

00376⁴
2ej.



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

INFLUENCIA DE LA COLONIZACION MICORRIZICA EN EL
CRECIMIENTO DE PLANTULAS DE ESPECIES ARBOREAS
DE UNA SELVA HUMEDA TROPICAL BAJO CONDICIONES
DE COMPETENCIA.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
(ECOLOGIA Y CIENCIAS AMBIENTALES)

P R E S E N T A :
MARIA PATRICIA GUADARRAMA CHAVEZ



DIRECTOR DE TESIS: DR. FRANCISCO JAVIER ALVAREZ SANCHEZ

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

261098



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Agradecimientos

Quiero agradecer en primer lugar al Dr. Javier Álvarez quien me sugirió este tema de tesis, también por su apoyo y confianza incondicionales tanto académica como moralmente.

A los miembros del comité tutorial M. en C. Lucía Varela, Dr. Emmanuel Rincón y Dr. Javier Álvarez y a los sinodales Dr. Oscar Briones, Dr. Arturo Estrada, Dr. Víctor Jaramillo y Dr. Miguel Martínez quienes con sus críticas y sugerencias hicieron aportaciones valiosas a esta tesis.

En el diseño de los experimentos, su montaje en el invernadero y la cosecha final de las plántulas, así como en la tinción y montaje de raíces en laboratorio, mi agradecimiento a Marco Antonio Romero Romero, Yukiko Sakurai Kiyono, Lina Riego, Ricardo León Rico y Gabriela Montes Cartas.

Muy especialmente a Irene Sánchez-Gallén y a Oswaldo Nuñez Castillo, quienes además de no dejarme morir sola son unos amigos inigualables.

A Ricardo Wong, Marco Romero y Georgina Jiménez quienes se encargaron del material fotográfico.

A Irene Sánchez-Gallén quien me proporcionó el mapa de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas".

En la realización de los análisis estadísticos pertinentes, mi especial agradecimiento a Ivonne Vargas, Oscar Briones e Irene Sánchez.

A Sergio Mendoza, Guadalupe Barajas, Eduardo Pérez y Marisa Martínez por su disposición, sus críticas y comentarios en la discusión de resultados.

A Marco Romero y Angélica Guadarrama por su gran ayuda en todo lo referente a los programas utilizados y a la edición final de esta tesis.

A todos mis compañeros del Laboratorio de Ecología y de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" quienes me han soportados en los momentos de mayor histeria.

Es importante señalar que este estudio se enmarca dentro del proyecto "Ecología del suelo en una selva húmeda tropical" el cual tiene como objetivo general el conocer los procesos involucrados en determinar la dinámica y el funcionamiento del suelo. Dentro de éste está incluida la línea de investigación "Ecología de micorrizas" cuyo objetivo fue determinar la presencia de micorrizas arbusculares en sitios contrastantes de selva: selva con dosel cerrado, claros y árboles remanentes (Guadarrama 1993). Este último objetivo llevó a la formulación de dos preguntas: ¿influyen las micorrizas en el crecimiento de especies de diferentes estadios sucesionales? y ¿la micorriza juega un papel importante en interacciones competitivas?. La primer pregunta ha sido abordada por Sánchez-Gallén (en preparación) y la segunda pregunta es abordada en esta tesis.

Este trabajo fue realizado gracias al apoyo de la DIRECCIÓN GENERAL DE ASUNTOS DEL PERSONAL ACADÉMICO DE LA UNAM (Proyecto DGAPA IN-207093).

Contenido

1. Resumen general	1
2. Introducción general	4
3. Antecedentes	7
3.1 Factores que afectan el establecimiento de las especies arbóreas en los trópicos	7
3.1.1 El medio ambiente físico. Disturbios naturales	7
3.1.2 Características de las especies pioneras	8
3.1.3 El medio ambiente biótico. Competencia entre especies vegetales	9
3.2 Los hongos micorrizógenos arbusculares en las comunidades tropicales	10
3.2.1 El papel de los hongos micorrizógenos en los trópicos	10
3.2.2 Respuesta de las plantas a los hongos micorrizógenos	11
3.2.3 Efecto de la competencia entre especies de hongos micorrizógenos	13
3.2.4 Influencia de la asociación micorrízica en el desarrollo de vegetación sujeta a interacciones competitivas	14
3.2.5 Hongos micorrizógenos en zonas tropicales de México	16
4. Zona de estudio	18
4.1 Localización	18
4.2 Clima	18
4.3 Geología y suelos	18
4.4 Vegetación	19
5. Las especies seleccionadas	21
6. Referencias bibliográficas	22

7.	Efecto de los hongos micorrizógenos en la habilidad competitiva de dos especies arbóreas de diferente estadio sucesional.	27
7.1	Resumen	27
7.2	Introducción	28
7.3	Materiales y métodos	29
7.3.1	Diseño experimental	30
7.4	Análisis de resultados	31
7.4.1	Crecimiento	31
7.4.2	Porcentaje de colonización micorrizica	33
7.4.3	Intensidad de la competencia	33
7.4.4	Análisis de las curvas de sobrevivencia	34
7.5	Resultados	34
7.5.1	Crecimiento	34
7.5.1.1	<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	34
7.5.1.2	<i>Stemmadenia donnell-smithii</i>	38
7.5.2	Porcentaje de colonización	43
7.5.3	Intensidad de la competencia	44
7.5.4	Sobrevivencia	46
7.6	Discusión	48
7.7	Referencias bibliográficas	52
8.	Dependencia micorrizica de <i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz. bajo diferentes concentraciones de fósforo.	58
8.1	Resumen	58
8.2	Introducción	59
8.3	Materiales y métodos	60
8.3.1	<i>Heliocarpus appendiculatus</i> (jonote)	60
8.4	Método	60
8.5	Análisis de resultados	62
8.6	Resultados	63

8.7	Discusión	72
8.8	Referencias bibliográficas	75
9.	Consideraciones finales	79
9.1.1	Referencias bibliográficas	81
10.	Conclusiones generales	83

1. Resumen general

Las selvas tropicales son ecosistemas estructuralmente complejos y con una alta diversidad de especies. Son sistemas dinámicos, ya que los disturbios naturales a que están sujetos tienen repercusiones sobre la composición y abundancia de las especies, al alterar las condiciones ambientales y modificar las interacciones bióticas. Las especies pioneras son importantes en la dinámica de las selvas, particularmente en el proceso de regeneración natural. Al abrirse un claro en el dosel, este grupo de especies colonizan rápidamente el sitio y modifican el microclima, con lo cual contribuyen al establecimiento de otras especies "persistentes" que ocuparán el dosel posteriormente.

Las especies pioneras pueden solventar sus requerimientos de nutrientes y evadir o amortiguar la competencia con otras plantas al asociarse con hongos micorrizógenos, con lo que mejora su estado nutricional y obtienen una ganancia en biomasa. La efectividad de los hongos en esta asociación dependerá de la susceptibilidad de las plantas a la colonización por estos endófitos, así como del papel que ellas juegan en la regeneración.

El objetivo del presente estudio fue determinar la influencia de la colonización micorrízica en el crecimiento de plántulas de *Heliocarpus appendiculatus* Turcz. y *Stemmadenia donnell-smithii* (Rose) Woodson, especies pioneras que potencialmente pueden verse sujetas a interacciones competitivas. Las dos especies son árboles que coexisten en los claros y bordes de la selva, aunque *H. appendiculatus* suele aparecer primero que *S. donnell-smithii* en el proceso natural de regeneración. Debido a lo anterior, a estas especies se les ha clasificado como pionera temprana (*H. appendiculatus*) y como pionera tardía (*S. donnell-smithii*).

El trabajo experimental se llevó a cabo bajo condiciones de invernadero en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz y se dividió en dos partes. La primera parte tuvo como objetivo determinar el efecto de los hongos micorrizógenos en el crecimiento y la sobrevivencia de las plántulas de *H. appendiculatus* y *S. donnell-smithii* bajo condiciones de competencia. Para ello, se realizó un experimento factorial con 2 factores: competencia (con tres

niveles: intraespecífica, interespecífica y ausencia de competencia) y hongos micorrizógenos (con dos niveles: presencia y ausencia de inóculo) y 25 réplicas.

Un análisis de crecimiento mostró que *H. appendiculatus* tuvo diferencias significativas en el factor competencia para las variables: altura, diámetro del tallo, peso seco total, peso seco de raíz y de tallo, mientras que en la interacción competencia-micorrización las variables donde se encontraron diferencias significativas fueron: peso seco total, peso seco de hojas, proporción raíz-vástago y área foliar. Esta especie mostró un alto porcentaje de colonización en todos los tratamientos. Presentó altos valores de intensidad de la competencia y las micorrizas disminuyeron estos efectos negativos; el análisis estadístico mostró diferencias significativas en el factor micorrización. Por otra parte, la sobrevivencia fue alta solo cuando las plántulas no estaban en presencia de algún vecino.

S. donnell-smithii por su parte, tuvo diferencias significativas entre el factor competencia en las variables: altura, peso seco de raíz y de hojas, proporción raíz-vástago y área foliar; mientras que para la micorrización se encontraron diferencias en las variables: altura, diámetro del tallo, peso seco total, peso seco de raíz, tallo y hojas, proporción del peso seco total de tallo y hojas, tasa relativa de crecimiento, área foliar, índice de área foliar y tasa de asimilación neta; en la interacción competencia-micorrización se encontraron diferencias significativas en las variables: diámetro del tallo, peso seco total, peso seco de hojas y tasa relativa de crecimiento. En esta especie la colonización por hongos micorrizógenos tuvo valores muy bajos en todos los tratamientos. En cuanto al índice de competencia, éste presentó valores cercanos a cero y no se observaron diferencias significativas entre los factores, además su sobrevivencia fue alta en todos los tratamientos.

Debido a que en la primer parte se puso de manifiesto la importancia de las micorrizas sobre *S. donnell-smithii* pero no fue claro el papel que juega esta interacción sobre *H. appendiculatus*, la segunda parte tuvo como objetivo determinar la dependencia micorrizica de *H. appendiculatus* bajo diferentes concentraciones de fósforo. Para ello se realizó un experimento factorial con dos factores: adición de fósforo con cuatro niveles (0.02, 0.2 y 2 g l⁻¹, incluyendo la ausencia de este elemento) e inoculación micorrizica con dos niveles (ausencia y presencia de inóculo micorrizico) y diez réplicas.

Los resultados indicaron que las plantas micorrizadas respondieron a una concentración de fósforo de 0.02 g l^{-1} tanto en el peso seco total como en su tasa de crecimiento, mientras que en ausencia de estos endófitos esta respuesta se presentó hasta 0.2 gl^{-1} . Los análisis estadísticos señalaron que la adición de fósforo fue importante para las variables: peso seco total, peso seco de raíz, tallo y hojas, proporción del peso seco total de raíz y tallo, proporción raíz-vástago y tasa relativa de crecimiento, área foliar, área foliar específica y tasa de asimilación neta; la micorrización mostró diferencias en las variables; peso seco de raíz y hojas, área foliar, área foliar específica y tasa de asimilación neta. En general se observó que el fósforo es un factor importante en el desarrollo de esta especie en mayor medida que la micorrización. Por otro lado, la colonización micorrízica disminuyó al aumentar la concentración de fósforo.

Los resultados obtenidos sugieren que las plantas pueden responder de distinta forma a las condiciones que se les presenten dependiendo de sus rasgos de historia de vida. En interacciones competitivas, la presencia de hongos micorrizógenos modifica el comportamiento de las especies involucradas.

H. appendiculatus es dependiente de la asociación micorrízica, hecho que modifica, en este caso particular, la teoría propuesta por Janos (1980) que señala que las especies pioneras son no micorrízicas o facultativas de la micorrización. Además, se especula sobre la importancia de este mutualismo en especies pioneras involucradas en procesos sucesionales, desde reducir la infección de patógenos, hasta promover la colonización de especies vegetales de posteriores estados sucesionales y de este modo modificar el proceso sucesional.

2. Introducción general

De entre las comunidades vegetales que ocurren en las zonas tropicales, las selvas húmedas son las que tienen mayor riqueza y diversidad florística (Connell 1978). Actualmente estas comunidades sufren alarmantes tasas de deforestación, por lo que se requiere del conocimiento sobre el origen y mantenimiento de las especies presentes en ellas para su conservación y manejo (Hubbell y Foster 1987).

Las selvas húmedas se han considerado como comunidades estables con grupos de especies que han coevolucionado estrechamente en nichos ecológicos especializados (Chesson y Case 1986). Sin embargo, la estructura y la composición de la vegetación cambia continuamente, por lo que es importante la visión de desequilibrio en estas comunidades (Connell 1978, Martínez-Ramos 1994). En este sentido, Connell (1978) propone que los disturbios naturales actúan como un factor que interrumpe los procesos competitivos y son los responsables del mantenimiento de la alta diversidad que existe en las comunidades tropicales.

Lo anterior indica que factores como los disturbios y la competencia tienen efectos importantes sobre la estructura de la comunidad y la diversidad de especies. La competencia, en particular, influye en el crecimiento de las plántulas de forma diferencial y está relacionada con la intensidad y frecuencia de los disturbios (Connell 1978, Wilson y Tilman 1993).

Por otro lado, la presencia de asociaciones entre las raíces de plantas y los hongos micorrizógenos puede ser otro factor importante en determinar la riqueza de especies y ocasionar un relajamiento de la competencia, al promover el establecimiento de plántulas bajo condiciones nutricionales limitantes (Allen 1991, Gange *et al.* 1993) e incrementar la biomasa de algunas de las especies "subordinadas" sobre las "dominantes" (Grime *et al.* 1987), cuando las "dominantes" no son favorecidas (en términos relativos) por la presencia de micorrizas.

En ambientes altamente competitivos, las plantas de diferentes estadios sucesionales establecen asociaciones con hongos micorrizógenos (Allen y Allen 1990). Janos (1980a) y Allen y Allen (1990) señalan que las especies dominantes durante los primeros estadios sucesionales son no-micotróficas o micotróficas facultativas debido a que durante dichos estadios se da un

aumento en la concentración de minerales en solución en el suelo. En etapas sucesionales más avanzadas ocurren especies de plantas micotróficas facultativas y obligadas, que son mejores competidoras en ambientes con recursos minerales limitantes que las no-micotróficas. Sin embargo, esta teoría ha sido recientemente cuestionada debido a la alta colonización que presentan algunas especies pioneras en diferentes ecosistemas (Corkidi 1996).

En este sentido se ha propuesto que los hongos micorrizógenos pueden cambiar el balance competitivo entre las especies micotróficas obligadas, facultativas y no-micotróficas, además de influir en los patrones e intensidad de la competencia tanto interespecífica como intraespecíficamente, dependiendo del grado de dependencia micorrizica y de la densidad de plantas existentes (Allen y Allen 1986, Harnett *et al.* 1993).

