez, J., N.C. Johnson, A. Antoninka, V.B. Chaudhary, M.K. Lau, S.M. Owen, I. Sánchez-Gallen, P. Guadarrama y S. Castillo. 2011. Large-scale diversity patterns in spore communities of arbuscular mycorrhizal fungi. En: Pagano, M.C. (ed.). *Mycorrhiza: occurrence and role in natural and restored environments*. Nova Science Publishers, Hauppauge, Nueva York. ISBN: 978-1-61209-226-3.

Antoninka, A., J.E. Wolf, M. Boker, A.T. Klassen y N.C. Johnson. 2009. Linking above- and belowground responses to global change at community and ecosystem scales. *Global Change Biology* 15: 914-929.

- Antoninka, A., P.B. Reich y N.C. Johnson. 2011. Seven years of carbon dioxide enrichment, nitrogen fertilization and plant diversity influence arbuscular mycorrhizal fungi in a grassland ecosystem. *New Phytologist* doi: 10.1111/j.1469-8137.2011.03776.x.
- Arbuckle, J.L. 2007. Amos 16.0.0 (Build 1317) [Computer Program]. Chicago: SPSS.
- Baver, L.D., W.H. Gardner y W.R. Gardner. 1991. Física de suelos. Editorial Limusa, S.A. de C.V. México, D.F. 529 p.
- Begon, M., C.R. Townsend y J.L. Harper. 2006. Ecology. From individuals to ecosystems. Blackwell Publishing, Malden, EU. 738 p.
- Bever, J.D., J.B. Morton, J. Antonovics y P.A. Schultz. 1996. Host dependent sporulation and species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a mown grassland. *Journal of Ecol* 84:71–82.
- Bever, J.D., A. Pringle y P.A. Schultz. 2002. Dynamics within the plant-AM fungal mutualism: testing the nature of community feedback. En: van der Heijden , M.G.A. e I.R. Sanders (eds.) *Mycorrhizal Ecology*. Ecological Studies 157. Springer-Verlag, Heidelberg, Alemania, pp. 267-292.
- Bever, J.D., I.A. Dickie, E. Facelli, J.M. Facelli, J. Klironomos, M. Moora, M.C. Rilling, W.D. Stock, M. Tibbett y M. Zobel. 2010. Rooting theories of plant community ecology in microbial interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 25: 468-478.
- Burrows, R.L. y F.L. Pflieger. 2002. Host responses to AMF from plots differing in plant diversity. *Plant and Soil* 240: 169–179.
- Castillo-Campos, G. y J. Laborde-Dovalí. 2004. La vegetación. En: *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*. Guevara-Sada, S., J. Laborde-Dovalí y G. Sánchez-Ríos (eds.). Instituto de Ecología, A. C., Unión Europea. pp. 231-265.
- CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2006. Mapa 1. *Programa de conservación y manejo Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, México*. México, D.F. pp. 165.
- Coleman, D.C., D.A. Crossley, Jr. y P.F. Hendrix. 2004. Fundamentals of soil ecology. Elsevier Academic Press, Burlington, Massachusetts. 386 p.
- Chaudhary, B., M. Lau y N.C. Johnson. 2008. Macroecology of microbes-biogeography of Glomeromycota. En: Varma A. (ed.). *Mycorrhiza*. Springer-Verlag, Berlin. pp. 529-547.
- Diario Oficial de la Federación. 1998. Tomo DXLII No 16. Decreto Presidencial de la Reserva de la Biosfera “Los Tuxtlas”.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 487-515.

Guadarrama, P., J. Álvarez-Sánchez y A. Estrada. 2004. Phosphorus dependence in seedlings of a tropical pioneer tree: the role of arbuscular mycorrhizae. *Plant Nutrition* 27: 1-16.

Gurevitch, J., S.M. Scheiner y G.A. Fox. 2006. *The ecology of plants*. Sinauer Associates, Inc., Publishers Sunderland, Massachusetts, E.U. 574 p.

Hart, M.M., R.J. Reader y J.N. Klironomos. 2003. Plant coexistence mediated by arbuscular mycorrhizal fungi. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 418-423.

