

164  
2ej.

# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

UNAM



EFFECTO DE LAS MICORRIZAS VESICULO-  
ARBUSCULARES EN LA COMPETENCIA  
POR NUTRIMENTOS ENTRE DOS ESPECIES  
PIONERAS DE DUNAS COSTERAS DEL  
MORRO DE LA MANCHA, VERACRUZ.

## T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE  
B I O L O G O  
P R E S E N T A :  
M A R I A N A S A L A S B E N I T O



010202965

MEXICO, D. F.

FACULTAD DE CIENCIAS  
DIRECCION ESCOLAR

1994



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.

**ESTA TESIS NO DEBE  
SALIR DE LA BIBLIOTECA**

## **INDICE.**

<b>AGRADECIMIENTOS</b>	<b>1</b>
<b>RESUMEN</b>	<b>2</b>
<b>1.INTRODUCCION Y ANTECEDENTES</b>	<b>3</b>
1.1.Generalidades del Sistema de Dunas Costeras	3
1.2. La Competencia	4
1.3. Teorías sobre la Competencia	7
1.4. Captura de Nutrientos	10
1.5. Los Nutrientos en las Dunas Costeras	16
1.6. Las Micorrizas y su Influencia en la Captura de Nutrientos y en la Competencia	17
<b>2.MARCO HIPOTETICO Y OBJETIVOS</b>	<b>27</b>
<b>3.DESCRIPCIONES</b>	<b>29</b>
3.1. Ubicación de la Zona de Estudio	29
3.2. El Ambiente Natural	30
3.3. Las Especies	30
<b>4.METODOLOGIA</b>	<b>32</b>
4.1.Cultivos	32
4.1.1. Obtención de Inóculo	32
4.1.2. Siembra	33
4.2. Diseño del Experimento	33
4.2.1. Tratamientos	33
4.2.2. Preparación de Macetas	34
4.2.3. Fertilización	35
4.2.4. Cosecha Inicial	35
4.2.5. Transplante	35

4.2.6. Cosecha y Tinción de Raíces	36
4.2.7. Cosecha Final	36
4.3. Análisis de Datos	39
4.3.1. Análisis de Crecimiento	39
4.3.2. Análisis Estadístico	41
4.3.3. Dependencia Micorrízica y Dependencia por Nutrientos	42
4.3.4. Análisis Químico de la Arena	44
5. RESULTADOS	45
5.1. Análisis de Crecimiento	47
5.2. Análisis de Varianza	47
5.3. Análisis Químico de la Arena	90
5.4. Dependencia Micorrízica y Dependencia por Nutrientos	90
6. DISCUSION	97
6.1. Efecto de la Competencia	97
6.1.1. Asignación Total de Biomasa	97
6.1.2. Relación Raíz/Parte Aérea	99
6.1.3. Tasa Relativa de Crecimiento	101
6.1.4. Efecto de Micorrizas y Nutrientos en Competencia	102
6.1.5. Dependencia Micorrízica y Dependencia por Nutrientos	107
6.1.6. Conclusiones Generales	109
7. REFERENCIAS	111
ANEXOS	117

## **AGRADECIMIENTOS.**

Mi más profundo agradecimiento al Dr. Emmanuel Rincón Saucedo por su gran apoyo, dirección y paciencia durante la realización de este trabajo.

A mis sinodales, Dr. Francisco Javier Alvarez Sánchez, Biól. María Luisa Martínez Vazquez, Biól. Jesús Arturo Serrano Lomelin y M. en C. María Esther Sánchez Coronado por sus valiosas sugerencias y el tiempo dedicado a la revisión de este trabajo.

Especialmente quiero agradecer al Biól. Jesús Serrano por su asesoría en los aspectos estadísticos sin la cual no hubiera podido concluir esta tesis y a la Biól. María Luisa Martínez por el interés y el cuidado en la revisión de este trabajo y por las ideas y sugerencias valiosísimas que me aportó.

A los Dres. Michael Allen , Edith Allen y S. Chapin por sus oportunos comentarios sobre los resultados de esta tesis.

A la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA) por el financiamiento de estos estudios dentro del Proyecto de Investigación de Ecofisiología Comparada de Seis Especies Pioneras de las Dunas Costeras (IN.203389).

Al Instituto de Ecología, A.C. por facilitarme la Estación de Biología de El Morro de la Mancha, Ver.

A Enrique y Tacho por su solicitud y cuidado con el material de experimentación.

A mis compañeros: Pilar Huante, Lea Corkidi, Irma Acosta, Luz Elena Garza, Octavio Pérez Maqueo, Emerit Meléndez, Araceli Díaz, Juan Carlos Alvarez y David Martínez por su compañerismo y espontánea colaboración.

A Adriana Otero y Sergio Favela por su gran ayuda durante las cosechas y arreglo del material.

...y a tí Charly mil gracias por todo ¡que aguante!

## RESUMEN.

*Ipomoea pes-caprae* (L.) Roth. Br. (Convolvulaceae) y *Canavalia rosea* (S.W.) DC. (Leguminosae) son especies que se encuentran ocupando el mismo hábitat en los sistemas de dunas costeras y de las más abundantes en la zona de pioneras (playa). Esta zona se caracteriza por presentar condiciones físicas extremas así como un bajo contenido en nutrientes y materia orgánica. Ambas especies presentan una morfología y forma de vida muy similar: son especies perennes, herbáceas, de tallo postrado con crecimiento estolonífero, y hojas con una apariencia semejante y flores de la misma coloración. Estas similitudes morfológicas y el hecho de crecer en ambientes pobres en nutrientes podría sugerir algún tipo de interacción competitiva interespecífica por recursos. Por otra parte, la presencia de hongos micorrizicos VA pueden alterar el resultado de la competencia entre las especies que ahí habitan. Este trabajo tiene como propósito ver si existe una interacción competitiva por nutrientes entre estas dos especies, su importancia en este tipo de ambientes y la influencia de las micorrizas VA en el resultado de esta competencia en condiciones de invernadero. Con este fin, se establecieron cultivos mixtos (que incluían a ambas especies) y monocultivos con tratamientos en los que se combinaron presencia y ausencia de nutrientes y de micorrizas VA y se obtuvieron, a partir de los pesos secos totales, la tasa relativa de crecimiento y la relación raíz/parte aérea para ambas especies en los cultivos mixtos y en los monocultivos. Por otra parte, se obtuvieron índices de dependencia micorrízica y de dependencia por nutrientes para las dos especies.

Los resultados indican que realmente existió una interacción competitiva por nutrientes siendo *Canavalia rosea* la especie que resultó competitivamente superior sobre *Ipomoea pes-caprae* y que su importancia fue mayor en ambientes fertilizados perdiendo todo su significado en ambientes sin fertilizar. Sin embargo, esta competencia fue altamente asimétrica afectando solo a *Ipomoea pes-caprae*. El efecto de las micorrizas en competencia no fue significativo en ninguna de las dos especies aunque sí se observó un aumento de biomasa y de RGR tanto en las plántulas creciendo solas como en las competidoras, siendo *Canavalia rosea* la especie que mostró una dependencia micorrízica más alta. La relación raíz/parte aérea no sufrió modificaciones por efecto de las micorrizas VA en ambas especies. De esto se concluye que las micorrizas contribuyeron a aumentar la capacidad competitiva, sobre todo en *Canavalia rosea*, pero no influyeron directamente en el resultado de la competencia.

## 1.INTRODUCCION Y ANTECEDENTES.

### 1.1. Generalidades del Sistema de Dunas Costeras.

*Ipomoea pes-caprae* y *Canavalia rosea* son dos especies herbáceas que se desarrollan en la zona de pioneras de las dunas costeras del Morro de la Mancha en el estado de Veracruz.

Esta región del sistema de dunas se puede clasificar, en términos de la movilidad del sustrato, como una zona móvil puesto que el desarrollo de la vegetación es incipiente lo que permite que los movimientos de arena sean más pronunciados sobre todo en la zona de playa. En la llamada línea de desechos del litoral es en donde frecuentemente se inicia la formación de las primeras dunas o dunas embrionarias por ser una zona de depósito de materia orgánica que puede ayudar al establecimiento de plantas y éstas, a su vez, permitir la formación de pequeños montículos de arena que gradualmente se extienden y fusionan para dar origen a las dunas embrionarias. En la línea de desechos generalmente arraigan especies anuales o perennes, prostradas o erectas, con gran capacidad de colonización (Chapman, 1976).

En la zona de pioneras, la vegetación próxima a la línea de mareas está sujeta a condiciones físicas extremas: aspersión salina, agua salada, movimientos de arena, enterramiento, altas temperaturas y suelos pobres en nutrientes (Ehrenfeld, 1990). En consecuencia, la flora está limitada a especies que pueden tolerar esta situación (Chapman, 1976). Generalmente los suelos de esta zona presentan bajos contenidos de nitrógeno, fósforo, potasio y materia orgánica, así como una baja capacidad de retención de agua y de intercambio catiónico (Moreno Casasola, 1982). La aspersión salina es tanto una causa de estrés y mortalidad como una fuente primaria de nutrientes para la vegetación de la zona de pioneras. Los gradientes de aspersión varían con la velocidad y dirección del viento, distancia del mar, topografía del terreno y altura de la vegetación. Así, los cambios geomorfológicos constantes que causan los lavados ocasionados por las tormentas, corrientes y mareas son un factor determinante en la zonación y composición de las plantas de estas comunidades (Ehrenfeld, 1990).

En las plantas pioneras se puede observar una amplia variedad de adaptaciones morfológicas y fisiológicas. Generalmente se trata de formas herbáceas que presentan hojas pubescentes, suculentas, simples o lineales (Ehrenfeld, 1990).

Muchas de las especies dominantes en esta zona son clonales extendiéndose por medio de rizomas, lo que les permite el acceso a un volumen mayor de suelo, y por lo tanto, de nutrientes, una mayor cobertura del área ocupada y la oportunidad de explorar y colonizar ambientes más favorables con lo que evitan en muchos casos la exclusión competitiva.

El éxito para sobrevivir en ambientes costeros está en función de las adaptaciones a los factores ambientales complejos y es lo que finalmente regula los patrones de crecimiento de las plantas. La gran diversidad de adaptaciones fisiológicas observadas en esta zona sugiere una pluralidad de microhábitats en una escala espacial pequeña así como una gran variedad de posibles mecanismos de adaptación (Ehrenfeld, 1990).

Las dunas costeras suelen presentar altos niveles de perturbación física. Wiens (1977) opina que en estas zonas los factores físicos son tan extremos que constituyen la principal fuerza que regula la estructura y composición de su vegetación. Sin embargo, la competencia por recursos del suelo y por luz también ha sido propuesta como una de las fuerzas directrices de estas comunidades (Ehrenfeld, 1990).

Puesto que en estos ambientes existe una escasez de nutrientes y agua y grandes disturbios físicos, representan una buena oportunidad para estudiar la importancia relativa y la frecuencia de la competencia como fuerza estructuradora de una comunidad y analizar los mecanismos competitivos entre plantas con diferentes estrategias de crecimiento e historia de vida en el mismo ambiente (Ehrenfeld, 1990).

## **1.2. La Competencia.**

Según Grace (1990), la competencia entre las plantas debieron conocerla ya los primeros agricultores del neolítico. Con un carácter más científico lo estudia Crescentis en el siglo XIV y posteriormente De Candolle (1820), pero fue Darwin

(1859), inspirado en la lógica de Malthus (1798), el primero que consideró a la competencia como un importante agente selectivo (Grace, 1990.).

Hoy contamos con numerosos estudios sobre competencia, sabemos que es una de las principales interacciones bióticas que afectan la dinámica, estructura y composición de una comunidad, pero no se ha llegado a una definición concreta y universal del término (Grace, 1990).

Aunque existen muchas definiciones y puntos de vista en cuanto al resultado de la competencia, se puede decir de manera general que es la tendencia de las plantas a utilizar la misma cantidad de luz, de iones de cierto nutrimento mineral, de moléculas de agua o de un volumen de espacio (Grime, 1979) y que su efecto es la reducción en el crecimiento, fecundidad o sobrevivencia de un individuo por la interacción con uno o más vecinos que comparten recursos limitantes (Begon et.al, 1986).

En la competencia se reconocen tradicionalmente dos mecanismos de acción: directo (interferencia) e indirecto (explotación), refiriéndose a la explotación de recursos. En la competencia por interferencia el competidor "superior" intercepta directamente un recurso esencial para su vecino "inferior" como puede ser el trayecto de la luz o la invasión de su espacio vital. El tipo más común de competencia es la explotación, que implica una interacción indirecta agotando uno de los competidores un recurso que afecta al otro (Conell, 1990).

Por otra parte, las interacciones competitivas se pueden clasificar en dos niveles de acuerdo con las relaciones taxonómicas de las entidades que interactúan. Son intraespecíficos cuando ocurren entre plantas de la misma especie, como sucede en monocultivos, e interespecíficos cuando se dan entre organismos de especies diferentes como sucede en las comunidades naturales (Keddy, 1989). Por lo tanto, este es el tipo de competencia más común y se incrementa conforme aumenta la diversidad de especies (Bazzaz, 1990). En los primeros estadios sucesionales y en las comunidades aisladas en parches, la probabilidad de interacciones interespecíficas es baja, mientras que en estapas sucesionales posteriores con una mayor diversidad de especies la posibilidad de encontrar interacciones entre especies

diferentes es generalmente alta. La competencia interespecífica está caracterizada por un efecto negativo en ambas especies competidoras que conduce a una reducción en el tamaño de la población (Bazzaz, 1990).

La luz, el agua y los nutrientes son algunos de los recursos más importantes para las plantas. Un recurso se define como un factor o sustancia que al ser consumido por un organismo incrementa su tasa de crecimiento (Tilman, 1982). Así, la competencia por recursos abarca tanto los acervos del suelo como la luz o el espacio (Tilman, 1990).

En el caso de la luz o el espacio, la competencia que se da es del tipo interferencia, tratándose de nutrientes se presenta una combinación de competencia por explotación y por interferencia. Hay explotación cuando la especie "superior" agota los nutrientes disponibles para las dos con menoscabo de la especie "inferior". Como consecuencia, la primera especie aumenta su tasa de crecimiento y ocupa un espacio cada vez mayor, restringiendo así el de su competidora e interfiriendo con la cantidad de luz que le llega (Harper, 1977).

Siempre que dos o más especies compiten, se encuentran restringidas a un espacio considerado como su nicho efectivo. Si mantienen este estatus diferenciando sus nichos o sus recursos, lograrán la coexistencia; si una de ellas se extiende hasta los límites de su nicho fundamental restringiendo el nicho efectivo de la otra, se llega a la exclusión competitiva (Harper, 1977).

En la competencia se pueden distinguir dos componentes: efecto y respuesta. Una o ambas plantas pueden tener un efecto en la abundancia del recurso, que a su vez ejerce un efecto sobre las plantas. El efecto de un recurso particular puede ser definido como la tasa a la que varía su disponibilidad per cápita (tratándose de agua y nutrientes) o por unidad de área (tratándose de la luz). Es decir, la pendiente de la función que se establece entre la disponibilidad del recurso y la biomasa de la planta o la densidad de la comunidad. Las plantas al mismo tiempo responden a los cambios en la abundancia del recurso. Se entiende por respuesta, la relación entre algunas características de las aptitudes de las plantas con la disponibilidad de los recursos, disponibilidad que está determinada tanto por las plantas vecinas como por el ambiente abiótico (Goldberg, 1990).

### **1.3. Teorías sobre la Competencia.**

Hasta el momento existen dos teorías basadas en puntos de vista diferentes en cuanto a qué es la competencia, cómo compiten las plantas y cuáles son las características que determinan la habilidad competitiva de los individuos en una comunidad natural. Estas teorías son la de Grime (1977) y la de Tilman (1982).

Grime considera el proceso de competencia como parte de la teoría de estrategias y la define como la capacidad de una planta para capturar recursos, capacidad que se manifiesta por la diferencia entre la biomasa que obtiene cuando se le quitan algunos o todos los vecinos comparada con la que alcanza si se dejan todas las plantas que la rodean. A esta diferencia Grace (1990) la llama efecto competitivo y la relaciona con la cantidad de biomasa que se ha quitado aunque esta relación no sea necesariamente lineal ya que depende de la productividad del sistema de que se trate. En los suelos más fértiles es donde, según Grime, la competencia resulta más intensa ya que la abundancia de nutrientes aumenta la tasa de crecimiento de las especies y su densidad. Cuando esto ocurre, la luz y el espacio se convierten en factores limitantes.

Tilman por su parte considera la competencia como la relación negativa neta entre las especies que interactúan, e involucra tanto la captura de recursos como la tolerancia a bajos niveles de ellos. Así, la competencia puede darse con igual intensidad en hábitats pobres o ricos en nutrientes. La competencia en suelos pobres es principalmente por nutrientes ya que las plantas no alcanzan tamaño y densidad suficientes para que exista competencia por luz y espacio. La competencia en ambientes productivos es principalmente por luz puesto que la vegetación desarrolla un dosel denso.

Sin embargo, las opiniones de Grime y Tilman no son necesariamente contradictorias, el problema puede estar en el empleo de diferentes definiciones operativas del término competencia (Grace, 1990; 1991). Cuando Grime dice que la fuerza de la competencia es mayor en hábitats productivos, quizá se refiere al efecto competitivo total, ya que define la intensidad de la competencia como la tasa a la cual una especie es suprimida por otra potencialmente dominante. En cambio Tilman, al sostener que la intensidad de la competencia debe ser aproximadamente

la misma a través de un gradiente de productividad, puede estar hablando de la intensidad de la competencia por unidad de masa vecinal, donde el efecto competitivo total de los vecinos se divide entre la cantidad de biomasa removida para obtener una medida de la intensidad o fuerza de la competencia.

Por otro lado, Weldon y Slauson (1986) señalan también la necesidad de distinguir entre intensidad e importancia de la competencia. Concuerdan con Grime en que la intensidad de la competencia es el grado en que una población de plantas se ve reducida por la interacción con otras especies vegetales y definen importancia de la competencia como esa misma reducción pero comparada con la que se debe a otros procesos como la herbivoría, la acción del hombre o condiciones abióticas desfavorables (Grace, 1991).

Grime considera tres posibles estrategias de las plantas para sobrevivir en ambientes con diferentes intensidades de estrés y disturbio (Grime, 1979). Se entiende por estrés cualquier factor que restringe el crecimiento o producción fotosintética (Grime, 1977). De acuerdo con estas posibilidades, las plantas adaptadas a bajos niveles tanto de disturbio como de estrés son llamadas competidoras; plantas adaptadas a bajos niveles de disturbio y alto estrés se consideran como tolerantes al estrés y aquellas sometidas a altos niveles de disturbio y bajo estrés son las ruderales.

Además, existen cuatro estrategias secundarias que corresponden a cuatro estados intermedios producto de la combinación de las tres estrategias anteriores. Estas son: a) ruderales competitivas, plantas adaptadas a un bajo índice de estrés donde la competencia es moderada debido al disturbio; b) ruderales tolerantes al estrés, plantas condicionadas a hábitats improductivos alterados; c) plantas competidoras tolerantes al estrés que están adaptadas a condiciones poco perturbadas donde la intensidad del estrés es moderada, y d) plantas con estrategias de competencia estrés-ruderales adaptadas a hábitats en los que el nivel de competencia es restringido por una intensidad moderada del estrés y la perturbación. Entre las estrategias primarias y secundarias se establece todo un continuo de posibles estados intermedios.

De acuerdo con este criterio, las plantas capaces de sobreponerse a niveles bajos de recursos impuestos por otras especies que Tilman considera como buenas competidoras son clasificadas por Grime como tolerantes al estrés. Tilman no toma en cuenta estas diferentes estrategias ni reconoce al estrés como un concepto válido, considerando que la productividad del hábitat es un término menos ambiguo para referirse a lo mismo (Grace, 1991).

Para Tilman (1982) la característica dominante que determina la capacidad competitiva es la  $R^*$  (requerimiento mínimo de recursos), definida como el nivel al que se ha reducido la concentración de la forma disponible del recurso limitante en un monocultivo cuando éste ha alcanzado el equilibrio, es decir, una vez que ha alcanzado su capacidad de carga. Dicho en otras palabras,  $R^*$  es la concentración de un recurso a la cual la tasa de crecimiento de una especie iguala su tasa de pérdida y la tasa de insumo de la especie iguala la tasa de suplemento de nutrientes en el hábitat. Por lo tanto, representa la concentración del recurso disponible que una especie requiere para sobrevivir en un hábitat. Si la concentración es mayor que  $R^*$  la población de la especie aumentará y si es menor la población disminuirá.  $R^*$  también mide el efecto de una especie sobre el recurso limitante y por lo tanto, sobre sus competidores. Cuanto menor sea el  $R^*$  de una especie, mayor será su habilidad competitiva por el recurso limitante. Si todas las especies están limitadas por el mismo nutriente, la especie que tenga el  $R^*$  más bajo predeciblemente será la que desplace a sus competidores.

Grime, en cambio, considera que la característica más importante relacionada positivamente con la capacidad competitiva es la  $RGR_{max}$  (tasa relativa de crecimiento máximo). Esta teoría predice que las especies con una alta tasa de crecimiento máximo de sus tejidos vegetativos (máxima capacidad para la captura de recursos) serán competidoras superiores.

Entre estos dos autores también existe una aparente contradicción en cuanto al resultado de la superioridad competitiva o dominancia. Para Grime, cuando el hábitat es fértil (y no recientemente perturbado), la dominancia se refleja en una alta capacidad para capturar recursos. Según Tilman, la dominancia se manifiesta cuando los recursos son reducidos a niveles de equilibrio ya que consiste en la capacidad para utilizar y tolerar bajas concentraciones de recursos. Tilman mide el éxito

competitivo de acuerdo con la dominancia de las especies en una comunidad y considera que todas las secuencias de una sucesión son el resultado de la competencia. Su definición de éxito competitivo es amplia ya que todos los rasgos de las plantas y las condiciones ambientales que conducen a la dominancia son incorporados al mecanismo de la competencia.

Grime, por su parte, ofrece una definición más restringida del término, puntualizando que la competencia se refiere únicamente a la captura de recursos y solo es parte de un mecanismo por medio del cual una planta puede suprimir a su vecino modificando su ambiente. Grime (1979) considera que la dominancia es el mecanismo que controla la composición de las comunidades vegetales y la diferenciación de los tipos de vegetación, pero advierte que la competencia no es la única interacción que conduce a la dominancia ya que se encuentran también especies dominantes tolerantes al estrés y dominantes ruderales lo que implica que existen diferentes estrategias que conducen a ese resultado.

La habilidad de las plantas para adquirir recursos en la cantidad necesaria para su sobrevivencia, crecimiento y reproducción están influidas, positiva o negativamente por mutualistas, patógenos, predadores y herbívoros entre otros, y la dinámica del suplemento de nutrimentos se ve afectada por la competencia entre las plantas (Tilman, 1990).

#### **1.4. Captura de Nutrimentos.**

La cinética de captura de nutrimentos por las raíces es un componente importante de la competencia a nivel radicular. En la vegetación natural, la capacidad de las plantas para extraer nutrimentos del suelo es frecuentemente más importante para determinar el éxito de un individuo que la competencia por luz (Brundrett, 1991). La respuesta del sistema radicular de una planta ante el cambio en el suplemento de agua o nutrimentos es de gran importancia para determinar su éxito durante la competencia por recursos del suelo (Campbell and Grime, 1989) (Brundrett, 1991).

El paso de los nutrimentos del suelo a la planta abarca una serie de procesos:  
a) la liberación de los iones en la solución del suelo, vía mineralización de materia orgánica, intemperismo, depositación atmosférica y procesos de intemperismo del

suelo (Chapin, 1988); b) distribución espacial, determinada por el crecimiento de la raíz y su área superficial; c) la movilidad de los nutrientes minerales en solución debida al flujo de masas y a la difusión; d) la concentración de los nutrientes en la solución del suelo (Chapin, 1980); e) la capacidad amortiguadora del suelo (Chapin, 1980); f) la movilización e inmovilización de los nutrientes minerales en la rizósfera en respuesta a cambios inducidos por la raíz (pH, exudados, actividad microbial) (Marschner, 1991) y g) la captura por las raíces (Chapin, 1988).

La tasa de absorción de nutrientes depende de su concentración en la solución externa; de esta manera, el estatus nutricional de la planta declina a medida que disminuye la concentración de un nutriente dado en la solución que rodea a la raíz (Chapin, 1980). A medida que la concentración de ese nutriente declina en los tejidos, frecuentemente las raíces responden a esta disminución en el estatus nutricional de la parte aérea desarrollando una alta capacidad de absorción (Chapin, 1988). Sin embargo, en condiciones extremas de estrés la capacidad compensatoria de las raíces puede no ser suficiente y disminuye permanentemente la concentración del nutriente en los tejidos .

Como resultado del incremento en la capacidad de captura bajo condiciones de estrés, las plantas mantienen una baja concentración de nutrientes en la superficie radicular y maximizan la difusión desde el volumen de suelo a la superficie de la raíz. La declinación de un nutriente mineral en la rizósfera es frecuente cuando está presente en bajas concentraciones y su movilidad en el suelo es también baja (Marschner, 1991). Las plantas adaptadas a suelos pobres presentan baja capacidad para absorber iones poco móviles como el fosfato, y una alta capacidad para absorber iones móviles como el potasio (Veerkamp and Kuiper, 1982a).

La tasa de absorción de un nutriente en particular depende, muchas veces, de la concentración de otro elemento en la solución del suelo y en la planta. Por ejemplo, el mejoramiento en el estatus del nitrógeno incrementa la capacidad de absorción del fósforo y viceversa (Chapin, 1980).

Una de las características más notables de las plantas adaptadas a suelos infértiles es que presentan una tasa relativa de crecimiento máximo (RGR<sub>max</sub>) baja

comparada con las plantas de suelos fértiles (Christie and Moorby, 1975; Grime and Hunt, 1975; Tilman, 1986; Chapin, 1988).

Cuando se fertiliza un suelo, las especies adaptadas a suelos ricos responden mucho más rápidamente que aquéllas de ambientes pobres y también sus tasas potenciales de crecimiento son claramente más altas (Berendse and Elberse, 1990). Estas últimas crecen con relativa lentitud en condiciones ambientales óptimas. Tales diferencias en la RGRmax constituyen una de las características más importantes que distinguen a las estrategias de competencia y de tolerancia al estrés definidas por Grime (1979).

La capacidad de una planta para responder rápidamente a un incremento local en la disponibilidad de nutrientes con una gran proliferación de la raíz, puede contribuir también a su habilidad competitiva (Berendse and Elberse, 1990).

En hábitats fértiles, una alta RGRmax resulta claramente ventajosa ya que permite una rápida producción de hojas y de biomasa de la raíz lo que a su vez permite una mejor captación de luz y recursos del suelo (Chapin, 1980). Las plantas que logran desarrollar un aparato fotosintético lo suficientemente grande y bien distribuido para trabajar rápida y eficazmente, incrementan la captura de nutrientes, lo que se traduce en una gran producción de biomasa (Berendse and Elberse, 1990).

Las características de la raíz, tales como la longitud propia de la especie, la densidad de pelos radicales y el grado de infección micorrizica no son las únicas determinantes de la habilidad competitiva con respecto a la absorción de nutrientes. También el flujo de carbohidratos a las raíces puede ser un factor determinante en el crecimiento radicular y, en consecuencia, influir en la habilidad competitiva de las plantas para capturar nutrientes. Así, aún en ambientes pobres, la inversión en tejidos fotosintéticos y la distribución vertical del área foliar pueden ser factores que determinen la habilidad competitiva de las plantas (Berendse and Elberse, 1990).

Una especie puede verse en ventaja sobre otra, por lo menos al inicio de su desarrollo, si cuenta con una alta tasa de crecimiento inicial que generalmente está

relacionada con un alto peso de la semilla. En la competencia entre plantas, generalmente la pugna por los nutrientes es lo más importante en las primeras etapas de crecimiento. Más adelante, la competencia de la parte aérea por luz y espacio cobra importancia y contribuye también al aumento del peso seco, especialmente en ambientes productivos (Berendse and Elberse, 1990). Por otra parte, también se ha sugerido que una baja tasa de crecimiento puede ser una ventaja para las plantas que crecen en hábitats infértiles (Chapin, 1988).

Las especies de crecimiento lento absorben más despacio los nutrientes y por lo tanto, tienen menos posibilidades de agotar los que hay disponibles en el suelo (Clarkson, 1967). Esto es válido sólo cuando la densidad de plantas en la comunidad es baja y no hay competencia entre individuos adyacentes. Excepto en hábitats perturbados o muy fértiles, la competencia de raíces es generalmente importante, y aquellos individuos que agoten las reservas del suelo más efectivamente que sus competidores serán los que tengan ventaja (Chapin, 1980).