Estos aspectos han sido poco explorados en las selvas tropicales húmedas aunque pueden ser relevantes para su regeneración. Por ello, este trabajo pretende determinar la influencia que tienen los hongos micorrizógenos en interacciones competitivas en dos especies que coexisten en sitios perturbados de la selva tropical húmeda de "Los Tuxtlas", Veracruz. Así como conocer la dependencia micorrizica de una especie pionera.

Para llevar a cabo estos objetivos se diseñaron dos experimentos de invernadero con dos especies pioneras que están ampliamente distribuidas en la región de "Los Tuxtlas". *Heliocarpus appendiculatus* Turcz. pionera temprana, considerada como especie indicadora de perturbaciones, ya que es uno de los elementos predominantes al abrirse un claro y *Stemmadenia donnell-smithii* (Rose) Woodson especie considerada pionera tardía (Martínez-Ramos 1985, Purata 1986). *H. appendiculatus* presenta alta sobrevivencia y éxito en su establecimiento en sitios perturbados (González 1996), además presenta raíces gramínoideas con alto porcentaje de colonización micorrizica (obs. per.). Por otra parte, *S. donnell-smithii* logra una mayor germinación y éxito en el establecimiento de plántulas que *H. appendiculatus* (González 1996), además presenta una menor cantidad de hongos micorrizógenos en sus raíces de tipo magnoloide (obs. per.).

Dado lo anterior, las hipótesis de trabajo son:

a) En interacciones competitivas, la presencia de hongos micorrizógenos arbusculares no será relevante para evadir o contrarrestar la competencia en *H. appendiculatus*; mientras que las plántulas pioneras tardías de *S. donnell-smithii* responderán positivamente en su crecimiento y sobrevivencia en interacciones competitivas al encontrarse en asociación con dichos hongos.

b) *H. appendiculatus* por su condición de especie pionera temprana tendrá una baja o nula dependencia micorrízica.

Para esto se plantearon los siguientes objetivos particulares:

- Conocer el efecto de los hongos micorrizógenos en el crecimiento y sobrevivencia de plántulas de *S. donnell-smithii* y *H. appendiculatus* sujetas a interacciones competitivas intraespecíficas e interespecíficas.
- Analizar el efecto de la colonización micorrízica en las interacciones competitivas.
- Determinar la relevancia de las asociaciones micorrízicas en dos especies pioneras.
- Conocer la concentración de fósforo a la cual las plántulas de *H. appendiculatus* son dependientes de los hongos micorrizógenos.
- Conocer las repercusiones que tienen las diferentes concentraciones de fósforo y la presencia de micorrizas en el crecimiento de plántulas de *H. appendiculatus*.

3. Antecedentes

3.1 Factores que afectan el establecimiento de las especies arbóreas en los trópicos

3.1.1 El medio ambiente físico. Disturbios naturales

Los sistemas tropicales son espacialmente heterogéneos en composición y estructura y los disturbios son importantes en el mantenimiento de esa heterogeneidad, así como de la diversidad de especies existentes (Brokaw 1985, Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1985).

El disturbio es un evento externo a la comunidad, que ocurre a diferentes escalas espaciales y temporales (Oliver y Larson 1990). Un efecto inicial del disturbio en las selvas húmedas es el incremento de la disponibilidad de luz y en la deposición de nutrientes, aumento en la temperatura del suelo y del aire, en la velocidad de evaporación y el decremento en la humedad relativa (Brokaw 1985, Martínez-Ramos 1985); además puede ser la causa de la pérdida de inóculo micorrízico (Allen y Allen 1990).

Al haber alteración de las condiciones existentes, también habrá un efecto sobre la capacidad competitiva de las plantas establecidas y sobre las nuevas colonizadoras, lo cual dependerá de la intensidad y frecuencia de los disturbios (Tilman 1986, Gurevitch *et al.* 1990, Goldberg y Landa 1991, Wilson y Tilman 1993).

Los claros, formados principalmente por la caída de troncos y ramas, son importantes para que una gran cantidad de especies vegetales completen su ciclo de vida y ocurra un proceso de regeneración natural (Kozlowski *et al.* 1991). Las especies de los claros tienen diferentes historias de vida y responden diferencialmente a las perturbaciones (Marshall y Porter 1991); han sido agrupadas de acuerdo con su grado de dependencia para germinar, establecerse y crecer en los claros, en pioneras, nómadas y tolerantes (Martínez-Ramos 1985, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1987) o más recientemente como pioneras y persistentes (Martínez-Ramos 1994).

3.1.2 Características de las especies pioneras

Las especies pioneras son importantes en la regeneración natural de las selvas tropicales, ya que después de la formación de claros por un disturbio, estas especies germinan y crecen rápidamente; esto modifica el ambiente del sotobosque dentro del sitio perturbado y contribuye al éxito en el establecimiento de especies nómadas y tolerantes, que persistirán bajo condiciones de sombra y eventualmente ocuparán el estrato del dosel después de que las pioneras completaron su ciclo de vida (Martínez-Ramos 1985, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1987, Bongers y Popma 1988, Ackerly 1993, Molofsky y Fisher 1993).

Los árboles pioneros generalmente no forman parte de la vegetación "madura o primaria" y su abundancia depende de la frecuencia con que la cobertura vegetal pierde su continuidad y la luz solar llega al suelo. Estas especies son generalmente anemócoras con latencia exógena impuesta por la calidad e intensidad de la luz (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1984). La sobrevivencia de la especie de árbol pionero que se establece está determinada generalmente por la competencia entre especies herbáceas y otros árboles pioneros y por la composición del banco de semillas del suelo (Vázquez-Yanes 1980).

Las pioneras presentan un crecimiento rápido, son siempreverdes y totalmente heliófilas, mantienen una extensa superficie foliar y altas tasas de transpiración. La inversión energética a tejido leñoso es mínima, por lo que los tejidos son generalmente ligeros, ricos en celulosa y poco lignificados, por ello llegan a crecer entre 1 y 3 m por año. La reproducción está limitada por factores ecológicos y si la competencia es intensa, las plantas tardan más tiempo en madurar sexualmente y continúan creciendo, mientras que si la competencia disminuye se inicia la reproducción (Vázquez-Yanes 1980).

Las especies arbóreas denominadas persistentes permanecen en estos sitios por largos periodos de tiempo. Producen una menor cantidad de semillas que las especies pioneras, pero más grandes y generalmente germinan bajo sombra; dependiendo de la especie, las plántulas se mantienen vivas bajo restricciones lumínicas por largos periodos. Estos árboles comienzan su desarrollo en claros a partir de la regeneración de avanzada o a través de rebrotes de árboles rotos (Martínez-Ramos 1994).

3.1.3 El medio ambiente biótico. Competencia entre especies vegetales

La competencia es una interacción recíproca negativa entre individuos. Afecta la dinámica de las poblaciones, ya que puede alterar las tasas de reproducción y/o de sobrevivencia provocada por la necesidad común de recursos limitados (Hassell 1976, Begon *et al.* 1987, Connell 1990, Tilman 1990).

La competencia puede ser por **explotación**, donde cada individuo se encuentra afectado por la cantidad de recurso que queda después de haber sido explotado por otros, o por **interferencia**, cuando los individuos interaccionan directamente unos con otros, y un individuo impedirá realmente a otro que ocupe una porción del hábitat, y por lo tanto, que utilice los recursos del lugar (Begon *et al.* 1987). Los competidores menos exitosos mueren o permanecen en el sitio observándose que reducen su biomasa o no aumentan su tamaño, presentan alta mortalidad durante su desarrollo y baja fecundidad (Hassell 1976).

Si tomamos en cuenta a las especies involucradas, la competencia también ha sido dividida en **intraespecífica**, cuando ocurre entre individuos de una misma población, que tienen necesidades muy similares para sobrevivir, crecer y reproducirse y la necesidad combinada de todos ellos por un recurso puede exceder la oferta del mismo, por lo que los individuos compiten por dicho recurso quedando algunos privados de él. Por otra parte, la **competencia interespecífica** se presenta cuando los individuos de una especie sufren una reducción de la fecundidad, la sobrevivencia o el crecimiento como resultado de la explotación de los recursos o de la interferencia por parte de individuos de otra especie (Begon *et al.* 1987).

La competencia ha sido evaluada tomando en cuenta algunos criterios para detectar el efecto que tiene sobre las poblaciones, como el número o densidad de los individuos competidores por unidad de área, el daño hecho a los competidores expresado como la proporción del número total de competidores que son afectados en términos de sobrevivencia, reproducción o dispersión, por la densidad poblacional por unidad de recurso que sirve para identificar el recurso crítico y conocer su disponibilidad, por el grado que tiene un individuo en afectar algunos parámetros de crecimiento de otro individuo con el que interactúa, obteniendo así, un índice de intensidad de la competencia (Pianka 1979, Hassell 1976, Begon *et al.* 1987, Wilson y Shay 1990, Wilson y Tilman 1991, 1993).

Para describir el proceso competitivo de las especies vegetales en las comunidades se han propuesto dos hipótesis. En la primera, Grime (1977) define la competencia como una tendencia de plantas vecinas a utilizar el mismo recurso, por lo que el éxito en la competencia es un reflejo de la capacidad de captura de recursos. Se basa en el desarrollo de historias de vida de plantas vasculares, las que difieren en su fase de establecimiento dependiendo del grado de "stress" (restricción en la producción de fotosintatos) y "perturbación" (destrucción total o parcial de biomasa) al que están adaptadas. De acuerdo a esto, las plantas pueden ser: **competitivas**, cuando están adaptadas a bajos niveles de perturbación y "stress"; **tolerantes**, si están adaptadas a bajos niveles de perturbación y alto "stress" ó **ruderales** si están adaptadas a alta perturbación y bajo "stress".

Por otra parte, en la segunda hipótesis, Tilman (1982), define la competencia en términos de tolerancia a bajos niveles de recursos. Existe una relación negativa entre la competencia y los recursos existentes, que puede darse con igual intensidad en hábitats pobres o ricos en nutrientes. Está determinada por R , que es la mínima concentración del recurso disponible que requiere una especie para sobrevivir en un sitio. Si esta concentración es mayor que R la población aumentará, si la concentración es menor que R , disminuye la población.

3.2 Los hongos micorrizógenos arbusculares en las comunidades tropicales

3.2.1 El papel de los hongos micorrizógenos en los trópicos

La capacidad de las plantas para adquirir la cantidad necesaria de recursos para sobrevivir, crecer y reproducirse está fuertemente influenciada por las interacciones bióticas tales como el mutualismo, parasitismo, depredación, competencia, etc. (Louda *et al.* 1990).

Los nutrientes entran a la planta vía el sistema radical joven, que en muchos casos solventa los requerimientos de la planta en cuanto a recursos; sin embargo, si el suelo es pobre en nutrientes aquellas plantas que presentan una asociación mutualista con hongos micorrizógenos son capaces de incrementar su superficie de absorción y explorar sitios que la planta por sí misma no puede. El hongo le proporciona a la planta nutrientes y agua que

absorbe a través del micelio externo y la planta, por su lado, le da al hongo los carbohidratos necesarios para su desarrollo (Harley y Smith 1983, Taiz y Zeiger 1991).

La efectividad en la obtención de nutrimentos y de agua, a partir del hongo, está relacionada con la susceptibilidad de la planta a la colonización por hongos micorrizógenos (Harley y Smith 1983), ya que cada especie de planta tiene un nivel diferente de dependencia micorrizica dada por la fertilidad del suelo, así como de su papel en la sucesión (Abbott y Robson 1991, Graham *et al.* 1991, Smith y Read 1997).

En ambientes ricos en nutrimentos el número de esporas, así como la colonización de las raíces por hongos micorrizógenos, es menor que en sitios pobres (Hayman *et al.* 1975, Boerner 1986, Douds 1994). En general, cuando ocurre un disturbio tanto el número de propágulos de endófitos como la infectividad micorrizica disminuyen, sin embargo, cuando las perturbaciones ocurren en suelos que mantiene vegetación dominada por plantas colonizadas por hongos micorrizógenos, la infectividad no decrece (Jasper *et al.* 1991). Esto se debe a que las plantas pueden asociarse más fácilmente con las hifas preexistentes para iniciar la colonización y absorber y translocar nutrimentos (Eissenstat y Newman 1990, Evans y Miller 1990). Allen y Allen (1984) señalan que el número de esporas se incrementa con el tiempo, por lo cual hipotetizan que este incremento podría influir en determinar la tasa de reemplazamiento de especies no micótrofas por micótrofas durante la sucesión.

De los tipos de micorrizas existentes, las arbusculares son las dominantes en los sistemas tropicales (Bowen 1980, Janos 1980a y b, Harley y Smith 1983) e influyen en el ciclo de nutrimentos, en el crecimiento de las plantas y en la productividad, así como en la diversidad de especies vegetales de estos sistemas (Abbott y Robson 1991, Read 1993).

3.2.2 Respuesta de las plantas a los hongos micorrizógenos

Gerdemann (1975) señala que la dependencia micorrizica es el grado al cual una planta es dependiente de la presencia de hongos micorrizógenos para producir su máximo crecimiento a un nivel dado de fertilidad del suelo. A este respecto, Cooperband *et al.* (1994) manejan el término dependencia como sinónimo de "responsiveness" (capacidad de respuesta)

y señalan que es una propiedad inhata de la planta relacionada con el nivel de fertilidad del suelo. En este trabajo, se utilizará el término dependencia micorrízica.

Habte y Manjunath (1991) afirman que para conocer el grado de dependencia micorrízica de *Leucaena diversifolia* (Schlecht.) Benth., *L. leucocephala* (Lam.) de Wit, *L. retusa* Benth., *L. trichodes* (Jacq.) Benth., *Sesbania formosa* (Muell.) Burbi., *S. pachycarpa* DC., Prodr. y *S. sesban* (L.) Merr. con referencia a una no micorrízica (*Brassica nigra* (L.) Koch, es necesario que las especies interactúen a través de un gradiente de fósforo en el suelo. Con base en la respuesta a diferentes niveles de fósforo (P) de estas especies, ellos proponen 5 categorías de dependencia micorrízica: muy altamente dependientes, que responden a concentraciones de P de 0.02mg/l y significativamente a 0.2mg/l; altamente dependientes, responden a concentraciones de 0.02mg/l pero no a 0.2mg/l; moderadamente dependiente responden con un 25-50% a 0.02mg/l; marginalmente dependientes que responden en menos del 25% a concentraciones de 0.02mg/l y finalmente las independientes que no presentan colonización o no responden a la presencia de hongos micorrizógenos.