Hodge, A., T. Helgason y A.H. Fitter. 2010. Nutritional ecology of arbuscular mycorrhizal fungi. *Fungal Ecology* 3: 267-273.

Hoeksema, J.D., V.B. Chaudhary, C.A. Gehring, N.C. Johnson, J. Karst, R.T. Koide, A. Pringle, C. Zabinski, J.D. Bever, J.C. Moore, G.W.T. Wilson, J.N. Klironomos y J. Umbanhowar. 2010. A meta-analysis of context-dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi. *Ecology Letters* 13: 394-407.

Hu, L.-T. y P. Bentler. 1995. Evaluating model fit. En: Hoyle, R.H. (ed.). *Structural equation modeling: concepts, issues, and applications*. Sage Publications, Inc., Thousand Oaks, California. pp. 76-99.

Ibarra-Manríquez, G., M. Martínez-Ramos, R. Dirzo y J. Núñez-Farfán. 1997. La vegetación. En: González-Soriano, E., R. Dirzo y R.C. Vogt (eds.). *Historia natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. pp. 61-174.

Johnson, N.C. 2010. Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales. *New Phytologist* 185: 631-647.

Johnson, N.C., J.H. Graham y F.A. Smith. 1997. Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytologist* 135: 575-585.

Johnson, N.C., J.D. Hoeksema, J.D. Bever, V.B. Chaudhary, C. Gehring, J. Klironomos, R. Koide, R.M. Miller, J. Moore, P. Moutoglis, M. Schwartz, S. Simard, W. Swenson, J. Umbanhowar, G. Wilson y C. Zabinski. 2006. From Lilliput to Brobdingnag: extending models of mycorrhizal function across scales. *Bioscience* 56: 889-900.

Johnson, N.C., G.W.T. Wilson, M.A. Bowkera, J.A. Wilson y R.M. Miller. 2010. Resource limitation is a driver of local adaptation in mycorrhizal symbioses. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107: 2093-2098.

Koide, R.T. 2000. Functional complementarity in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist* 147: 233-235.

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

- Lovelock, C.E., K. Andersen y J.B. Morton. 2003. Arbuscular mycorrhizal communities in tropical forests are affected by host tree species and environment. *Oecologia* 135: 268-279.
- Lovelock, C.E. y J.J. Ewel. 2005. Links between tree species, symbiotic fungal diversity and ecosystem functioning in simplified tropical ecosystems. *New Phytologist* 167: 219-228.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Science Ltd., Malden, Massachusetts. 256 p.
- Manjunath, A. y M. Habte. 1991. Relationship between mycorrhizal dependency and rate variables associated with P uptake, utilization and growth. *Communications in soil science and plant analysis* 22: 1423-1437.
- McCune, B. y J.B. Grace. 2002. *Analysis of ecological communities*. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon. 300 p.
- Mendoza, E., J. Fay y 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. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28: 29-179.
- Munkvold, L., R. KjØller, M. Vestberg, S. Rosendahl e I. Jakobsen. 2004. High functional diversity within species of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 164: 357-364.
- Picone, C. 2000. Diversity and abundance of arbuscular-mycorrhizal fungus spores in tropical forest and pasture. *Biotropica* 32: 734-750.
- Romualdo, R.R. 2003. *Dinámica del fósforo en el suelo durante la regeneración de bosques tropicales secos en la Sierra de Huautla, Morelos*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Edo. de México. 83 p.
- Roughgarden, J. y J. Diamond. 1986. Overview: the role of species interactions in community ecology. En: Diamond, J. y T.J. Case (eds.). *Community ecology*. Harper and Row, Publishers, Nueva York, pp. 333-343.
- Sánchez-Gallen, I., F. J. Álvarez-Sánchez y J. Benítez-Malvido. 2010. Structure of the advanced regeneration community in tropical rain forest fragments of Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* 143:2111-2118.
- Schumacker, R.E. y R.G. Lomax. 2004. *A beginner's guide to structural equation modeling*. Lawrence Erlbaum Associates Inc., Nueva Jersey. 498 p.
- Seaby, R.M.H. y P.A. Henderson. 2006. *Species diversity and richness*. Ver. 4.0. Pisces Conservation Ltd., IRC House Pennington Lyvington, Hampshire, R.U.