Ya que los suelos infértiles solo pueden soportar el crecimiento lento, una especie con una tasa inherente de crecimiento lenta que funciona a su óptimo fisiológico bajo condiciones de estrés de nutrientes, puede ser metabólicamente más eficiente en estos terrenos que las especies con una alta RGR<sub>max</sub>. Estas pueden presentar una reducción en su crecimiento hasta del 90% bajo las mismas condiciones de infertilidad (Bradshaw et.al, 1960).

Resumiendo, la fisiología de las especies de crecimiento lento está adecuada a un régimen pobre en nutrientes, mientras que las especies de crecimiento rápido están condicionadas a una alta disponibilidad de nutrientes.

Por otra parte, las plantas adaptadas a bajas concentraciones de nutrientes tienden a almacenar mayores reservas en sus vacuolas durante los periodos de crecimiento activo, lo que Chapin (1988) llama consumo de lujo. Siendo así, la captura de nutrientes excede a la demanda de crecimiento (Brashaw et.al, 1960; Christie and Moorby, 1975; Jefferies, 1977; Chapin, 1980; Veerkamp and Kuiper, 1982a). Este consumo de lujo permite a las plantas acumular recursos durante los pulsos de disponibilidad de nutrientes característicos de los suelos infértiles y después extraer gradualmente estas reservas cuando la captura de nutrientes es insuficiente para mantener el crecimiento (Chapin, 1980).

De esta manera, las especies que crecen en suelos infértiles pueden mantener su actividad meristemática y su potencial de respuesta a las exigencias nutricionales aún cuando están sujetas a estrés de nutrientes; mientras que los meristemas de las especies de crecimiento rápido agotan las reservas tisulares y no tienen recursos para mantener una respuesta prolongada hasta que mejore la disponibilidad de nutrientes (Chapin, 1988).

Otro rasgo característico de las plantas adaptadas a bajas concentraciones de nutrientes es que su tasa de crecimiento se muestra relativamente insensible a las variaciones en la tasa de suplemento de nutrientes (Bradshaw et.al, 1960; Clarkson, 1967; Rorison, 1968; Christie and Moorby, 1975; Jefferies, 1977; Chapin, 1980; Chapin et.al, 1982; Veerkamp and Kuiper, 1982b). Esto puede ser consecuencia parcial de su baja RGR<sub>max</sub> que reduce el límite superior de la tasa de crecimiento, o deberse al consumo de lujo bien desarrollado que amortigua las variaciones en el suplemento externo de nutrientes. Estas plantas presentan un crecimiento lento, una tasa de absorción per cápita baja y solo un pequeño incremento en la tasa de absorción en respuesta al incremento externo en la concentración de nutrientes (Rorison, 1968; Mahmoud and Grime, 1976).

En el caso de una alta disponibilidad de nutrientes, las especies adaptadas a terrenos infértiles consumen menos nutrientes que las plantas acostumbradas a suelos ricos; pero en condiciones de insuficiencia, la absorción es igual e incluso mayor en las especies de suelos infértiles, cuando se trata de elementos extremadamente escasos. La capacidad de absorción de la raíz es generalmente más alta en especies de crecimiento rápido de hábitats fértiles que en las de suelos infértiles bajo condiciones de moderada a alta disponibilidad de nutrientes. Esto se debe a que la difusión de nutrientes en la superficie de la raíz limita la absorción de los mismos (Chapin, 1980).

Las especies adaptadas a bajos niveles de recursos retienen en el sistema radicular una proporción relativamente constante de los nutrientes absorbidos, independientemente de la riqueza del suelo, mientras que las plantas adaptadas a altos niveles translocan la mayor parte de los nutrientes absorbidos hacia los tallos (Chapin, 1980).

Cuando se incrementa la disponibilidad de nutrientes, las especies de crecimiento rápido de los suelos fértiles responden aumentando sus tasas de crecimiento, mientras que las especies de suelos infértiles muestran una respuesta menor al crecimiento pero elevan la concentración de nutrientes en sus tejidos (Bradshaw et al, 1960; Clarkson, 1967; Rorison, 1968; Christie and Moorby, 1975; Jefferies, 1977).

El crecimiento lento y el aumento de la longevidad, son adaptaciones importantes a suelos infértiles, razón por la que las plantas anuales resultan menos comunes en estos hábitats (Grime, 1977).

Para determinar el presupuesto de nutrientes de una planta perenne, la pérdida de nutrientes es tan importante como la tasa de ganancia. Las plantas con bajas concentraciones de nutrientes tisulares generalmente sufren una menor pérdida de nutrientes en la defoliación (Chapin, 1980) y pueden incluso absorber ocasionalmente nutrientes del agua de lluvia (Chapin, 1980). Se trata de las que crecen con baja disponibilidad de nutrientes o que viven en lugares infértiles, pues comparadas con las de ambientes ricos no solo translocan una menor cantidad de nutrientes a las partes aéreas sino que una gran proporción del acervo de las hojas más viejas es retranslocado antes de la abscisión (Chapin, 1988).

Las plantas de terrenos pobres maximizan más la captura de nutrientes a través de una proporción raíz/parte aérea superior a uno y de asociaciones micorrízicas que mediante una alta capacidad de absorción de las raíces, como lo señalan Nye y Tinker (1977). Esta alta relación raíz/parte aérea, que significa una mayor asignación de biomasa al sistema radicular, es en parte una respuesta fenotípica ante la reducida disponibilidad de nutrientes (Clarkson, 1967; Chapin, 1980).

Las especies con crecimiento rápido características de suelos fértiles, muestran una mayor plasticidad fenotípica en su relación raíz/parte aérea; generalmente presentan una relación alta cuando la disponibilidad de nutrientes es baja y viceversa (Christie and Moorby, 1975; Grime and Curtis, 1976).

Las diferencias observadas en las estrategias de las raíces para absorber, difundir, acumular y translocar nutrimentos, pueden influir en el resultado de la competencia entre especies y finalmente en la composición de una comunidad vegetal (Brundrett, 1991).

#### **1.5. Los Nutrimentos en las Dunas Costeras.**

Desde el punto de vista de la disponibilidad de nutrimentos, puede decirse que en general, las dunas son ambientes pobres. La incorporación de minerales proviene fundamentalmente de fenómenos meteorológicos como la niebla, la brisa y el rocío y supera con mucho la que puede proporcionar el intemperismo del sustrato.

La incorporación a través de la brisa y el rocío depende de la morfología, posición topográfica y exposición de la duna y sus concentraciones de Na, Mg, Ca, K, N y P reflejan su relativa abundancia en el agua de mar. Lo que evita la excesiva salinidad del suelo superficial y la retención de nutrimentos es el lavado rápido de la arena gruesa que carece de arcilla y materia orgánica. De todas maneras, la inyección anual de iones rebasa su pérdida a través del lavado. La disponibilidad de nutrimentos también puede estar afectada por las lluvias masivas, las inundaciones de agua de mar, el depósito de detritus arrastrados por las mareas y los movimientos de arena (Barbour, De Jong and Pavlick, 1985).

Dadas estas condiciones, el almacenamiento de minerales en la biomasa vegetal es pequeño. La proporción de iones que se encuentran en los tejidos de las plantas en relación con los que hay en el medio refleja una absorción selectiva y/o la exclusión de algunos de ellos.

La mayor parte del fósforo que entra al sistema de dunas en la zona de pioneras lo hace en forma mineral a través del agua de mar donde se encuentra muy diluido. A su vez, la fracción representada por los fosfatos es fácilmente lavada. La disponibilidad de este elemento se reduce aun más en arenas calcáreas de alto pH como las que existen en gran parte del Golfo de México (Barbour, De Jong and Pavlik, 1985).

En cuanto al nitrógeno, la principal fuente en las dunas costeras es el agua. La concentración del nitrógeno orgánico en el agua de mar fluctúa entre 0.036 y 1 ppm. y su proporción en la lluvia va de 1 a 7 ppm. (Azevedo and Morgan 1974; Barbour, De Jong and Pavlik, 1985). Sin embargo, cerca de la línea de mareas donde el mar deja sus detritus y en las dunas estabilizadas que cuentan con los restos de la vegetación colonizadora, los niveles son más altos. A pesar de la baja concentración en el suelo, las especies dominantes de las dunas contienen niveles adecuados de este nutrimento (1.5% de su peso seco). Según Ranwell (1972), quizá esto se deba a que las plantas utilizan el nitrógeno de las algas.

#### **1.6. Las Micorrizas y su Influencia en la Captura de Nutrientos y en la Competencia.**

Precisamente en estas condiciones, donde hay poca materia orgánica, baja disponibilidad de fosfatos, estrés hídrico y un pH alto es donde hongos mutualistas, como las micorrizas vesículo-arbusculares (MVA), constituyen el componente fisiológicamente más activo de la microflora (Read, 1989).

Como lo señala Trappe (1987), alrededor del 95% de las especies de plantas vasculares pertenecen a familias que micorrizan. Aunque esto no quiere decir que todos los miembros de estas familias lo hagan, obviamente la proporción debe ser grande, y de ahí la importancia de estudiar las diferentes interacciones de las plantas con este tipo de hongos, sobre todo porque se ha visto que tienen un efecto manifiesto sobre su capacidad competitiva (Allen and Allen, 1984).

Las micorrizas constituyen una asociación simbiótica de un hongo mutualista con las raíces de una planta hospedera. De acuerdo con su morfología y tipo de infección se pueden clasificar de manera general en ecto y endomicorrizas. Entre las últimas, las de más amplia distribución geográfica y climática son las llamadas micorrizas vesículo-arbusculares caracterizadas por este tipo de estructuras miceliales (Azcón y Barea, 1980).

La estructura de una comunidad de plantas también se ve influida por la interacción entre sus especies componentes y la microfauna asociada (Chanway et.al, 1991). Como ya se mencionó, una de las interacciones más importantes que determinan la estructura de una comunidad es la competencia intraespecífica e

**interespecífica** (Harper 1977; Tilman, 1990). La intensidad de la competencia se ve influida tanto por factores abióticos (físicos y químicos) como por factores bióticos (microorganismos, patógenos y hongos micorrízicos) (Chanway et.al, 1991). Los organismos como las micorrizas pueden alterar sustancialmente el equilibrio entre las plantas competidoras, la exclusión o el establecimiento de alguna especie, influyendo así sobre los posibles "ganadores" o "perdedores" e incluso en sus frecuencias génicas lo que tiene implicaciones evolutivas. (Chanway et al, 1991).

Las interacciones bióticas entre las raíces de las plantas y los microorganismos asociados pueden resultar en un impacto positivo o negativo para las plantas (Chanway 1991). De estos microorganismos, los que promueven el crecimiento de las especies con las que interactúan son las bacterias tanto simbióticas como asociadas, y los hongos micorrízicos.

Siguiendo la definición dada por Chanway (1991), el término simbiosis incluye sólo aquellas interacciones mutualísticas entre organismos diferentes sin considerar a los parásitos ni a los comensales. En una relación simbiótica generalmente existe un ataque físico de los microorganismos a la planta hospedera como ocurre en la formación de nódulos bacterianos de *Rhizobium* o en la infección de hongos micorrízicos. Tanto la planta hospedera como los microorganismos asociados obtienen algún beneficio de esta interacción.

Puede ser que los microorganismos representen un factor limitante en el rango de distribución de muchas especies de plantas. Newman (1978) sugiere cuatro mecanismos por los cuales los microorganismos pueden alterar el equilibrio entre las especies de plantas: 1) pueden favorecer más a una especie que a otra y este efecto puede ser intensificado cuando las plantas compiten, 2) una planta puede afectar a los microorganismos de una planta vecina que a su vez es afectada por su propia microflora, 3) los microorganismos pueden destoxificar los materiales venenosos producidos por las plantas y 4) las uniones o puentes micorrízicos entre las plantas pueden servir para la transferencia directa de nutrientes entre especies competidoras. Sin embargo, a pesar de que se tiene alguna evidencia experimental acerca del impacto de los microorganismos en la competencia entre las plantas y en la estructura de la comunidad, estas interacciones no han sido muy estudiadas. (Chanway et al, 1991).

Como ya se ha mencionado ampliamente, la escasez de recursos tales como luz, agua y nutrientes limitan el crecimiento de las plantas tanto en ambientes naturales como en cultivos, de manera que para obtener una cantidad suficiente del recurso limitante deben asignar la mayor parte de su biomasa a las estructuras encargadas de capturarlo, lo que puede reducir su habilidad para competir por otros recursos (Tilman, 1988).

La competencia de las raíces por los nutrientes y el agua del suelo es inicialmente más importante que las interacciones de la parte aérea (Brundrett, 1991) y se ha visto que la biomasa de la raíz está inversamente relacionada con los niveles de nutrientes en el suelo (Brundrett, 1991). La disponibilidad relativa de los diferentes recursos del suelo puede influir en el resultado de la competencia entre especies con diferentes capacidades para obtener esos recursos (Tilman, 1982).

Las particularidades del sistema radicular determinadas genéticamente que pueden afectar la habilidad de las plantas para obtener del suelo nutrientes inmóviles (como el fósforo), incluyen la superficie total de la raíz, la longitud, geometría y la plasticidad. Todas estas características ejercen una gran influencia en el resultado final de la competencia interespecífica (Campbell and Grime, 1989). Una forma en que las plantas que coexisten en comunidades naturales pueden evitar la competencia por nutrientes, es teniendo raíces que son activas en diferentes épocas del año (Fitter, 1986a).

El resultado de la competencia entre plantas con diferentes estrategias micorrízicas dependerá de los recursos naturales del suelo que limitan la productividad vegetal. Los recursos tales como el agua o los nutrientes minerales más móviles que se difunden rápidamente en el suelo, pueden ser absorbidos directamente por las raíces aun si éstas son no micorrízicas, mientras que los iones menos móviles son obtenidos más eficientemente por las hifas del hongo de la planta micorrízica. Estas diferencias en la eficiencia para adquirir recursos pueden resultar menos importantes que otros factores en comunidades en donde las plantas están sujetas a condiciones climáticas o edáficas extremas ya que en esas condiciones predominan las especies no micorrízicas. (Brundrett, 1991).

Cuando crecen juntas plantas con el mismo tipo de asociación micorrízica, la competencia es más pareja que cuando una de ellas es no micotrófica o cuando presentan diferentes tipos de asociación micorrízica (Newman, 1988).

Las micorrizas pueden amortiguar parcialmente las diferencias en la habilidad competitiva de especies cuyas raíces varían en forma y extensión, incrementando la similaridad funcional del sistema radical y por lo tanto, su capacidad para obtener los nutrimentos menos móviles. Esto podría explicar por qué especies con un sistema radical rústico pero rico en micorrizas y especies con raíces finas y extensas y con bajos niveles de micorrización puedan coexistir en un mismo hábitat como sucede en los bosques deciduos o en las praderas (Brundrett, 1991).

Entre plantas que difieren en su dependencia micorrízica probablemente se den diferentes formas de competencia, aunque existe muy poca evidencia experimental que soporte estas suposiciones. Fitter (1977) reportó que la adición de MVA a dos pastos creciendo juntos incrementó la dominancia de uno de ellos, comparada con la competencia de las raíces no infectadas. Crush (1974) y Hall (1978) (tomado de Brundrett, 1991) encontraron que las micorrizas VA favorecieron el crecimiento de un trébol cultivado en competencia con centeno en un suelo con niveles bajos de fosfato. En experimentos con especies de *Agropyron*, pastos que reciben poco beneficio de las micorrizas, se encontró que la asociación tenía poco efecto sobre el resultado de la competencia con otras especies (Allen and Allen, 1986).

La infección por un hongo MVA se origina a partir de propágulos, que incluyen: a) clamidosporas, esporas de resistencia que al germinar producen un tubo o hifa infectiva; b) fragmentos de raíces que contengan vesículas y arbuscúlos y c) suelo con esporas o hifas (Brundrett, 1991). Es importante que estos propágulos infectivos estén presentes cuando ocurre el crecimiento activo de las raíces, pues éstas tienen un periodo limitado de susceptibilidad al hongo (Brundrett, 1991) y se requiere de una colonización rápida del sistema radical para que se desarrolle una asociación efectiva. Si estos propágulos no encuentran una raíz compatible con la cual asociarse, se desintegran ya que son simbioses obligados. En cambio, al entrar en contacto las esporas con la raíz adecuada, emiten en seguida un tubo de germinación que forma sobre la superficie un apresorio y penetra entre las células

epidérmicas hasta llegar a la corteza, sin invadir otro tipo de tejidos. Hay que decir que este tipo de infección ocasiona pocos cambios morfológicos en la raíz que invade. Una vez en la corteza, el hongo desarrolla un micelio no septado que se insinua entre las células corticales para posteriormente penetrar en ellas dando lugar a estructuras efímeras con ramificaciones dicotómicas que son los arbuscúlos. En etapas más avanzadas de la infección, las hifas producen ensanchamientos redondeados inter o intracelulares a los que se ha dado el nombre de vesículas. Conforme se va desarrollando el micelio, las hifas emergen de la raíz formando una red que se extiende varios centímetros alrededor de ella (Azcón y Barea, 1980).

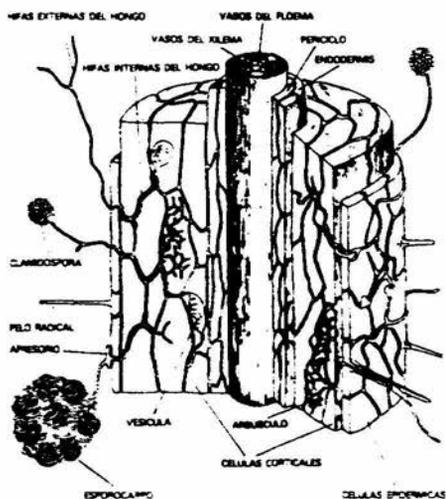


Figura 1.1. Corte longitudinal de una micorriza VA.  
(Tomado de Azcón y Barea, 1980. Investigación y Ciencia No.47.)

Como se puede ver, la asociación entre un hongo micorrízico y la raíz de una planta hospedera involucra el contacto entre los propágulos del hongo, y las raíces de la planta. El número de estos contactos que tengan éxito serán los que determinen la intensidad de la asociación (Brundrett, 1991). Si se asume que la mayoría de los contactos resultan exitosos, la intensidad de la asociación micorrízica estará regulada por: 1) la distribución de propágulos activos (hifas o tubos germinales) en el suelo y la rapidez con que responden a la presencia de raíces y 2) el número de puntos de crecimiento, tasa de crecimiento, distribución espacial y duración del periodo de susceptibilidad de la raíz hospedera (el inicio de la infección ocurre en las raíces jóvenes y la asociación efectiva tiene un lapso de vida limitado) (Brundrett, 1991).

Las hifas del hongo que sobresalen de la raíz aumentan la superficie de absorción del sistema radical dando a la planta acceso a un mayor volumen de suelo lo que significa mayor volumen de agua y nutrientes. Hay evidencia experimental de que las hifas de los hongos micorrízicos pueden transportar agua en cantidades suficientes para sustentar a la planta durante periodos de estrés hídrico (Read, 1989). La planta a cambio proporciona al hongo carbono en forma de fotosintetatos, principalmente azúcares simples del tipo de la glucosa, fructosa o sacarosa que éste no puede producir ya que carece de clorofila (Azcón y Barea, 1980).

Aparentemente este intercambio se lleva a cabo a través de los arbusculos. La función de las vesículas, por lo que se ha visto, consiste en el almacenamiento de carbono y material lipídico, aunque también pueden actuar como propágulos cuando son aisladas de la raíz ( Brundrett, 1991).

La ventaja que confieren a sus socios las MVA se pone de manifiesto sobre todo cuando los nutrientes se encuentran en el suelo en bajas concentraciones o en formas poco móviles o poco solubles como sucede con el cobre, el zinc y el fósforo (Marschner, 1991). Hay evidencia de que las infecciones micorrízicas tienen un gran desarrollo en hábitats infértiles y que prolongan la vida de las raíces por lo que se cree que pueden ser parcialmente responsables de la gran longevidad que muestran las raíces en estos hábitats (Chapin, 1980).

El fósforo es un elemento primordial para la planta ya que participa en las principales funciones metabólicas y, sin embargo, suele hallarse en el suelo en bajas concentraciones con una tasa de movilización menor que la de absorción, lo que crea una zona de agotamiento alrededor de las raíces. El fósforo, así como el nitrógeno y el potasio, se encuentran muy diluidos en la solución del suelo y se mueven hacia la superficie de la raíz por difusión, pero dadas sus bajas concentraciones en la solución del suelo esta difusión es frecuentemente la que limita la absorción por parte de la raíz (Chapin, 1980). Según Nye y Tinker (1977), la difusión de los iones fosfato, amonio, potasio y nitrato a la superficie de la raíz es mucho más lenta que la tasa de absorción necesaria para el óptimo crecimiento. En ambientes naturales, la abundancia de fuentes de nutrientes orgánicas en relación con las inorgánicas y las variaciones en la capacidad del suelo para fijar el fósforo influyen en la disponibilidad relativa de este elemento para las raíces o para los hongos micorrizicos (Brundrett, 1991). Al extenderse las hifas del hongo más allá de la zona de agotamiento logran tener acceso a reservas de fósforo y de otros iones, que no estarían normalmente al alcance de las raíces. En general, tanto las raíces de plantas micorrizadas como de plantas no micorrizadas tienen acceso al mismo acervo de fósforo disponible (Harley and Smith, 1983; Hayman, 1983), pero hay evidencia de que las hifas del hongo facilitan la captura cuando el fósforo está presente en formas menos solubles. Bolan et al. (1987) observaron que las micorrizas VA representan un gran beneficio para las plantas cuando se adiciona al suelo fósforo en forma de fosfato de hierro, que es poco soluble. Este y otros estudios sugieren que la alta capacidad de fijación del fósforo en el suelo (lo que disminuye su disponibilidad) contribuye al aumento de la dependencia micorrízica. Por el contrario, el incremento de los niveles de fósforo iónico disminuye esta dependencia (Brundrett, 1991).

Además de su acción como prolongación del sistema radicular, algunos tipos de micorrizas aparentemente pueden transferir nutrientes en forma orgánica o insoluble que la planta no puede absorber. También se cree que las MVA tienen una intervención química directa en la disponibilidad del fósforo mineral reduciendo la formación de fosfatos de aluminio, hierro y calcio ya que al parecer producen oxalatos a los que se unen preferentemente estos cationes (Allen and Allen, 1990). Dada la importancia metabólica del fósforo, todo esto hace que la tasa de crecimiento de la planta hospedera generalmente aumente cuando cuenta con hongos VA.

En cuanto a favorecer la absorción de otros minerales, se ha visto que la adquisición de zinc y de cobre en plantas infectadas solo aumenta en algunas ocasiones, y tal vez esté relacionada con las uniones de polifosfatos en las hifas (Marschner, 1991).

La dependencia micorrízica de la planta fotosintética varía considerablemente según la fertilidad del suelo. En terrenos pobres la infección suele ser más alta e incluso en comunidades competitivas hay plantas que no logran sobrevivir sin ella (Allen, 1988).

También el efecto fisiológico de las MVA difiere de una especie de planta micotrófica a otra, por eso la infección en una comunidad vegetal puede alterar el equilibrio competitivo (Allen, 1988).

Hay estudios fundamentales que muestran la importancia de las micorrizas en la colonización y el desarrollo de las diferentes fases serales de los biomas sucesionales (Koske, 1988), sobre todo en las primeras etapas de una sucesión como es la zona de pioneras de las dunas costeras. En general, se ha visto que en éstas dominan las especies herbáceas anuales no micotróficas, es decir, especies que no tienen el potencial genético para establecer una asociación micorrízica VA. Además, se espera que la cantidad de inóculo sea reducida en zonas donde las condiciones climáticas y edáficas extremas inhiben el desarrollo de micorrizas. También el balance entre la actividad del hongo y de la raíz puede dar como resultado una baja formación de micorrizas si las plantas presentan sistemas radicales muy ramificados, crecimiento rápido y raíces predominantemente delgadas y de vida corta (Brundrett, 1991). El delgado córtex de estas finas raíces puede así mismo limitar la micorrización ya que no hay espacio para que se desarrollen gran número de arbusculos, que son sitios de intercambio (Brundrett, 1991).

Así, en la zona de pioneras el potencial de inóculo es bajo, dado que, en general la cantidad de esporas vivas en el suelo es limitada (Shenck et.al, 1975; Read et.al, 1976; Janos, 1980) y que muchas de ellas no funcionan como propágulos si están en estado de latencia (Brundrett, 1991). Hay evidencia (Read, 1989) de que los movimientos periódicos de la línea de mareas que adicionan sales al sistema favorecen el establecimiento de especies halofíticas pero inhiben la formación de

micorrizas y, por lo tanto, el óptimo desarrollo de comunidades micorrízicas. Sin embargo, Rozema et. al, (1986) encontraron que aunque la mayoría de las plantas de la playa son no-micotróficas, el aumento en la tolerancia al estrés de algunas de ellas puede estar asociado a la colonización por micorrizas (Brundrett, 1991).

Al avanzar en la sucesión, la cantidad de nutrimentos de origen orgánico aumenta y con ello hay un incremento progresivo del componente fúngico de la microflora del suelo (Read, 1989). Brawn en 1958 encontró que la sucesión de especies fungales en la rizósfera de los sistemas de dunas es comparable con la sucesión de plantas vasculares en la superficie (Read, 1989).

Las plantas en un ecosistema natural pueden presentar grandes diferencias en sus grados de asociación micorrízica: hay altos niveles de asociación, niveles intermedios o variables y puede no haber interacción alguna (Janos, 1980; Koske and Gemma, 1990; Brundrett, 1991). Las plantas pertenecientes a estas categorías han sido designadas como micorrízicas obligadas, micorrízicas facultativas y no micorrízicas (Brundrett, 1991).

Las plantas micorrízicas obligadas se han definido como aquellas que no pueden sobrevivir hasta la madurez reproductiva en su hábitat natural sin estar asociadas al hongo (Janos, 1980). Estas especies suelen presentar colonización micorrízica desde sus raíces más jóvenes.

Se llaman micorrízicas facultativas las que se benefician de la asociación con el hongo pero pueden prescindir de ella o sólo la necesitan cuando se encuentran en determinados suelos, generalmente los menos fértiles (Janos, 1980).

Las plantas no micorrízicas tienen raíces que resisten consistentemente la colonización del hongo, al menos cuando son jóvenes y sanas. Esto sugiere que las raíces tienen propiedades intrínsecas que pueden regular la infección de micorrizas, al menos en algunos casos (Brundrett, 1991).

Por lo que se ha visto, las MVA desempeñan un importante papel en el crecimiento y diversidad de las plantas. La presencia universal de micorrizas en

ambientes pobres previene o retrasa la exclusión competitiva (Harley and Smith, 1983). Tras años de crecimiento, los microambientes infectados muestran mayor diversidad que los no infectados (Grime and Hogdson, 1987). Esta simbiosis puede alterar el estatus competitivo en distinto grado según la magnitud de la dependencia entre las plantas y los hongos. Si las dos especies en competencia son micotróficas, la infección puede favorecer a una más que a otra o elevar la capacidad competitiva de ambas. Incluso si aumenta más la capacidad de absorción de agua o nutrientes de una de ellas, el efecto puede compensarse al haber una repartición de recursos a través de la intercomunicación de las hifas que invaden sus raíces ( Read, 1989; Allen and Allen, 1990) ya que plantas de la misma o de diferente especie pueden estar físicamente conectadas por medio de hifas micorrízicas. Estas interconexiones se pueden establecer entre individuos de diferentes edades y formas de crecimiento (Harley and Smith, 1983) y se sugiere que pueden reducir la competencia por nutrientes entre las plantas y ayudar a las plantas subordinadas (como las plántulas) por la transferencia de nutrientes entre individuos ( Grime and Hogdson, 1987; Newman, 1988; Brundrett, 1991).

El resultado de este tipo de competencia puede depender de la energía invertida por un tipo particular de hospedero en la formación micorrízica, de manera que el intercambio a través de la interfase micorrízica ocurra simultáneamente en ambas direcciones. Aquellas plantas que presenten sitios más activos de intercambio micorrízico en sus raíces (arbusculos), posiblemente tendrán una ventaja competitiva aunque diferencias sutiles en la eficiencia o compatibilidad de diferentes combinaciones hospedero-hongo pueden ser también un factor importantes (Brundrett, 1991).