Debido a que la demanda de P está relacionada con la tasa de crecimiento de las plantas e influye en la dependencia de las especies vegetales a los hongos micorrizógenos, Manjunath y Habte (1991) diseñaron un experimento para determinar la relación que existe entre la dependencia micorrízica, variables asociadas al crecimiento y la captura y utilización del P. Utilizaron 4 especies con diferente grado de dependencia micorrízica según Habte y Manjunath (1991): una marginalmente dependiente (*S. pachycarpa*), dos moderadamente dependientes (*L. retusa* y *S. grandiflora*) y una altamente dependiente (*L. leucocephala*). Sus resultados señalan que el grado de dependencia micorrízica no está relacionado con la colonización micorrízica y que las especies con dependencia marginal a la micorrización son más eficientes en la captura de P en ausencia de hongos micorrizógenos que las altamente dependientes, además de presentar un sistema de raíces finas con alta superficie para absorber nutrientes.

Estudiando la dependencia micorrízica de 7 cultivos de plátanos (*Musa acuminata*, grupo AAA) con dos hongos micorrizógenos (*Glomus mosseae* y *G. macrocarpum*) bajo condiciones controladas y comparando las características de las raíces, Declerck *et al.* (1995)

encontraron que la respuesta de las plantas a las micorrizas está relacionada con el cultivo y la especie de hongo utilizada para inocular. Además, la intensidad de la colonización decreció al aumentar la disponibilidad de P; *G. macrocarpum* colonizó menos raíces pero las plantas hospederas presentaron valores mayores de dependencia micorrízica que en el caso de *G. mosseae*. Dado que no existe especificidad en la relación planta-hospedero, al parecer la eficiencia del hongo en la toma y translocación de P a la planta, está controlada genéticamente y determinada por el hospedero y endófito que se trate, así como por las condiciones ambientales prevalescentes.

La efectividad de los hongos micorrizógenos se ha definido como la habilidad que presentan éstos para estimular el crecimiento del hospedero (Abbott y Robson 1991) al desarrollar un micelio extenso que incrementa la captura de P (Gavito y Varela 1995). Con respecto a esto, Gavito y Varela (op. cit.) probaron la efectividad de cepas nativas de *Acaulospora bireticulata* y *Glomus mosseae* en campos de maíz en Tlaxcala. Los resultados indican que *A. bireticulata* y los hongos nativos (14 especies) son poco eficientes en promover el crecimiento del maíz, mientras que *G. mosseae* fue la especie con la que se lograron altas tasas de crecimiento en las plantas inoculadas a bajos niveles de fertilización.

3.2.3 Efecto de la competencia entre especies de hongos micorrizógenos

Tratando de conocer la capacidad infectiva de *Glomus tenue* cuando se aplicaban diferentes inóculos, Sainz *et al.* (1989) diseñaron un experimento en el que los factores fueron el tipo de suelo, la fertilidad del suelo, uno de tres inóculos (*G. mosseae*, *G. fasciculatus* o *G. macrocarpum*) y *Trifolium pratense* L. como planta hospedera. Sus resultados señalan que la competitividad depende del tipo de suelo y de la fertilidad del sitio. Si compete con *G. mosseae* se suprime la colonización de *G. tenue* en altos contenidos de P. Si está presente *G. fasciculatus* bajo ninguna fertilidad coloniza las raíces *G. tenue*, pero si está presente *G. macrocarpum* quien domina es *G. tenue*. Por lo anterior y debido al efecto benéfico de los hongos micorrizógenos, los autores sugieren que el contar con un inóculo mixto puede asegurar el mejoramiento en el crecimiento de los cultivos de *T. pratense*. *G. tenue* por su parte, presenta

una alta efectividad al aumentar el crecimiento de su hospedero, pero poco se ha estudiado la competencia que establece con otros hongos para colonizar una raíz

Por otra parte, debido a que se cree que puede existir un antagonismo entre las hifas presentes en la rizósfera y las hifas que están dentro de la raíz, Pearson *et al.* (1993) trataron de determinar la competencia que se presenta entre *Glomus* sp. y *Scutellospora calospora* durante la formación de la micorriza. Ellos encontraron que el porcentaje de colonización de *Glomus* sp. se reduce en presencia de *S. calospora*, ya que esta última toma más fotosintatos del hospedero (tiene mayores requerimientos de C), mientras que *Glomus* sp. no es capaz de proporcionarle al hospedero P si se encuentra en suelos con niveles bajos o moderados de este elemento. Por lo anterior, se puede señalar que cada endófito tiene una función particular dependiendo de las características del sitio.

3.2.4 Influencia de la asociación micorrizica en el desarrollo de vegetación sujeta a interacciones competitivas

Existen pocos estudios referentes a la influencia de los hongos micorrizógenos arbusculares en las relaciones competitivas entre las plantas y más aún entre las especies tropicales.

Allen y Allen (1984) observaron que el inóculo micorrizico regula las interacciones competitivas que se presentan entre una especie anual pionera (*Salsola kali* L) y dos especies de pastos (*Agropyron smithii* (Pursh) Scrib. y Smith y *Boutelloua gracilis*) en una región semiárida del oeste de Estados Unidos. Ellos concluyeron que las asociaciones micorrizicas influyen en la interacción competitiva que se establece entre especies de diferentes estadios sucesionales; además de tener gran relevancia en la tasa de reemplazamiento de individuos durante la sucesión.

Probando el efecto de la inoculación micorrizica en plantas anuales sujetas a competencia con pastos en un suelo pobre en inóculo micorrizico, Allen y Allen (1986) llevaron a cabo un estudio en pastizales secos del suroeste de Wyoming, Estados Unidos, monitoreando el potencial de presión del xilema, el potencial hídrico del suelo y la resistencia estomática. Sus

resultados indican que los hongos micorrizógenos reducen la resistencia de las raíces a la captura de agua, así como la resistencia estomática de *Agropyron smithii*, lo que da como resultado un relajamiento en la competencia que tiene esta especie con plantas anuales. Concluyen también que la efectividad que presentan los hongos micorrizógenos en estos sistemas está determinada por la presencia del agua.

Por otro lado, Allen y Allen (1988) al hacer una revisión sobre diversos trabajos realizados sobre la competencia y la influencia de las micorrizas en esta interacción, determinaron que las micorrizas están involucradas en la regulación de la competencia entre especies con diferentes respuestas a los hongos micorrizógenos (dependencia micorrizica diferencial). Los autores señalan que es necesario incluir a los hongos micorrizógenos en los experimentos de competencia, para obtener un resultado más verídico, además de tomar en cuenta los factores abióticos (humedad, temperatura, etc.) y bióticos (depredación, herbivoría etc.) involucrados.

En cuanto a la transferencia de nutrimentos que se presenta entre plantas en interacciones competitivas, Ocampo (1986) realizó un estudio donde determinó la transferencia de nutrimentos a través de las hifas de estos endófitos, entre plantas micotróficas (*Sorghum vulgare* L.) y no micotróficas (*Brassica oleraceae* L.). En *B. oleraceae* se presentó una baja colonización por hongos micorrizógenos y hubo ausencia de arbusculos, lo que sugiere que no existe transporte activo de nutrimentos. Por otro lado, la presencia de micorrizas en *S. vulgare* representó un aumento en su crecimiento, por lo que su habilidad competitiva fue mayor al interaccionar con una planta no micotrófica por los nutrimentos del suelo; mientras que *B. oleraceae* fue más exitosa en ausencia de hongos micorrizógenos.

Por otro lado, es conocido que las conexiones interhifales son un suceso común entre plantas de diferentes especies, por la baja especificidad hacia el hospedero que presentan estos hongos. En este sentido Eissenstat y Newman (1990) trataron de probar si plántulas sembradas junto a plantas ya establecidas se unían por medio de sus hifas, con lo cual se podría aminorar la competencia y tener una sobrevivencia mayor. Para ello se utilizó *Plantago lanceolata* L., la cual se puso a crecer en las cercanías de plantas adultas en presencia de micorrizas. Los resultados de este trabajo muestran que las plántulas se colonizan más

rápidamente si se encuentran cerca una planta adulta micorizada. No se presentó ningún efecto en la competencia entre las plantas ya establecidas y las plántulas, por lo tanto, es posible suponer que las micorrizas pueden aminorar la competencia entre plantas.

Por su parte, Hartnett *et al.* (1993) realizaron un estudio de competencia intra e interespecífica entre dos especies de plantas en diferentes densidades, una micotrófica obligada *Andropogon gerardii* Vitman y otra micotrófica facultativa *Elymus canadensis* L. Ellos encontraron que la presencia de micorrizas alteró significativamente el crecimiento y la respuesta a los vecinos en ambas especies, pero las micorrizas privaron de nutrimentos al competidor menos dependiente de tal asociación, por lo que en *A. gerardii* las micorrizas incrementaron su éxito competitivo, el cual se aminoró al aumentar la densidad de plantas. Con esto se demuestra que, el efecto de la competencia depende también del grado de dependencia micorrizica, así como de la densidad de plantas presentes.

West (1996) trabajando con *Holcus lanatus* y *Dactylis glomerata*, dos especies de pasto que coexisten en los mismos ambientes, determinó la influencia que ejercen los hongos micorrizógenos en su habilidad competitiva tanto en monocultivos como en policultivos. Los resultados mostraron que las dos especies presentaron mayor biomasa en monocultivos si están inoculadas con hongos micorrizógenos y al aumentar la competencia ésta se reduce. Mientras que en policultivos la presencia de micorrizas aumentó la biomasa de vástagos en *H. lanatus*, especie agresiva que se ve más favorecida con la inoculación a altas densidades.

3.2.5 Hongos micorrizógenos en zonas tropicales de México

En México el estudio de las asociaciones ecológicas entre plantas y hongos micorrizógenos arbusculares está en su fase inicial, por lo que es incipiente.

En las dunas costeras de El Morro de La Mancha, Veracruz, Salas (1994) determinó que en dos especies pioneras presentes en el mismo hábitat, la presencia de hongos micorrizógenos le confirió ventajas competitivas a la especie más dependiente de la micorrización, afectando negativamente a la otra especie. En este mismo sitio, Corkidi (1996) determinó la condición micorrizica de especies pertenecientes a diferentes estadios

sucesionales, encontrando que el 97% de las especies que trabajó presentaron colonización, aún aquellas que anteriormente habían sido clasificadas como no micorrízicas. Además encontró incrementos en la producción de biomasa en especies de plantas que se desarrollan en los primeros estadios sucesionales al inocularlas con hongos micorrizógenos

En la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco, Huante *et al.* (1993) determinaron que las especies vegetales de selva madura se beneficiaron con la colonización micorrízica, en términos de biomasa, tasa relativa de crecimiento y área foliar, lo cual no se detectó en especies pioneras de la misma selva.

Lingane (1993) determinó el potencial de colonización de hongos micorrizógenos arbusculares en un pastizal inducido y en un campo cultivado en Los Tuxtlas, Ver. Al comparar el régimen de perturbación y la influencia de las micorrizas, dicha autora encontró un nivel de colonización significativamente mayor en el pastizal. En el campo cultivado se encontraron 41.1% de especies no micotróficas mientras que en el pastizal se presentaron 1.5%, lo que indica que las prácticas agrícolas aplicadas a los cultivos (arado, presencia de cultivos mixtos y precultivos con plantas no micotróficas, aplicación de altos niveles de fertilizantes y fungicidas) son factores que pueden afectar a las micorrizas.

Con respecto a la colonización de raíces de *Piper* spp. por hongos micorrizógenos en la selva tropical húmeda de Los Tuxtlas, Veracruz, Pérez y Vázquez-Yanes (1985) encontraron baja colonización de hongos micorrizógenos arbusculares y los autores lo atribuyeron a la historia de vida de las especies, ya que todas son elementos pioneros en la selva.

4. Zona de estudio

4.1 Localización

La estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", está localizada en la vertiente del Golfo de México, enclavada en las estribaciones del volcán San Martín, al SE del estado de Veracruz. Está ubicada entre los 95 04' y 95 09' de longitud Oeste y 18 34' y 18 36' de latitud Norte, a una altitud de 150 a 530 m s.n.m. (Figura 1) (Lot-Helgueras 1976).

La estación cuenta con 700 hectáreas de superficie, 100 de las cuales se encuentran alteradas por actividades humanas, principalmente por la agricultura y la ganadería (Ibarra y Sinaca 1987).

4.2 Clima

El clima de esta región, según la clasificación de Köppen modificada por García (1981), es Af(m)w"(i)"g, con una precipitación promedio anual de 4,725.2 mm. La temperatura máxima es de 32.28 C y la mínima es de 16.4 C, con una media de 24.3 C.

El clima está determinado por la orografía; es cálido y subhúmedo en los planos y templado y húmedo en la cima de las montañas (García 1988).

4.3 Geología y suelos

No existen trabajos sobre la geología de este sitio, aunque ha sido señalado que durante el Terciario superior apareció la sierra volcánica de "Los Tuxtlas", compuesta por rocas basálticas y andesíticas con cenizas volcánicas y algunas veces afloramientos de rocas sedimentarias (Ríos-Macbeth 1952, García 1988).

En cuanto a los suelos, los estudios también son escasos, pero el trabajo más reciente realizado por Gutiérrez-Ruiz y Sommer-Cervantes (en prep.) indican que los suelos son jóvenes con perfiles poco desarrollados. El suelo es un andosol, aunque en algunas zonas hay ultisoles; es ácido o poco ácido con pH entre 5.3 y 6.8, de textura arenosa, limosa

y arcillo-limosa y con intercambio catiónico de 5.2 a 46.9, que domina sobre el intercambio aniónico en su fracción coloidal.

Al parecer los suelos no constituyen la reserva principal de nitrógeno, fósforo y potasio, ya que la abundancia de estos elementos es mínima, sin embargo no se observan síntomas de deficiencia de fósforo en la vegetación. Aunque en algunas zonas existe abundante materia orgánica en los primeros centímetros de profundidad (varía entre 1.64 y 11.11%), en general en la zona hay infertilidad del suelo dada por toxicidad de aluminio y manganeso y por deficiencia de calcio y magnesio (Gutiérrez-Ruiz y Sommer-Cervantes en prep.).

4.4 Vegetación

La vegetación presente en esta zona es la selva alta perennifolia (Miranda y Hernández X. 1963). Hay un "mosaico" de vegetación formado por diferentes etapas sucesionales, que estando sujetas a una elevada tasa de perturbación, hacen predominar etapas sucesionales iniciales afectadas por las abruptas pendientes, la escasez de suelo y por la fuerte acción de los vientos (Ibarra 1985).