- Siqueira, J.O., M.A. Carbone, N. Curi, S.C. da Silva y A.C. Davide. 1998. Mycorrhizal colonization and mycotrophic growth of native woody species as related to successional groups in Southeastern Brazil. *Forest Ecology and Management* 107: 241-252.
- Smith, S.E. y D. Read. 2008. *Mycorrhizal symbiosis*. 3a. edición. Academic Press, Elsevier Ltd., Nueva York. 787 p.
- StatSoft, Inc. 2001. STATISTICA (data analysis software system), version 6. www.statsoft.com.
- Stiling P. 1999. *Ecology. Theories and applications*. Prentice Hall, Nueva Jersey.
- van der Heijden, M.G.A., J.N. Klironomos, M.Ursic, P. Moutoglis, R. Streitwolf-Engel, T. Boller, A. Wiemken e I.R. Sanders. 1998a. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396: 69-72.
- van der Heijden, M.G.A., T. Boller y A. Weimken. 1998b. Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecology* 79: 2082-2091.
- van der Heijden, M.G.A., A. Wiemken y I.R. Sanders. 2003. Different arbuscular mycorrhizal fungi alter coexistence and resource distribution between co-occurring plant. *New Phytologist* 157: 569-578.
- van der Heijden, M.G.A., R.D. Bardgett y N.M. van Straalen. 2008. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant Diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11: 296-310.
- van der Heijden, M.G.A. y T.R. Horton. 2009. Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems. *Journal of Ecology* 97: 1139-1150.
- van der Putten W.H. 2010. Applications of community ecology approaches in terrestrial ecosystems: local problems, remote causes. En: Verhoef, H.A. y P.J. Morin (eds.). *Community ecology: processes, models and applications*. Oxford University Press, pp. 83-93.
- Wardle, D.A. 2002. *Communities and ecosystems. Linking the aboveground and belowground components*. Princeton University Press, Nueva Jersey.
- Wolfe, E.B., J.L. Parrent, A.M. Koch, B.A. Sikes, M. Gardes y J.N. Klironomos. 2009. Spatial heterogeneity in mycorrhizal populations and communities: scales and mechanisms. En: Azcón-Aguilar, C., J.M. Barea, S. Gianinazzi y V. Gianinazzi-Pearson (eds.). *Mycorrhizas - functional processes and ecological impact*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, pp. 167-185.

DISCUSIÓN GENERAL

La conservación de un sistema fragmentado es un tema cada vez más urgente de atender porque el proceso de fragmentación no sólo implica la subdivisión de un continuo en partes o fragmentos de diferentes tamaños, también conlleva cambios ambientales que pueden ser adversos para las especies nativas (Fahrig 2003), originados principalmente por el cambio de uso del suelo que deriva en la matriz que rodea a dichos fragmentos y que, en gran cantidad de ocasiones, son cultivos o pastizales para ganado (Guevara *et al.* 2004). Todo esto trae como consecuencia una degradación paulatina de estos parches remanentes de la vegetación original, siendo más severa en aquellos fragmentos de menor tamaño y más aislados (Benítez-Malvido y Martínez-Ramos 2003). Por el contrario, los fragmentos más grandes son capaces de mantener, hacia su interior, las condiciones ambientales originales y, por lo tanto, un mayor número de especies nativas y pocas asociadas a disturbios, *i.e.* demandantes de luz.

Sin embargo, la mayoría de estos planteamientos resultan de estudios con especies desarrollándose en la parte aérea de un ecosistema; ahora sabemos que ésta no actúa independiente de todo lo que ocurre por debajo del suelo. En la misma región de Los Tuxtlas, se han documentado cambios en la diversidad y riqueza de especies de hormigas, lombrices y termitas como consecuencia de los cambios de uso del suelo, con los valores más altos en la selva original (Barois *et al.* 2011), mientras que en el caso de los HMA se documentaron cambios negativos relacionados con la disminución de la cobertura vegetal, aunque la diversidad más alta se observó en cultivos (Varela *et al.* 2009).