Por otra parte, las infecciones MVA pueden ocurrir en diferentes etapas del ciclo de vida de la hospedera y esto también repercute en las interacciones competitivas por nutrientes cuando estos son el factor limitante pues puede resultar favorecida la planta que sea capaz de infectarse tempranamente.

## **2. MARCO HIPOTETICO Y OBJETIVOS.**

Una vez establecido el marco teórico se procede a desglosar los objetivos del presente estudio.

1) Reconocer una interacción competitiva por nutrientes en presencia o ausencia de micorrizas VA entre *Ipomoea pes-caprae* y *Canavalia rosea*. Dos plántulas herbáceas de ecología semejante que en su ambiente original comparten el mismo hábitat.

2) Una vez establecida la interacción entre las especies, describir y discutir el comportamiento de cada una de ellas teniendo como controles a las mismas especies creciendo solas.

3) Discutir la importancia de la competencia hipogea en ambientes de fertilidad contrastante:

- a) en medios inoculados con micorrizas VA.
- b) en medios no inoculados con micorrizas VA.

4) Calcular los índices de dependencia por nutrientes para cada especie:

- a) en medios inoculados con micorrizas VA.
- b) en medios no inoculados con micorrizas VA.

5) Evaluar el efecto que tienen las micorrizas VA en la interacción competitiva:

- a) en ambientes fertilizados
- b) en ambientes no fertilizados.

6) Calcular los índices de dependencia micorrizica para cada especie:

- a) en ambientes fertilizados.
- b) en ambientes no fertilizados.

El marco hipotético de este estudio se basa en el supuesto de que siendo *Ipomoea pes-caprae* y *Canavalia rosea* plantas con forma de vida, morfología y requerimientos nutricionales muy similares que se encuentran viviendo juntas en la zona de pioneras de las dunas costeras pobre en nutrientes, puede esperarse entonces que compitan por este recurso. Por otro lado, puesto que las micorrizas están estrechamente relacionadas con la captura de nutrientes, especialmente el fósforo, deben tener un efecto importante en esta competencia.

Por lo tanto, se espera que si cualquiera de las dos especies o ambas creciendo juntas disminuyen significativamente sus valores de peso seco total, relación raíz/parte aérea y/o RGR en relación con los valores de cada una de ellas cultivadas por separado, puede decirse que existe una interacción competitiva. Si efectivamente se da esta interacción, se verá si el efecto varía alterando la fertilidad del suelo y la disponibilidad de micorrizas VA.

### 3. DESCRIPCIONES.

#### 3.1. Ubicación de la Zona de Estudio.

Este trabajo se basó en dos especies de plantas pioneras de las dunas costeras del Morro de la Mancha donde está instalada la Estación Biológica del Instituto de Ecología en Xalapa, Veracruz. El Morro se encuentra en el Golfo de México a los  $96^{\circ} 22' 40''$  de longitud oeste y  $19^{\circ} 36'$  de latitud norte, a 30 km al Norte de la ciudad de José Cardel en el estado de Veracruz (fig. 3.1.1).

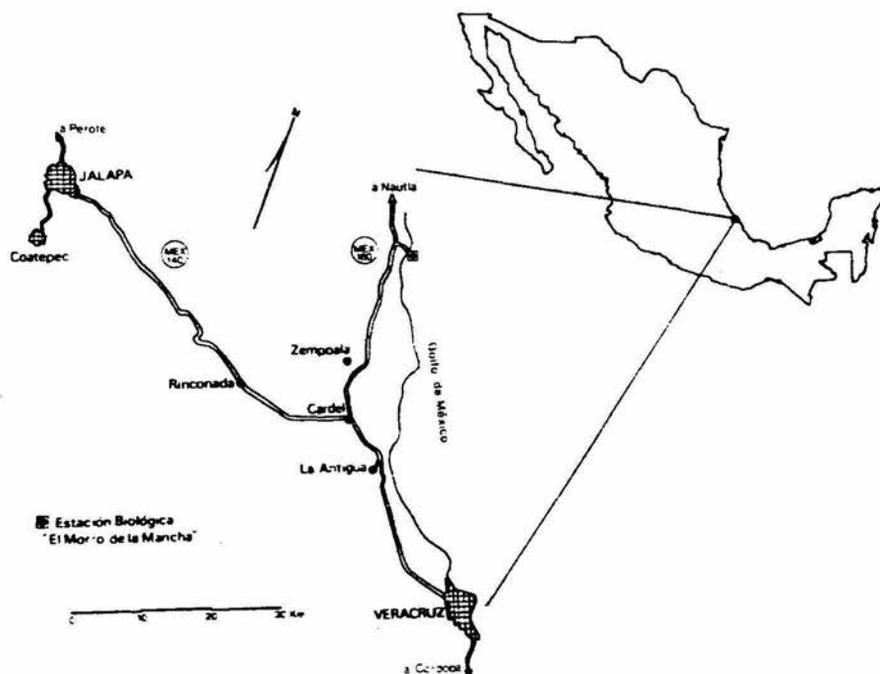


Figura 3.1.1. Mapa de localización de la zona de trabajo.  
(Tomado de Novelo, 1978.)

### 3.2. El Ambiente Natural.

El clima corresponde al tipo AW2, cálido subhúmedo con lluvias en Verano. La temperatura máxima extrema es de 34° C. y la mínima 16° C, siendo la media anual entre 22 y 26° C. La precipitación anual oscila entre 1200 y 1500 mm (Gómez Pompa et al., 1972). La época de lluvias abarca los meses de junio a octubre (Castillo y Carabias, 1982.)

Se considera zona de pioneras a la parte del litoral formada por la playa y el primer cordón de dunas que corre más o menos paralelamente a ella. Este cordón en el Morro es un promontorio bajo de 1 a 3 m de altura. En esta región la zona de pioneras presenta un desarrollo incipiente por lo que la vegetación cuenta con pocos representantes (Moreno-Casasola, 1982). Las especies pioneras se pueden definir como aquéllas que prosperan en los primeros estadios de una sucesión. El suelo tiene un pH alto, 8.7 a 8.85, por la abundancia de material calcáreo. En general la concentración de materia orgánica es baja (0.48 a 0.97%), sobre todo donde se da la asociación de *Canavalia rosea* e *Ipomoea pes-caprae* .

### 3.3. Las Especies.

Las especies elegidas para este estudio presentan convergencias morfológicas (Wilson, 1977), una fenología muy semejante y una forma de vida muy similar.

*Ipomoea pes-caprae* (L.) Roth. Br. (Convolvulaceae) es una planta herbácea, perenne, de crecimiento postrado que pertenece a la familia Convolvulaceae. Se trata de una especie pantropical que se encuentra a todo lo largo de la costa del Golfo de México, el litoral sureste de los Estados Unidos, Centro y Sudamérica (Moreno-Casasola, 1988). Presenta un patrón de floración con dos picos, en la época de lluvias y en la época de secas. Su patrón de fructificación presenta un rango corto con un solo pico en la época de post-lluvias. El síndrome de dispersión de sus semillas es de tipo barócoro pero su cercanía a la playa permite que sean alcanzadas por la marea y así poder ser transportadas largas distancias (Castillo y Carabias, 1982).

*Canavalia rosea* (SW.) DC. (Leguminosae) es también herbácea, perenne de crecimiento postrado. Pertenece a la familia Leguminosae, subfamilia Lotoidea.

Como la anterior, tiene una distribución pantropical y se extiende desde los Estados Unidos a Centroamérica en este continente. Presenta un patrón de floración con un amplio rango que abarca desde el fin de la temporada de lluvias hasta la época de nortes. Su patrón de fructificación abarca desde la temporada de post-lluvias hasta finales de la época de nortes. Presenta, al igual que *Ipomoea pes-caprae* un síndrome de dispersión de semillas de tipo barócoro.

Tanto *Ipomoea pes-caprae* como *Canavalia rosea* producen flores y frutos durante todo el año. La floración y fructificación abarca periodos muy largos (Castillo y Carabias, 1982). Sus flores, aunque muy distintas en apariencia, muestran un color rosa con un tinte lavanda (Devall, 1992). Ambas especies ocupan los mismos microhábitats en las dunas, desde la playa hasta el primer cordón de dunas siendo *Ipomoea pes-caprae* la especie que se encuentra más cercana a la línea de mareas y por lo tanto, más expuesta a los factores de estres como podrían ser la aspersión salina, movimientos de arena, enterramiento etc. Se ha reportado (Wilson, 1977; Devall, 1992) la dominancia de *Ipomoea pes-caprae* en zonas donde el sustrato es más inestable, cerca de la línea de mareas o próxima a lugares bordeados por un camino, mientras que *Canavalia rosea* se encuentra siempre más alejada de la línea de mareas en donde el sustrato es más estable y las condiciones de estrés aunque semejantes, son más atenuadas precisamente por su relativa lejanía de la línea de mareas.

Además, ambas especies son herbáceas, perennes, con un tallo suculento de crecimiento prostrado y hojas similares que sobresalen de la arena a través de peciolos erectos (Devall, 1992), la diferencia radica en que *Ipomoea pes-caprae* presenta hojas simples con una espina terminal mientras que *Canavalia rosea* presenta hojas compuestas trifoliadas. Sin embargo, a pesar de su similitud en apariencia, presentan importantes diferencias en la manera de explorar y explotar el habitat que ocupan y estas diferencias radican principalmente en la forma de crecimiento de sus raíces. En *Canavalia rosea* se puede reconocer una raíz principal con formación de raíces adventicias en los módulos aéreos pero baja formación de ramets (Martínez Romero, 1992). Aproximadamente a 20 cm de la superficie del suelo sus raíces se expanden horizontalmente con pocas ramificaciones.

En *Ipomoea pes-caprae* en cambio, no se reconoce una raíz principal pero sí una mayor producción de raíces adventicias y mayor formación de ramets lo que le confiere cierta plasticidad ecológica y la capacidad de explotar y colonizar el ambiente más eficientemente (Martínez Romero, 1992). La expansión de sus raíces comienza cerca de los 15 y 35 cm por debajo de la superficie pudiendo algunas alcanzar grandes profundidades (Wilson, 1977).

#### 4. METODOLOGIA.

##### 4.1. Cultivos.

###### 4.1.1. Obtención de Inóculo.

Se realizó una siembra de pasto inglés (*Poa annua*) para obtener un concentrado de esporas de hongos micorrízicos y utilizar las raíces como inóculo complementario. Conviene emplear gramíneas como fuente de concentrado porque micorrizan fácilmente y la infección prospera con rapidez (McGonigle and Fitter, 1990). Las semillas se sembraron en tubos de PVC de 4.5 cm de diámetro y 20 cm de largo empleando arena de las dunas del Morro como sustrato. Se dejaron crecer los pastos en el invernadero durante cuatro meses y después se cosecharon.

La extracción de esporas se hizo siguiendo el método de Ianson y Allen (1986). A una muestra de arena de 200 g se le agregó 1 l de agua y se removió lentamente para homogeneizarla. Esta mezcla se pasó consecutivamente por tamices de 1 mm y 46 micras. La arena ya tamizada se colocó en la centrífuga, 5 ml de arena en cada tubo aforando con agua a 15 ml. Se centrifugó a 3000 rpm durante 3 minutos con el fin de eliminar las esporas muertas. El sobrenadante que contiene las esporas muertas se vertió y se agregaron 10 ml de glucosa al 40% centrifugando esta vez a 6000 rpm durante 15 segundos. Las esporas quedan retenidas en la fase glucosa que es el sobrenadante. Se pasaron por un tamiz de 20 micras enjuagando varias veces para eliminar el exceso de glucosa y se almacenaron en refrigeración a 4° C.

En las macetas de los tratamientos sin micorrizas se puso también una capa de 5 g de raíces de pastos, en este caso esterilizados, para compensar la materia orgánica adicional que pudieran representar las raíces empleadas como inóculo en los tratamiento con micorrizas.

#### 4.1.2. Siembra.

Antes de comenzar el experimento se hicieron pruebas del tiempo de germinación de *Ipomoea pes-caprae* y de *Canavalia rosea* para saber la velocidad de germinación y así poder sincronizar el transplante de las plántulas al inicio del experimento. Así, *Ipomoea pes-caprae* se sembró el día cero y *Canavalia rosea* el día uno. La siembra se hizo en charolas de plástico usando como sustrato arena esterilizada y se mantuvieron en cámaras de germinación a 25° C, 60-80% de humedad relativa, 12 horas de fotoperiodo y 9.2  $\mu$  mol m<sup>2</sup> s<sup>-1</sup> de intensidad luminosa durante siete días. Las semillas de ambas especies fueron escarificadas mecánicamente antes de su siembra para facilitar el proceso de germinación.

#### 4.2. Diseño del Experimento.

##### 4.2.1. Tratamientos.

Se diseñó un experimento para probar el efecto de tres factores: micorrizas, nutrimentos y competencia. Cada uno con dos niveles (ausencia y presencia). Se dispusieron ocho tratamientos con diez macetas cada uno para *Ipomoea pes-caprae* y *Canavalia rosea* por separado y otros cuatro para las dos especies juntas. La competencia interespecífica por nutrimentos en presencia y ausencia de los hongos VA se cuantificó midiendo el crecimiento ya que al trabajar con plántulas es imposible evaluar la fecundidad (las plántulas sólo se dejaron crecer durante cuatro meses). El crecimiento se determinó mediante análisis a base de peso seco de raíces, tallos y hojas.

#### *Ipomoea pes-caprae*

	Con micorriza	Sin micorriza
Con nutrimentos	CMCN	SMCN
Sin nutrimentos	CMSN	SMSN

### *Canavalia rosea*

	Con micorriza	Sin micorriza
Con nutrientes	CMCN	SMCN
Sin nutrientes	CMSN	SMSN

Las unidades experimentales fueron las macetas , a cada una de las cuales se les asignó un tratamiento al azar. El modelo empleado corresponde a un diseño completamente aleatorizado con estructura factorial. Los factores a probar y sus correspondientes niveles fueron:

Factor	Niveles
Micorrizas (A)	sin (a1)/ con (a2)
Nutrientes (B)	sin (b1)/ con (b2)
Especie (competencia) (C)	sin (c1)/ con (c2)

Los tratamientos individuales sirven como control para establecer si hubo o no competencia en los cultivos mixtos, en qué casos resultó más marcada y cómo afectó a la asignación de recursos en cada competidora. A su vez los controles permiten comparar el desarrollo de una y otra especie en condiciones de abundancia y escasez de nutrientes con la ayuda de hongos micorrízicos y sin ella.

#### 4.2.2. Preparación de Macetas.

Se emplearon bolsas de plástico con una capacidad de 5 kg que se llenaron con 3 kg de arena de la zona de pioneras y se esterilizaron para que las condiciones del sustrato fueran las mismas en todos los tratamientos antes de introducir las variables del experimento. La esterilización se hizo en horno de microondas a 90° C durante cuatro minutos humedeciendo previamente la arena. Este método funciona adecuadamente en suelos que no presentan grandes cantidades de materia orgánica.

Para los tratamientos con micorrizas se siguieron simultáneamente tres métodos de inoculación:

a) Se colocó una capa de arena de 1 cm de espesor procedente del sustrato de los pastos infectados a 5 cm por debajo de la superficie de la maceta.

b) Junto con la capa de arena se puso otra formada por 5 g de raíces micorrizadas de esos mismos pastos.

c) Por último, en el momento del transplante de las plántulas se inyectó en cada maceta 18 ml del concentrado de esporas obtenido del cultivo con los pastos.

#### **4.2.3. Fertilización.**

A las macetas de los tratamientos con nutrientes se les añadieron 30 g de fertilizante orgánico esterilizado en el horno de microondas a 90° C durante 2 minutos colocándolo a 5 cm de la superficie del sustrato junto con las raíces de los pastos.

Una vez concluida la preparación de macetas, las que no incluían inóculo se volvieron a esterilizar para prevenir una infección accidental durante la manipulación. Finalmente, y antes del transplante, las macetas fueron saturadas con agua corriente.

#### **4.2.4. Cosecha Inicial.**

A los 7 y 8 días de sembradas las semillas de *Ipomoea pes-caprae* y de *Canavalia rosea* en las charolas de germinación y justo antes del transplante a las macetas, se cosecharon cinco plántulas de cada especie, elegidas al azar, para obtener el peso seco de la raíz y del tallo y poderlos comparar con los pesos obtenidos al final del experimento. El peso y área foliares no se pudieron cuantificar en esta etapa porque a esta edad las plántulas todavía no desarrollaban hojas.

#### **4.2.5. Transplante.**

Las plántulas de 7 y 8 días fueron transplantadas en las macetas en el invernadero. En este momento se inyectó el inóculo en las macetas de los tratamientos con micorrizas. En total se dispusieron 40 macetas con *Ipomoea pes-caprae*, 40 con *Canavalia rosea* y 40 con las dos especies juntas. Cuarenta macetas corresponden a diez réplicas de cada uno de los cuatro tratamientos.

Las plántulas crecieron durante 120 días en el invernadero y se regaron cada dos días con 50 ml de agua de la llave.

#### **4.2.6. Cosecha y Tinción de Raíces.**

Durante el crecimiento de las plántulas, cada 30 días se cosecharon y tiñeron las raíces de un ejemplar de cada tratamiento elegido al azar para verificar la aparición de la infección micorrízica en los especímenes inoculados y la falta de ella en los esterilizados. Las pruebas de tinción se hicieron siguiendo el método de Koske (1989) que es específico para detectar estructuras VA. El método de Koske se describe a continuación.

Las raíces se fijan en alcohol al 50% si se van a conservar; en caso de que se vayan a teñir inmediatamente, se omite este paso. En este caso, las raíces recién cosechadas se pusieron en un vaso de precipitados con 40 ml de solución acuosa de hidróxido de potasio al 2.5% para aclarar el tejido y se calentó a Baño María a 90° C durante 10 o 15 minutos. Se enjuagó varias veces en agua corriente. Si es necesario, se puede incluir un paso adicional de blanqueado con peróxido de hidrógeno alcalino. En este caso las raíces eran muy claras y no fue necesario.

Aun lavadas, las raíces en este momento siguen con un pH alcalino y es necesario acidificarlas con una solución de ácido clorhídrico al 1% para que el colorante penetre fácilmente en las estructuras VA e hifas del hongo. En el ácido se dejaron aproximadamente 12 horas.

Una vez acidificadas, se tiñeron en una solución de glicerol ácido con azul de tripano calentando a Baño María a 90° C durante 10 a 20 minutos. Para eliminar el exceso de colorante se pusieron las raíces en glicerol ácido, compuesto que permite también almacenarlas durante varios meses si se mantienen en la oscuridad.

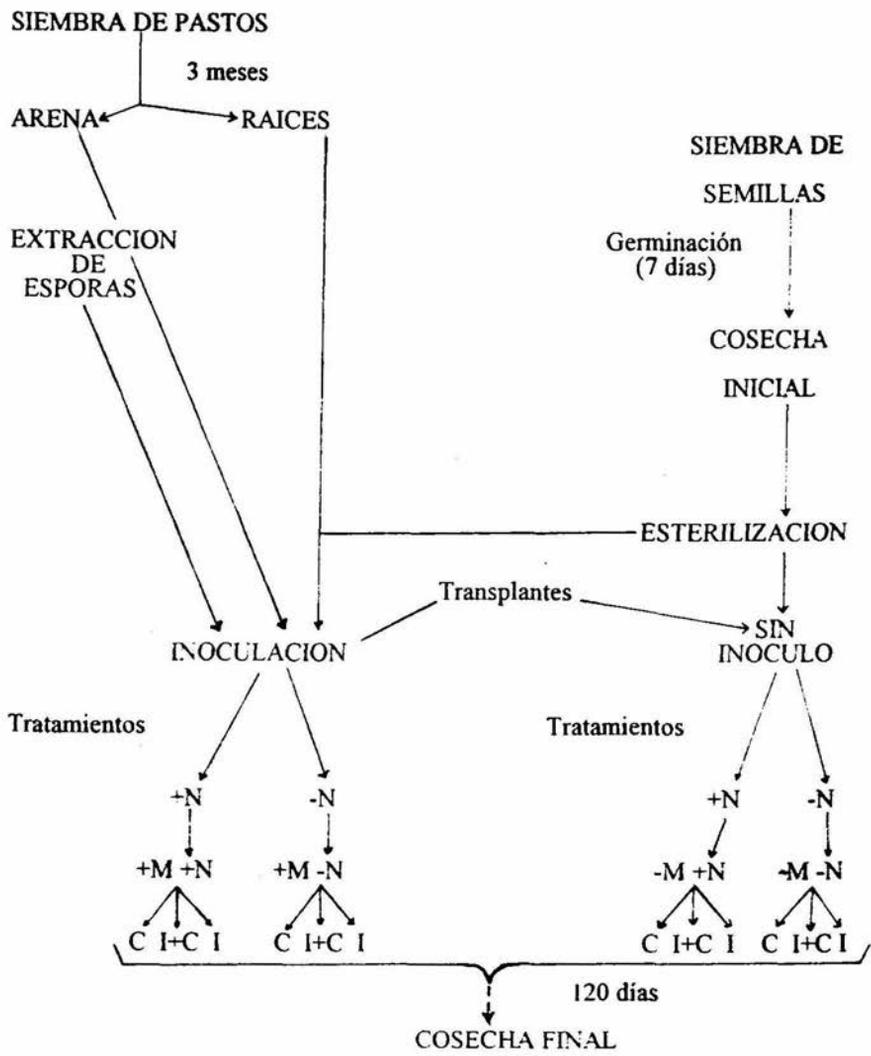
#### **4.2.7. Cosecha Final.**

Se siguió el modelo clásico para el análisis de crecimiento realizando solo dos cosechas, una inicial a los siete días y otra final a los 120 días.

Se cortaron las bolsas para poder sacar el cepellón con facilidad e inmediatamente se pasó a una tina con agua donde se lavaron evitando en lo posible que se fragmentaran. En el caso de cultivos mixtos se separaron cuidadosamente las raíces de cada especie identificando los pedazos sueltos por su color y apariencia ya que las raíces de *Canavalia rosea* eran gruesas y presentaban un color amarillento, mientras que las de *Ipomoea pes-caprae* eran más delgadas y blanquecinas. La arena de cada maceta se pasó a través de un tamiz de 1 mm para recuperar los fragmentos mas pequeños de raíces. Este lavado se hizo varias veces hasta que la arena quedó limpia.

La parte aérea de la plántula se separó de las raíces cortando a nivel del cuello. En seguida se separaron las hojas del tallo y se midió el área foliar total de cada plántula. Las distintas partes se secaron en el horno a 80° C durante 48 horas y se pesaron en una balanza analítica.

Las plantas restantes se cosecharon exclusivamente para determinar la infección como se había hecho a los 30 y 60 días. Inicialmente se fijaron en alcohol al 50 % y posteriormente se tiñeron siguiendo el mismo método de Koske (1989). Las muestras se observaron al microscopio óptico solo para comprobar que había ocurrido la infección en cada una de las plántulas inoculadas y que las que no fueron inoculadas no estuvieran infectadas.



N= nutrientes

C= *Canavalia rosea*

M= micorrizas VA

I= *Ipomoea pes-caprae*

Figura 4.1. Diagrama general de la metodología utilizada para el experimento.

### 4.3. Análisis de Datos.

#### 4.3.1. Análisis de Crecimiento.

Una de las manifestaciones fundamentales de la vida de las plantas es el crecimiento, es decir, el aumento gradual de tamaño el cual puede ser evaluado con base en incremento en peso seco a través de un intervalo de tiempo.

El análisis de crecimiento está diseñado para aplicarse a una amplia gama de organismos minimizando las diferencias inherentes a cada uno para poderlos comparar sobre una base equiparable que la constituye el incremento en peso seco de los organismos pudiendo de esta manera conocer la tasa de cambio en peso seco por unidad de peso del organismo en el tiempo así como comparar la asignación de biomasa a cada parte de la planta y después hacer una comparación entre plantas de la misma o de diferente especie.

De esta manera, el análisis de crecimiento vegetal se ha desarrollado como una técnica que, a través de la recolección de datos cuantitativos, nos permite estudiar el crecimiento en relación al tiempo.

Existen dos enfoques para abordar el análisis de crecimiento: el enfoque clásico en el cual el curso de los eventos es seguido a través de una serie de cosechas grandes e infrecuentes con numerosas réplicas de las mediciones (Hunt, 1982.) que da como resultados un modelo lineal comparando el logaritmo del peso contra el tiempo (Evans, 1972). El enfoque funcional consiste en pequeñas cosechas con menor cantidad de réplicas pero realizadas con mayor frecuencia (Hunt, R., 1982) pudiendo de esta manera ajustar los datos observados a curvas de crecimiento que den una idea más detallada de la razón de cambio del crecimiento del organismo.

En este trabajo el efecto de la competencia se evaluó sólo con base en la reducción en los valores de algunos de los parámetros que involucra el análisis de crecimiento vegetal.

Las variables consideradas fueron:

$$\text{Peso Seco Total: } W_t = W_R + W_S + W_L \quad (\text{mg})$$

Donde  $W_R$  es el peso seco de la raíz,  $W_S$  el peso seco del tallo y  $W_L$  el peso seco de las hojas. Se considera más que como un parámetro del análisis de

crecimiento, una medida básica de la cual derivan los demás parámetros y nos indica el peso seco de la totalidad de la planta en un momento dado, y con esta información se pueden establecer otras relaciones como la RGR y la relación R/S.

$$\text{Relación Raíz/Parte Aérea: } R/S = WR/(WS+WL)$$

Donde WR corresponde al peso seco de la raíz, WS el peso seco del tallo y WL el peso seco de las hojas.

Esta relación nos indica la proporción de biomasa que es asignada a la raíz con respecto a la biomasa que es asignada a la parte aérea y nos permite inferir sobre el grado en el que están afectando las variables introducidas a la especie en cuestión.

Se establece que hay un equilibrio cuando la cantidad de biomasa asignada a raíz y a parte aérea es la misma, y en este estado la relación R/S es igual a la unidad. Valores mayores que uno se interpretan como una mayor asignación de biomasa hacia la raíz, y los valores menores que uno como mayor asignación de biomasa a la parte aérea.

$$\text{Tasa Relativa de Crecimiento : } RGR = (\ln W_2 - \ln W_1) / (T_2 - T_1)$$

unidades: (mg x mg x día<sup>-1</sup>)

Donde  $\ln W_2$  es el logaritmo natural del peso seco final obtenido en la segunda cosecha,  $\ln W_1$  es el logaritmo natural del peso seco inicial obtenido en la primera cosecha y  $(T_2 - T_1)$  es el intervalo de tiempo entre las dos cosechas.

La RGR nos indica el incremento en peso seco de la planta por unidad de peso en el tiempo. Constituye un parámetro fisiológico muy importante que nos permite establecer la eficiencia de la planta en la producción de nuevo material dándonos una idea de la economía de la planta ya que no sólo nos indica la eficiencia del crecimiento como una medida del incremento de materia seca sino que también nos señala la relación entre el peso seco inicial y el peso seco final durante el periodo de crecimiento.

### 4.3.2. Análisis Estadístico.

Se realizó un análisis de varianza correspondiente a un diseño completamente aleatorizado con estructura factorial de tres factores a dos niveles cada uno por especie, con el fin de investigar algunas combinaciones de los niveles de los factores y determinar diferencias significativas. De esta manera se pueden reconocer los efectos de cada uno de los factores así como estudiar los efectos simultáneos de dos o más factores, es decir, los efectos de la interacción entre los factores. Para este análisis se utilizó el paquete estadístico SPSS versión 3. También se realizaron contrastes ortogonales para evaluar efectos específicos.

Las combinaciones de niveles de los factores por especie fueron:

tratamiento 1: a1 / b1 / c1

2: a1 / b1 / c2

3: a1 / b2 / c1

4: a1 / b2 / c2

5: a2 / b1 / c1

6: a2 / b1 / c2

7: a2 / b2 / c1

8: a2 / b2 / c2

El modelo por especie es el siguiente:

$$Y_{ijkl} = \mu + a_j + b_k + c_l + (ab)_{jk} + (ac)_{jl} + (bc)_{kl} + (abc)_{jkl} + E_{ijkl}$$

Donde:

$Y_{ijkl}$  = valor de la variable registrado en la i-ésima maceta,  
j-ésimo nivel del factor A, k-ésimo nivel del factor  
B y l-ésimo nivel del factor C.

$\mu$  = promedio general de la variable que depende de los factores constantes.

$a_j$  = efecto del j-ésimo nivel del factor A.

$b_k$  = efecto del k-ésimo nivel del factor B.

$c_l$  = efecto del l-ésimo nivel del factor C.

$(ab)_{jk}$  = efecto de la interacción del j-ésimo nivel del factor A con el k-ésimo nivel del factor B.