Existe una gran complejidad estructural de la vegetación tanto vertical como horizontal, así como una gran heterogeneidad en la altura del dosel. La altura promedio del dosel es de 15 m, pero alcanza hasta 30 a 35 m de altura (Purata 1986, Bongers *et al.* 1988). En el dosel domina *Nectandra ambigens*, en la parte media *Pseudolmedia oxyphyllaria* y en el sotobosque *Astrocaryum mexicanum* (Bongers *et al.* 1988).

Las familias vegetales mejor representadas en número de especies de un total de 118 son: Araceae, Bignoniaceae, Bromeliaceae, Compositae, Cyperaceae, Euphorbiaceae, Gramineae, Lauraceae, Leguminosae, Moraceae, Orchidaceae, Piperaceae, Polypodiaceae, Rubiaceae y Solanaceae. Además existen 10 especies de palmas que forman parte importante de la fisonomía de esta comunidad (Ibarra y Sinaca 1987).

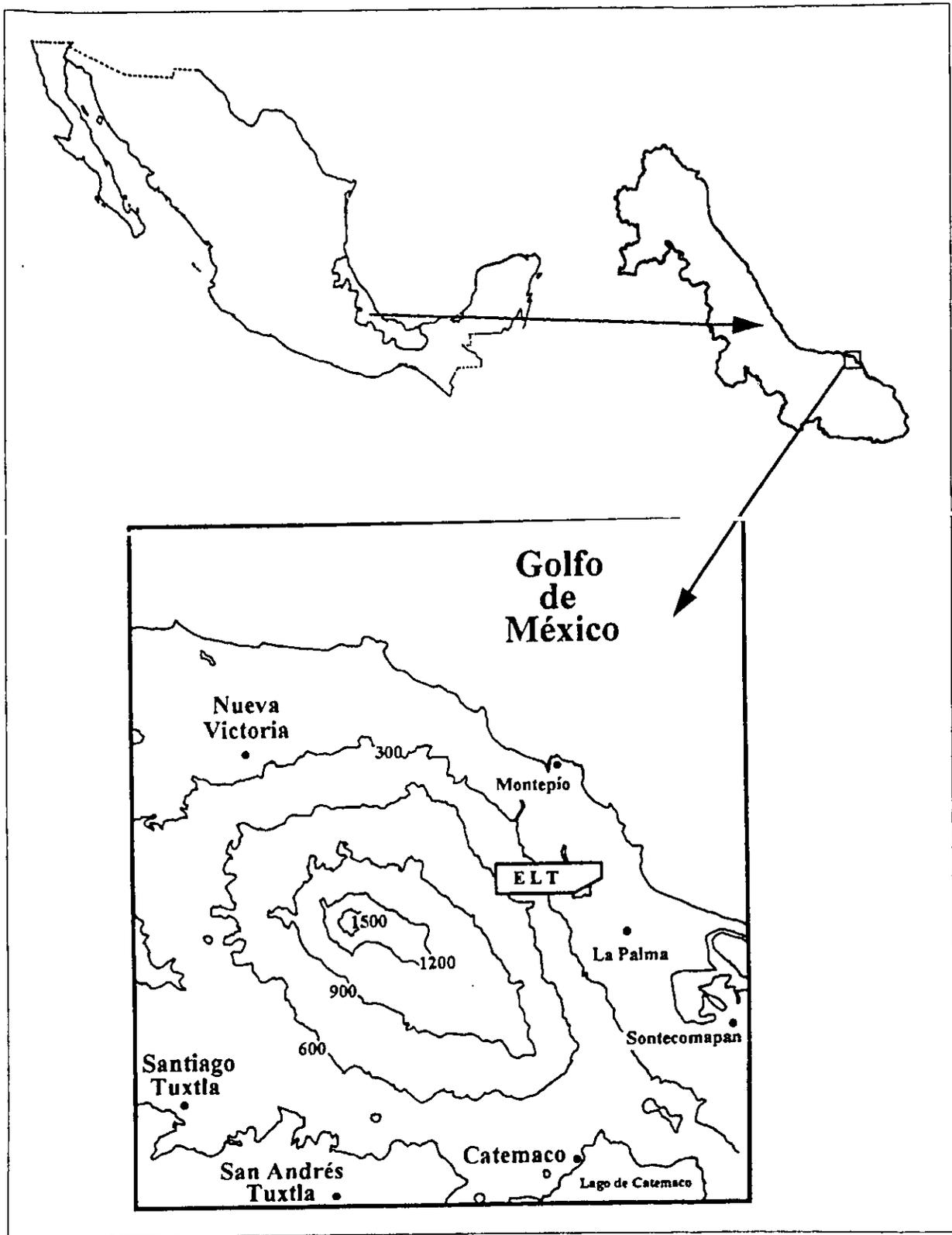


Figura 1. Localización de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" Veracruz, (ELT) tomado de González *et al.* 1997.

5. Las especies seleccionadas

Las especies que fueron seleccionadas para este trabajo son *Heliocarpus appendiculatus* (Tiliaceae) y *Stemmadenia donnell-smithii* (Apocynaceae).

H. appendiculatus es una planta heliófila de rápido crecimiento, llega a medir entre 15 y 25 m y alcanza la madurez rápidamente. Produce una gran cantidad de semillas, además de presentar gran plasticidad en estadio de plántula (Purata 1986, González 1996). Es considerada una especie pionera temprana (Martínez-Ramos 1985).

Por otra parte, *S. donnell-smithii* es una especie dispersada por aves, se establece en pastizales abiertos (González 1996) y en los claros y bordes de la selva, así como en corredores riparios. *S. donnell-smithii* es más tolerante a la sombra, presenta crecimiento más lento, produce menos semillas pero de mayor tamaño que *H. appendiculatus*, además de poseer defensas químicas contra herbívoros. Está considerada como especie pionera tardía (Martínez-Ramos 1985).

6. Referencias bibliográficas

- Abbott L.K. y A.D. Robson. 1991. Factors influencing the occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizas. **Agric. Ecosys. Environ.** **35**: 121-150.
- Ackerly D.D. 1993. **Phenotype plasticity and the scale of environmental heterogeneity: studies of tropical pioneer trees in variable light environments.** Harvard University. 458.
- Allen B.E. y M.F. Allen. 1984. Competition between plants of different successional stages: mycorrhizae as regulators. **Can. J. Bot.** **62**: 2625-2629.
- Allen B.E. y M.F. Allen. 1986. Water relations of xeric grasses in the field: interactions of mycorrhizas and competition. **New Phytol.** **104**: 559-571.
- Allen B.E. y M.F. Allen. 1988. The mediation of competition by mycorrhizae in successional and patchy environments. En: **Perspectives on Plant Competition.** Grace, J.B., y D. Tilman (eds.). Academic Press, Londres. 366-384.
- Allen B.E. y M.F. Allen. 1990. The mediation of competition by mycorrhizae in successional and patchy environments. En: **Perspectives on Plant Competition.** Grace J.B. y D. Tilman (eds.). Academic Press, Londres. 366-384.
- Allen M.F. 1991. **The ecology of mycorrhizae.** Cambridge University Press. N.Y. 184.
- Begon M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1987. **Ecología, Individuos, Poblaciones y Comunidades.** Omega, Barcelona. 886.
- Boerner R.E.J. 1986. Seasonal nutrient dynamics, nutrient resorption, and mycorrhizal infection intensity of two perennial forest herbs. **Amer. J. Bot.** **73(9)**: 1249-1257.
- Bongers F. y J. Popma. 1988. **Trees and gaps in a mexican tropical rain forest: species differentiation in relation to gap associated environmental heterogeneity.** Tesis doctoral. Utrecht, Holanda. 185.
- Bongers F., J. Popma, J. Meave del Castillo y J. Carabias. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. **Vegetation** **74**: 55-80.
- Bowen G.D. 1980. Mycorrhizal roles in tropical plants and ecosystems. En: **Tropical Mycorrhiza Research.** Mikola P. (ed.). Clarendon Press, Oxford. 165-190.
- Brokaw N.V.L. 1985. Treefalls: frequency, timing and consequences. En: **The ecology of a tropical forest. Seasonal rhythms and long-term changes.** Leigh, E.G. Jr., A.S. Rand y D.M. Windsor (eds.). Smithsonian Institution Press, Washington D.C. 101-108.
- Chesson P.L. y T.J. Case. 1986. Overview: Nonequilibrium Community Theories: Chance, Variability, History, and Coexistence. En: **Community Ecology.** Diamond J. y T.J. Case (eds.). Harper y Row, Publishers Inc. N.Y. 229-239.
- Connell J.H. 1978. Diversity in Tropical Rain Forest and Coral Reefs. **Science** **199**: 1302-1310.
- Connell J.H. 1990. Apparent versus "real" competition in plants. En: **Perspectives on Plant Competition.** Grace, J.B. y D. Tilman (eds.). Academic Press, Londres. 9-26.
- Corkidi A.L. 1996. **Ecofisiología de asociaciones micorrizicas arbusculares en especies pioneras de un ecosistema de dunas costeras del Golfo de México.** Tesis de doctorado, Facultad de Ciencias, UNAM.

Cooperband L.R., R.E. Boerner y T.J. Logan. 1994. Humid tropical leguminous tree and pasture grass responsiveness to vesicular-arbuscular mycorrhizal infection. **Mycorrhiza** 4:233-239.

Declerck S., C. Plenchette y D.G. Strullu. 1995. Mycorrhizal dependency of banana (*Musa acuminata*, AAA group) cultivar. **Plant and Soil** 176: 183-187.

Douds Jr. D. 1994. Relationship between hyphal and arbuscular colonization and sporulation in a mycorrhiza of *Paspalum notatum* Flugge. **New Phytol.** 126: 233-237.

Eissenstat D.M. y E.I. Newman 1990. Seedling establishment near large plants effects of vesicular-arbuscular mycorrhizas on the intensity of plant competition. **Func. Ecol.** 4: 95-99.

Evans D.G. y M.H. Miller. 1990. The role of the external mycelial network in the effect of soil disturbance upon vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization of maize. **New Phytol.** 114: 65-71.

Gange A.C., V.K. Brown y G.S. Sinclair. 1993. Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi: a determinant of plant community structure in early succession. **Func. Ecol.** 7: 616-622.

García A.M.C. 1988. **Landscape ecological approach for forest conservation. A case in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico.** Tesis (maestría) International Institute for Aerospace Survey and Earth Sciences (ITC). Enschede, Holanda. 163.

García E. 1981. **Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana).** 3a. de México. 252.

Gavito M.E. y L. Varela. 1995. Response of "criollo" maize to single and mixed species inocula of arbuscular mycorrhizal fungi. **Plant and Soil** 176: 101-105.

Gerdemann J.W. 1975. Vesicular-arbuscular mycorrhizae. En: **The Development and Function of Roots.** Torrey J.G. y D.T. Clarkson (eds.) Academic Press, Inc. Londres. 575-591.

Goldberg D.E. y K. Landa. 1991. Competitive effect and response: hierarchies and correlated traits in the early stages of competition. **J. Ecol.** 79: 1013-1030.

Gómez-Pompa A. y C. Vázquez-Yanez. 1985. Estudios sobre la regeneración de selvas en regiones cálido-húmedas de México. En: **Investigaciones sobre la regeneración de selvas antes de Veracruz, México.** Gómez-Pompa A. y S. Del Amo (eds.). Vol. II. Ed. Alhambra, México D.F. 1-25.

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

González M.R. 1996. **Establishment of three rain forest species along the riparian corridor-pasture gradient in Los Tuxtlas, Mexico.** Tesis de doctorado. Universidad Harvard, Cambridge Massachusetts. 503.

Graham J.H., D.M. Eissenstat y D.L. Drouillard. 1991. On the relationship between a plant's mycorrhizal dependency and the rate of vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization. **Func. Ecol.** 5: 773-779.

Grime J.P., J.M.L. Mackey, S.H. Hillier y D.J. Read. 1987. Floristic diversity in a model system using experimental microcosms. **Nature** 328: 420-422.

Grime J.P. 1977. **Plant Strategies and Vegetation Processes.** John Wiley y Sons, Chichester, Reino Unido.

Guadarrama C. M. P. 1993. **Distribución y Abundancia de esporas de hongos micorrízicos arbusculares en una selva húmeda tropical.** Tesis de Licenciatura, Fac. de Ciencias, UNAM. 72.

Gurevitch J., P. Wilson, J.L. Stone, P. Teese y R.T. Stoutenburgh. 1990. Competition among old-field perennials at different levels of soil fertility and available space. **J. Ecol.** **78**: 727-744.

Gutiérrez-Ruiz M. e I. Sommer-Cervantes. Características físicas y químicas de los suelos de la selva tropical húmeda. En: **Productividad y ecología del suelo en la selva tropical húmeda**. Naranjo E. y Álvarez-Sánchez J. (eds.). En preparación.

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

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

Hartnett D.C., B.A. Hetrick, G.W. Wilson y D.Gibson. 1993. Mycorrhizal influence on intra-and interspecific neighbour interactions among co-occurring prairie grasses. **J. Ecol.** **81**: 787-795.

Hassell M.P. 1976. **The Dynamics of competition and Predation**. Edward Arnold, Londres. 68.

Hayman D.S., A.M. Johnson y I. Ruddlesdin. 1975. The influence of phosphate and crop species on endogone spores and vesicular-arbuscular mycorrhiza under field conditions. **Plant and Soil** **43**: 489-495.

Huante P., E. Rincón y E. Allen. 1993. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizae on seedling growth of four tree species from the tropical deciduous forest in Mexico. **Mycorrhiza** **2**: 141-145.

Hubbell S.P. y R.B. Foster. 1987. La estructura espacial en gran escala de un bosque neotropical. En: **Ecología y ecofisiología de plantas en los bosques mesoamericanos**. Clark, D.A., R. Dirzo y N. Fetcher (eds.). **Revista de Biología Tropical** **35** (suplemento 1): 7-22.

Ibarra M.G. 1985. **Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México**. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias UNAM. 264.

Ibarra M.G. y Sinaca C.S. 1987. Listado florístico de México VII. Estación de Biología tropical Los Tuxtlas Veracruz. **Instituto de Biología, UNAM**. 51.

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

Janos D.P. 1980b. Vesicular-arbuscular mycorrhizae affect lowland tropical rain forest plant growth. **Ecology** **61**(1): 151-162.

Jasper D.A., L.K. Abbott y A.D. Robson. 1991. The effect of soil disturbance on vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soils from different vegetation types. **New Phytol.** **118**: 471-476.

Kozłowski T.T., P.J. Kramer y S.G. Pallardy. 1991. **The physiological ecology of woody plants**. Academic Press, Inc. Londres. 657.