En fechas recientes, se ha reconocido que existe una fuerte relación entre los organismos que se encuentran por arriba del suelo, con un mayor énfasis en las plantas, y los que se encuentran por abajo del mismo, y esta unión puede llegar a ser tan estrecha que muchas de las propiedades de las comunidades de unos y otros, así como algunas propiedades ecosistémicas (Klironomos *et al.* 2000) podrían estar determinadas por la interacción de ambas partes (Bever *et al.* 2010).

El análisis de la comunidad vegetal y de HMA, de nuestro sistema de fragmentos forestales remanentes de la selva húmeda de Los Tuxtlas, indica que éstos presentan un alto grado de conservación. En lo general, tanto la riqueza de especies como la diversidad de ambas

comunidades (la de plántulas y de HMA) fueron altas, sin importar el tamaño del fragmento, pero además encontramos una relación inversa entre ellas y el tamaño del fragmento, contrario a lo esperado (ver capítulos II y III). Mucho de este comportamiento puede estar relacionado con la variación ambiental, entendida en función de las variables abióticas que tienden a variar en función del tamaño del fragmento positiva o negativamente (Capítulo I), pero lo importante es que difieren entre fragmentos y ello es fundamental porque los factores abióticos pueden modular la distribución de los HMA a una escala espacial mayor (Chaudhary *et al.* 2008).

Al disminuir el área de un fragmento, se ha planteado que el número de hábitats también lo hace, por lo que especies afines a las condiciones ambientales previas a la separación, quedan desplazadas por especies que puedan tolerar esas modificaciones, sin embargo, en fechas recientes este planteamiento ha sido cuestionado (Fahrig 2003), y en ambientes tropicales, espacialmente heterogéneos, esta disminución no es necesariamente una constante ya que son capaces de mantener una mayor variedad de hábitats sin importar su área. Nosotros encontramos que las condiciones ambientales estaban relacionadas con el tamaño del fragmento, por ejemplo, los fragmentos de menor tamaño presentan menores concentraciones de fósforo disponible, nitrógeno total y carbono orgánico, lo que puede estar favoreciendo la relación mutualista plantas-HMA, y en consecuencia, la alta riqueza y abundancia de HMA y de plántulas como lo señaló Kernaghan (2005), sin embargo, también detectamos que a pesar de contener menores concentraciones de los mencionados nutrientes, no son tan bajas como para suponer una relación planta-HMA más estrecha en los fragmentos pequeños que los grandes.

Otro aspecto es la composición de las especies, ya que a una escala regional existe una alta diversidad beta para plántulas, no así para HMA, lo que indica que cada fragmento contiene sólo una parte de las especies de plántulas registradas pero, tomando en cuenta a todos, la diversidad y riqueza a nivel regional son altas; aunque parece ser que esto está fuertemente sustentado sólo para la zona norte de la Reserva de la Biósfera porque este comportamiento en otro estudio no se detectó en fragmentos ubicados en la zona central y sur de la mencionada reserva (Arroyo-Rodríguez *et al.* 2009), al menos en lo que a la vegetación arbórea adulta se refiere, esto debido principalmente a que el porcentaje de cobertura forestal es mucho mayor en la zona norte (donde se llevó a cabo este estudio) y ello repercute, además, en una alta

conectividad entre fragmentos, sobre todo a través de los árboles remanentes, de tal forma que hay una constante migración de propágulos que mantienen la alta diversidad (Martínez-Garza y González-Montagut 1999, Laborde *et al.* 2008).

Con respecto a la diversidad de HMA, hay que señalar que estudios de la diversidad molecular de varios taxa de Glomeromycota han mostrado que existe una relación positiva entre la amplitud del rango de la distribución geográfica de dicho taxon y el rango de sus hospederos (Öpik *et al.* 2010). En este trabajo no realizamos una identificación molecular de la comunidad de HMA, y es una línea que se desprende habrá que desarrollar en un futuro.