$(ac)_{jl}$  = efecto de la interacción del j-ésimo nivel del factor A con el l-ésimo nivel del factor C.

$(bc)_{kl}$  = efecto de la interacción del k-ésimo nivel del factor B con el l-ésimo nivel del factor C.

$(abc)_{jkl}$  = efecto de la interacción del j-ésimo nivel del factor A con el k-ésimo nivel del factor B y el l-ésimo nivel del factor C.

$E_{ijkl}$  = error asociado a cada observación por los factores no constantes y suponiendo que  $E = (\mu, \sigma^2)$ .

#### **4.3.3. Dependencia Micorrízica y Dependencia por Nutrientos.**

La dependencia micorrízica se puede definir como el grado en el que una especie depende de la condición de estar micorrizada para producir su máximo crecimiento o producción a un nivel dado de fertilidad del suelo (Gerdemann, 1975. Tomado de Habte, M. y Manjunath, A. , 1991) y permite predecir la respuesta del hospedero a la inoculación VA ya que la capacidad de respuesta de la planta hospedera a la infección VA está en función de su dependencia micorrízica.

La dependencia micorrízica es expresada como la diferencia entre la producción total de materia seca de las plantas inoculadas y no inoculadas como un porcentaje de la materia seca total producida por las plantas inoculadas.

En este trabajo la dependencia micorrízica se calculó según la fórmula de Plenchette (Habte and Manjunath, 1991):

$$W_t - W_t = \text{Ganancia en W producto de la inoculación} = W_i$$

(+i) (-i)

\*Manteniendo constante la fertilidad del suelo.

Donde:  $W_t$  = peso seco total.

+i= ambientes inoculados.

-i= ambientes no inoculados.

Si se establece que:  $W_t$  en ambientes inoculados = 100%

Entonces;

D.M. = % de ganancia en W producto de la inoculación

$$D.M. = (W_i / 100) (W_t +i)$$

Siguiendo la misma lógica se calculó la dependencia por nutrientes:

$$W_t - W_t = \text{Ganancia en W producto de la fertilización} = W_f$$

(+f) (-f)

\*Manteniendo constante la condición de estar o no inoculado el suelo.

Donde:  $W_t$  = peso seco total

+f = ambientes fertilizados.

-f = ambientes no fertilizados.

Si se establece que:  $W_t$  en ambientes fertilizados = 100%

Entonces;

D.N. = % de ganancia en  $W$  producto de la fertilización.

$$D.N. = (W_f / (100) (W_t + f))$$

Con estos dos índices obtenidos para cada especie es posible hacer comparaciones que nos permitan comprender mejor el resultado de la competencia tanto en función de los nutrimentos como en función de las micorrizas.

#### 4.3.4. Análisis Químico de la Arena.

Se realizó un análisis químico de los nutrimentos contenidos en la arena de los tratamientos fertilizados y no fertilizados independientemente de que hubieran o no sido inoculados con el fin de comprobar si realmente existía un contraste en la fertilidad de los tratamientos con y sin fertilizante. Para esto se tomaron cinco muestras al azar de 100 gr cada una de la arena que había sido fertilizada y de la arena a la que no se le agregó fertilizante. El análisis químico fue realizado por la empresa Cultivos y Suelos S.A. y consistió en la caracterización de nitrógeno total (N ppm.), mediante la técnica de brusina o difenilamina, fósforo total ( $P_3O_5$  ppm.) siguiendo la técnica de fosfomolibdato, potasio ( $K_2O$  ppm.) siguiendo la técnica de cobalto nítrico, materia orgánica total (M.O. %) determinada con el método de Walkley- Black o gravimétrico, y pH (solución suelo- agua relación 1:1) determinada con potenciómetro.

## 5. RESULTADOS.

Para sistematizar los resultados de este trabajo se siguieron una serie de pasos que finalmente se representan gráficamente mostrando los valores de significancia para cada interacción.

En primer término se tabulan los datos obtenidos de las dos cosechas con los cuales se realizó el análisis de crecimiento. Posteriormente, se presentan las tablas correspondientes a cada una de las tres variables consideradas en este estudio con los valores transformados a logaritmos y finalmente, con base en estos datos, se obtuvo el análisis de varianza con estructura multifactorial, cuyos resultados se muestran también gráficamente, donde las siglas empleadas para cada tratamiento representan:

CMCN = con micorrizas VA, con nutrimentos.

SMCN = sin micorrizas VA, con nutrimentos.

CMSN = con micorrizas VA, sin nutrimentos.

SMSN = sin micorrizas VA, sin nutrimentos.

Cabe aclarar que el tratamiento que se representa como "sin nutrimentos" es aquél al que no se añadió fertilizante pero que contiene los nutrimentos que normalmente están presentes en la arena de la zona de pioneras de las dunas.

Las primeras gráficas (5.2.1 a 5.2.6) representan el efecto de la competencia entre ambas especies en cada uno de los tres parámetros considerados. De ellas podemos concluir, en primera instancia, que la competencia fue más intensa en suelos fertilizados y que la especie competitivamente inferior en esta interacción fue *Ipomoea pes-caprae*.

Más adelante se presentan los resultados del efecto de nutrimentos y de micorrizas sólo en las plántulas testigo con el fin de tener un parámetro de comparación (gráficas 5.2.7 a 5.2.18). Respecto al efecto de los nutrimentos, las

gráficas muestran que tuvieron un efecto significativo ( $p < 0.05$ ) en ambas especies lo mismo entre los tratamientos que al añadir micorrizas al suelo provocando un aumento de la biomasa total y de la tasa relativa de crecimiento. Sin embargo, la relación raíz/parte aérea no se modificó en ninguna de las dos especies, ni entre tratamientos ni al inocular la arena .

En lo que se refiere al efecto de las micorrizas, podemos apreciar que, aunque entre los tratamientos las micorrizas tuvieron un efecto significativo ( $p < 0.05$ ) en el incremento de biomasa total y de RGR de *Ipomoea pes-caprae*, este efecto no varió al cambiar la fertilidad del suelo. En la relación raíz/parte aérea, en cambio, las micorrizas no alteraron el balance de la asignación aunque también este efecto permaneció no significativo al abonar las macetas. Por su parte, *Canavalia rosea* en suelos inoculados sí mostró un aumento significativo de la biomasa total y del RGR, tanto entre los tratamientos como al añadir nutrimentos. La relación raíz/parte aérea no se vió afectada en ningún caso.

Las últimas gráficas (5.2.19 a 5.2.42) resumen el efecto combinado de los nutrimentos en ambientes inoculados y no inoculados con micorrizas VA así como el efecto de las micorrizas VA en dos ambientes de fertilidad contrastante durante la competencia. En estas gráficas se representan los efectos directos de los tratamientos sobre las variables mediante las pendientes que unen unos tratamientos con otros bien sea entre testigos o entre plántulas en competencia, mientras que la interacción de los factores está dada por la relación entre esas pendientes. La pendiente que se establece entre testigos se marcó (c-c) en caso de tener efecto no significativo y (c-c') cuando es significativo. Tratándose de plántulas en competencia se usó la simbología (d-d) y (d-d') con el mismo propósito. Las interacciones de las pendientes se señalan como (a-a) si resultan no significativas y (a-b) cuando sí lo son.

En ellas se observó que los nutrimentos sí tuvieron un efecto significativo en el aumento de biomasa y de RGR de ambas especies tanto en monocultivo como en competencia, permaneciendo no significativo para el parámetro de asignación diferencial de biomasa. Su efecto directo en la competencia fue no significativo en *Canavalia rosea* pero significativo en *Ipomoea pes-caprae*.

Las micorrizas perdieron todo su efecto sobre la biomasa total y el RGR de *Ipomoea pes-caprae* en competencia permaneciendo sin alterar la relación raíz/parte aérea. En *Canavalia rosea*, aunque contribuyeron al aumento de biomasa total y RGR, no fueron significativamente importantes durante la competencia. La relación raíz parte aérea no se modificó tampoco por efecto de las micorrizas en ninguno de los tratamientos durante la competencia.

Por último, se presenta la tabla de análisis químico de nutrimentos que muestra su contenido en los tratamientos fertilizados y no fertilizados y las tablas de dependencia micorrizica y dependencia por nutrimentos de cada especie sometidas a competencia y en monocultivo.

### 5.1. Análisis de Crecimiento.

Los datos de la cosecha inicial (7 días) sólo se tomaron en cuenta para calcular la tasa relativa de crecimiento (RGR). Los resultados de este parámetro se multiplicaron por  $10^4$  para fines prácticos .

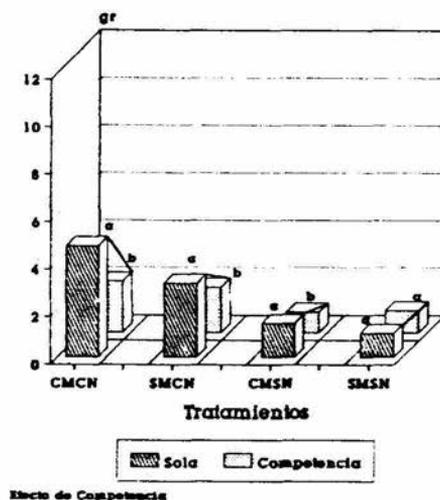
No se obtuvieron datos para las hojas de *Ipomoea pes-caprae* en la cosecha inicial, lo que indica las diferencias en desarrollo de cada una de las especies desde los primeros siete días.

### 5.2. Análisis de Varianza.

Las tablas del anexo muestran los datos transformados a logaritmos y el análisis de varianza con la estructura multifactorial correspondiente, así como los contrastes ortogonales adicionales para *Ipomoea pes-caprae* y *Canavalia rosea* respectivamente .

Una vez realizado el análisis de varianza multifactorial, se presentan los resultados en forma gráfica para poder apreciar con más claridad cada uno de los efectos de las variables sobre los tratamientos para cada parámetro en situaciones de competencia con respecto al monocultivo y hacer comparaciones entre ambas especies (gráficas 5.2.1 a 5.2.42).

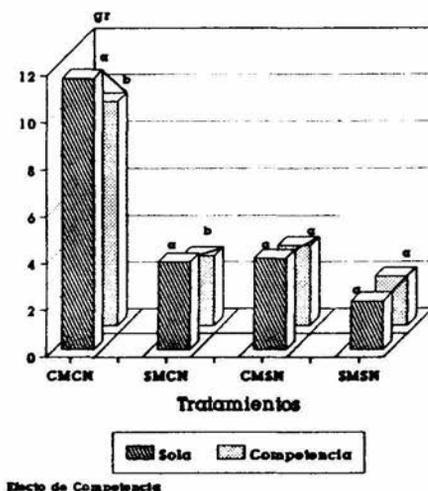
## Ipomoea pes-caprae Biomasa



**Gráfica 5.2.1:** Efecto de la competencia en la acumulación de biomasa total para *Ipomoea pes-caprae* en los cuatro tratamientos considerados.

En esta gráfica se puede observar que la tendencia general de las plántulas sometidas a competencia es reducir la biomasa total conforme se eliminan del suelo los nutrientes y el inóculo. Disminuye también la acumulación de biomasa con respecto a los testigos; esta reducción fue significativa ( $p < 0.05$ ) para todos los tratamientos excepto para el pobre en nutrientes y sin inóculo (SMSN). La intensidad de la competencia fue mayor en los tratamientos fertilizados indicando con esto que existe una relación proporcional entre la fertilidad del suelo y la intensidad de competencia.

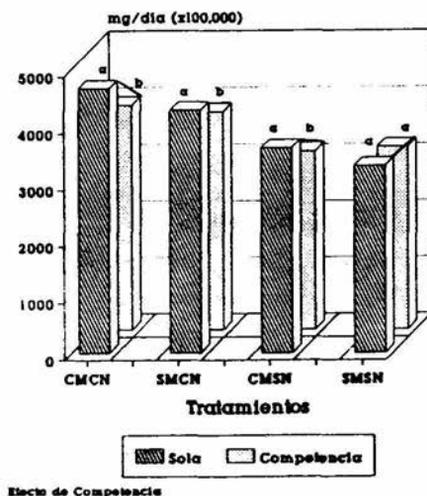
## Canavalia rosea Biomasa



**Gráfica 5.2.2:** Efecto de la competencia en la acumulación de biomasa total para *Canavalia rosea* en los cuatro tratamientos considerados.

Se puede observar una tendencia a reducir la biomasa total conforme el ambiente se empobrece. La intensidad de competencia es significativamente mayor en los suelos fertilizados ( $p < 0.05$ ) pero menor a la observada en *Ipomoea pes-caprae*. Por otra parte, se puede observar que el cambio más drástico ocurre cuando se eliminan del medio los nutrientes o el inóculo, lo que parece indicar que ambos factores tienen gran efecto sobre la acumulación de biomasa en esta especie.

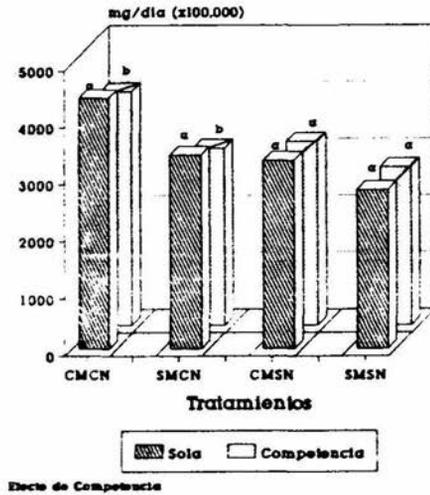
## Ipomoea pes-caprae RGR



**Gráfica 5.2.3:** Efecto de la competencia en la tasa relativa de crecimiento para *Ipomoea pes-caprae* en los cuatro tratamientos considerados.

Se puede apreciar la tendencia general a reducir la tasa relativa de crecimiento conforme el ambiente se empobrece. El efecto de la competencia fue significativo ( $p < 0.05$ ) en todos los tratamientos excepto para el pobre en nutrientes y sin inóculo VA lo que nuevamente indica que existe una relación proporcional entre la fertilidad del suelo y la competencia.

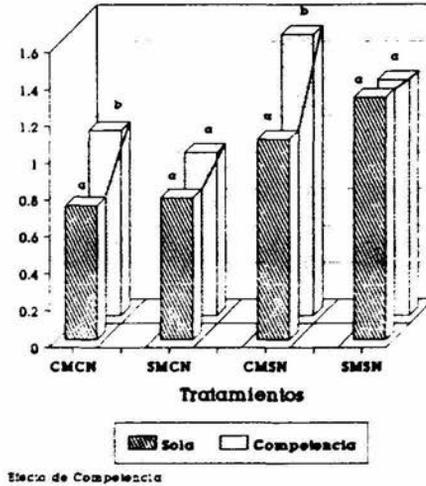
## Canavalia rosea RGR



**Gráfica 5.2.4:** Efecto de la competencia en la tasa relativa de crecimiento para *Canavalia rosea* en los cuatro tratamientos considerados.

Existe la tendencia a reducir la RGR conforme el ambiente se vuelve más estresante. Al igual que en los resultados de biomasa total, el efecto de la competencia sólo fue significativo en ambientes fertilizados ( $p < 0.05$ ) lo que sugiere algún tipo de interacción competitiva entre ambas especies. Sin embargo, a diferencia de *Ipomoea pes-caprae* podemos ver que en el tratamiento que simula las condiciones naturales (CMSN) la competencia ya no es significativamente importante para *Canavalia rosea* lo que parece indicar algún efecto de las micorrizas durante la competencia en esta especie.

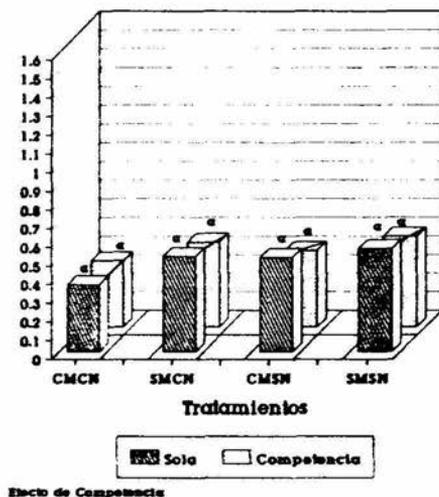
## Ipomoea pes-caprae Raíz/Parte Aérea



**Gráfica 5.2.5:** Efecto de la competencia en la relación raíz/parte aérea para *Ipomoea pes-caprae* en los cuatro tratamientos considerados.

Se puede observar que la tendencia general en las plántulas testigo es aumentar la asignación a raíces conforme se eliminan del ambiente los nutrientes y el inóculo VA. Además, por efecto de la competencia esta relación aumenta aun más aunque la tendencia no es muy clara. Sólo en dos de los tratamientos se obtuvo un efecto significativo ( $p < 0.05$ ) de la competencia, son los dos en que estuvo presente el inóculo.

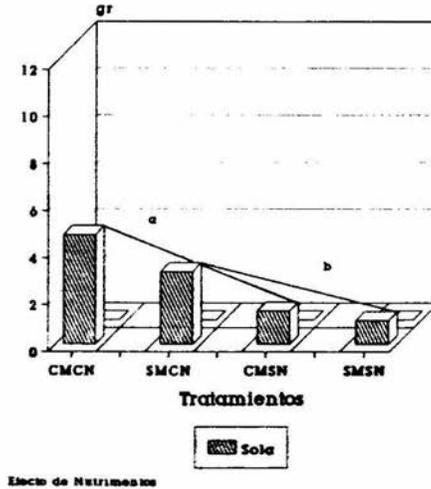
## Canavalia rosea Raíz/Parte Aérea



**Gráfica 5.2.6:** Efecto de la competencia en la relación raíz/parte aérea para *Canavalia rosea* en los cuatro tratamientos considerados.

Lo primero que se aprecia en esta gráfica es que no hubo un cambio importante en la asignación diferencial de biomasa por efecto de los tratamientos. Las plántulas de *Canavalia rosea*, tanto las testigos como las sometidas a competencia mantuvieron su asignación por debajo de la unidad. Como se puede observar, la intensidad de la competencia no fue significativa ( $p > 0.05$ ) en ninguno de los tratamientos, lo que indica que la competencia no provoca un cambio en la asignación diferencial de biomasa en raíz/parte aérea en ninguno de los tratamientos considerados. Lo que induce una ligera tendencia a incrementar la relación raíz/parte aérea es principalmente la carencia de nutrientes (ver gráfica 5.2.15 y 5.2.18).

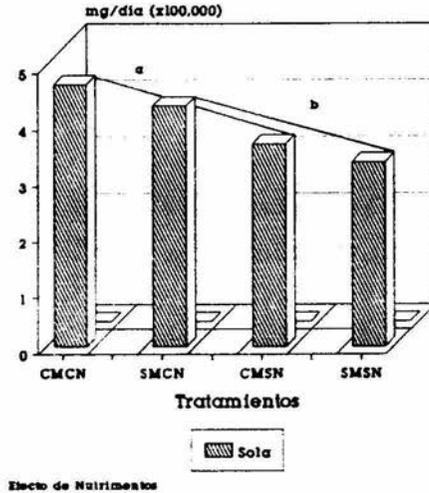
## *Ipomoea pes-caprae* Biomasa



**Gráfica 5.2.7:** Efecto de los nutrientes en la asignación de biomasa total de las plántulas testigo de *Ipomoea pes-caprae* en ambientes inoculados y no inoculados con micorrizas VA.

Se puede ver que los nutrientes, a diferencia de las micorrizas VA, si ocasionaron un cambio significativo ( $p < 0.05$ ) en la acumulación de biomasa según cambiaron las condiciones de esterilidad en el ambiente.

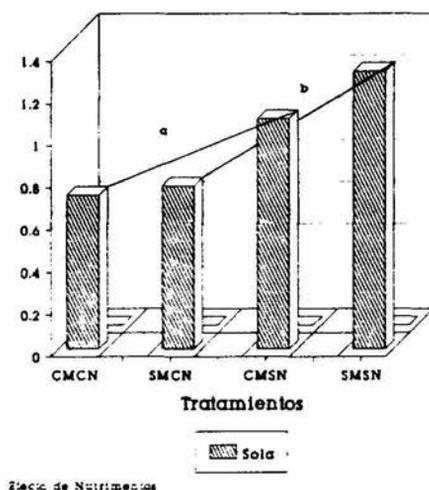
## Ipomoea pes-caprae RGR



**Gráfica 5.2.8:** Efecto de los nutrientes en la tasa relativa de crecimiento en las plántulas testigo de *Ipomoea pes-caprae* en ambientes inoculados y no inoculados con micorrizas VA.

Se observa que hubo un aumento significativo ( $p < 0.05$ ) en la RGR por efecto de los nutrientes en relación con la presencia o ausencia de inóculo. Esto indica que ambos factores micorrizas VA-nutrientes interactúan.

## Ipomoea pes-caprae Raiz/Parte Aérea

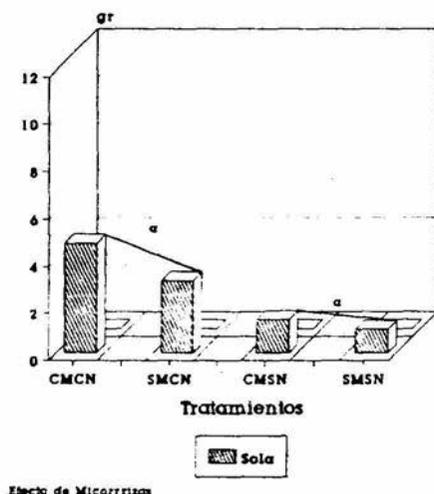


Escala de Nutrimientos

**Gráfica 5.2.9:** Efecto de los nutrimentos en la relación raíz/parte aérea de las plántulas testigo de *Ipomoea pes-caprae* en ambientes inoculados y no inoculados con micorrizas VA.

Al igual que en los demás parámetros considerados para esta especie, los nutrimentos ocasionaron un incremento significativo ( $p < 0.05$ ) en la relación raíz/parte aérea en presencia y ausencia de inóculo VA.

## Ipomoea pes-caprae Biomasa

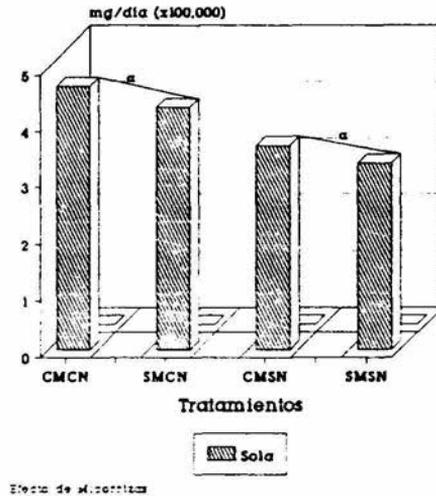


Efecto de Micorrizas

**Gráfica 5.2.10:** Efecto de las micorrizas VA en la asignación de biomasa total de las plántulas testigo de *Ipomoea pes-caprae* en dos ambientes de fertilidad contrastante.

Se puede ver que el efecto de las micorrizas VA no es estadísticamente significativo ( $p > 0.05$ ) al cambiar la fertilidad del suelo como lo indica la tendencia pendiente cuya dirección es similar, es decir, no existe una interacción entre las micorrizas y los nutrientes.

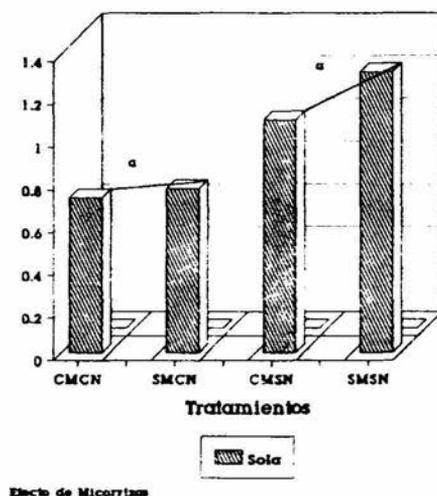
## Ipomoea pes-caprae RGR



**Gráfica 5.2.11:** Efecto de las micorrizas VA en la tasa relativa de crecimiento de las plántulas testigo de *Ipomoea pes-caprae* en dos ambientes de fertilidad contrastante.

Las micorrizas VA no tuvieron efecto significativo ( $p > 0.05$ ) según cambió la fertilidad del suelo. El grado de las pendientes indica que ambos factores, micorrizas-nutrientes no interactúan.

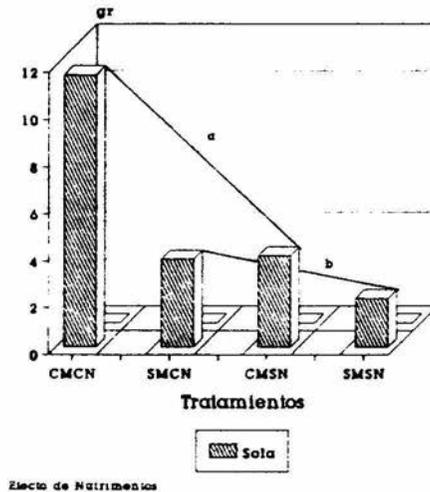
## Ipomoea pes-caprae Raíz/Parte Aérea



**Gráfica 5.2.12:** Efecto de las micorrizas VA en la relación raíz/parte aérea de las plántulas testigo de *Ipomoea pes-caprae* en dos ambientes de fertilidad contrastante.

El efecto de las micorrizas VA en la relación raíz/parte aérea no se ve significativamente modificado ( $p > 0.05$ ) por el cambio de fertilidad en el ambiente. Las pendientes, aunque aparentemente con una magnitud diferente siguen la misma tendencia.

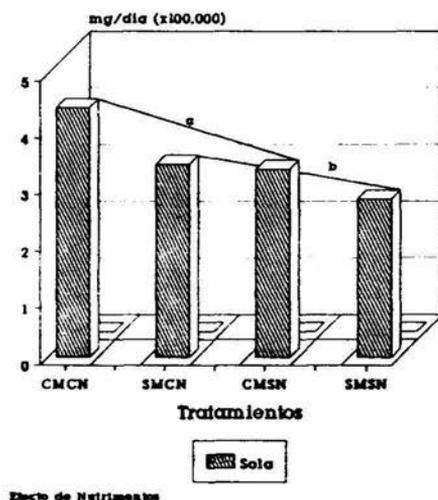
## Canavalia rosea Biomasa



**Gráfica 5.2.13:** Efecto de los nutrientes en la acumulación de biomasa total en las plántulas testigo de *Canavalia rosea* en ambientes inoculados y no inoculados con micorrizas VA.

En este caso el efecto de los nutrientes en la acumulación de biomasa según cambiaron las condiciones de esterilidad del ambiente también resultó estadísticamente significativo ( $p < 0.05$ ), incluso el grado en la magnitud y dirección de las pendientes en este caso es mayor que en *Ipomoea pes-caprae* lo que nos hace suponer que existe un grado de interacción mayor entre los nutrientes y las micorrizas VA en esta especie.

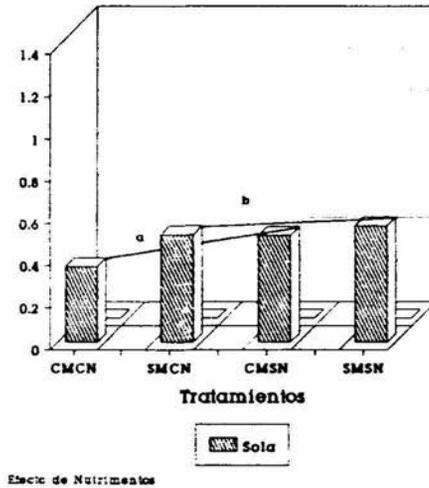
## Canavalia rosea RGR



**Gráfica 5.2.14:** Efecto de los nutrientes en la tasa relativa de crecimiento en las plántulas testigo de *Canavalia rosea* en ambientes inoculados y no inoculados con micorrizas VA.

Se puede observar un efecto significativo ( $p < 0.05$ ) de los nutrientes al cambiar las condiciones de esterilidad del ambiente es decir que los nutrientes tienen un efecto diferencial cuando está presente el inóculo y cuando se elimina del ambiente lo que indica que existe una interacción entre los factores micorriza-nutrientes.

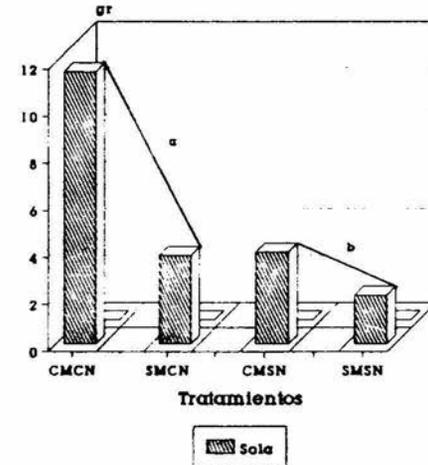
## Canavalia rosea Raíz/Parte Aérea



**Gráfica 5.2.15:** Efecto de los nutrientes en la relación raíz/parte aérea de las plántulas testigo de *Canavalia rosea* en ambientes inoculados y no inoculados con micorrizas VA.