Lingane A. 1993. **Vesicular-arbuscular mycorrhizae in tropical agroecosystems: the effects of agricultural practices on colonization potentials**. Tesis de licenciatura, Universidad de Harvard, Cambridge, Massachusetts. 61.

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

Louda S.M., K.H. Keeler y R.D. Holt. 1990. Herbivore influences on plant performance and competitive interactions. En: **Perspectives on Plant Competition**. Grace, J.B. y D. Tilman (eds.). Academic Press, Londres. 413-438.

Manjunath A. y M. Habte. 1991. Relationship between mycorrhizal dependency and rate variables associated with P uptake, utilization and growth. **Commun.Soil.Sci.Plant Anal.** **22(3y4)**: 1423-1437.

Marshall B. y J.R. Porter. 1991. **Concepts of nutritional and environmental interactions determining interactions with nutrition and environment**. Cambridge University Press, N.Y.

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

Martínez-Ramos M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. **Bol.Soc.Bot. México** **54**: 179-224.

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

Molofsky J. y B.L. Fisher. 1993. Habitat and predation effects on seedling survival and growth in shade-tolerant tropical trees. **Ecology** **74(1)**: 261-265.

Ocampo J.A. 1986. Vesicular-arbuscular mycorrhizal infection of "host" and "non-host" plants: effect on the growth responses of the plants and competition between them. **Soil Biol. Biochem.** **18(6)**: 607-610.

Oliver C.D. y B.C. Larson. 1990. **Forest stand dynamics**. Mc Graw-Hill, Inc. N.Y. 467.

Pearson J.N., L.K. Abbott y D.A. Jasper. 1993. Mediation of competition between two colonizing VA mycorrhizal fungi by the host plant. **New Phytol.** **123**: 93-98.

Pérez G.M. y C. Vázquez-Yanes. 1985. Presencia de micorrizas vesículo-arbusculares en especies de Piper de Los Tuxtlas, Ver, Mex. **Biotica** **10(2)**: 223-228.

Pianka E.R. 1979. **Evolutionary Ecology**. Harper y Row, N.Y.

Purata S. 1986. **Studies on secondary succession in Mexican Tropical Rain Forest**. Tesis doctoral, Institute of Ecological Botany. Universidad Uppsala, Suecia. 34.

Read D.J. 1993. Plant-microbes mutualism and community structure. En: **Biodiversity and Ecosystems Function**. E.D. Schwope y H.A. Mooney (eds.). Ecology Studies 99, Springer-Verlag N.Y. 181-209.

Ríos-Macbeth F. 1952. Estudio geológico de la región de Los Tuxtlas, Veracruz. **Asoc. Mex. Geol. Petrol. Bol.** **4**: 325-376.

Sainz M.J., A. Vilariño y J. Arines. 1989. Competition between *Glomus tenue* and some coarse fungi for colonizing red clover roots in acid soils. **Agric. Ecosys. Environ.** **29**: 337-340.

Salas B.M. 1994. **Efecto de las micorrizas vesículo-arbuscular en la competencia por nutrimentos entre dos especies pioneras de dunas costeras del Morro de la Mancha, Veracruz**. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. 123.

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

Taiz L. y E. Zeiger. 1991. **Plant physiology**. The Benjamin Cummings Publishing Company, Inc. California. 565.

Tilman D. 1982. **Resource Competition and Community Structure**. Princeton University Press. Londres. 296.

Tilman D. 1986. Resource, competition and the dynamics of plant communities. En: **Plant Ecology**. M. Crawley (ed.). Blackwell Scientific Publication. Londres. 51-75.

Tilman D. 1990. Constraints and trade-off: towards a predictive theory of competition and succession. **Oikos** **58**: 3-15.

Vázquez-Yanes C. y A. Orozco-Segovia. 1984. Ecophysiology of seed germination in the tropical humid forest of the world: a review. En: **Physiological Ecology of plants of the wet tropics**. Medina E., H.A. Mooney y C. Vázquez-Yanes (eds.). D.R.W. Junk Publishers, Boston. 37-50.

Vázquez-Yanes C. y A. Orozco-Segovia. 1987. Fisiología ecológica de semillas en la estación de biología tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México. **Rev.Biol.Trop.** **35 (supl.1)**: 85-96.

Vázquez-Yanes C. 1980. Notas sobre la autoecología de los árboles pioneros de rápido crecimiento de la selva tropical lluviosa. **Trop. Ecol.** **21(1)**: 103-112.

Wilson S.D. y J.M. Shay. 1990. Competition, fire, and nutrient in a mixed-grass prairie. **Ecology** **71(5)**: 1959-1967.

Wilson S.D. y D. Tilman. 1991. Components of plant competition along an experimental gradient of nitrogen availability. **Ecology** **72(3)**: 1050-1063.

Wilson S.D. y D. Tilman. 1993. Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. **Ecology** **74(2)**: 599-611.

West H.M. 1996. Influence of arbuscular mycorrhizal infection on competition between *Holcus lanatus* and *Dactylis glomerata*. **J. Ecol.** **84**: 429-238.

7. Efecto de los hongos micorrizógenos en la habilidad competitiva de dos especies arbóreas de diferente estadio sucesional.

7.1 Resumen

En el presente trabajo se determinó el efecto de los hongos micorrizógenos arbusculares en el crecimiento y sobrevivencia de plántulas de dos especies arbóreas de diferente estadio sucesional (*Heliocarpus appendiculatus* y *Stemmadenia donnell-smithii*), bajo condiciones de competencia intra e interespecífica.

Se realizó un experimento en un invernadero de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Ver., teniendo como factores experimentales el efecto de la competencia (ausencia de competencia, competencia intraespecífica y competencia interespecífica) y la inoculación con hongos micorrizógenos (presencia y ausencia). Se realizó un análisis de crecimiento considerando las siguientes variables: peso seco de raíz, tallo y hojas, peso seco total, proporción de raíz, de tallo y de hojas, proporción raíz-vástago, tasa de crecimiento relativa, área foliar, proporción de área foliar, área foliar específica y tasa de asimilación neta. Además se determinó el porcentaje de colonización, la intensidad de la competencia intraespecífica e interespecífica y las curvas de sobrevivencia para cada especie por tratamiento.

La presencia de micorrizas mejoró la capacidad competitiva y la sobrevivencia en ambas especies. Los resultados indicaron que el crecimiento de *H. appendiculatus* es independiente de la presencia de micorrizas aunque presenta altos porcentajes de colonización, mientras que *S. donnell-smithii* mostró altas tasas de crecimiento al inocular con hongos micorrizógenos, pero bajos porcentajes de colonización, lo cual indica que el porcentaje de colonización por hongos micorrizógenos en ambas especies, no es una variable importante en determinar la efectividad de los endófitos.

7.2 Introducción

Los sistemas tropicales son heterogéneos en estructura y composición florística, siendo los disturbios naturales un factor importante en el mantenimiento de esa heterogeneidad, así como de la biodiversidad existente (Brokaw 1985). Los claros formados por los disturbios son importantes para que una gran variedad de especies completen su ciclo de crecimiento y ocurra un proceso de regeneración natural (Kozlowski *et al.* 1991). En la selva de "Los Tuxtlas", Ver. los disturbios naturales generalmente son provocados por la caída de árboles o ramas debido a las lluvias y los vientos que ocurren durante la época de "nortes", ocasionando la apertura de claros en el dosel (Soto 1976).

Un efecto inicial del disturbio en el sotobosque es el incremento en la disponibilidad de luz, nutrimentos, temperatura del suelo y del aire y en la velocidad de evaporación, así como decremento en la humedad relativa (Brokaw 1985, Martínez-Ramos 1985). Bajo estas condiciones las especies pioneras se desarrollan rápidamente debido a sus características de historia de vida; son heliófilas con una gran superficie foliar, tienen altas tasas de transpiración y poca inversión a tejido leñoso.

El establecimiento de las especies pioneras depende de la composición del banco de semillas del sitio y del resultado de la competencia con las especies herbáceas (Vázquez-Yanes 1980). Además, la apertura de claros en la selva altera la densidad de propágulos de los hongos micorrizógenos arbusculares, lo que causa una disminución del inóculo micorrízico que puede modificar las interacciones planta-hongo (Evans y Miller 1990, Jasper *et al.* 1991); ya que estos endófitos tienen un efecto fisiológico importante sobre la planta hospedera al incrementar la asimilación de nutrimentos que estimulan el crecimiento.

Se ha documentado que al modificarse las poblaciones de hongos micorrizógenos se afecta la habilidad competitiva de las especies en las comunidades vegetales, al presentarse una disminución o ganancia en biomasa por efecto de tal competencia (Allen y Allen 1990). También se ha mencionado que, la presencia de hongos micorrizógenos causan un relajamiento de los efectos negativos de la competencia en las especies suprimidas, lo que trae consigo un incremento en la diversidad vegetal (Grime *et al.* 1987). Debido a esto, el reemplazamiento de las especies cuando ocurre la sucesión vegetal y el curso mismo de la

sucesión, pueden estar afectados por los cambios en las relaciones micorrízicas a lo largo del tiempo. Janos (1980) señala que al inicio de la colonización de un sitio las especies primeras colonizadoras son no-micótrofas, posteriormente se establecen las micótrofas facultativas y cuando la vegetación ya se restableció las plantas micótrofas obligadas son las dominantes.

El objetivo de este trabajo fue conocer el efecto de la presencia de los hongos micorrizógenos arbusculares en el crecimiento de plántulas de árboles pioneros cuando se encuentran en presencia de un competidor de su misma especie y de diferente especie. Las especies utilizadas fueron *Heliocarpus appendiculatus*, considerada especie pionera temprana y *Stemmadenia donnell-smithii* especie pionera tardía (Martínez-Ramos 1985). Ambas especies coexisten en sitios perturbados como son los claros, los bordes de la selva y los corredores riparios. Se esperaba que *S. donnell-smithii* cuando interacciona con un vecino de *H. appendiculatus* obtuviera mayores beneficios, en términos de su crecimiento y sobrevivencia, de la colonización por hongos micorrizógenos arbusculares, con respecto a *H. appendiculatus*.

7.3 Materiales y métodos

Se utilizaron dos especies pioneras: *Heliocarpus appendiculatus* Turcz. Tiliaceae (pionera temprana sensu Martínez-Ramos 1985) y *Stemmadenia donnell-smithii* (Rose) Woodson Apocynaceae (pionera tardía sensu Martínez-Ramos 1985). Para mayores detalles, ver la descripción en el Capítulo 5.

En mayo de 1994 se sembraron en arena estéril semillas de *H. appendiculatus* y *S. donnell-smithii*. Para la cosecha inicial, tres meses después se tomaron 30 plántulas de cada especie, se cortaron en raíz, tallo y hojas y fueron secadas por 48 horas en un horno a 80°C. A las hojas antes de ser secadas se les midió su área foliar en un medidor AT Delta-T Devices LTD. De cada especie se seleccionaron 200 plántulas de talla similar, sin daño aparente para el montaje del experimento.

El sustrato utilizado fue una mezcla estéril 3:1 de suelo-arena (para obtener un buen drenaje) colocado en macetas de 2kg. La esterilización de la mezcla de suelo-arena se

realizó en autoclave sin presión por una hora, reposando 24 horas y volviendo a meterla una hora más en autoclave (Varela com.per.).

Los hongos micorrizógenos arbusculares utilizados para la inoculación (150 esporas por maceta) se obtuvieron por propagación de esporas a partir de muestras de suelo de selva realizadas en enero de 1994, utilizando pasto inglés (*Festuca arundinacea*, *F. rubragenuina*, *F. rubia fallax*, *Lolium perenne* y *Agrostis tenuis*) como planta trampa. Se llevó a cabo una homogeneización del suelo y se inocularon las plántulas que tenían el tratamiento correspondiente. El uso del inóculo de selva se utilizó porque se ha encontrado que la colonización con el mismo tiene mejores efectos en el crecimiento de las plantas a nivel de invernadero, respecto a la colonización con esporas de especies obtenidas a partir de cultivos puros (Allen y Allen 1984, Jasper *et al.* 1991, Edathil *et al.* 1996).

7.3.1 Diseño experimental

Para cada especie se realizó un diseño experimental con dos factores: competencia con tres niveles (ausencia de competencia, competencia intraespecífica, competencia interespecífica) y micorrizas con dos niveles (inoculación con hongos micorrizógenos y sin inoculación).

En cada maceta, dependiendo del tratamiento, se colocó una plántula (en el caso de ausencia de competencia), dos plántulas de la misma especie (cuando se trataba de competencia intraespecífica) y dos plántulas de diferentes especies (si el tratamiento era competencia interespecífica) en las combinaciones abajo descritas.

Los tratamientos fueron:

Heliocarpus appendiculatus:

Ausencia de competencia *Heliocarpus* (a), ausencia de competencia e inoculación con hongos micorrizógenos *Heliocarpus* (am), presencia de competencia intraespecífica *Heliocarpus-Heliocarpus* (aa), presencia de competencia intraespecífica e inoculación con

hongos micorrizógenos *Heliocarpus-Heliocarpus* (aam), presencia de competencia interespecífica *Heliocarpus-Stemmadenia* (ab), presencia de competencia interespecífica con hongos micorrizógenos *Heliocarpus-Stemmadenia* (abm).

Stemmadenia donnell-smithii:

Ausencia de competencia *Stemmadenia* (a), ausencia de competencia e inoculación con hongos micorrizógenos *Stemmadenia* (am), presencia de competencia intraespecífica *Stemmadenia-Stemmadenia* (aa), presencia de competencia intraespecífica e inoculación con hongos micorrizógenos *Stemmadenia-Stemmadenia* (aam), presencia de competencia interespecífica *Stemmadenia-Heliocarpus* (ab), presencia de competencia interespecífica con hongos micorrizógenos *Stemmadenia-Heliocarpus* (abm).

La letra entre paréntesis significa el tratamiento y fue utilizada en las gráficas realizadas.

Cada tratamiento tuvo 25 repeticiones, por lo cual se utilizaron en total 200 plántulas de cada especie; se realizaron observaciones quincenales de la mortalidad y se cosecharon después de 6 meses. Se cortaron las hojas y se midió el área foliar de cada plántula con un medidor de área foliar AT Delta-T Devices LTD; cada plántula se separó en raíces, tallos y hojas, las cuales fueron secadas durante 48 horas en un horno a 80°C y pesadas en una balanza analítica para obtener el peso seco.

Por otro lado, después de obtener su peso, las raíces fueron rehidratadas y teñidas con el método de Phillips y Hayman (1973) para determinar el porcentaje de colonización micorrízica por la técnica de McGonigle *et al.* (1990).