Una de las hipótesis planteadas al inicio de este estudio fue que la estructura de la comunidad de HMA es resultado de una interrelación entre factores abióticos y bióticos; con respecto a ello, si bien dichos factores pueden operar a distintas escalas espacio-temporales (Chaudhary *et al.* 2008), nuestros resultados en principio la sustentan, ya que encontramos que la riqueza fúngica puede estar significativamente correlacionada con la riqueza de plántulas, el porcentaje de arcilla y/o la concentración de fósforo lábil o de nitrógeno total, dependiendo del fragmento de estudio, sin embargo, también es importante considerar otras variables como son el grupo funcional y la identidad de las plantas, la proporción de nitrógeno (ya sea total o tipos inorgánicos), fósforo lábil y de carbono (N:P:C), la capacidad de intercambio catiónico, la humedad del suelo, disponibilidad de luz (Hoeksema *et al.* 2010), entre otros, dado que en algunos casos la variabilidad de la riqueza fúngica no fue explicada ni en un 50% por las variables utilizadas (Capítulo IV).

En particular, la humedad del suelo es un factor ambiental muy importante cuando se habla de la influencia de la fragmentación en los factores abióticos, ya que conforme se avanza desde el interior del fragmento hacia la zona de borde (zona de contacto del fragmento con la matriz de otro tipo de vegetación que puede ser potrero, cultivo, vegetación secundaria), tiene una disminución (Núñez-Castillo *et al.*, datos no publicados) que puede afectar drásticamente la composición vegetal y, por ende, se espera que la comunidad de HMA también (Chaudhary *et al.* 2008). Aunque es importante indicar que no es claro el patrón que sigue la humedad del suelo con respecto a la distancia al interior del fragmento; por ejemplo puede ocurrir que los mayores

valores se concentren en los primeros metros del borde o más allá de los 100 m en un fragmento de 100 ha (Camargo y Kapos 1995), o después de 22 años de ocurrida la fragmentación, la humedad del suelo en promedio se ve afectada negativamente sólo hasta los primeros 5 m del borde al interior del fragmento (Laurance *et al.* 2002).

Sin embargo, la importancia relativa de la humedad del suelo ante otros factores, como son los nutrientes del suelo y otras características relacionadas con la fertilidad de los suelos (capacidad de intercambio catiónico, pH, contenido de materia orgánica, textura), es menor para el caso de los HMA (Hodge *et al.* 2010). En la zona de Los Tuxtlas, Veracruz se reportaron diferencias significativas entre la humedad del suelo promedio en el borde ($32\% \pm 0.5$) y el interior de la selva ($40\% \pm 1$) pero ya en el interior no hubo diferencias entre puntos (Núñez 2006), si tomamos en consideración que en nuestro estudio todos los cuadros fueron situados en el interior de la parte más conservada de selva de todos los fragmentos, podemos suponer que la humedad del suelo no fue un factor determinante en el desempeño de las plántulas ni de los HMA estudiados.

Con todo lo anterior, podemos plantear que, a pesar del impacto que puede tener la fragmentación en la comunidad de regeneración de avanzada de la selva húmeda de Los Tuxtlas, ésta ha podido mantener su estructura original, en un plazo promedio de 40 años, yo planteo que un factor clave en este sentido es que la relación mutualista plantas-HMA se ha mantenido bajo estas condiciones ambientales y por ello las especies vegetales han permanecido. Más aún, hemos encontrado que los fragmentos con área pequeña son reservorios importantes de especies vegetales y fúngicas nativas de la selva original, por lo que poseen un alto valor ecológico que no debe perderse de vista en una propuesta de restauración y conservación de la mencionada selva húmeda, a una escala de paisaje.

Literatura citada

Arroyo-Rodríguez, V., E. Pineda, F. Escobar y J. Benítez-Malvido. 2009. Value of small patches in the conservation of plant-species diversity in highly fragmented rainforest. *Conservation Biology* 23: 729-739.