De la misma manera que en *Ipomoea pes-caprae*, los nutrientes tuvieron un efecto significativo ( $p < 0.05$ ) en presencia y ausencia de inóculo en todos los parámetros considerados para *Canavalia rosea* incluyendo la relación raíz/parte aérea.

## Canavalia rosea Biomasa



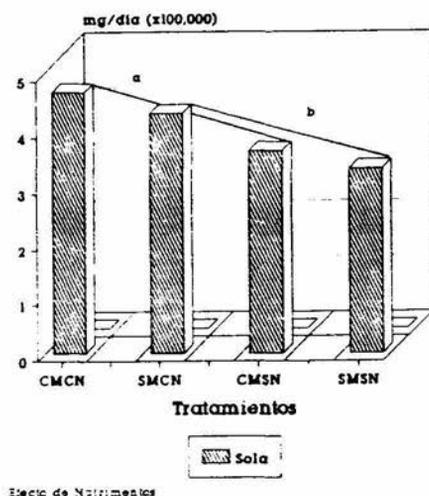
Efecto de Micorrizas

**Gráfica 5.2.16:** Efecto de las micorrizas VA en la asignación de biomasa total de las plántulas testigo de *Canavalia rosea* en dos ambientes de fertilidad contrastante.

En este caso si se observa un efecto estadísticamente significativo ( $p < 0.05$ ) de las micorrizas VA según cambian las condiciones de fertilidad del ambiente como lo indican las diferencias en magnitud de las pendientes.

De manera general podemos ver que la acumulación de biomasa disminuye considerablemente cuando se elimina el inóculo del suelo, sobre todo en ambientes ricos.

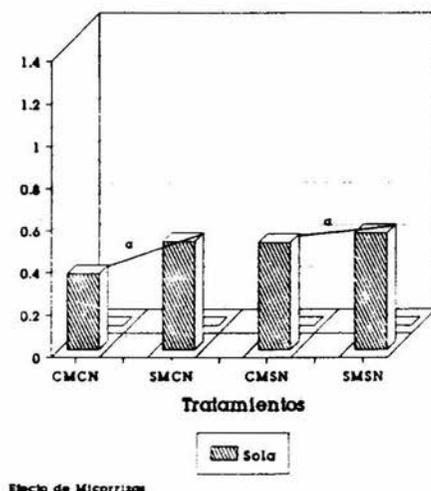
## Ipomoea pes-caprae RGR



**Gráfica 5.2.17:** Efecto de las micorrizas VA en la tasa relativa de crecimiento de las plántulas testigo de *Canavalia rosea* en dos ambientes de fertilidad contrastante.

Al igual que en la asignación de biomasa total, las micorrizas tuvieron un efecto significativo ( $p < 0.05$ ) en la tasa relativa de crecimiento según cambiaron las condiciones de fertilidad en el suelo, es decir que existe una interacción entre los factores micorriza-nutrientes.

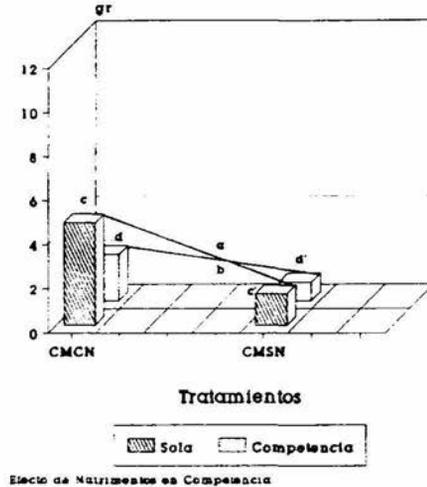
## Canavalia rosea Raíz/Parte Aérea



**Gráfica 5.2.18:** Efecto de las micorrizas VA en la relación raíz/parte aérea de las plántulas testigo de *Canavalia rosea* en dos ambientes de fertilidad contrastante.

A diferencia de los parámetros antes considerados, se puede ver en esta gráfica que las micorrizas VA no alteran significativamente ( $p > 0.05$ ) la asignación diferencial de biomasa al cambiar las condiciones de fertilidad del ambiente. Las micorrizas VA tienen un efecto generalmente mayor en suelos fertilizados pero no alteran significativamente la asignación raíz/parte aérea a pesar de estas diferencias como se puede ver por la tendencia que siguen ambas pendientes.

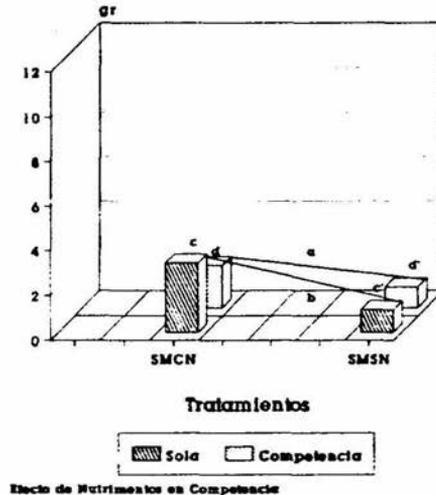
## Ipomoea pes-caprae Biomasa



**Gráfica 5.2.19:** Efecto de los nutrientes en la acumulación de biomasa total de *Ipomoea pes-caprae* durante la competencia en ambientes inoculados con micorrizas VA.

Se observa que el efecto de los nutrientes sobre este parámetro en las plántulas testigo y en las plántulas creciendo en competencia es significativo ( $p < 0.05$ ), lo que varía es la magnitud del cambio provocado por los nutrientes en cada caso. Cuando las plántulas crecen solas la magnitud del efecto de los nutrientes es mayor que en los cultivos mixtos.

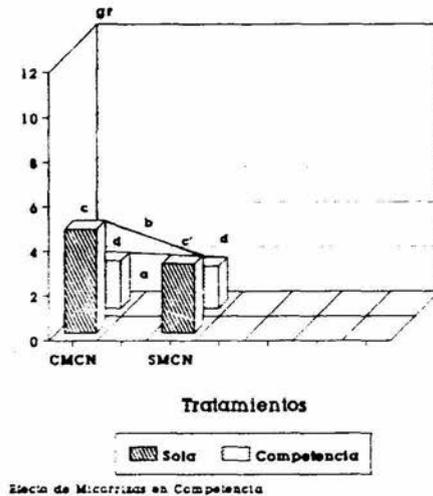
## Ipomoea pes-caprae Biomasa



**Gráfica 5.2.20:** Efecto de los nutrientes en la acumulación de biomasa total de *Ipomoea pes-caprae* durante la competencia en ambientes sin inóculo VA.

En este caso nuevamente se observa una diferencia significativa ( $p < 0.05$ ) en cuanto al efecto de los nutrientes en la acumulación de biomasa total de las plántulas testigo y de las plántulas creciendo en competencia. Sin embargo, aunque la magnitud del cambio es también menor en las plántulas sometidas a competencia que en las testigo, la diferencia es menos evidente que en el caso de ambientes inoculados. Esto puede deberse a que la competencia en ambientes pobres no es significativa como se observa en el tratamiento SMSN entre las plántulas testigo y las plántulas creciendo en competencia. Comparando ahora con la gráfica anterior, podemos notar que en un ambiente inoculado con micorrizas VA el efecto de los nutrientes es de mayor magnitud que en un ambiente que carece de inóculo y esto se ve reflejado también en la intensidad de la competencia en uno y otro ambiente así como en la acumulación de biomasa.

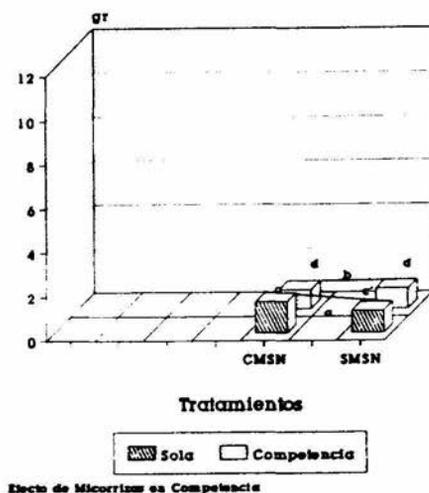
## Ipomoea pes-caprae Biomasa



**Gráfica 5.2.21:** Efecto de las micorrizas VA en la acumulación de biomasa total de *Ipomoea pes caprae* durante la competencia en ambientes fertilizados.

En este caso podemos ver que las micorrizas VA ocasionaron una respuesta significativamente diferente ( $p < 0.05$ ) al comparar las plántulas testigo con los cultivos mixtos. Mientras que las plántulas testigo disminuyeron significativamente la acumulación de biomasa al eliminar las micorrizas del medio, las plántulas sometidas a competencia no mostraron diferencias significativas en este parámetro. Esto parece indicar que las micorrizas VA no ayudan a contrarrestar el efecto de la competencia con *Canavalia rosea*.

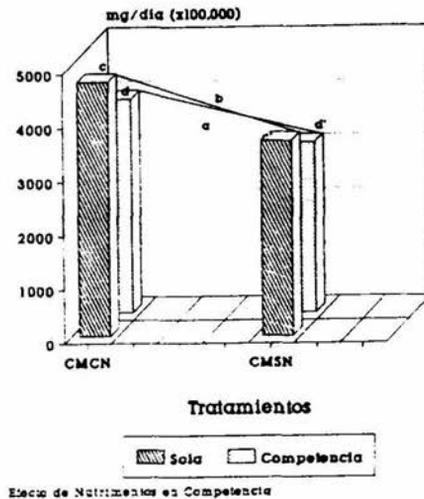
## Ipomoea pes-caprae Biomasa



**Gráfica 5.2.22:** Efecto de las micorrizas VA en la acumulación de biomasa total de *Ipomoea pes-caprae* durante la competencia en ambientes no fertilizados.

Podemos observar que las micorrizas ocasionan una respuesta significativamente diferente ( $p < 0.05$ ) cuando se comparan las plántulas testigo con las plántulas creciendo en competencia ya que el efecto resulta significativo ( $p < 0.05$ ) en las plántulas creciendo solas y no significativo en la competencia. De acuerdo con la gráfica anterior, notamos que las micorrizas VA tienen efecto únicamente cuando *Ipomoea pes-caprae* crece sin competidores. Se observa también, que el cambio en la fertilidad del suelo no ocasiona una diferencia en el efecto de las micorrizas VA lo que nos indica que el factor micorriza no interacciona con el factor nutrientes (Gráfica 5.2.10).

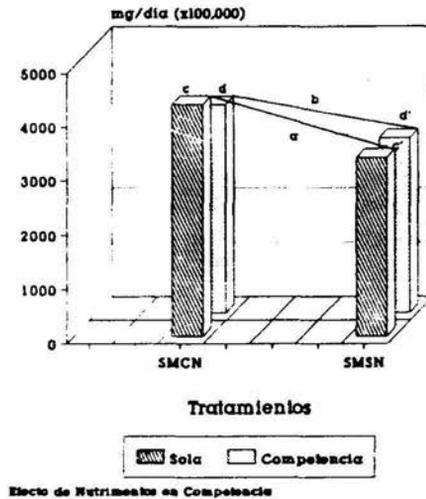
## Ipomoea pes-caprae RGR



**Gráfica 5.2.23:** Efecto de los nutrientes en la tasa relativa de crecimiento de *Ipomoea pes-caprae* durante la competencia en ambientes inoculados con micorrizas VA.

Podemos notar en esta gráfica que el efecto de los nutrientes en las plántulas testigo y las plántulas en competencia fue estadísticamente significativo ( $p < 0.05$ ) debido a que la magnitud del cambio fue significativamente diferente en cada caso. Se puede ver que la magnitud de la pendiente que indica el efecto de los nutrientes en competencia es de menor grado que la magnitud de la pendiente que indica el mismo efecto en las plántulas testigo.

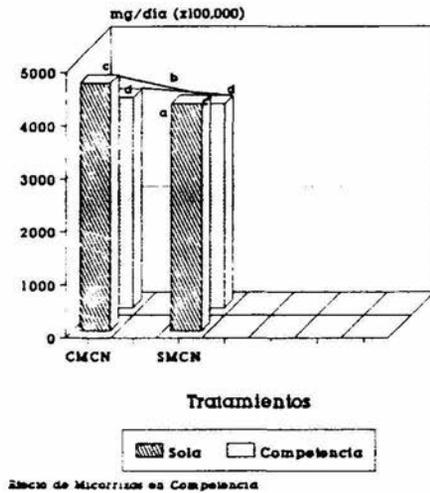
## Ipomoea pes-caprae RGR



**Gráfica 5.2.24:** Efecto de los nutrientes en la tasa relativa de crecimiento de *Ipomoea pes-caprae* durante la competencia en ambientes no inoculados.

En este caso, al igual que en el anterior, hubo un efecto significativamente diferente ( $p < 0.05$ ) de los nutrientes en las plántulas testigo con respecto a las plántulas creciendo en competencia. En ambos casos el efecto de los nutrientes fue significativo pero en las plántulas testigo fue de magnitud mayor. Comparando ahora con la gráfica anterior que muestra el mismo efecto pero en ambientes inoculados, podemos ver que las pendientes que indican el efecto de los nutrientes son más pronunciadas cuando el ambiente está inoculado, indicando que el efecto de los nutrientes es mayor cuando el ambiente cuenta con inóculo VA.

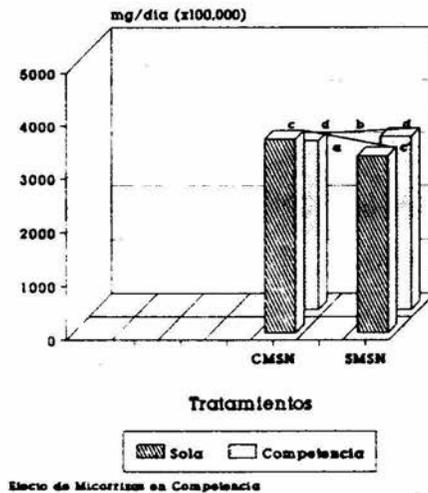
## Ipomoea pes-caprae RGR



**Gráfica 5.2.25:** Efecto de las micorrizas VA en la tasa relativa de crecimiento de *Ipomoea pes-caprae* durante la competencia en ambientes fertilizados.

Como se observa en esta gráfica, las micorrizas VA ocasionan una respuesta significativamente diferente ( $p < 0.05$ ) si se comparan las plántulas testigo con las plántulas sometidas a competencia. Mientras en estas últimas su efecto no es significativo, es decir, que su presencia o ausencia no modifican el patrón de respuesta de la tasa relativa de crecimiento; en las plántulas testigo el efecto de las micorrizas sí fue significativo ( $p < 0.05$ ) como se puede ver la pendiente que indica tal efecto.

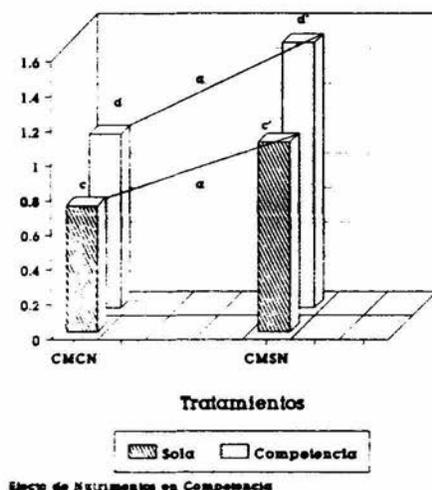
## Ipomoea pes-caprae RGR



**Gráfica 5.2.26:** Efecto de las micorrizas VA en la tasa relativa de crecimiento de *Ipomoea pes-caprae* durante la competencia en ambientes no fertilizados.

En este caso, al igual que en los ambientes fertilizados, podemos ver que las micorrizas VA ocasionan una respuesta significativamente diferente ( $p < 0.05$ ) al comparar las plántulas testigo con las plántulas que crecieron bajo el efecto de la competencia como se puede ver por el cambio en dirección de las pendientes, siendo el efecto significativo cuando las plántulas crecieron aisladas pero no en la competencia.

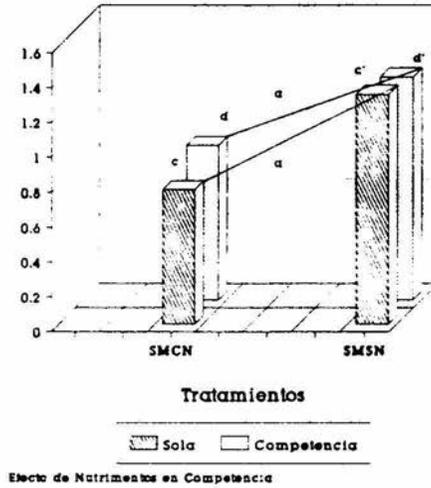
## Ipomoea pes-caprae Raíz/Parte Aérea



**Gráfica 5.2.27:** Efecto de los nutrientes en la relación raíz/parte aérea de *Ipomoea pes-caprae* durante la competencia en ambientes inoculados.

Se observa que la tendencia general es a aumentar la asignación de biomasa a raíces por efecto de la competencia y que los nutrientes realmente no influyeron significativamente ( $p > 0.05$ ) en la respuesta de asignación diferencial de biomasa durante la competencia. Sin embargo, como se puede ver la interacción entre los factores nutrientes-especie resultó no significativa en este parámetro ya que el cambio provocado por los nutrientes en las plántulas creciendo solas como en las competidoras es muy semejante, siendo en ambos casos significativo ( $p < 0.05$ ). Esto se comprueba inmediatamente al observar que la dirección de las pendientes es muy similar, aunque la intensidad de competencia es grande en presencia y ausencia de nutrientes como lo indica la magnitud que separa a las pendientes. De esta manera, se puede decir que los nutrientes tienen un efecto en la competencia en la medida en que al eliminarlos aumenta la asignación a raíces pero no influyen en la intensidad, por eso es que la interacción resulta no significativa.

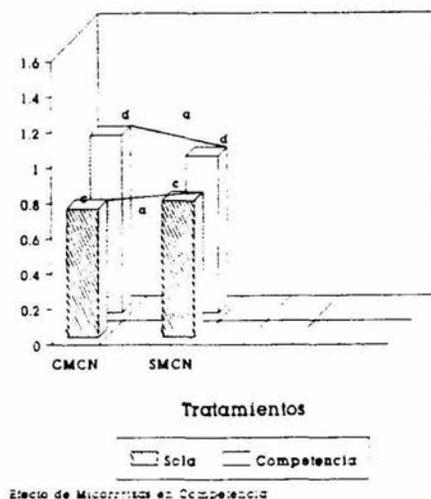
## Ipomoea pes-caprae Raíz/Parte Aérea



**Gráfica 5.2.28:** Efecto de los nutrientes en la relación raíz/parte aérea de *Ipomoea pes-caprae* durante la competencia en ambientes no inoculados.

Este caso es muy similar al anterior, el efecto de los nutrientes en las plántulas competidoras fue estadísticamente significativo ( $p < 0.05$ ) mientras que la interacción nutrientes-especie no lo fue. Esto indica que el efecto de los nutrientes sí ocasiona una respuesta significativa tanto en las plántulas creciendo solas como en las que fueron sometidas a competencia pero la respuesta es aproximadamente la misma en ambos casos por lo que la interacción resulta no significativa. La diferencia con la gráfica anterior radica solamente en que la intensidad de competencia es menor en ambientes no inoculados. De esta manera podemos decir que aunque las diferencias de fertilidad ocasionan que esta especie altere el balance de su asignación raíz/parte aérea existe algún otro factor que influye en la intensidad de la competencia.

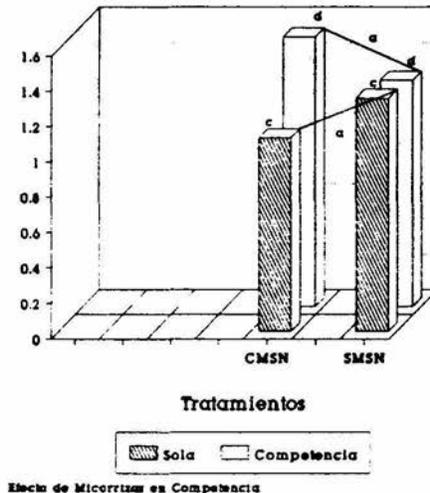
## Ipomoea pes-caprae Raíz/Parte Aérea



**Gráfica 5.2.29:** Efecto de las micorrizas VA en la relación raíz/parte aérea de *Ipomoea pes-caprae* durante la competencia en ambientes fertilizados.

La interacción que nos muestra el efecto de las micorrizas VA en las plántulas creciendo solas y en las plántulas competidoras no fue significativo, lo que indica que las micorrizas tienen aproximadamente el mismo efecto sobre este parámetro cuando la especie crece sola y cuando crece en competencia. El efecto de las micorrizas en la competencia también fue no significativo, por lo tanto se ve que la importancia relativa de las micorrizas en la competencia es estadísticamente despreciable. Sin embargo, podemos notar que las pendientes que indican el efecto de las micorrizas VA tienen una dirección y magnitud diferente, lo que a simple vista nos sugeriría que existe una interacción entre los factores, aunque, cabe aclarar, que esto no es determinante para concluir que existe o no una interacción, lo que finalmente nos permite establecer la relación que hay entre los factores es la prueba estadística que en este caso resultó no significativa.

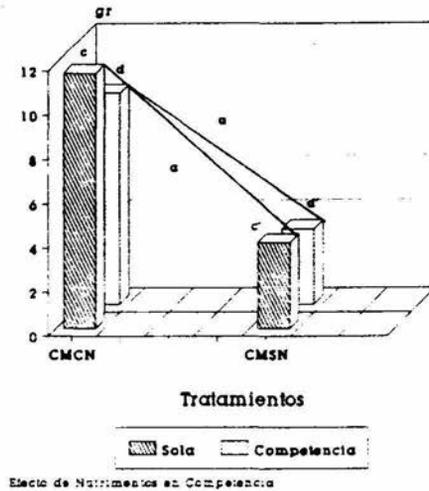
## Ipomoea pes-caprae Raíz/Parte Aérea



**Gráfica 5.2.30:** Efecto de las micorrizas VA en la relación raíz/parte aérea de *Ipomoea pes-caprae* durante la competencia en ambientes no fertilizados.

Al igual que en el caso de ambientes fertilizados, se puede ver que la interacción que muestra el efecto de las micorrizas VA en las plántulas creciendo solas y en las que crecieron en competencia no fue estadísticamente significativo ( $p > 0.05$ ), lo que indica que las micorrizas ocasionan una respuesta similar en ambos casos, siendo esta respuesta no significativa tanto en la competencia como en el monocultivo.

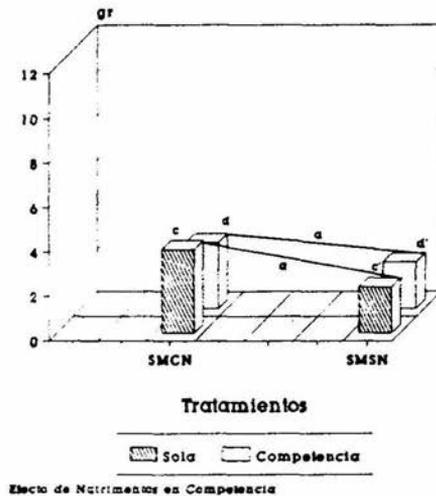
## Canavalia rosea Biomasa



**Gráfica 5.2.31:** Efecto de los nutrientes en la acumulación de biomasa total de *Canavalia rosea* durante la competencia en ambientes inoculados con micorrizas VA.

Se observa una tendencia general a reducir la biomasa cuando se eliminan del suelo los nutrientes tanto en las plántulas creciendo solas como en las competidoras. No hay diferencias significativas entre los efectos causados en ellas por los nutrientes teniendo en ambos casos respuestas significativas ( $p < 0.05$ ). Es decir, al eliminar los nutrientes del ambiente la biomasa disminuye significativamente tanto en unas como en otras. Esto indica que sí existe un efecto de los nutrientes, ya que al eliminarlos disminuye significativamente la biomasa total pero no influyen significativamente en la intensidad competitiva.

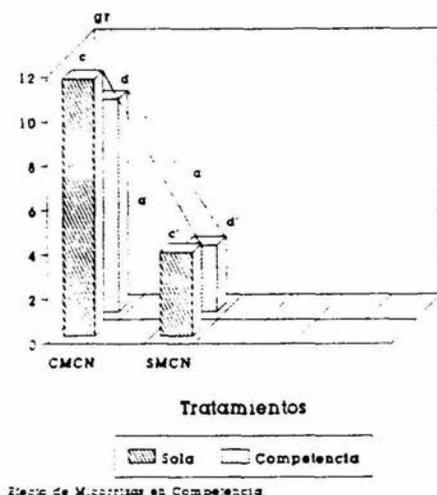
### Canavalia rosea Biomasa



**Gráfica 5.2.32:** Efecto de los nutrientes en la acumulación de biomasa total de *Canavalia rosea* durante la competencia en ambientes no inoculados con micorrizas VA.

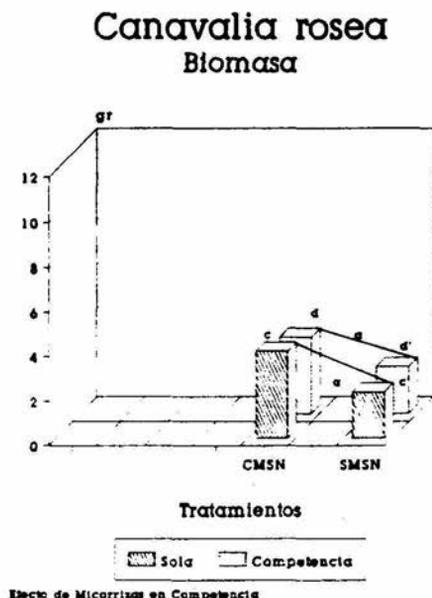
En primer lugar se puede notar que hubo una disminución considerable de la biomasa comparado con los ambientes inoculados. La interacción que indica el efecto comparativo de los nutrientes entre las plántulas testigo y las plántulas en competencia no muestra diferencias significativas ya que los nutrientes provocan aproximadamente el mismo incremento significativo ( $p < 0.05$ ) en uno y otro caso. Esto se debe en gran medida a que la intensidad de la competencia ha disminuido en este ambiente.

## Canavalia rosea Biomasa



**Gráfica 5.2.33:** Efecto de las micorrizas VA en la acumulación de biomasa total de *Canavalia rosea* durante la competencia en ambientes fertilizados.

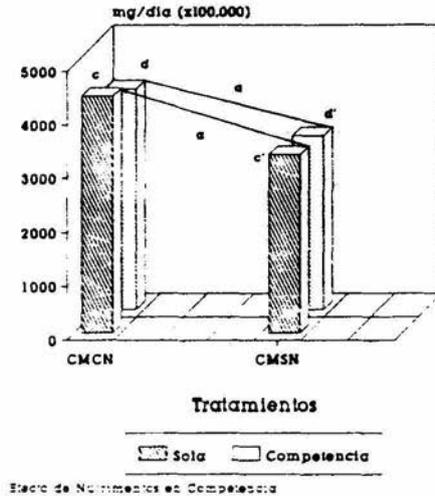
Se observa una tendencia a disminuir considerablemente la biomasa al eliminar las micorrizas del ambiente. La interacción entre los efectos de las micorrizas VA en las plántulas creciendo solas y en las competidoras resultó no significativo. Es decir, no hay interacción entre las micorrizas VA y la especie (sola-competencia) porque, al igual que los nutrimentos, ocasionan la misma disminución significativa ( $p < 0.05$ ) de biomasa en las plántulas competidoras que en los testigos. Sin embargo, en este caso, a diferencia de lo que ocurre en *Ipomoea pes-caprae*, podemos notar que las micorrizas VA presentan una importancia relativa durante la competencia ya que existen diferencias significativas entre las plántulas competidoras. Esto puede sugerir que las micorrizas amortiguan parcialmente el efecto de la competencia que, aunque significativo, es menor que en *Ipomoea pes-caprae*.



**Gráfica 5.2.34:** Efecto de las micorrizas VA en la acumulación de biomasa total de *Canavalia rosea* durante la competencia en ambientes no fertilizados.