7.4 Análisis de resultados

7.4.1 Crecimiento

Se realizó un análisis de crecimiento clásico (Hunt 1982), utilizando las variables:

R, peso seco promedio de la raíz (g)

T, peso seco promedio del tallo (g)

H, peso seco promedio de hojas (g)

PST, peso seco promedio total (g)

$$PST = R + T + H$$

PR, proporción de peso total de raíz

$$PR = R/PST$$

PT, proporción de peso total de tallo

$$PT = T/PST$$

PH, proporción de peso total de hojas

$$PH = H/PST$$

R/V, proporción raíz-vástago

$$R/V = R/T$$

AF, área foliar (cm²)

PAF (LAR), proporción de área foliar (cm² g⁻¹)

$$LAR = AF/PST$$

AFE (SLA), área foliar específica (cm² g⁻¹)

$$SLA = AF/H$$

TAN (NAR), tasa de asimilación neta (g cm² día⁻¹)

$$NAR = (PST_2 - PST_1 / T_2 - T_1) (\log AF_2 - \log AF_1 / AF_2 - AF_1)$$

TRC (RGR), tasa relativa de crecimiento (g g⁻¹ día⁻¹)

$$RGR = (\log PST_2 - \log PST_1) / (T_2 - T_1)$$

Donde: T₁ = día inicial, T₂ = día final (180 días después de T₁)

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

Se constató si las variables arriba mencionadas violaban los siguientes supuestos:

- a. Homogeneidad de varianzas (prueba de Bartlett).
- b. No correlación de medias y desviaciones estandar.
- c. Normalidad de errores (gráfica normal de probabilidad).

Las variables que violaron los supuestos fueron transformadas (Zar 1984). Se aplicó un análisis de varianza factorial (ANOVA) por medio del paquete estadístico Statistica (StatSoft 1995). Las variables que no cumplieron con los supuestos aún con la transformación fueron analizadas con un análisis de Kruskal-Wallis (StatSoft 1995). Estos análisis se realizaron para cada una de las especies, teniendo como factores la competencia (con tres niveles: ausencia de competencia, presencia de competencia intraespecífica y presencia de competencia interespecífica) y la inoculación con hongos micorrizógenos (con dos niveles: presencia y ausencia).

7.4.2 Porcentaje de colonización micorrízica

Con el fin de conocer las diferencias existentes entre el porcentaje de colonización en los distintos tratamientos, se probó el supuesto de normalidad, correlación y/o homogeneidad de varianza y posteriormente se aplicó un análisis de Kruskal-Wallis (StatSoft 1995)

7.4.3 Intensidad de la competencia

Se determinó la intensidad de la competencia, la cual indica el efecto que tienen los vecinos en restringir el crecimiento de un individuo. Esto se calculó para cada especie y cada tratamiento de competencia intraespecífica e interespecífica y en presencia y ausencia de inoculación de hongos micorrizógenos, de acuerdo con la fórmula (Wilson y Shay 1990, Wilson y Tilman 1991, 1993):

$$IC = (D_{sv} - D_{cv}) / D_{sv}$$

donde: IC es la intensidad de la competencia, D_{sv} es el diámetro del tallo promedio de las plántulas sin vecinos y D_{cv} es el diámetro del tallo promedio de las plántulas en presencia de un vecino.

Se comprobó que las variables no violaran los supuestos antes mencionados y posteriormente se aplicó un análisis de varianza factorial (ANOVA) por medio del paquete estadístico Statistica (StatSoft 1995).

7.4.4 Análisis de las curvas de sobrevivencia

Se realizó una prueba no paramétrica de Logrank de Peto y Peto para comparar la sobrevivencia de las plántulas entre los diferentes tratamientos (Pyke y Thompson 1986):

$$LR = (d_1 - E_1)^2 / E_1 + (d_2 - E_2)^2 / E_2$$

donde: LR es la prueba de proporción de probabilidad, d es el número de individuos del tratamiento j que murieron en el intervalo i , E es la mortalidad esperada.

7.5 Resultados

7.5.1 Crecimiento

7.5.1.1 *Heliocarpus appendiculatus*

En esta especie se encontró que la altura (A), el diámetro del tallo (D) y el peso seco total (PST) presentaron los valores mayores en ausencia de competencia y de micorrizas (Figura 1). Posteriormente, se realizó un ANOVA, el cual mostró diferencias significativas

entre la competencia en las tres variables y en el caso del PST se encontraron además diferencias en la interacción de ambos factores (Tabla 1). La prueba de comparación de medias de Tukey para D mostró diferencias entre la ausencia de competencia y la competencia intraespecífica, mientras que el PST mostró diferencias significativas entre el tratamiento en ausencia de micorrizas y competencia intraespecífica (Apéndice 1).

En cuanto al peso seco de las diferentes fracciones, se encontró que el peso seco de raíz (R) y de tallo (T) presentaron los valores mayores también en ausencia de competencia y de micorrizas (Fig. 1), mientras que el peso seco de hojas (H) fue mayor en presencia de competencia intraespecífica con micorrizas (Fig. 1). Las variables R y H fueron transformadas por medio de la raíz cuadrada del valor. Los ANOVAS realizados posteriormente mostraron en R diferencias significativas en cuanto a la competencia, en T se encontraron diferencias significativas con respecto a la competencia y a la interacción de competencia y micorrizas, mientras que en H se presentaron diferencias significativas en la competencia y micorrizas (Tabla 1). La prueba de Tukey mostró diferencias en el caso de R diferencias entre la plántula con competencia intraespecífica con la plántula sin competencia, en T se encontraron diferencias entre la plántula en el tratamiento control y la plántula que estaba en presencia de competencia intra e interespecífica (Apéndice 1).

Por su parte, en cuanto a la proporción de raíz (PR), de tallo (PT) y de hojas (PH) se encontró que la mayor proporción de peso en estas variables las presentaron las plántulas sujetas a la presencia de competencia interespecífica sin micorrizas (Fig. 2). Estas variables fueron transformadas con logaritmo natural y el ANOVA no mostró diferencias significativas (Tabla 1).

La proporción raíz-vástago (R/V) mostró en general mayor asignación a raíz, aunque los valores más bajos se presentaron en las plántulas en competencia intraespecífica sin micorrizas y en ausencia de competencia con micorrizas (Fig. 2); en esta variable se presentaron diferencias significativas en la interacción competencia-micorrizas, aunque la prueba de Tukey no mostró diferencias entre los factores principales.

La tasa relativa de crecimiento (RGR) en todos los tratamientos fue muy similar (Fig. 2); en este caso el ANOVA no detectó diferencias significativas (Tabla 1).

En el caso del área foliar (AF) en presencia de competencia intraespecífica sin micorrizas y en competencia interespecífica con micorrizas, los valores fueron menores (Fig. 2); para esta variable se presentaron diferencias significativas en la interacción competencia-micorrizas, pero la prueba de Tukey no mostró diferencias entre los factores principales.

La proporción de área foliar (LAR) presentó los valores menores en la plántula en ausencia de competencia y de micorrizas, así como en presencia de competencia intraespecífica sin micorrizas; en esta variable no se encontraron diferencias significativas (Fig. 3, Tabla 1).

El área foliar específica (SLA) fue analizada con un análisis de Kruskal-Wallis y no se detectaron diferencias significativas entre los factores. En el caso de la tasa de asimilación neta (NAR), ésta mostró el valor más alto en el tratamiento de competencia interespecífica con micorrizas. Los valores fueron transformados por logaritmo natural y el análisis estadístico realizado no mostró diferencias significativas (Fig. 3).

Tabla 1. Análisis factorial de varianza de *H. appendiculatus* para las variables: altura (cm) (A), diámetro (cm) (D), peso seco total (g) (PST), peso seco (g) de raíz (R)¹, tallo (T) y hojas (H)¹, proporción de peso total de raíz (PR)¹, de tallo (PT)¹ y de hojas (PH)¹, proporción raíz-vástago (RV), tasa relativa de crecimiento (g g⁻¹ día⁻¹) (RGR), área foliar (cm²) (AF), proporción de área foliar (cm² g⁻¹) (LAR)¹ y tasa de asimilación neta (g cm² día⁻¹) (NAR)¹. Donde 1=competencia, 2=micorrización, n.s.=no significativo, *p<0.05, **=p<0.01, ***=p<0.001, †=datos transformados.

Variable	Factor	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrados Medios	F	p
A	1	402.0328	2	204.5164	3.531276	*
	2	76.3973	1	76.3973	1.319112	n.s.
	1X2	328.303	2	164.1515	2.834317	n.s.
	Error	4864.9204	84	57.91572		
D	1	0.28373	2	0.141865	4.183882	*
	2	0.088793	1	0.088793	2.618670	n.s.
	1X2	0.15101	2	0.075505	2.226808	n.s.
	Error	2.848188	84	0.033907		
PST	1	71.58438	2	35.79219	5.682863	**
	2	0.81841	1	0.81841	0.129942	n.s.
	1X2	57.22818	2	28.61409	4.543169	*
	Error	529.05442	84	6.298267		
R	1	2.430528	2	1.215264	4.207991	*
	2	0.577969	1	0.577969	2.001285	n.s.
	1X2	1.012064	2	0.506032	1.752196	n.s.
	Error	24.259116	84	0.288799		
T	1	14.342994	2	7.171497	8.334770	***
	2	1.689029	1	1.689029	1.963003	n.s.
	1X2	7.060114	2	3.530057	4.102660	n.s.
	Error	72.276204	84	0.860431		
H	1	0.02237	2	0.011185	1.077413	n.s.
	2	0.001800	1	0.001800	0.173356	n.s.
	1X2	0.071348	2	0.035674	3.436194	*
	Error	0.872088	84	0.010382		
RV	1	73.0662	2	36.53310	1.649766	n.s.
	2	13.17088	1	13.17088	0.594772	n.s.
	1X2	179.65718	2	89.82859	4.056489	*
	Error	1860.1312	84	22.14442		
PR	1	0.508284	2	0.254142	0.108893	n.s.
	2	2.106669	1	2.106669	0.902654	n.s.
	1X2	0.957964	2	0.478982	0.205232	n.s.
	Error	196.04432	84	2.333861		
PT	1	0.99778	2	0.498890	0.235709	n.s.
	2	1.618217	1	1.618217	0.764554	n.s.
	1X2	3.552672	2	1.776336	0.839260	n.s.
	Error	177.79028	84	2.116551		
PH	1	1.005168	2	0.502584	0.168805	n.s.
	2	1.628513	1	1.628513	0.546977	n.s.
	1X2	15.008276	2	7.504138	2.520453	n.s.
	Error	250.09294	84	2.977297		
RGR	1	0.000060	2	0.000040	1.670045	n.s.
	2	0.000027	1	0.000027	1.132947	n.s.
	1X2	0.000032	2	0.000016	0.668725	n.s.
	Error	0.002016	84	0.000024		
AF	1	41311.94	2	20655.97	2.322627	n.s.
	2	6934.70	1	6934.70	0.779761	n.s.
	1X2	79284.64	2	39642.32	4.457517	*
	Error	747042.66	84	8893.365		
LAR	1	3.29376	2	1.646880	0.636521	n.s.
	2	3.349015	1	3.349015	1.294399	n.s.
	1X2	0.785718	2	0.392859	0.151841	n.s.
	Error	217.3342	84	2.587312		
NAR	1	0.185458	2	0.092729	0.046585	n.s.
	2	1.655992	1	1.655992	0.831944	n.s.
	1X2	10.10821	2	5.054105	2.539100	n.s.
	Error	167.20284	84	1.990510		

7.5.1.2 *Stemmadenia donnell-smithii*

En cuanto a A, D y PST esta especie presentó los valores mayores en presencia de micorrizas, (Fig. 1). El análisis estadístico mostró en A diferencias significativas en competencia y en la micorrización. Para D y PST fue necesario hacer una transformación de los datos utilizando el logaritmo natural, en este caso el ANOVA mostró diferencias significativas en la micorrización y en la interacción competencia-micorrizas. La prueba de comparación de medias de Tukey mostró en A diferencias entre la competencia interespecífica y la ausencia de competencia, en D y PST se presentaron diferencias entre los tratamientos donde se inoculó con hongos micorrizógenos y ausencia de inoculación (Apéndice 2).

R, T y H mostraron los valores más altos en los tratamientos con micorrizas (Fig. 1). Los datos fueron transformados al no cumplir con los supuestos de normalidad, R y T con logaritmo natural y H con raíz cuadrada. Posteriormente se realizó un ANOVA, el cual mostró en R diferencias significativas en la competencia y en la micorrización, mientras que en T hubo diferencias en la micorrización y en H se presentaron diferencias entre los dos factores y en la interacción competencia-micorrizas (Tabla 2). La prueba de comparación de medias de Tukey mostró en R diferencias entre competencia interespecífica y ausencia de competencia y en H se encontraron diferencias entre los tratamientos sin micorrizas y con esta inoculación (Apéndice 2).

En cuanto a PR, PT y PH presentaron valores muy similares en los diferentes tratamientos (Fig. 2). Estas variables fueron transformadas PR y PT con logaritmo natural y PH con raíz cuadrada. Las pruebas de ANOVAS realizadas mostraron diferencias significativas en PT y PH para el factor micorrización (Tabla 2).

En cuanto a RGR, las tasas mayores se presentaron en los tratamientos con micorrizas (Fig. 2). Mientras que el ANOVA mostró diferencias en la micorrización y en la interacción de competencia-micorrizas (Tabla 2). La prueba de Tukey mostró en general diferencias entre los tratamientos con inoculación y sin ésta (Apéndice 2).

Por su parte el AF fue también mayor en los tratamientos con micorrizas (Fig. 2). Esta variable fue transformada con la raíz cuadrada y el ANOVA posterior mostró diferencias en cuanto a la presencia de competencia y de micorrización (Tabla 2). La prueba de Tukey mostró diferencias entre la competencia interespecífica y ausencia de competencia.

R/V presentó altas proporciones de raíz (Fig. 2). Esta variable fue transformada y el ANOVA realizado mostró diferencias significativas con respecto a la presencia de competidores (Tabla 2). La prueba de Tukey mostró diferencias entre competencia interespecífica y ausencia de competencia.

En el caso de LAR los valores mayores también se encontraron en presencia de micorrizas (Fig. 3) y el ANOVA mostró diferencias significativas en el factor micorrizas (Tabla 2).

Para la variable SLA se observó el valor mayor en el tratamiento de competencia interespecífica con micorrizas (Fig.3), se realizó un análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis, el que mostró diferencias significativas en el factor micorrizas ($H=5.388558$, $gl=1$, $p<0.05$), no así en el efecto de la competencia ($H=0.148181$, $gl=2$, $p=0.9286$).