Barois I., S. Negrete-Yankelevich, J.A. García, M. Santos, F.J. Álvarez-Sánchez, G. Castillo-Campos, S. Cram, C. Frago, F. Franco-Navarro, E. Martínez-Romero, E. Meza, M.A. Morón, P. Rodríguez, P. Rojas, V. Sosa, D. Trejo, L. Varela, J. Bueno-Villegas, J.A. Gómez y C. Sormani. 2011. La biodiversidad en el suelo: estudio de caso en la Sierra de Santa Marta (Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, Veracruz). En: *La biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Gobierno del estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A.C. México. pp. 271-283.

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

Bever, J.D., I.A. Dickie, E. Facelli, J.M. Facelli, J. Klironomos, M. Moora, M.C. Rillig, W.D. Stocks, M. Tibbett y M. Zobel. 2010. Rooting theories of plant community ecology in microbial interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 25: 468-478.

Camargo, J.L.C. y V. Kapos. 1995. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 11: 205-221.

Chaudhary, B, M. Lau y N.C. Johnson. 2008. Macroecology of microbes-biogeography of Glomeromycota. En: Varma A. (ed.). *Mycorrhiza*. Springer-Verlag, Berlin. pp. 529-547.

Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 487-515.

Guadarrama, P. 2008. *Diversidad y funcionalidad de los hongos micorrizógenos arbusculares en comunidades secundarias de selva baja caducifolia*. Tesis de doctorado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

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

Hoeksema, J.D., V.B. Chaudhary, C.A. Gehring, N.C. Johnson, J. Karst, R.T. Koide, A. Pringle, C. Zabinski, J.D. Bever, J.C. Moore, G.W.T. Wilson, J.N. Klironomos y J. Umbanhowar. 2010. A meta-analysis of context-dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi. *Ecology Letters* 13: 394-407.

Johnson, N.C., G.W.T. Wilson, M.A. Bowker, J.A. Wilson y R.M. Miller. 2010. Resource limitation is a driver of local adaptation in mycorrhizal symbioses. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107: 2093-2098.

- Kernaghan, G. 2005. Mycorrhizal diversity: cause and effect? *Pedobiologia* 49: 511-520.
- Klironomos, J.N., J. McCune y M.N. Hart. 2000. The influence of arbuscular mycorrhizae on the relationship between plant diversity and productivity. *Ecological Letters* 3:137-141.
- Laborde, J., S. Guevara y G. Sánchez-Ríos. 2008. Tree and shrub seed dispersal in pastures: the importance of rainforest trees outside forest fragments. *Écoscience* 15: 6-16.
- Laurance, W.F., T.E. Lovejoy, H.L. Vasconcelos, E.M. Bruna, R.K. Didham, P.C. Stouffer, C. Gascon, R.O. Bierregaard, S.G. Laurance y E. Sampaio. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology* 16: 605-618.
- Martínez-Garza, M.C. y R. González-Montagut. 1999. Seed rain from forest fragments into tropical pastures in Los Tuxtlas, Mexico. *Plant Ecology* 145: 255-265.
- Núñez, O. 2006. *Efecto de borde en una selva húmeda tropical: implicaciones en las comunidades de hongos micorrizógenos arbusculares*. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México. 75 p.
- Öpik, M., A. Vanatoa, E. Vanatoa, M. Moora, J. Davison, J.M. Kalwij, U. Reier y M. Zobel. 2010. The online database MaarjAM reveals global and ecosystemic distribution patterns in arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *New Phytologist* 188: 223-241.
- Varela, L., D. Trejo, F.J. Álvarez-Sánchez, I. Barois, E. Amora-Lazcano, P. Guadarrama, L. Lara, D. Olivera, I. Sánchez-Gallen, W. Sangabriel y R. Zulueta. 2009. Land use and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in Mexican tropical ecosystems: preliminary results. En: Barois, I., E.J. Huising, P. Okoth, D. Trejo y M. de los Santos (eds.). *Below-Ground Biodiversity in Sierra Santa Marta, Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico*. Instituto de Ecología, A.C. pp. 99-112.
- Verhoef, H.A. y P.J. Morin (eds.). *Community ecology: processes, models and applications*. Oxford University Press.