Podemos notar una disminución considerable de la biomasa con respecto a los ambientes fertilizados (gráfica 5.2.33) particularmente comparándolos con el tratamiento fertilizado y con inóculo VA. La interacción de los efectos de las micorrizas VA entre las plántulas control y las que crecieron en competencia no fue estadísticamente significativa ( $p > 0.05$ ), aunque cabe señalar que las pendientes que indican estos efectos son menos pronunciadas que en el caso de ambientes fertilizados, lo que indica que el efecto de las micorrizas en suelos pobres ha disminuido, aunque siguen manteniendo una importancia relativa durante la competencia significativa ( $p < 0.05$ ).

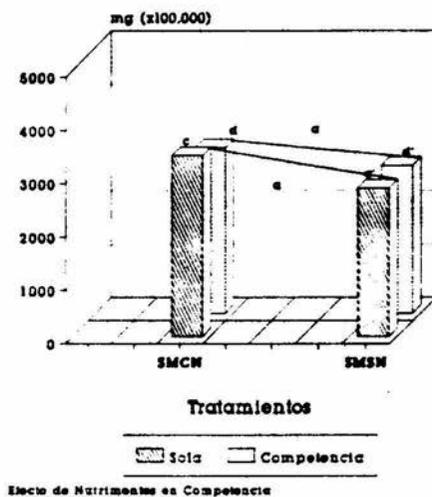
## Canavalia rosea RGR



**Gráfica 5.2.35:** Efecto de los nutrientes en la tasa relativa de crecimiento de *Canavalia rosea* durante la competencia en ambientes inoculados.

La tendencia general observada en esta gráfica es la disminución de la RGR al eliminar los nutrientes del ambiente. La interacción entre las pendientes que representan el efecto de los nutrientes en las plántulas control y en las competidoras no fue significativa ya que las dos tienen una dirección y magnitud muy similar. En ambos casos, los nutrientes ocasionaron un incremento significativo en la RGR ( $p > 0.05$ ).

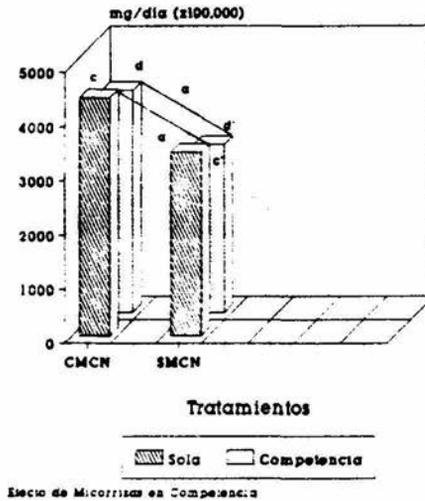
## Canavalia rosea RGR



**Gráfica 5.2.36:** Efecto de los nutrientes en la tasa relativa de crecimiento de *Canavalia rosea* durante la competencia en ambientes no inoculados con micorrizas VA.

Al igual que en el caso de ambientes inoculados, hay la tendencia a reducir la RGR al eliminar los nutrientes del ambiente. Por otra parte, la ausencia de inóculo ocasiona una disminución en el efecto de los nutrientes como se puede ver por el grado de las pendientes que unen a los tratamientos. El efecto de los nutrientes entre las plántulas creciendo solas y las competidoras es similar; en ambos casos la respuesta es estadísticamente significativa ( $p < 0.05$ ). Esto se debe en gran parte a que no hubo efecto significativo de la competencia en estos dos tratamientos (Gráfica 5.2.4.).

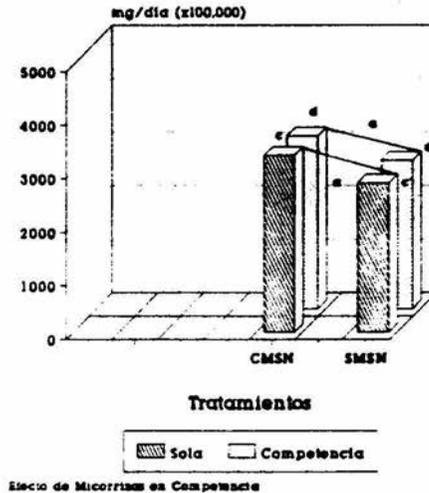
## Canavalia rosea RGR



**Gráfica 5.2.37:** Efecto de las micorrizas VA en la tasa relativa de crecimiento de *Canavalia rosea* durante la competencia en ambientes fertilizados.

Al eliminar las micorrizas VA del ambiente se aprecia de manera general una disminución en la tasa relativa de crecimiento tanto de las plántulas testigo como de las que crecieron en competencia como lo muestra la interacción no significativa ( $p > 0.05$ ) que compara ambos efectos. Sin embargo, el efecto de las micorrizas en la competencia sí fue significativo ( $p < 0.05$ ) lo que indica que sí tienen importancia durante la competencia.

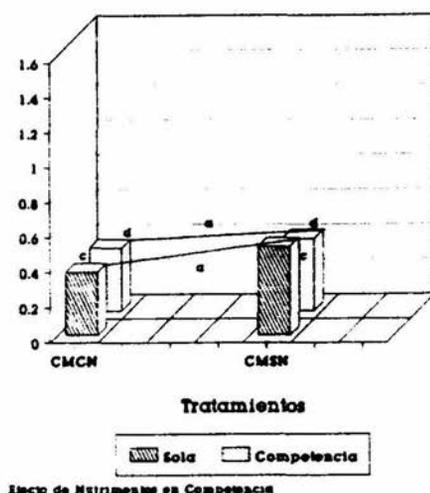
## Canavalia rosea RGR



**Gráfica 5.2.38:** Efecto de las micorrizas VA en la tasa relativa de crecimiento de *Canavalia rosea* durante la competencia en ambientes no fertilizados.

En primer término se observa una baja intensidad de competencia y una disminución en la tasa de crecimiento con respecto a los ambientes fertilizados. Aquí el grado de las pendientes es menor que en el caso anterior (gráfica 5.2.37) lo que implica que las micorrizas VA tienen menos efecto sobre la RGR en suelos pobres aunque este efecto es significativo ( $p < 0.05$ ) tanto en los testigos como en las plántulas en competencia. Al igual que en el caso anterior, la interacción micorrizas-especie resultó no significativa debido a que no hubo competencia en estos dos tratamientos, es decir, que la intensidad competitiva no fue significativa.

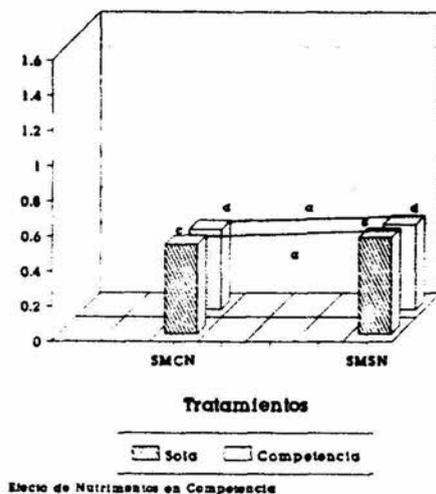
## Canavalia rosea Raíz/Parte Aérea



**Gráfica 5.2.39:** Efecto de los nutrientes en la relación raíz/parte aérea de *Canavalia rosea* durante la competencia en ambientes inoculados con micorrizas VA.

Podemos notar que a pesar de eliminar los nutrientes del ambiente y de someter a las plántulas a competencia *Canavalia rosea* siempre asignó mayor proporción de biomasa a la parte aérea. No se observa una tendencia a variar la asignación diferencial de biomasa ya que prácticamente ambos tratamientos muestran la misma relación raíz/parte aérea. La interacción de los efectos de los nutrientes sobre las plántulas creciendo solas y las que crecieron en competencia resultó no significativa estadísticamente ( $p > 0.05$ ) puesto que ambas pendientes son de magnitud y dirección similar debido a que la competencia no afectó significativamente ( $p > 0.05$ ) la asignación diferencial de biomasa.

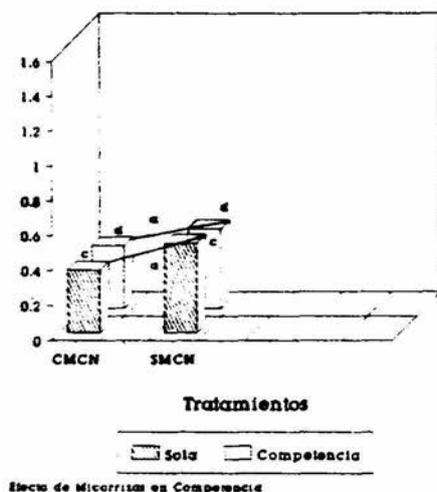
## Canavalia rosea Raíz/Parte Aérea



**Gráfica 5.2.40:** Efecto de los nutrientes en la relación raíz/parte aérea de *Canavalia rosea* durante la competencia en ambientes no inoculados con micorrizas VA.

Podemos notar con respecto al caso anterior (gráfica 5.2.39) que realmente no hubo una variación importante cuando se eliminaron del ambiente las micorrizas VA. Tampoco existe un efecto significativo ( $p > 0.05$ ) de la competencia en estos tratamientos. La interacción de los efectos de los nutrientes sobre el factor especie (solas-competencia) no fue significativa ( $p > 0.05$ ) como se puede ver por la magnitud y dirección de las pendientes que representan tales efectos, indicando con esto que los nutrientes no hacen variar la asignación diferencial de biomasa en ningún caso.

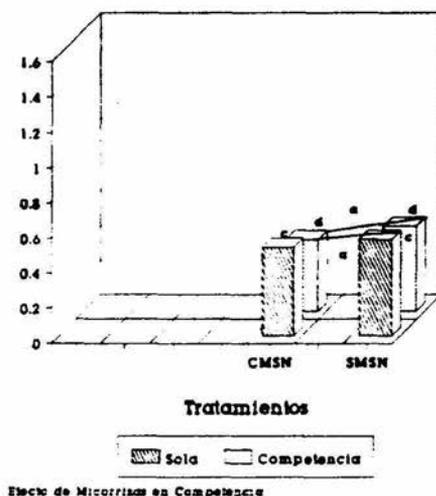
## Canavalia rosea Raíz/Parte Aérea



**Gráfica 5.2.41:** Efecto de las micorrizas VA en la relación raíz/parte aérea de *Canavalia rosea* durante la competencia en ambientes fertilizados.

Aquí tampoco se ve una variación importante en la asignación diferencial de biomasa al eliminar las micorrizas VA del ambiente. La interacción entre el efecto de las micorrizas VA en los testigos y en las plántulas creciendo en competencia no resulta significativo ( $p > 0.05$ ) debido a que este factor influye de manera similar en ambos casos, es decir, no ocasiona una respuesta significativamente diferente entre los testigos y las competidoras.

## Canavalia rosea Raíz/Parte Aérea



**Gráfica 5.2.42:** Efecto de las micorrizas VA en la relación raíz/parte aérea de *Canavalia rosea* durante la competencia en ambientes no fertilizados.

No se aprecia un cambio notorio en la asignación diferencial de biomasa con respecto al caso anterior (gráfica 5.2.41). Es decir, las micorrizas VA tienen el mismo efecto esté el ambiente o no fertilizado. La interacción que señala el efecto de las micorrizas VA en las plántulas control con respecto a las competidoras indica que este factor influye de igual manera en ambas condiciones. Las micorrizas no ocasionaron un cambio significativo ( $p > 0.05$ ) en la asignación diferencial de biomasa ni en competencia ni en monocultivo.

### 5.3. Análisis Químico de Arena.

La tabla 5.3.1 incluye los resultados del análisis químico de arena de los tratamientos pobres, es decir, aquéllos que no cuentan con más nutrimentos que los que tenía la arena de las dunas y los tratamientos ricos a los que se les añadió 30 g de fertilizante orgánico. Este análisis se realizó después de la esterilización y no se tomó en cuenta la capa de raíces que se dispuso como fuente de inóculo y que también pudo haber aportado cierta cantidad de materia orgánica porque en todo caso fue igual para ambas especies.

Tabla 5.3.1. Análisis químico de arena del Morro de la Mancha, Veracruz.

	Con fertilizante	Sin fertilizante
Nitrógeno total (N) ppm.	83.1	78.1
Fósforo total (P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> ) ppm	35.1	16.2
Potasio (K <sub>2</sub> O) ppm	99.7	92.5
pH	8.5	7.9
Materia orgánica total (%)	0.97	0.48

### 5.4. Dependencia Micorrízica y Dependencia por Nutrimentos.

Se realizaron pruebas durante los primeros días después del trasplante para asegurarnos que las plántulas de los tratamientos inoculados realmente establecieran una asociación micorrízica. La primera prueba realizada a los 30 días del trasplante no mostró infección en las raíces de ninguna de las plántulas. Fue en la segunda cosecha, a los 60 días cuando se reconocieron vesículas e hifas en las raíces de los tratamientos inoculados.

Las tablas 5.4.1 y 5.4.2 muestran los resultados de la dependencia micorrízica y por nutrimentos respectivamente para *Ipomoea pes-caprae* creciendo sola y en

competencia. Las gráficas 5.4.1.1 a 5.4.1.8 representan estos mismos resultados en forma esquemática.

Las tablas 5.4.3 y 5.4.4 con sus respectivas gráficas de la 5.4.1.9 a la 5.4.1.16 presentan los mismos resultados para *Canavalia rosea*.

Tabla 5.4.1. Dependencia Micorrízica.

<i>Ipomoea pes-caprae</i> creciendo sola		
Tratamientos	Biomasa Total	D.M.
CMCN	4656.14	33.624%
SMCN	3090.52	
CMSN	1429.66	29.468%
SMSN	1008.36	
<i>Ipomoea pes-caprae</i> creciendo en competencia		
Tratamientos	Biomasa Total	D.M.
CMCN	2115.84	11.052%
SMCN	1881.98	
CMSN	914.22	6.896%
SMSN	855.24	

Tabla 5.4.2. Dependencia por Nutrientes.

<i>Ipomoea pes-caprae</i> creciendo sola		
Tratamientos	Biomasa Total	D.N.
CMCN	4656.14	69.295%
CMSN	1429.66	
SMCN	3090.52	67.372%
SMSN	1008.36	
<i>Ipomoea pes-caprae</i> creciendo en competencia		
Tratamientos	Biomasa Total	D.N.
CMCN	2115.84	59.550%
CMSN	855.84	
SMCN	1881.98	51.422%
SMSN	914.22	

**Tabla 5.4.3. Dependencia Micorrizica.**

<i>Canavalia rosea</i> creciendo sola		
Tratamientos	Biomasa Total	D.M.
CMCN	11580.84	67.497%
SMCN	3764.04	
CMSN	3910.74	47.006%
SMSN	2072.44	
<i>Canavalia rosea</i> creciendo en competencia		
Tratamientos	Biomasa Total	D.M.
CMCN	9553.24	68.866%
SMCN	2974.28	
CMSN	3421.96	38.756%
SMSN	2095.72	

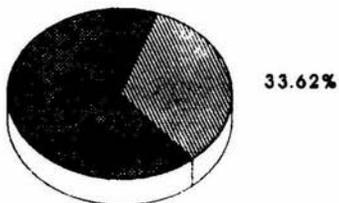
**Tabla 5.4.4. Dependencia por Nutrientos.**

<i>Canavalia rosea</i> creciendo sola		
Tratamientos	Biomasa Total	D.N.
CMCN	11580.84	66.230%
CMSN	3910.74	
SMCN	3764.04	44.941%
SMSN	2072.44	
<i>Canavalia rosea</i> creciendo en competencia		
Tratamientos	Biomasa Total	D.N.
CMCN	9553.24	64.180%
CMSN	3421.96	
SMCN	2974.28	29.538%
SMSN	2095.72	

# Ipomoea pes-caprae

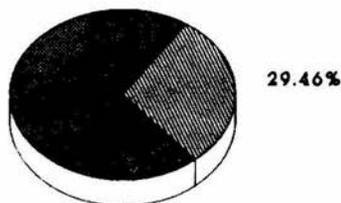
## Dependencia Micorrízica

Gráfica 5.4.1.1.



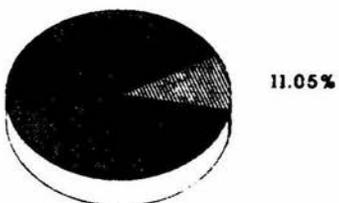
creciendo solo en ambientes fertilizados

Gráfica 5.4.1.2.



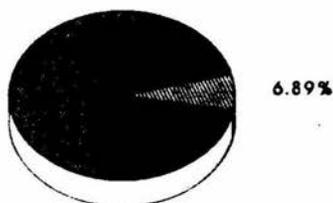
creciendo solo en ambientes no fertilizados

Gráfica 5.4.1.3.



creciendo en competencia en ambientes fertilizados

Gráfica 5.4.1.4.



creciendo en competencia en ambientes no fertilizados

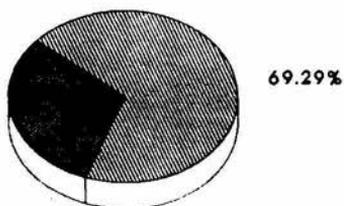


incremento en peso seco producto de las micorrizas

# Ipomoea pes-caprae

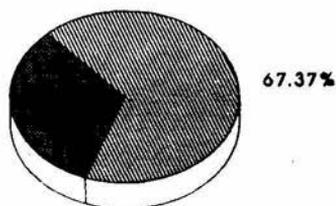
## Dependencia por Nutrimientos

Gráfica 5.4.1.5.



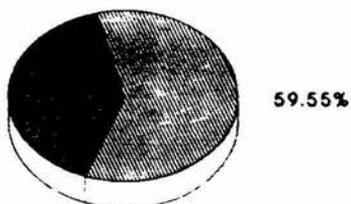
crecido solo en ambientes inoculados

Gráfica 5.4.1.6.



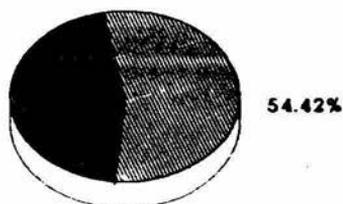
crecido solo en ambientes no inoculados

Gráfica 5.4.1.7.



crecido en competencia en ambientes inoculados

Gráfica 5.4.1.8.



crecido en competencia en ambientes no inoculados

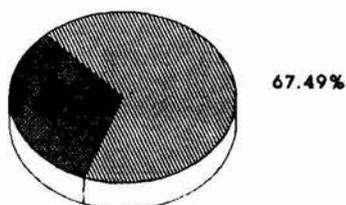


incremento en peso seco producto de los nutrimentos

# Canavalia rosea

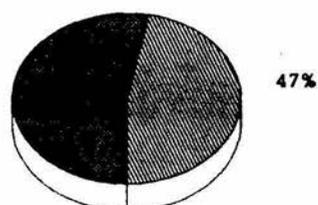
## Dependencia Micorrizica

Gráfica 5.4.1.9.



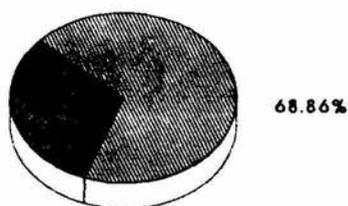
creciendo sola en ambientes fertilizados

Gráfica 5.4.1.10.



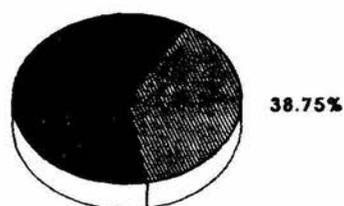
creciendo sola en ambientes no fertilizados

Gráfica 5.4.1.11.



creciendo en competencia en ambientes fertilizados

Gráfica 5.4.1.12.



creciendo en competencia en ambientes no fertilizados

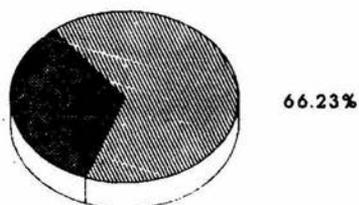


incremento en peso seco producto de las micorrizas

# Canavalia rosea

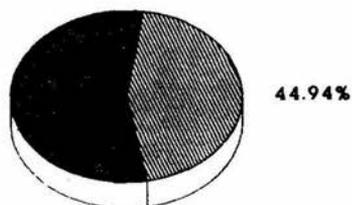
## Dependencia por Nutrimientos

Gráfica 5.4.1.13.



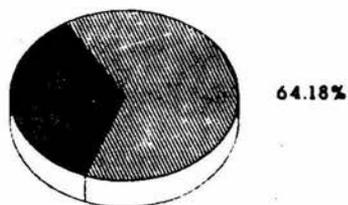
creciendo sola en ambientes inoculados

Gráfica 5.4.1.14.



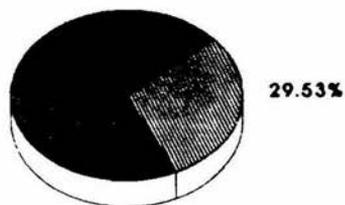
creciendo sola en ambientes no inoculados

Gráfica 5.4.1.15.



creciendo en competencia en ambientes inoculados

Gráfica 5.4.1.16.



creciendo en competencia en ambientes no inoculados



incremento en peso seco producto de los nutrientes

## 6. DISCUSION.

### 6.1. Efecto de la Competencia.

En las dunas costeras *Canavalia rosea* se extiende hacia la parte posterior de la playa e *Ipomoea pes-caprae* ocupa la zona más cercana a la línea de mareas, sin embargo, hay un área en la zona de pioneras donde ambas especies se encuentran creciendo juntas con una forma de vida muy similar. Siendo así, es de suponer que explotan de manera semejante el hábitat y por lo tanto desarrollan algún tipo de interacción competitiva por recursos como agua, luz (Pérez Maqueo, O. 1992) y por nutrimentos. Desde la perspectiva de Tilman (1982) estas plantas pueden ser consideradas como competidores potenciales simplemente porque crecen en un suelo con un factor limitante, en este caso los nutrimentos. Esta competencia puede estar influida por la presencia de hongos micorrizicos VA en la zona (Allen and Allen 1990).

Entendiendo la competencia en un sentido amplio como la disminución en el crecimiento o desarrollo de una planta debido a la actividad de un vecino (Allen and Allen, 1984), los resultados obtenidos en los parámetros considerados del análisis de crecimiento, indicaron que bajo las condiciones experimentales de este trabajo sí hubo una interacción competitiva por nutrimentos entre ambas especies, ya que *Ipomoea pes-caprae* redujo comparativamente más sus valores de biomasa total, relación raíz/parte aérea y RGR, que *Canavalia rosea* cuando ambas especies crecieron juntas (gráficas 5.1.1 a 5.2.6).

#### 6.1.1. Asignación Total de Biomasa.

Si observamos las gráficas 5.2.1 y 5.2.2 que muestran el efecto de la competencia en la asignación total de biomasa, vemos que la intensidad de la competencia fue mayor en *Ipomoea pes-caprae*, entendiéndose esta intensidad como el grado de reducción en cualquier parámetro de la planta en competencia con respecto a su testigo. Sin embargo, en ambas especies la intensidad se va reduciendo conforme se eliminan del suelo los nutrimentos y las micorrizas hasta llegar al ambiente que carece de ambos recursos en donde la competencia prácticamente no existe. Estos resultados concuerdan con la teoría de Grime (1979) que sostiene que la intensidad de la competencia es mayor conforme el ambiente es más productivo.

Desde la perspectiva de Grime, las dos especies incluidas en este trabajo podrían considerarse como tolerantes al estrés ya que su ambiente natural implica relativamente bajos niveles de perturbación pero alto grado de estrés provocado por la escasez de nutrientes en el suelo, movimientos de arena, enterramiento, inundaciones de agua salada, altas temperaturas etc. Por consiguiente, se espera que presenten una serie de características fisiológicas y morfológicas propias de las plantas clasificadas dentro de este tipo como son tasas de crecimiento bajas, poca acumulación de biomasa (Grime, 1979), así como relaciones altas de raíz/parte aérea (Chapin, 1980), entre otras.

Para poder comparar los valores de los diferentes parámetros se tomó como referencia el tratamiento que simula las condiciones en las que crecen estas especies en su hábitat natural: aquél al que no se añadieron nutrientes pero sí esporas de hongos VA. Si observamos lo que ocurre en este caso con la asignación de biomasa total en ambas especies (gráficas 5.2.1 y 5.2.2) notaremos que *Canavalia rosea* no compete con *Ipomoea pes-caprae*, pero esta última se ve afectada significativamente ( $p < 0.05$ ) por la vecindad de *Canavalia rosea*. Vemos también que la intensidad de competencia se reduce conforme el ambiente se empobrece. Cuando incluimos otro factor de estrés, como es la falta de micorrizas, la competencia parece perder todo su significado para ambas especies. Estos resultados podrían indicar que, efectivamente, las especies se comportan como plantas tolerantes al estrés que dedican la mayor parte de su energía a soportar las condiciones adversas (Sibly y Grime 1986) minimizando la competencia.

Sin embargo, contrariamente a lo esperado en plantas con estrategia tolerante que no modifican mucho sus valores de acumulación de biomasa, tasa de crecimiento y la relación raíz/parte aérea al cultivarlas en ambientes fertilizados (Chapin, 1980; Grime 1979), en este experimento se observa un aumento importante de biomasa al agregar nutrientes incluso en ausencia de micorrizas y más aun cuando se añadió el inóculo, aumento que comparado con los testigos se traduce en una intensificación de competencia ante la fertilización y la presencia del hongo.

Esto parece indicar que las especies, aun contando con estrategias determinadas genéticamente para sobrevivir y desarrollarse en su hábitat natural, tienen la suficiente plasticidad para modificar su respuesta aclimatándose a las condiciones cambiantes del ambiente impuesto por los tratamientos artificiales.

Grime (1979) sugiere que en un ambiente natural las plantas que siguen una estrategia determinada por el tipo de hábitat pueden ser sustituidas por otras plantas con una estrategia diferente en el momento en que las condiciones naturales cambien. En este trabajo, como las plántulas crecieron en invernadero, al cambiar las condiciones de fertilidad no se dio oportunidad de que fueran sustituidas por otras especies con una estrategia competidora, como ocurriría normalmente en la naturaleza y, por lo tanto, se pudieron observar ciertas respuestas plásticas ante los cambios en el nivel de nutrientes y micorrizas en el ambiente.

Estos resultados hacen pensar que la presencia de competencia de ambas especies estaba limitada por el estrés de nutrientes antes de la adición del fertilizante (Grime, 1979).

En cuanto a la hipótesis de que la competencia es un proceso que se da con aproximadamente igual intensidad a través de un gradiente de productividad (Tilman, 1982) en el que la naturaleza de la competencia cambia de ser por debajo del terreno en ambientes infértiles a por arriba del terreno en suelos fértiles no se puede aplicar a los resultados obtenidos en este experimento, puesto que sólo se tomó en cuenta la competencia a nivel edáfico en diferentes condiciones de fertilidad. Además, en este sentido no se calcularon los requerimientos de recursos ( $R^*$ ) en el equilibrio para cada especie y por lo tanto no podemos discutir sobre el mecanismo de competencia en términos de la teoría de Tilman.

Por otra parte, puesto que en los demás tratamientos *Ipomoea pes-caprae* presentó una reducción significativa ( $p < 0.05$ ) de la biomasa en competencia y que *Canavalia rosea* mostró un cambio drástico en la acumulación total de biomasa cuando se eliminaron del suelo las micorrizas o los nutrientes, es claro que ambos factores presentan un efecto en estas especies como más adelante se discutirá con detalle.

#### **6.1.2. Relación Raíz/Parte Aérea.**

En cuanto al efecto de la competencia en la asignación diferencial de biomasa en raíz y parte aérea, podemos ver en las gráficas 5.2.5 y 5.2.6 que para *Ipomoea pes-caprae* la relación aumenta cuando se disminuye la concentración de nutrientes en el medio en presencia de la especie competidora, mientras que *Canavalia rosea* no se vio afectada significativamente ( $p < 0.05$ ) en ninguno de los

tratamientos cuando *Ipomoea pes-caprae* estuvo presente. Esto indica que en su caso, el efecto de la competencia no alteró su asignación diferencial de biomasa, y que los nutrimentos y las micorrizas VA tampoco modifican el balance de la asignación dedicando siempre mayor proporción a la producción de tallos y hojas, aun en ambientes pobres. Lo anterior sugiere que aunque las micorrizas y los nutrimentos influyen en la asignación total de biomasa, la proporción de esa biomasa asignada a raíces y parte aérea permanece sin alterar como normalmente sucede en plantas con estrategia tolerante. Así pues, aunque se da una interacción competitiva entre ambas especies, como se ve por la respuesta de *Ipomoea pes-caprae*, es un tipo de interacción altamente asimétrica.