La variable NAR presentó valores muy similares en todos los tratamientos (Fig. 3); en este caso se realizó una transformación de los datos utilizando el logaritmo natural y el ANOVA mostró diferencias significativas en cuanto a la micorrización (Tabla 2).

Tabla 2. Análisis factorial de varianza de *S. donnell-smithii* para las variables: altura (cm) (A), diámetro (cm) (D), peso seco total (g) (PST), peso seco (g) de raíz (R), tallo (T) y hojas (H), proporción de peso total de raíz (PR), de tallo (PT) y de hojas (PH), proporción raíz-vástago (RV), tasa relativa de crecimiento ($g\ g^{-1}\ día^{-1}$) (RGR), área foliar (cm^2) (AF), proporción de área foliar ($cm^2\ g^{-1}$) (LAR) y tasa de asimilación neta ($g\ cm^2\ día^{-1}$) (NAR). Donde 1=efecto de vecinos, 2=micorrización, n.s.=no significativo, *= $p<0.05$, **= $p<0.01$, ***= $p<0.001$, †=datos transformados.

Variable	Factor	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrados Medios	F	p
A	1	84.2934	2	42.1467	3.54889	*
	2	588.6398	1	588.6398	49.50954	***
	1X2	44.4314	2	22.2157	1.86852	n.s.
	Error	2211.4321	186	11.88942		
D	1	0.233746	2	0.116873	2.9555	n.s.
	2	7.009118	1	7.009118	177.2504	***
	1X2	0.432918	2	0.216459	5.4739	**
	Error	7.355184	186	0.039544		
PST	1	1.3957	2	0.69785	2.0178	n.s.
	2	51.57285	1	51.57285	149.1247	***
	1X2	3.20344	2	1.60172	4.6314	*
	Error	64.325682	186	0.345637		
R	1	2.3054	2	1.15270	3.2289	*
	2	45.97139	1	45.97139	128.7731	***
	1X2	1.55256	2	0.77628	2.1745	n.s.
	Error	66.40107	186	0.356995		
T	1	1.75494	2	0.87747	2.74570	n.s.
	2	26.58515	1	26.58515	83.18843	***
	1X2	1.62316	2	0.81158	2.53955	n.s.
	Error	59.441508	186	0.319578		
H	1	0.049888	2	0.024944	5.38587	**
	2	0.406388	1	0.406388	87.74644	***
	1X2	0.029832	2	0.014916	3.22072	*
	Error	0.861366	186	0.004631		
RV	1	3.848082	2	1.924041	5.212694	**
	2	0.430292	1	0.430292	1.165765	n.s.
	1X2	0.752444	2	0.376222	1.019276	n.s.
	Error	68.653902	186	0.369107		
PR	1	0.119632	2	0.059816	0.079127	n.s.
	2	0.160964	1	0.160964	0.212930	n.s.
	1X2	0.737368	2	0.368684	0.487711	n.s.
	Error	140.60632	186	0.755948		
PT	1	0.471574	2	0.235787	0.354102	n.s.
	2	4.102021	1	4.102021	6.160377	*
	1X2	1.443586	2	0.721793	1.083982	n.s.
	Error	123.85219	186	0.665872		
PH	1	0.289078	2	0.144539	1.768532	n.s.
	2	0.397465	1	0.397465	4.863252	*
	1X2	0.138462	2	0.069231	0.847088	n.s.
	Error	15.201408	186	0.081728		
RGR	1	0.000036	2	0.000018	1.6957	n.s.
	2	0.001198	1	0.001198	112.4439	***
	1X2	0.00007	2	0.000035	3.2898	*
	Error	0.002046	186	0.000011		
AF	1	94.07	2	47.035	4.3499	*
	2	1192.547	1	1192.547	110.2897	***
	1X2	51.026	2	25.513	2.3595	n.s.
	Error	2011.1919	186	10.81286		
LAR	1	268.9	2	134.45	0.29182	n.s.
	2	20138.87	1	20138.87	43.71030	***
	1X2	311.44	2	155.72	0.33798	n.s.
	Error	85696.747	186	460.7352		
NAR	1	0.052642	2	0.026321	0.027707	n.s.
	2	3.907811	1	3.907811	4.113523	*
	1X2	2.699794	2	1.349897	1.420957	n.s.
	Error	176.69832	186	0.949991		

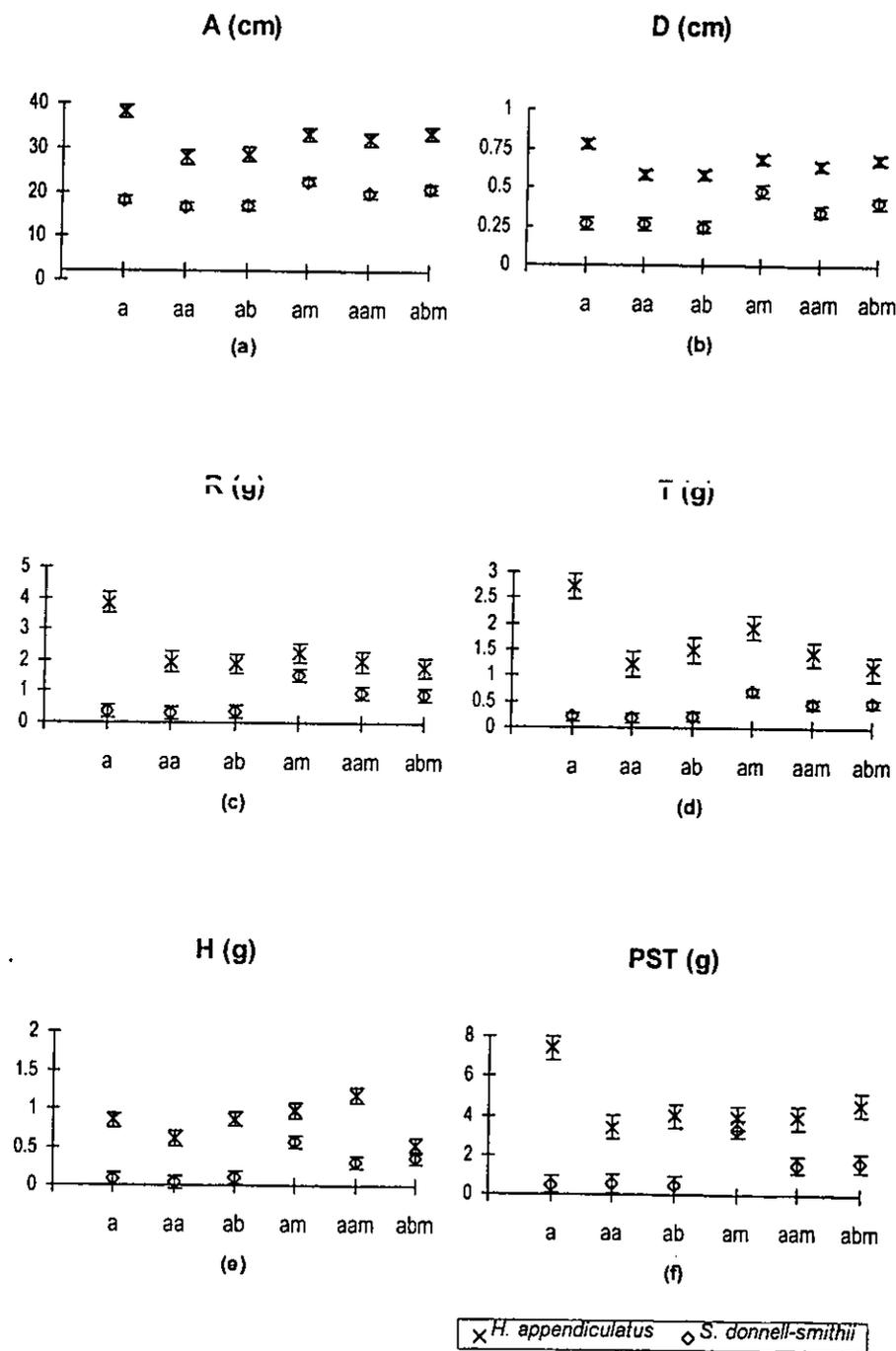


Figura 1. Respuesta de las variables de crecimiento a *H. appendiculatus* y *S. donnell-smithii* después de 180 días de estar sometidas a los efectos de la competencia y la micorrización: altura (A), diámetro (D), peso seco de raíz (R), tallo (T) y hojas (H), peso seco total (PST). Donde a=plántula en ausencia de interacciones competitivas, aa=competencia intraespecífica, ab=competencia interespecífica, la letra "m" indica inoculación con hongos micorrizogénos. Para cada variable se muestra el valor promedio \pm E.E.

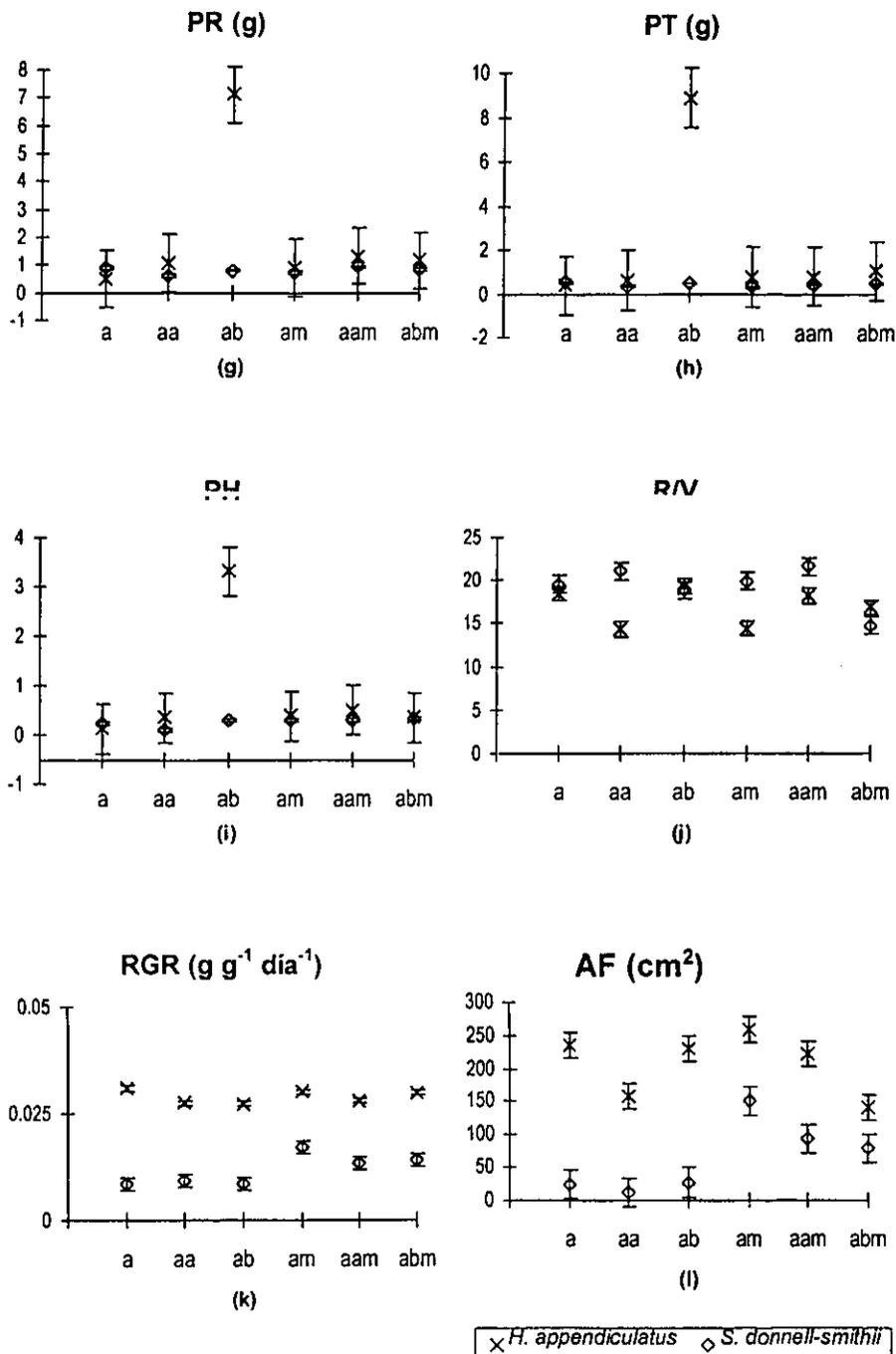


Figura 2. Respuesta de las variables de crecimiento a *H. appendiculatus* y *S. donnell-smithii* después de 180 días de estar sometidas a los efectos de la competencia y la micorrización: proporción de peso total de raíz (PR), de tallo (PT) y de hojas (PH), proporción raíz-vástago (R/V), tasa relativa de crecimiento (RGR), área foliar (AF), proporción de área foliar. Donde a=plántula en ausencia de interacciones competitivas, aa=competencia intraespecífica, ab=competencia interespecífica, la letra "m" indica inoculación con hongos micorrizógenos. Para cada variable se muestra el valor promedio \pm E.E.

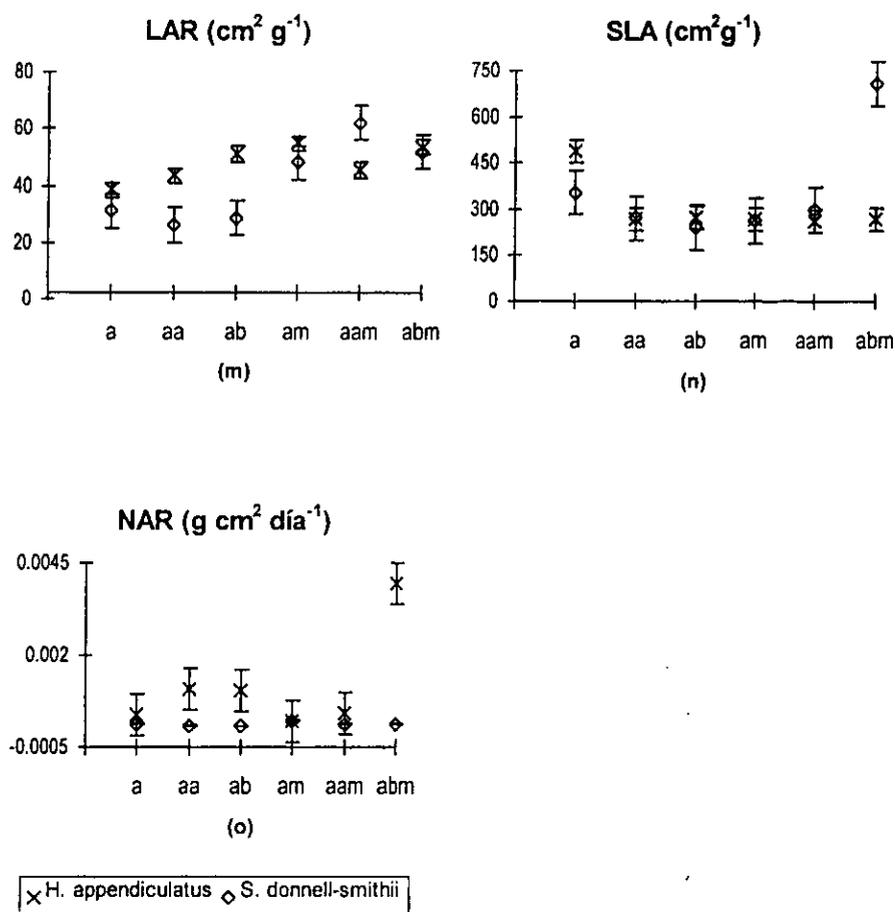


Figura 3. Respuesta de las variables de crecimiento a *H. appendiculatus* y *S. donnell-smithii* después de 180 días de estar sometidas a los efectos de la competencia y la micorrización: proporción de área foliar (LAR), área foliar específica (SLA) y tasa de asimilación neta (NAR). Donde a=plántula en ausencia de interacciones competitivas, aa=competencia intraespecífica, ab=competencia interespecífica, la letra "m" indica inoculación con hongos micorrizógenos. Para cada variable se muestra el valor promedio \pm E.E.