Tomando como punto de comparación el tratamiento que simula las condiciones naturales (CMSN), vemos que en el caso de *Ipomoea pes-caprae* corresponde a una de las condiciones en que el efecto de la competencia se manifestó con más intensidad asignándose gran parte de la biomasa a la producción de raíces (gráfica 5.2.5). Esto puede deberse, en primera instancia, a que se trata de un ambiente pobre en donde además medra *Canavalia rosea* que, como se verá más adelante, es una especie con una dependencia micorrízica mayor que le confiere una capacidad competitiva superior en estas condiciones. Siendo así, *Ipomoea pes-caprae* pudo haber respondido asignando toda la energía posible a la formación de raíces, en cambio en el tratamiento pobre en micorrizas y sin nutrimentos la cantidad de recursos fue tan baja que toda la energía disponible la usó para mantener sus estructuras, incluso disminuyendo la asignación a raíces puesto que en este tratamiento la competencia no fue importante. Los resultados del tratamiento CMSN parecen sugerir que *Ipomoea pes-caprae* se ve en la necesidad de modificar su asignación diferencial normal de biomasa ante la presencia de competidores aun a costa de disminuir la asignación a las estructuras fotosintéticas, respuesta que se puede considerar en deterioro de la productividad de la planta más no de su eficiencia como se discutirá más adelante.

Siendo *Ipomoea pes-caprae* una especie adaptada a suelos pobres en nutrimentos y con un alto nivel de estrés, se esperaría que al cambiar estas condiciones la relación raíz/parte aérea se mantuviera invariablemente alta para permitirle explotar al máximo cualquier flujo de nutrimentos (Chapin, 1980; Chapin et. al, 1982). En este estudio se observa, sin embargo, que aunque esta relación efectivamente se mantuvo alta, hubo una alteración en la asignación diferencial

raíz/parte aérea al cambiar la fertilidad del suelo, alteración que resultó significativa ( $p < 0.05$ ) cuando además la plántula estuvo sujeta a competencia (gráfica 5.2.5). Cabe señalar que fue en los tratamientos con micorrizas VA en donde el efecto de la intensidad competitiva fue significativo ( $p < 0.05$ ). Esto puede sugerir que en estas condiciones *Canavalia rosea* con la ayuda de la micorriza esté disminuyendo la concentración de nutrimentos (especialmente el P) provocando una mayor asignación de biomasa radical por parte de *Ipomoea pes-caprae*.

Por su parte, *Canavalia rosea* no presenta variaciones en la relación raíz/parte aérea ante los cambios de fertilidad del suelo (gráfica 5.2.6.). No hay que perder de vista que tiene una dependencia micorrizica mayor y que este factor ejerce un efecto compensatorio ante la falta de nutrimentos en el suelo. Se trata de una especie que normalmente dedica mayor proporción de biomasa a la parte aérea (R/S aprox. 0.4) manteniendo esta relación inflexible ante los cambios de fertilidad del ambiente, característica de plantas tolerantes al estrés. Es decir, no mostró plasticidad en relación a sus patrones de asignación, al contrario de lo que sucedió con *Ipomoea pes-caprae*.

### 6.1.3. Tasa Relativa de Crecimiento.

En cuanto a la tasa relativa de crecimiento, que es una forma de estimar la eficiencia de la planta en la transformación y asimilación de los recursos y la energía, vemos que al igual que los demás parámetros, tiende a disminuir en ambas especies conforme el ambiente se empobrece (gráficas 5.2.3 y 5.2.4). Hay que hacer notar que, siendo plantas adaptadas a suelos pobres, estas dos especies presentan una tasa relativa de crecimiento baja comparada con otras plantas de dunas que se desarrollan en suelos más ricos en nutrimentos (Valverde, comunicación personal).

Al analizar el tratamiento que simula las condiciones naturales, vemos que ambas especies presentan una tasa relativa de crecimiento muy similar (0.3 gr/día aproximadamente) (gráficas 5.2.3 y 5.2.4), mientras que en suelos ricos la de *Canavalia rosea* es ligeramente menor que la de *Ipomoea pes-caprae*. Como la primera es una leguminosa, dedica parte de sus fotosintetatos a las bacterias fijadoras de nitrógeno y los hongos micorrizicos. Esta asignación a tejido no fotosintético quizá puede explicar la diferencia. Nuevamente encontramos que en\* ambientes pobres (SMSN) el efecto de la competencia sobre la tasa relativa de crecimiento no resulta significativo en ninguna de las dos especies. Sin embargo, mientras

*Canavalia rosea* sólo mostró efecto de la competencia en los ambientes fertilizados, *Ipomoea pes-caprae* lo mostró también en el tratamiento que simula las condiciones naturales. Esto nos hace pensar en primer lugar, que en condiciones normales *Ipomoea pes-caprae* compite con *Canavalia rosea* aunque ésta no altera su RGR durante tal interacción, y segundo, que las micorrizas VA pueden tener un efecto en el resultado de esta competencia puesto que al estar presentes *Ipomoea pes-caprae* sigue presentando valores significativos por efecto de la competencia mientras que *Canavalia rosea* en esta misma situación no compite a pesar de ser un ambiente pobre en nutrientes.(gráficas 5.2.3 y 5.2.4).

#### **6.1.4. Efecto de Nutrientes y Micorrizas en Competencia.**

En lo relativo a la asignación de biomasa total y RGR (gráficas 5.2.19, 5.2.20, 5.2.23, 5.2.24, 5.2.31, 5.2.32, 5.2.35 y 5.2.36) los datos indican que el efecto de los nutrientes fue significativo ( $p < 0.05$ ) provocando un aumento de la biomasa total y de la tasa relativa de crecimiento en ambas especies. Sin embargo, la interacción que muestra el efecto de los nutrientes con respecto a la especie (plántulas solas y plántulas en competencia) sólo fue significativo para *Ipomoea pes-caprae* lo que indica que esta variable sí influyó en el resultado de la competencia para esta especie pero no para *Canavalia rosea*. La acumulación de biomasa total de *Ipomoea pes-caprae* en el tratamiento que simula las condiciones naturales fue menor que la de *Canavalia rosea*. Esto puede deberse en primera instancia a que tratándose de especies diferentes la manifestación genotípica es diferente. También puede sugerir que la planta, como gran parte de las especies que habitan en suelos pobres, almacena los nutrientes sin hacer uso inmediato de ellos y responde poco a los cambios de fertilidad del ambiente. Podría atribuirse incluso a su menor capacidad de captura dado que aparentemente su sistema radical presenta menor superficie de absorción que el de *Canavalia rosea* lo que le confiere una característica desventajosa en la competencia (Grime, 1979). Además, si comparamos los resultados de biomasa total con los de RGR, (gráficas 5.2.1, 5.2.2, 5.2.3, y 5.2.4) vemos que con esta menor acumulación de materia seca logra aproximadamente la misma tasa relativa de crecimiento que *Canavalia rosea* a pesar de que esta especie recibe un beneficio comparativamente mayor de la asociación micorrízica y que *Ipomoea pes-caprae* se ve significativamente afectada por la competencia. Sin embargo, no hay que olvidar que este trabajo se realizó con plántulas, es decir. que se tomó en cuenta sólo una parte del ciclo de vida de estas especies perennes y que posiblemente los requerimientos nutricionales de las plantas adultas sean diferentes.

Analizando lo que ocurre al eliminar el inóculo VA (tratamiento SMSN), vemos que *Ipomoea pes-caprae* sigue presentando una menor acumulación de biomasa que se traduce en una tasa relativa de crecimiento igual e incluso mayor a la de *Canavalia rosea*. Esto podría indicar que *Ipomoea pes-caprae* tiene un nivel de requerimientos de recursos más bajo, es decir, que es más tolerante a bajos niveles de nutrientes y más eficiente en su uso. Sin embargo, si observamos los resultados del parámetro raíz/parte aérea para esta especie (Gráfica 5.2.5) vemos que aunque normalmente dedica más biomasa a raíces, como lo indica el tratamiento control (CMSN), en general, mantiene elevada su relación raíz/parte aérea y, por lo tanto, su tasa de crecimiento, aunque alta, puede estar reflejando este crecimiento hacia partes no fotosintéticas. Aunque así fuera, esto significaría que con un área fotosintética menor puede mantener su tasa de crecimiento igual o mayor a la de *Canavalia rosea*, especie que normalmente dedica mayor proporción de biomasa a la parte aérea y por lo tanto, podría pensarse que es más tolerante ante la escasez de nutrientes y hace un uso más eficiente de ellos.

Tratándose ahora de la asignación diferencial de biomasa en raíz/parte aérea (gráficas 5.2.27 y 5.2.28) vemos que las plántulas de *Ipomoea pes-caprae* cultivadas en suelo pobre y sometidas a competencia asignaron gran parte de su biomasa a raíces comparadas con sus testigos, efecto que varió significativamente al añadir nutrientes. Sin embargo, aunque el efecto de los nutrientes haya sido significativamente importante para las plántulas competidoras su efecto durante la competencia no lo es, puesto que el cambio que producen en la asignación diferencial de biomasa cuando las plántulas crecen solas es muy similar al que producen cuando las plántulas crecen junto a otra especie. La diferencia en magnitud que observamos en estas dos situaciones es debida a la intensidad competitiva, es decir, que sí existe un efecto competitivo pero no debido a los nutrientes y, por lo tanto, esta asignación diferencial debe atribuirse a las micorrizas o tal vez a la competencia por espacio. Si observamos el mismo parámetro en un ambiente sin micorrizas (gráfica 5.2.28) notaremos que la relación raíz/parte aérea disminuye y la intensidad de competencia se reduce a tal grado que ya no es significativamente importante. Esto haría pensar que son las micorrizas las que intensifican la competencia a nivel radical. Si observamos lo que ocurre con el efecto de las micorrizas en la asignación diferencial de biomasa (gráficas 5.2.29 y 5.2.30), notaremos en primer término que las micorrizas no tienen efecto ni en la asignación diferencial de biomasa de las plántulas creciendo solas ni en la competencia por

nutrimentos ya que al eliminarlas tanto de un medio fertilizado como de uno no fertilizado su efecto permanece no significativo. Esta falta de efecto por parte de las micorrizas se puede interpretar como un efecto negativo ya que se esperaría que en ambientes pobres si no elevan la capacidad competitiva de la especie por lo menos tuvieran un efecto amortiguador en la competencia por nutrientes disminuyendo su intensidad y permitiendo que la plántula no tuviera que asignar gran parte de su biomasa a raíces. Notamos también que en ambientes fertilizados (gráfica 5.2.29) hay un aumento significativo en la asignación a raíces, aun en presencia de micorrizas, lo que nos indica que éstas lejos de amortiguar el efecto de la competencia lo intensifican. Lo mismo podemos notar al eliminar los nutrientes del medio (gráfica 5.2.30) pues a pesar de que el hongo no muestra efecto ni en la asignación diferencial de biomasa ni en la competencia si se observa una intensidad competitiva significativa atribuible al no efecto (efecto negativo) de las micorrizas. Esto demuestra que al no haber efecto de las micorrizas pero estar presentes como simbiontes en las raíces de *Ipomoea pes-caprae* ocasionan un gasto de energía sin ningún beneficio, por lo que perjudican a esta especie durante la competencia. Se puede notar que en ambientes no inoculados la asignación a raíces como resultado de la competencia por nutrientes ( gráfica 5.2.28) no es significativamente importante lo que demuestra que *Ipomoea pes-caprae* es capaz de mantener su relación raíz/parte aérea sin variaciones a pesar de la competencia.

Toda la evidencia reunida hasta ahora nos hace pensar que *Ipomoea pes-caprae* compite por los nutrientes sin la ayuda de las micorrizas que, por el contrario, hacen que se asigne más biomasa hacia la parte radicular a la que se encuentran asociadas.

Por su parte, *Canavalia rosea* muestra un patrón diferente de comportamiento ante los nutrientes. Aunque éstos ejercieron un efecto significativo en la asignación de biomasa total y en la RGR tanto en monocultivo como en competencia (gráficas 5.2.31, 5.2.32, 5.2.35 y 5.2.36) y no significativo en la asignación diferencial en raíz/parte aérea (gráficas 5.2.39 y 5.2.40), la interacción nutrientes-especie no fue significativa en ninguno de los parámetros. Esto quiere decir que, aunque los nutrientes sí contribuyen al aumento de biomasa total y de RGR, este efecto es estadísticamente igual en monocultivo y en competencia por lo que se concluye que los nutrientes contribuyen a aumentar la capacidad competitiva de *Canavalia rosea* aunque en este caso no influyan directamente en su resultado.

Lo anterior no excluye que haya habido efectivamente una interacción competitiva por nutrientes entre ambas especies en la cual *Canavalia rosea* afectó adversamente a *Ipomoea pes-caprae* a través de la explotación indirecta de los nutrientes siendo que ella no se vio afectada. Algunos autores (Harper, 1977) llaman a este fenómeno amensalismo refiriéndose a un tipo de competencia asimétrica muy extrema.

Al eliminar los nutrientes *Canavalia rosea* presenta un decremento en su asignación de biomasa total mucho mayor que el de *Ipomoea pes-caprae* en las mismas condiciones lo que indica que, así como responde más activamente al incremento en la fertilidad del suelo, también le afecta más la falta de nutrientes que a su compañera cuyos cambios, aunque significativos, son menos pronunciados. El hecho de que los nutrientes no hayan tenido en *Canavalia rosea* efecto significativo sobre el parámetro raíz/parte aérea nos indica que aunque los nutrientes tengan un efecto positivo en la capacidad competitiva de esta especie, provocando un aumento en la biomasa total y en la tasa relativa de crecimiento realmente no está compitiendo por nutrientes y por lo tanto, no tiene por qué modificar su asignación diferencial normal de biomasa por efecto de la competencia (gráficas 5.2.39 y 5.2.40).

En cuanto a las micorrizas VA, se puede ver que tuvieron un efecto significativo sobre *Ipomoea pes-caprae* mantenida en monocultivo haciendo que aumentara su biomasa total y su tasa relativa de crecimiento (gráficas 5.2.21, 5.2.22, 5.2.25 y 5.2.26). Aunque de acuerdo con estas gráficas parecería que la respuesta fue mayor en ambientes fertilizados, podemos apreciar en las gráficas de dependencia micorrízica (5.4.1.1 y 5.4.1.2) así como en la gráfica 5.2.10, que este efecto al cambiar la fertilidad del suelo no fue significativamente importante. Sin embargo, al crecer en cultivo mixto con *Canavalia rosea*, las micorrizas perdieron todo su efecto. Esto implica que, si bien existe una interacción significativa entre el factor micorriza-especie manifiesto por el efecto diferencial de las micorrizas entre las plántulas testigo y las competidoras, su efecto en la competencia es nulo, lo que se podría interpretar más bien como un efecto negativo, tal como se discutió anteriormente para el caso de la asignación diferencial de biomasa. Esto parece razonable si se piensa que *Ipomoea pes-caprae* es una especie con una dependencia micorrízica relativamente baja que en ausencia de competidores puede resultar

beneficiosa pero que al incrementarse las necesidades nutricionales de la planta producto de la competencia, esa reducida infección micorrízica no sea suficiente para compensar la demanda de nutrientes y, por lo tanto, en estas condiciones se convierte más en un parásito que en un simbiote mutualista. Estos resultados se aplican tanto a asignación de biomasa total como a tasa relativa de crecimiento en ambientes fertilizados y no fertilizados.

Ante las micorrizas *Canavalia rosea* mostró una respuesta muy similar a la que tuvo ante los nutrientes. La presencia del hongo provocó un aumento de la biomasa total y de la tasa relativa de crecimiento, más pronunciado en los ambientes fertilizados. Este efecto fue estadísticamente igual en las plántulas testigo y en las competidoras por lo que la interacción entre los factores no resultó significativa. Sin embargo, esto se puede interpretar en términos biológicos como un efecto positivo del hongo ya que permitió amortiguar el impacto de la competencia por nutrientes a tal grado que en esta interacción *Canavalia rosea* no alteró ninguno de sus parámetros. De esta manera podemos concluir que, al igual que los nutrientes, las micorrizas no influyen en la intensidad de la competencia de esta especie aunque sí pueden contribuir a elevar su capacidad competitiva (gráficas 5.2.33, 5.2.34, 5.2.37 y 5.2.38).

Por otra parte, es probable que habiendo eliminado la competencia a nivel aéreo y por agua la intensidad competitiva observada en la acumulación de biomasa en los ambientes fertilizados (gráfica 5.2.2) y en la RGR en los mismos ambientes (gráfica 5.2.4) se deba también a la competencia por espacio ya que, al alcanzar la plántula la máxima biomasa radical que podía sostener el volumen asignado de suelo, el espacio edáfico se convirtió en un factor limitante.

En cuanto al efecto de las micorrizas VA sobre el parámetro raíz/parte aérea de *Canavalia rosea*, no se observó ninguna alteración significativa en el balance de la asignación en competencia, como tampoco se manifestó en los demás tratamientos. Esto se debe a que, como ya se mencionó, ninguno de los tratamientos tuvo efecto sobre este parámetro y, aunque las micorrizas y los nutrientes aumentaron la biomasa total, no se alteró la proporción asignada a raíz y parte aérea.

Nuevamente observamos el efecto amortiguador de las micorrizas VA permitiendo que la asignación diferencial permaneciera sin alteraciones durante la competencia por nutrientes.

En resumen podemos decir que tanto las micorrizas como los nutrientes contribuyeron a aumentar la capacidad competitiva de *Canavalia rosea* de tal manera que se impuso como competidor superior sobre *Ipomoea pes-caprae* la cual no recibió ningún beneficio de la micorriza durante la competencia y en cambio se vio afectada por la competencia por nutrientes.

#### **6.1.5. Dependencia Micorrízica y Dependencia por Nutrientes.**

El camino para comprender mejor estas relaciones se muestra en las pruebas de dependencia micorrízica y por nutrientes. Como se puede observar, *Canavalia rosea* presenta una dependencia micorrízica y una dependencia por nutrientes altas y muy similares (tablas 5.3.4 y 5.4.4) lo que comprueba que ambos factores actúan como elementos aditivos. Por su parte, *Ipomoea pes-caprae* sí muestra grandes diferencias en cuanto a su dependencia micorrízica y por nutrientes puesto que no indicó ser una especie altamente dependiente de las micorrizas VA pero en cambio sí más dependiente de los nutrientes para aumentar su biomasa incluso más que *Canavalia rosea*, ya que observando la tabla de dependencia por nutrientes para *Ipomoea pes-caprae* (5.4.1 y 5.4.2) se puede ver que cuando crece en ausencia de competidores la dependencia por nutrientes alcanza valores de hasta un 69.2% en un ambiente inoculado y de 67.3% cuando el ambiente carece de inóculo. En competencia disminuye la ganancia en peso seco debida a los nutrientes: esto nos indica que *Ipomoea pes-caprae* está compitiendo por ellos con la especie vecina. Al observar los valores de dependencia micorrízica vemos que aun creciendo sola son bajos, y mucho más cuando cuenta con una especie competidora. Como ya se mencionó, se puede suponer que siendo *Ipomoea pes-caprae* una especie que en condiciones naturales presenta una baja dependencia micorrízica, en situaciones de competencia la micorriza represente un gasto de energía que se traduce en menor adquisición de biomasa.

Otro aspecto interesante en cuanto a los resultados de dependencia micorrízica es que presentó la tendencia a ser mayor en suelos fertilizados en ambas

especies aunque sólo *Canavalia rosea* mostró diferencias significativas. Como se puede ver en la tabla de análisis químico de nutrimentos, la diferencia en la cantidad de fósforo total entre las macetas fertilizadas y las no alteradas fue lo suficientemente grande como para que influyera en el grado de dependencia micorrízica de manera opuesta a como lo hizo pues según algunos autores (Barea y Azcón-Aguilar, 1986; Valdés, 1989; Koide, 1991) a mayor adición de fósforo la infección micorrízica disminuye y viceversa.

Una posible explicación sería que si bien las micorrizas mejoran la captación del fósforo ya existente en el suelo, tiene que haber (o adicionarse) una cantidad mínima de este elemento para que la micorriza pueda actuar, de otra manera el costo de mantener esta asociación sería mayor que el beneficio obtenido por la planta (Koide, 1991; Amijee, Tinker and Stribley, 1989). Puesto que el tratamiento no fertilizado sólo cuenta con los nutrimentos presentes de manera natural en la zona de pioneras, sus niveles son muy bajos, particularmente el de fósforo, como lo muestra la tabla de análisis químico. Así, pudo haber ocurrido que esta concentración de fósforo fuera al principio lo suficientemente alta para que la asociación se mantuviera, pero en el transcurso del experimento (4 meses) esta reserva se fue agotando hasta el grado de hacer incosteable el sostenimiento de la infección y por eso los valores de dependencia micorrízica disminuyeron. Tómese en cuenta que los valores de biomasa presentados en la tabla se obtuvieron a partir de los pesos secos totales al final del experimento.

Otra hipótesis podría ser que, aunque la infección micorrízica se inhibe cuando el suelo se abona excesivamente, existe un nivel óptimo de fósforo en donde no sólo no se frena la formación de micorrizas sino que, por el contrario, mejora la actividad del hongo haciendo más eficiente la absorción de fósforo soluble y estimulando la disociación química del fósforo insoluble para reponer el que se está consumiendo y mantener el equilibrio (Azcón y Barea, 1980). Ahora bien, cuando además se incluyó en los tratamientos el factor competencia, *Ipomoea pes-caprae* redujo aún más sus valores de dependencia micorrízica. Retomando la hipótesis antes planteada sobre el agotamiento del fósforo, sería lógico pensar que en un ambiente en donde además existe otra especie que puede estar disminuyendo los niveles de nutrimentos y que tiene una dependencia micorrízica mayor se reduzcan aún más los niveles de dependencia micorrízica de la especie menos susceptible a la infección. *Canavalia rosea*, en cambio, no modificó notoriamente sus valores de

dependencia micorrízica comparando el monocultivo con el cultivo mixto por el efecto compensatorio de las micorrizas VA, lo que nuevamente nos indica que si bien es competitivamente superior a *Ipomoea pes-caprae* en cuanto a nutrientes, aun en condiciones de escasez, también puede serlo por el efecto que tienen las micorrizas sobre esta especie.

#### 6.1.6. Conclusiones Generales.

Como se mencionó anteriormente, *Canavalia rosea* presenta características que le pueden conferir cierta ventaja competitiva y que quizá expliquen la superioridad mostrada en este experimento. Primero, el tamaño de la semilla: la de *Ipomoea pes-caprae* presenta un largo promedio de 1.34 cm con un peso de aproximadamente 153.2 mg, mientras que la de *Canavalia rosea* tienen un largo promedio de 2.075 cm con un peso aproximado de 595.4 mg. Estas diferencias le otorgan a *Canavalia rosea* una superioridad considerable al inicio del desarrollo. Además, *Canavalia rosea*, por ser una leguminosa, tiene la ventaja de presentar en sus raíces nódulos de fijación de nitrógeno. Como todos los ejemplares en todos los tratamientos desarrollaron estos nódulos se pueden tomar como una característica inherente a la raíz, como parte de su morfología. Consideradas así, las diferencias observadas en los experimentos son atribuibles a las variables introducidas mientras que los nódulos constituyen una constante. Sin embargo, no dejan de representar una ventaja para esta especie sobre *Ipomoea pes-caprae* que carece de ellos, ya que, aparentemente, además del beneficio que representan por sí mismos, tienen un efecto conjunto con las micorrizas que potencia el crecimiento y la sobrevivencia de la planta que los presenta (Allen, 1991). Más aún, *Canavalia rosea*, como se pudo observar a simple vista, tiene un sistema radical con mayor superficie de absorción que *Ipomoea pes-caprae* lo que también significa una ventaja en términos de capacidad competitiva (Nye and Tinker, 1977) ya que esta característica le permite extraer el exceso de nutrientes con más eficiencia lo que finalmente elevará su producción de materia seca (Grime, 1979). Lo interesante en este caso es que *Ipomoea pes-caprae* teniendo un tamaño de semilla menor, con un tiempo de germinación más lento, una acumulación de biomasa menor, gran parte de la cual se asigna a la producción de raíces, así como un sistema radical con menos superficie de absorción y sin nódulos nitrificantes, poca respuesta ante la infección micorrízica y siendo la especie significativamente más afectada por la competencia haya logrado una tasa relativa de crecimiento igual o mayor a la de *Canavalia rosea* y que, sin embargo, haya sido ésta última la que se impuso como competidor superior durante

la competencia, ya que se esperaría que la especie con una RGR más alta fuera competitivamente superior por lo menos en las primeras etapas del desarrollo (Tilman, 1982).

Una posible explicación es que si bien ambas especies presentan una RGR muy parecida, se manifestó en estructuras diferentes: *Ipomoea pes-caprae* a través de una mayor producción de raíces y *Canavalia rosea* dedicando mayor proporción de biomasa a parte aérea. Esto indica que la tasa de crecimiento de *Ipomoea pes-caprae* se vio limitada a la producción de raíces aun en condiciones de fertilidad alta del suelo. Sin embargo, aunque *Ipomoea pes-caprae* resultó ser la especie subordinada, demostró ser también muy eficiente en la utilización de los recursos.

Podría pensarse que, puesto que la competencia no es importante en suelos pobres en nutrientes minerales, su influencia en la estructura y composición de la vegetación en este tipo de comunidades es mínima. Por lo tanto, se puede explicar la coexistencia de estas dos especies no como resultado de un proceso competitivo sino como un fenómeno de dominancia en donde los factores de estrés que predominan en las dunas limitan la manifestación de la especie potencialmente dominante, en este caso representada por *Canavalia rosea*, de manera que *Ipomoea pes-caprae* puede coexistir con ella (Grime, 1979). De esta manera, al desarrollarse en un suelo fertilizado se manifestaron en *Canavalia rosea*, las cualidades de especie dominante siendo estas características las que le permitieron imponerse durante la competencia y lograr una mayor adquisición de recursos que se traduce en un aumento en el peso seco de la planta.

Tal vez sea por su condición de subordinada que *Ipomoea pes-caprae*, muestra la tendencia a ocupar zonas más cercanas a la línea de mareas, es decir, regiones dentro del sistema donde el ambiente es localmente desfavorable para *Canavalia rosea*.

## 7. REFERENCIAS.

- Allen, M.F. 1988. **Re-establishment VA of mycorrhizae following severe disturbance: comparative patch dynamics of shrub desert and subalpine volcano.** Royal Society of Edinburgh, **94B**: 63-71.
- Allen, M.F. 1991. **The ecology of mycorrhizae.** Cambridge University Press. Cambridge, 184 pp.
- Allen, E.B. and Allen, M.F. 1984. **Competition between plants to different successional stages: mycorrhizae as regulators.** Canadian Journal of Botany, **62**: 2625-2629.
- Allen, E.B. and Allen, M.F. 1986. **Water relations on xeric grasses in the field: interactions of mycorrhizae and competition.** New Phytologist, **104**: 559-571.
- Allen, E.B. and Allen, M.F. 1990. **The mediation of competition by mycorrhizae in successional and patchy environments.** In: **Perspectives on Plant Competition.** (J.B. Grace and D. Tilman) (eds.) Academic Press. New York, 367-389 pp.
- Amijee, F., Tinker, P.B. and Stribley, D.P. 1989. **The development of endomycorrhizal root systems. VII. A detailed study of effects of soil phosphorus on colonization.** New Phytol. **111**: 435-446.
- Azcón-G.A. y Barea, J.M. 1980. **Micorrizas.** Investigación y Ciencia, **47**: 8-16.
- Azevedo, J. and Morgan, D.L. 1974. **Fog precipitation in coastal California forests.** Ecology, **55**: 1135-1140.
- Barea, J.M. and Azcón-Aguilar, C. 1986. **Mycorrhizas and their significance in nodulating nitrogen-fixing plants.** Advances in Agronomy, **36**: 1-23.
- Barbour, M.G., De Jong, T.M. and Pavlik, B.M. 1985. **Marine beach and dune plants communities.** In: **Physiological ecology of North American plant communities.** (B.F. Chabot and H.A. Mooney) (eds.) Chapman and Hall. New York, 296-322 pp.
- Bazzaz, F.A. 1990. **Plant-plant interactions in successional environments.** In: **Perspectives on Plant Competition.** (J.B. Grace and D. Tilman) (eds.) Academic Press. New York, 239-263 pp.

- Begon, M., Harper, J.L. and Townsend, C.R. 1986. **Ecology individuals, populations and communities**. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 874 pp.
- Berendse, F. & Elberse, W.T. 1990. **Competition and nutrient availability in heath land and grassland ecosystem**. In: **Perspectives on Plant Competition**. (J.B. Grace and D. Tilman) (eds.) Academic Press. New York, 93-116 pp.
- Bolan, N.S., Robson, A.D. and Barrow, N.J. 1987. **Effects of vesicular-arbuscular mycorrhiza on the availability of iron phosphates to plant**. *Plant Soil*, **99**: 401-410.
- Bradshaw, A.D., Chadwick, M.J., Jowett, D., Lodge, R.W. and Snaydon, R.W. 1960. **Experimental investigations into the mineral nutrition of several grass species. Part III. Phosphate level**. *J. Ecol.* **48**: 631-637.
- Brundrett, M. 1991. **Mycorrhizas in natural ecosystems**. In: **Advances in Ecological Research**. (M. Begon, A.H. Fitter and A. Macfadyen) (eds.) Academic Press. New York, **21**: 171-271.
- Campbell, B.D. and Grime, J.P. 1989. **A comparative study of plant responsiveness to the duration of episodes of mineral nutrient enrichment**. *New Phytologist*, **112**: 261-267.
- Castillo, S. y Carabias, J. 1982. **Ecología de la vegetación de dunas costeras: Fenología**. *Biótica* **7**(4): 551-568.
- Chanway, C.P., Turkington, R. and Holl, F.B. 1991. **Ecological implications of specificity between plants and rhizosphere micro-organisms**. In: **Advances in Ecological Research**. (M. Begon, A.H. Fitter and A. Macfadyen) Academic Press, New York. **21**: 121-159.
- Chapin, F.S. III. 1980. **The mineral nutrition of wild plants**. *Annual review of ecology and systematics* **11**: 233-260.
- Chapin, F.S. III. 1988. **Ecological aspects of plant mineral nutrition**. *Advanced mineral nutrition* **3**: 161-191.
- Chapman, V.J. 1976. **Coastal vegetation**. Pergamon Press Oxford
- Christie, E.K. and Moorby, J. 1975. **Physiological responses of semi-arid grasses. The influence of phosphorus supply on growth and phosphorus absorption**. *Australian Journal of Agricultural Research*, **26**: 423-436.
- Clarkson, D.T. 1967. **Phosphorus supply and growth rate in species of *Agrostis* L.** *Journal of Ecology*, **55**: 111-118.

- Connell, J.H. 1990. **Apparent versus "real" competition in plants.** In: **Perspectives on Plant Competition** (J.B. Grace and D. Tilman) (eds.) Academic Press. New York, 9-26 pp.
- Devall, M.S. 1992. **The biological flora of coastal dunes and wetlands 2. *Ipomoea pes-caprae* (L.) Roth.** Journal of Coastal Research, 8(2). 442-456.
- Ehrenfeld, J.G. 1990. **Dynamics and processes of barrier island vegetation.** Reviews in Aquatic Sciences 2:437-480.
- Evans, G.C. 1972. **The quantitative analysis of plant growth.** Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Fitter, A.H. 1977. **Influence of mycorrhizal infection on competition for phosphorus and potassium by two grasses.** New Phytol, 79: 119-125.
- Goldberg, D. 1990. **Components of resource competition in Plant communities.** In: **Perspectives on Plant Competition.** ( J.B: Grace and D. Tilman) (eds.) Academic Press. New York, 27-49 pp.
- Grace, J.B. 1990. **On the relationship between plant traits and competitive ability.** In: **Perspectives on plant competition.** (J.B. Grace and D. Tilman) (eds.) Academic Press. New York, 51-65 pp.
- Grace, J.B. 1991. **A clarification of the debate between Grime and Tilman.** Functional Ecology, 5: 583-587.
- Grime, J. P. and Hunt, R. 1975. **Relative growth rate; its range and adaptive significance in a local flora.** J. of Ecol., 63: 393-422.
- Grime, J.P. and Curtis, A.V. 1976. **The interaction of drought and mineral nutrient stress in calcareous grassland.** J. of Ecol., 64: 976-998.
- Grime, J.P. 1979. **Plant strategies and vegetation processes.** John Wiley & sons (eds.) New York 222 pp.
- Grime, J.P. and Hodgson, J.G. 1987. **Botanical contributions to contemporary ecological theory.** In: **Frontiers of Comparative Plant Ecology.** (I.H. Rorison, J.P. Grime, R. Hunt, G.A.F. Hendry and D.H. Lewis) (eds.). Academic Press, London (supplement) New Phytol. 106: 283-296.
- Habte, M. and Manjunath, A. 1991. **Categories of vesicular-arbuscular mycorrhizal dependency of host species.** Mycorrhiza, 1(1). 3-12.
- Harley, J.L. and Smith, S.E. 1983. **Mycorrhizal Symbioses.** Academic Press, London.
- Harper. J.L. 1977. **Population biology of plants.** Academic press, London U.K. 892 pp.

- Hayman, D.S. 1983. **The physiology of vesicular-arbuscular endomycorrhizal symbiosis.** Can. J. Bot. **61**: 944.
- Hunt, R. 1982. **Plant growth curves. The functional approach to plant growth analysis.** Edward Arnold. London, 248 pp.
- Ianson, D.C. and Allen, M.F. 1986. **The effects of soil texture on extraction of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungal spores from arid sites.** Mycol., **78**: 164-168.
- Janos, D.P. 1980. **Vesicular-arbuscular mycorrhizae effect lowland tropical rain forest plant growth.** Ecology, **61**: 151-162.
- Jefferies, R.L. 1977. **Growth responses of coastal halophytes to inorganic nitrogen.** J.Ecol. **65**: 847-865.
- Keddy, P.A. 1989. **Competition.** Chapman and Hall, London, 202 pp.
- Koide, T.R. 1991. **Nutrient supply, nutrient demand and plant response to mycorrhizal infection.** New Phytol. **117**: 365-386.
- Koske, R.E. 1988. **Vesicular-arbuscular mycorrhizae of some Hawaiian dune plants.** Pacific Science, **42**: 217-229.
- Koske, R.E. and Gemma, J.N. 1989. **A modified procedure for staining roots to detect VA mycorrhizas.** Mycol. Res. **92**: 486-488.
- Koske, R.E. and Gemma, J.N. 1990. **VA mycorrhizae in strand vegetation of Hawaii: evidence for long-distance codispersal of plant and fungi.** Amer. J. Bot. **77**(4): 466-474.
- Mahmoud, A. and Grime J.P. 1976. **An analysis of competitive ability in three perennial grasses.** New phytologist, **77**: 431-435.
- Marschner, H. 1991. **Plant-soil relationships: acquisition of mineral nutrients by roots from soils.** In: **Plant growth. interacciones with nutritional environments.** (Porter, J.R. and Lawlor D.W.) (eds.) Society for experimental biology. Seminar series: 43. Cambridge University Press. New York. 249-267.
- Martínez Romero, E. 1992. **Producción y establecimiento de raíces adventicias en dos especies dominantes de playas en dunas costeras (*Ipomoea pes-caprae* (L.) R. Br. (Convolvulaceae) y *Canavalia rosea* (L.) (Leguminosae).** Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. 73 pp.
- McGonigle, T.P. and Fitter, A.H. 1990. **Ecological specificity of vesicular-arbuscular mycorrhizal associations.** Mycol. Res. **94**: 120-122.
- Moreno-Casasola, P. 1982. **Ecología de la vegetación de dunas costeras: factores físicos.** Biotica. **7**(4). 577-602.

- Moreno-Casasola, P. 1988. **Patterns of plant species distribution on coastal dunes along the Gulf of Mexico.** *J. of Biogeogr.*, 15: 787-806.
- Novelo, R.A. 1978. **La vegetación de la Estación Biológica El Morro de la Mancha, Veracruz.** *Biótica* 7(4): 577-602.
- Newman, E.I. 1978. **Root microorganisms: their significance in the ecosystem.** *Biol. Rev.* 53: 511-554.
- Newman, E.I. 1988. **Mycorrhizal links between plants: their functioning and ecological significance.** In: **Advances in Ecological Research** (Begon, M., Fitter, A.H. and Macfadyeen, A.) (eds.) Academic Press. New York, 18: 243-270.
- Nye, P.H. and Tinker P.B. 1977. **Solute movement in the soil:roots system.** Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Pérez Maqueo, O. 1992. **Sobrevivencia y crecimiento de seis especies de dunas costeras bajo dos condiciones de luz, en el Morro de la Mancha, Veracruz.** Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. 92 pp.
- Ranwell, D. 1972. **Ecology of salt marshes and sand dunes.** Chapman and Hall. Londres.
- Read, D.J., Koucheki H.K. and Hodgson, J. 1976. **Vesicular-arbuscular mycorrhizae in natural vegetation systems. The occurrence of infection.** *New Phytol*, 76: 641-653.
- Read, D.J. 1989. **Mycorrhizas and nutrient cycling in sand dune ecosystems.** *Royal Society of Edinburgh*, 96B: 89-110.
- Rorison, I.H. 1968. **The response to phosphorus of some ecologically distinct plant species.** *New Phytologist*, 67: 913-923.
- Shenck, N.C., Kinloch, R.A. and Dickson, D.W. 1975b. **Interaction of endomycorrhizal fungi and root-knot nematode on soybean.** In: **Endomycorrhizas** (Sanders F.E., Mosse, D. and Tinker, P.B.) (eds.) Academic Press London, New York, 605-617 pp.
- Sibly, R. and Grime, J.P. 1986. **Strategies of resource capture by plants: evidence for diversity selection.** *Journal of Theoretical Biology*, 118: 247-250.
- Tilman, D. 1982. **Resource competition and community structures.** Princeton University Press. Princeton 230pp.
- Tilman, D. 1986. **Nitrogen limited growth in plants from different successional stages.** *Ecology*, 67: 555-563.

- Tilman, D. 1988. **Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities**. Princeton University Press. Princeton, New Jersey, USA.
- Tilman, D. 1990. **Mechanisms of plant competition for nutrients: the elements of a predictive theory of competition**. In: **Perspectives on Plant Competition**. (J.B. Grace and D. Tilman) (eds.) Academic Press New York. 117-141 pp.
- Trappe, J.M. 1987. **Phylogenetic and Ecologic aspects of mycotrophy in the angiosperms from an evolutionary standpoint**. In: **Ecophysiology of VA Mycorrhizal Plants** (G.R. Safir) (eds.) CRC Press, Boca Raton, 244 pp.
- Valdes, M. 1989. **Aspectos ecofisiológicos de las micorrizas**. Bol. Soc. Bot. México, 49: 19-30.
- Veerkamp, M.T. and Kuiper, P.J.C. 1982a. **The uptake of potassium by *Carex* species from swamp habitats varying from oligotrophic to autrophic**. Physiol. Plant, 55: 237-241.
- Veerkamp, M.T. and Kuiper, P.J.C. 1982b. **The effect of potassium on growth of *Carex* species from swamp habitats varying from oligotrophic to eutrophic and comparison of physiological reactions of *Carex* species to P stress and K stress**. Physiol. Plant, 55: 242-246.
- Wiens, J.A. 1977. **On competition and variable environments**. American Scientist, 65: 590-597.
- Wilson, E.D. 1977. **Ecological observation on the tropical strand plants *Ipomoea pes-caprae* (L.) R. Br. (Convolvulaceae) *Canavalia maritima*. (Aubl.) Tou. (Fabaceae)**. Brenesia, 10(11): 31-42.

## **ANEXOS**

**Promedios de Biomasa Total dados  
en Logaritmos para *Ipomoea pes-caprae*.**

ESPECIE	NUTRIMENTOS	MICORRIZA	
		CON	VA
SOLA	CON	8.444	8.020
SOLA	SIN	7.262	6.902
COMPETENCIA	CON	7.654	7.522
COMPETENCIA	SIN	6.728	6.818

**Análisis de Varianza; In Biomasa Total para  
*Ipomoea pes-caprae*.**

Fuente de variación	SC	GL	CM	F	Sign.
Efectos principales	12.350	3	4.117	154.646	0.000*
Micorriza VA	0.426	1	0.426	16.019	0.000*
Nutrientos	9.653	1	9.653	362.620	0.000*
Especie	2.271	1	2.271	85.249	0.000*
Interacciones de dos factores	0.676	3	0.225	8.462	0.000*
M x N	0.051	1	0.051	1.92	0.175
M x E	0.344	1	0.344	12.93	0.001*
N x E	0.281	1	0.281	10.54	0.003*
Interacciones de tres factores	0.016	1	0.016	0.586	0.450
M x N x E	0.016	1	0.016	0.586	0.450
Variación Explicada	13.041	7	1.863	67.970	0.000*
Residual	0.852	32	0.027		
Total	13.893	39	0.356		

**Contrastes Ortogonales; In Biomasa Total para *Ipomoea pes-caprae*.**

	TRATAMIENTOS								F	Sign.
	a+b+c	a+b+c+	a+b-c	a+b-c+	a-b+c	a-b+c+	a-b-c	a-b-c+		
X	8.444	7.654	7.262	6.728	8.020	7.552	6.902	6.818		
T	42.22	38.27	36.31	33.64	40.1	37.61	34.51	34.09		
C1	+1	-1	0	0	0	0	0	0	57.787	*
C2	0	0	0	0	+1	-1	0	0	22.996	*
C3	0	0	+1	-1	0	0	0	0	26.403	*
C4	0	0	0	0	0	0	+1	-1	0.653	n.s.
C5	0	+1	0	-1	0	0	0	0	79.395	*
C6	0	0	0	0	0	+1	0	-1	45.89	*
C7	0	+1	0	0	0	-1	0	0	1.613	n.s.
C8	0	0	0	+1	0	0	0	-1	1.75	n.s.
C9	+1	0	-1	0	0	0	0	0	129.363	*
C10	0	0	0	0	+1	0	-1	0	115.733	*
C11	+1	0	0	0	-1	0	0	0	16.645	*
C12	0	0	+1	0	0	0	-1	0	12.00	*
C13	+1	0	-1	0	+1	0	-1	0	244.907	*
TOTAL	+4	+1	0	-1	+2	-1	-2	-3		

a+ = con micorriza VA  
b+ = con nutrientes  
c+ = con competencia

a- = sin micorriza VA  
b- = sin nutrientes  
c- = sin competencia

**Promedios de Tasa Relativa de Crecimiento  
dados en Logaritmos para Ipomoea pes-caprae.  
(x 100,000)**

ESPECIE	NUTRIMENTOS	MICORRIZA		VA
		CON	SIN	
SOLA	CON	4667.879	4291.268	
SOLA	SIN	3620.448	3303.189	
COMPETENCIA	CON	3970.063	3851.337	
COMPETENCIA	SIN	3150.547	3226.564	

**Análisis de Varianza; In Tasa Relativa de Crecimiento para  
Ipomoea pes-caprae.**

Fuente de variación	SC	GL	CM	F	Sign.
Efectos principales	9680206.441	3	3226735.480	168.430	0.000*
Micorriza VA	339093.810	1	339093.810	17.700	0.000*
Nutrientos	7568130.025	1	7568130.025	395.044	0.000*
Especie	1772982.606	1	1772982.606	92.547	0.000*
Interacciones de dos factores	523822.007	3	174607.336	9.114	0.000*
M x N	40352.986	1	40352.986	2.106	0.156
M x E	265005.841	1	265005.841	13.833	0.001*
N x E	218463.180	1	218463.180	11.403	0.002*
Interacciones de tres factores	11456.194	1	11456.194	0.598	0.445
M x N x E	11456.194	1	11456.194	0.598	0.445
Variación Explicada	10215484.643	7	1459354.949	76.176	0.000*
Residual	613045.926	32	19157.685		
Total	10828530.569	39	277654.630		

**Contrastes Ortogonales; In Tasa Relativa de Crecimiento para  
Ipomoea pes-caprae. (x 100,000)**

	TRATAMIENTOS								F	Sign.
	a+b+c	a+b+c+	a+b-c	a+b-c+	a-b-c	a-b-c+	a-b-c-	a-b-c+		
X	4667.8	3970.06	3620.4	3150.5	4291.2	3851.3	3303.2	3226.5		
T	23339.4	19850.3	18102.2	15752.7	21456.3	19256.7	16515.9	16132.8		
C1	+1	-1	0	0	0	0	0	0	63.544	*
C2	0	0	0	0	+1	-1	0	0	25.256	*
C3	0	0	+1	-1	0	0	0	0	28.814	*
C4	0	0	0	0	0	0	+1	-1	0.766	n.s.
C5	0	+1	0	-1	0	0	0	0	87.642	*
C6	0	0	0	0	0	+1	0	-1	50.916	*
C7	0	+1	0	0	0	-1	0	0	1.839	n.s.
C8	0	0	0	+1	0	0	0	-1	0.754	n.s.
C9	+1	0	-1	0	0	0	0	0	143.171	*
C10	0	0	0	0	+1	0	-1	0	127.403	*
C11	+1	0	0	0	-1	0	0	0	18.505	*
C12	0	0	+1	0	0	0	-1	0	13.134	*
C13	+1	0	-1	0	+1	0	-1	0	270.342	*
TOTAL	+4	+1	0	-1	+2	-1	-2	-3		

a+ = con micorriza VA  
b+ = con nutrientes  
c+ = con competencia

a- = sin micorriza VA  
b- = sin nutrientes  
c- = sin competencia

**Promedios de Relación Raíz/Parte Aérea dados en Logaritmos para Ipomoea pes-caprae.**

ESPECIE	NUTRIMENTOS	MICORRIZA		VA	
		CON	SIN	CON	SIN
SOLA	CON	-0.315	-0.257		
SOLA	SIN	0.0905	0.276		
COMPETENCIA	CON	0.0065	-0.119		
COMPETENCIA	SIN	0.425	0.247		

**Análisis de Varianza; In Relación Raíz/Parte Aérea para Ipomoea pes-caprae.**

Fuente de variación	SC	GL	CM	F	Sign.
Efectos principales	2.276	3	0.759	14.585	0.000*
Micorriza VA	0.000	1	0.000	0.002	0.967
Nutrientes	1.918	1	1.918	36.884	0.000*
Especie	0.357	1	0.357	6.868	0.013*
Interacciones de dos factores	0.176	3	0.059	1.125	0.354
M x N	0.005	1	0.005	0.093	0.762
M x E	0.156	1	0.156	3.004	0.093
N x E	0.014	1	0.014	0.278	0.602
Interacciones de tres factores	0.023	1	0.023	0.443	0.510
M x N x E	0.023	1	0.023	0.443	0.510
Variación Explicada	2.474	7	0.353	6.796	0.000*
Residual	1.664	32	0.052		
Total	4.139	39	0.106		

**Contrastes Ortogonales; In Relación Raíz/Parte Aérea para Ipomoea pes-caprae.**

	TRATAMIENTOS								F	Sign.
	a+b+c	a+b+c+	a+b-c	a+b-c+	a-b+c	a-b+c+	a-b-c	a-b-c+		
X	-0.315	0.0065	0.0905	0.4252	-0.258	-0.11932	0.2768	0.2471		
T	-1.575	0.032	0.4527	2.128	-1.289	-0.5966	1.384	1.235		
C1	+1	-1	0	0	0	0	0	0	4.966	*
C2	0	0	0	0	+1	-1	0	0	0.921	n.s.
C3	0	0	+1	-1	0	0	0	0	5.3844	*
C4	0	0	0	0	0	0	+1	-1	0.0426	n.s.
C5	0	+1	0	-1	0	0	0	0	8.432	*
C6	0	0	0	0	0	+1	0	-1	6.451	*
C7	0	+1	0	0	0	-1	0	0	0.759	n.s.
C8	0	0	0	+1	0	0	0	-1	1.5266	n.s.
C9	+1	0	-1	0	0	0	0	0	7.906	*
C10	0	0	0	0	+1	0	-1	0	13.74	*
C11	+1	0	0	0	-1	0	0	0	0.157	n.s.
C12	0	0	+1	0	0	0	-1	0	1.667	n.s.
C13	+1	0	-1	0	+1	0	-1	0	21.246	*
TOTAL	+4	+1	0	-1	+2	-1	-2	-3		

a+ = con micorriza VA  
b+ = con nutrientes  
c+ = con competencia

a- = sin micorriza VA  
b- = sin nutrientes  
c- = sin competencia

**Promedios de Biomasa Total dados en Logaritmos para Canavalia rosea.**

ESPECIE	NUTRIMENTOS	MICORRIZA VA	
		CON	SIN
SOLA	CON	9.357	8.233
SOLA	SIN	8.271	7.636
COMPETENCIA	CON	9.051	7.997
COMPETENCIA	SIN	8.137	7.647

**Análisis de varianza; In Biomasa Total para Canavalia rosea.**

Fuente de variación	SC	GL	CM	F	Sign.
Efectos principales	13.495	3	4.498	204.766	0.000*
Micorriza VA	7.405	1	7.405	337.052	0.000*
Nutrientos	5.891	1	5.891	268.134	0.000*
Especie	0.200	1	0.200	9.114	0.005*
Interacciones de dos factores	0.863	3	0.288	13.091	0.000*
M x N	0.809	1	0.809	36.843	0.000*
M x E	0.005	1	0.005	0.230	0.634
N x E	0.048	1	0.048	2.199	0.148
Interacciones de tres factores	0.019	1	0.019	0.861	0.360
M x N x E	0.019	1	0.019	0.861	0.360
Variación Explicada	14.377	7	2.054	93.490	0.000*
Residual	0.703	32	0.022		
Total	15.080	39			

**Contrastes Ortogonales; In Biomasa Total para Canavalia rosea.**

	TRATAMIENTOS								F	Sign.
	a+b+c	a+b+c+	a+b-c	a+b-c+	a-b+c	a-b+c+	a-b-c	a-b-c+		
X	9.348	9.051	8.27	8.132	8.233	7.992	7.628	7.622		
T	46.74	45.25	41.35	40.66	41.12	39.96	38.14	38.11		
C1	+1	-1	0	0	0	0	0	0	10.091	*
C2	0	0	0	0	+1	-1	0	0	6.116	*
C3	0	0	+1	-1	0	0	0	0	2.164	n.s.
C4	0	0	0	0	0	0	+1	-1	0.004	n.s.
C5	0	+1	0	-1	0	0	0	0	95.764	*
C6	0	0	0	0	0	+1	0	-1	15.556	*
C7	0	+1	0	0	0	-1	0	0	127.2	*
C8	0	0	0	+1	0	0	0	-1	29.556	*
C9	+1	0	-1	0	0	0	0	0	132.055	*
C10	0	0	0	0	+1	0	-1	0	40.365	*
C11	+1	0	0	0	-1	0	0	0	143.565	*
C12	0	0	+1	0	0	0	-1	0	46.836	*
C13	+1	0	-1	0	+1	0	-1	0	159.22	*
TOTAL	+4	+1	0	-1	+2	-1	-2	-3		

a+ = con micorriza VA                      a- = sin micorriza VA  
b+ = con nutrientes                         b- = sin nutrientes  
c+ = con competencia                        c- = sin competencia

**Promedios de Tasa Relativa de Crecimiento  
dados en Logaritmos para *Canavalia rosea*.  
(x 100,000)**

ESPECIE	NUTRIMENTOS	MICORRIZA VA	
		CON	SIN
SOLA	CON	4395.7	3398.800
SOLA	SIN	3308.271	2786.558
COMPETENCIA	CON	4100.2	3107.404
COMPETENCIA	SIN	3228.935	2776.480

**Análisis de Varianza; In Tasa Relativa de Crecimiento para  
*Canavalia rosea*.**

Fuente de variación	SC	GL	CM	F	Sign.
Efectos principales	10520168.483	3	3506722.828	94.079	0.000*
Micorriza VA	5622705.234	1	5622705.234	150.846	0.000*
Nutrientos	4765831.225	1	4765831.225	127.858	0.000*
Especie	131632.024	1	131632.024	3.531	0.069
Interacciones de dos factores	740110.533	3	246703.511	6.619	0.001*
M x N	690438.686	1	690438.686	18.523	0.000*
M x E	638.241	1	638.241	0.017	0.897
N x E	49033.606	1	49033.606	1.315	0.260
Interacciones de tres factores	7096.896	1	7096.896	0.190	0.666
M x N x E	7096.896	1	7096.896	0.190	0.666
Variación Explicada	11267375.912	7	1609625.130	43.183	0.000*
Residual	1192780.939	32	37274.404		
Total	12460156.851	39	319491.201		

**Contrastes Ortogonales; In Tasa Relativa de Crecimiento para *Canavalia rosea*.  
(x 100,000)**

	TRATAMIENTOS								F	Sign.
	a+b+c	a+b+c+	a+b-c	a+b-c+	a-b+c	a-b+c+	a-b-c	a-b-c+		
X	4395.7	4100.2	3308.3	3228.9	3398.8	3107.4	2786.5	2776.5		
T	21978.5	20501	16541.3	16144.6	16994.0	15537	13932.8	13882.4		
C1	+1	-1	0	0	0	0	0	0	5.856	*
C2	0	0	0	0	+1	-1	0	0	5.695	*
C3	0	0	+1	-1	0	0	0	0	0.422	n.s.
C4	0	0	0	0	0	0	+1	-1	0.006	n.s.
C5	0	+1	0	-1	0	0	0	0	50.914	*
C6	0	0	0	0	0	+1	0	-1	7.344	*
C7	0	+1	0	0	0	-1	0	0	66.107	*
C8	0	0	0	+1	0	0	0	-1	13.729	*
C9	+1	0	-1	0	0	0	0	0	79.312	*
C10	0	0	0	0	+1	0	-1	0	25.140	*
C11	+1	0	0	0	-1	0	0	0	66.654	*
C12	0	0	+1	0	0	0	-1	0	18.254	*
C13	+1	0	-1	0	+1	0	-1	0	96.879	*
TOTAL	+4	+1	0	-1	+2	-1	-2	-3		

a+ = con micorriza VA  
b+ = con nutrientes  
c+ = con competencia

a- = sin micorriza VA  
b- = sin nutrientes  
c- = sin competencia

**Promedios de Relación Raíz/Parte Aérea  
dados en Logaritmos para *Canavalia rosea*.**

ESPECIE	NUTRIMENTOS	MICORRIZA	
		CON	VA SIN
SOLA	CON	-0.98	-0.740
SOLA	SIN	-0.686	-0.606
COMPETENCIA	CON	-1.04	-0.802
COMPETENCIA	SIN	-0.894	-0.724

**Análisis de Varianza; In Relación Raíz /Parte Aérea para  
*Canavalia rosea*.**

Fuente de variación	SC	GL	CM	F	Sign.
Efectos principales	0.818	3	0.273	7.138	0.001*
Micorriza VA	0.420	1	0.420	10.998	0.002*
Nutrientos	0.286	1	0.286	7.475	0.01*
Especie	0.112	1	0.112	2.940	0.096
Interacciones de dos factores	0.096	3	0.032	0.842	0.481
M x N	0.064	1	0.064	1.675	0.205
M x E	0.000	1	0.000	0.000	0.987
N x E	0.032	1	0.032	0.850	0.363
Interacciones de tres factores	0.021	1	0.021	0.554	0.462
M x N x E	0.021	1	0.021	0.554	0.462
Variación Explicada	0.936	7	0.134	3.499	0.007*
Residual	1.223	32	0.038		
Total	2.159	39	0.055		

**Contrastes Ortogonales; In Relación Raíz/Parte Aérea para *Canavalia rosea*.**

	TRATAMIENTOS								F	Sign.
	a+b+c	a+b+c+	a+b-c	a+b-c+	a-b+c	a-b+c+	a-b-c	a-b-c+		
X	-0.98	-1.04	-0.686	-0.894	-0.740	-0.802	-0.606	-0.724		
T	-4.9	-5.2	-3.43	-4.47	-3.7	-4.01	-3.03	-3.62		
C1	+1	-1	0	0	0	0	0	0	0.237	n.s.
C2	0	0	0	0	+1	-1	0	0	0.252	n.s.
C3	0	0	+1	-1	0	0	0	0	2.846	n.s.
C4	0	0	0	0	0	0	+1	-1	0.916	n.s.
C5	0	+1	0	-1	0	0	0	0	1.402	n.s.
C6	0	0	0	0	0	+1	0	-1	0.4002	n.s.
C7	0	+1	0	0	0	-1	0	0	3.726	n.s.
C8	0	0	0	+1	0	0	0	-1	1.901	n.s.
C9	+1	0	-1	0	0	0	0	0	5.686	*
C10	0	0	0	0	+1	0	-1	0	1.181	n.s.
C11	+1	0	0	0	-1	0	0	0	3.789	n.s.
C12	0	0	+1	0	0	0	-1	0	0.421	n.s.
C13	+1	0	-1	0	+1	0	-1	0	6.025	*
TOTAL	+4	+1	0	-1	+2	-1	-2	-3		

a+ = con micorriza VA  
b+ = con nutrientes  
c+ = con competencia

a- = sin micorriza VA  
b- = sin nutrientes  
c- = sin competencia