7.5.2 Porcentaje de colonización

La lectura del porcentaje de colonización indicó que *H. appendiculatus* presentó los valores mayores de micorrización en el tratamiento de ausencia de competencia y en el tratamiento donde la plántula estaba en competencia intraespecífica con valores de 83.21% y 81.50% respectivamente, mientras que en interacción de competencia interespecífica el valor fue ligeramente más bajo, 76.62%. Por su parte *S. donnell-smithii* presentó en general

valores bajos, el testigo 9.84%, en competencia intraespecífica 9.84% y en interespecífica 10.31% (Figura 4).

Se realizó un análisis estadístico de Kruskal-Wallis el cual no mostró diferencias significativas en el porcentaje de colonización para ninguna de las dos especies, en los tratamientos correspondientes. En *H. appendiculatus* los resultados fueron $H=1.066667$, $gl=2$, $p=0.5867$; en *S. donnell-smithii* $H=0.6222209$, $gl=2$, $p=0.7326$.

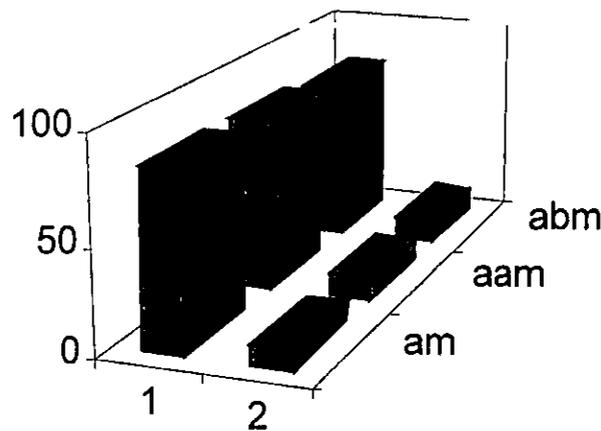


Figura 4. Porcentaje de colonización, donde 1=*H. appendiculatus* y 2=*S. donnell-smithii*, la clave de los tratamientos en la figura 1.

7.5.3 Intensidad de la competencia

En *H. appendiculatus* la intensidad de la competencia fue mayor en plántulas sin micorrizas en competencia intra (aa) e interespecífica (ab), con valores de 0.26530 y 0.19102 respectivamente. En esta especie se encontraron valores negativos en competencia intraespecífica con micorrizas (aam) ($IC=-0.06304$) y en competencia interespecífica con micorrizas (abm) valores cercanos a cero ($IC=0.05656$) (Fig. 5). El ANOVA realizado mostró diferencias significativas en el factor micorrización (Tabla 3).

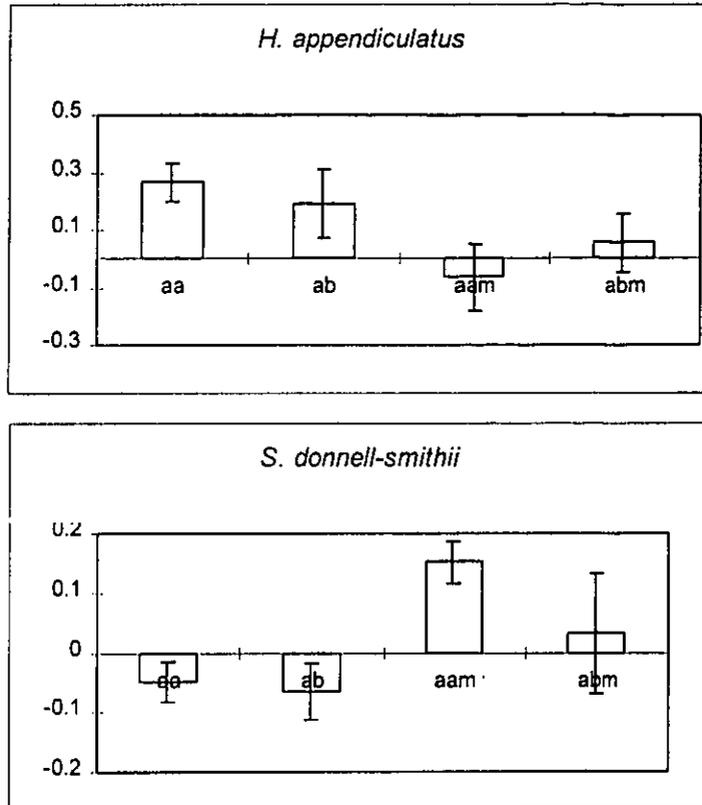


Figura 5. Valores promedio de intensidad de competencia \pm E.E. Donde aa=competencia intraespecífica, ab=competencia interespecífica, la inicial "m" indica la presencia de hongos micorrizógenos.

Por otra parte, *S. donnell-smithii* presentó valores de intensidad de competencia de -0.04786 en competencia intraespecífica sin micorrizas y -0.06594 en competencia interespecífica sin micorrizas. La intensidad de la competencia fue positiva en presencia de hongos micorrizógenos, donde se presentaron valores de 0.151334 y 0.03063 en competencia intraespecífica e interespecífica respectivamente (Fig. 5). En este caso el ANOVA no mostró diferencias significativas (Tabla 3).

Tabla 3. Análisis factorial de varianza para el Índice de competencia. Donde 1=competencia, 2=micorrización, n.s.=no significativo, *= $p < 0.05$.

Especie	Factor	Suma de cuadrados	g.l.	Cuadrados medios	F	p
<i>H. appendiculatus</i>	1	0.007075	1	0.007075	0.044813	n.s.
	2	0.738661	1	0.738661	4.678484	*
	1X2	0.129665	1	0.129665	0.821266	n.s.
	Error	8.683675	55	0.157885		
<i>S. donnell-smithii</i>	1	0.129843	1	0.129843	2.587899	n.s.
	2	0.004144	1	0.004144	0.082586	n.s.
	1X2	0.000138	1	0.000138	0.002759	n.s.
	Error	2.755515	55	0.050173		

7.5.4 Sobrevivencia

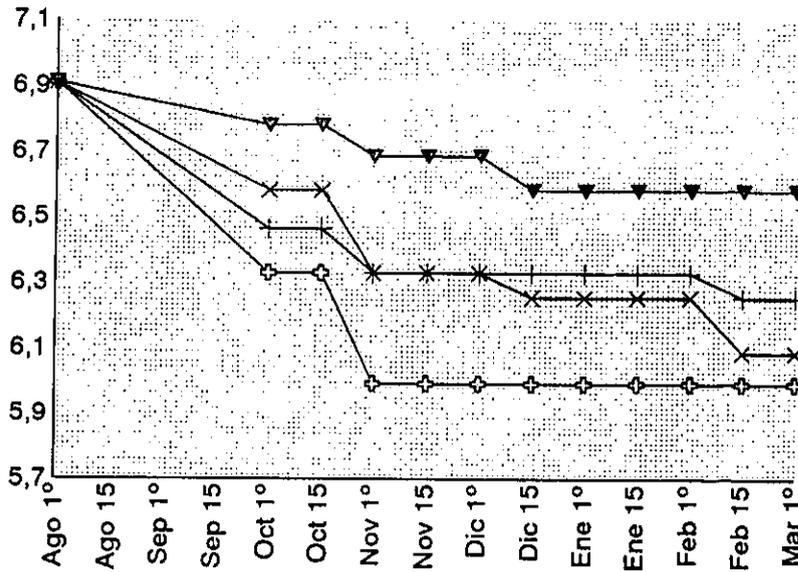
A partir de la prueba de Logrank de Peto y Peto, sólo se encontraron diferencias significativas en *H. appendiculatus* cuando se comparó la sobrevivencia entre el testigo con micorrizas y las plántulas sujetas a competencia intraespecífica inoculadas con hongos micorrizógenos ($X^2 = 8.952508$, $gl = 1$, $\alpha = 0.01$), y cuando la plántula estaba en competencia interespecífica con micorrizas ($X^2 = 21.75339$, $gl = 1$, $\alpha = 0.01$). Por su parte, *S. donnell-smithii* presentó diferencias significativas en la comparación del testigo con micorrizas y la plántula en competencia interespecífica con inóculo micorrízico ($X^2 = 29.43069$, $gl = 1$, $\alpha = 0.01$).

Las curvas de sobrevivencia obtenidas indicaron que *H. appendiculatus* presentó la mayor sobrevivencia en el testigo con inoculación con micorrizas y después en el testigo sin micorrizas (Fig. 6).

Por otra parte, el tratamiento donde la plántula estaba en competencia interespecífica con hongos micorrizógenos presentó valores bajos para *H. appendiculatus* y en ausencia de micorrizas hubo una disminución en la última quincena de observaciones; mientras que cuando la plántula interactuaba con otra plántula de su misma especie la sobrevivencia fue baja en presencia y ausencia de inóculo (Fig. 7).

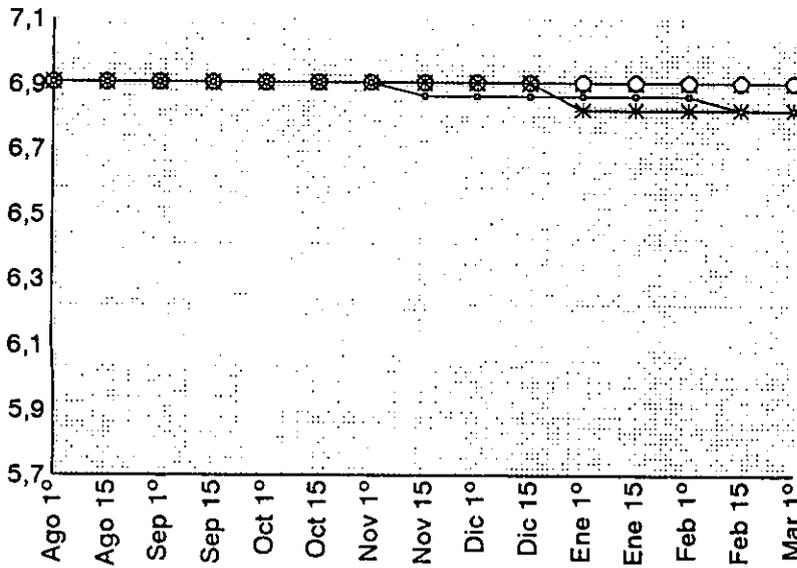
En *S. donnell-smithii* la sobrevivencia en general fue alta en todos los tratamientos (Figura 6 y 7).

Ln (/x x 1000)



ii. appendiculatus

+ a * aa ▽ am ◇ aam



S. donnell-smithii

+ a * aa ◇ am ★ aam

Figura 6. Curvas de sobrevivencia. Donde a=ausencia de competencia, aa=competencia intraespecífica, la inicial "m" indica la presencia de hongos micorrizógenos.

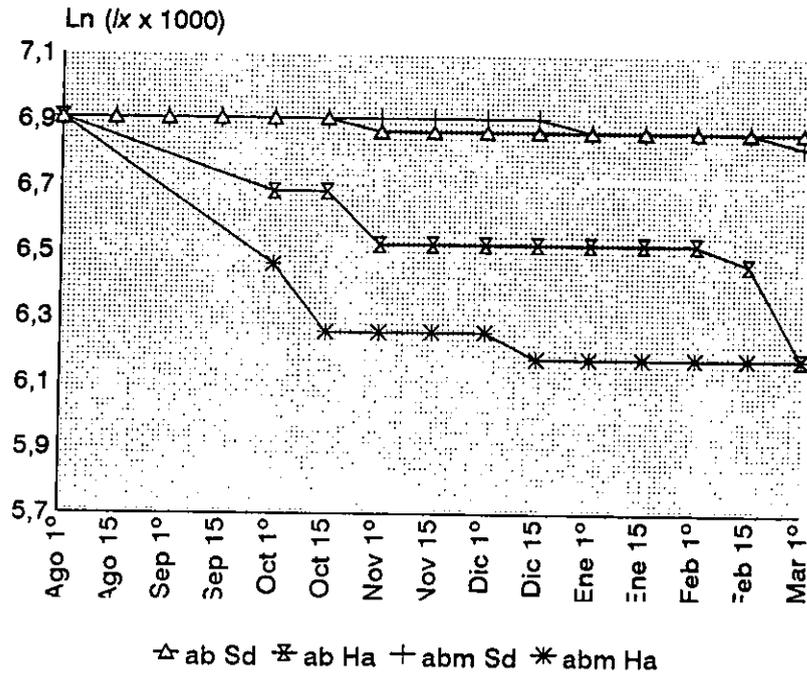


Figura 7. Curvas de sobrevivencia. Donde ab=competencia interespecifica, la inicial "m" indica la presencia de hongos micorrizógenos, las iniciales Sd=*S. donnell-smithii* y Ha=*H. appendiculatus*.

7.6 Discusión

El éxito reproductivo de las plantas bajo condiciones naturales depende de su respuesta fenotípica al ambiente y a los factores externos como la apertura de claros, la disponibilidad de recursos, la presencia o ausencia de competidores y parásitos y la disponibilidad de inóculo micorrízico (Janos 1980, Robinson 1991). Las plantas responden de forma diferente a tales condiciones y procesos, dependiendo de su historia de vida. Las plantas de lento crecimiento son más eficientes en la utilización y redistribución de recursos, además de ser mejores competidoras que las plantas de rápido crecimiento (Marshall y Porter 1991).

H. appendiculatus es una especie pionera temprana que se encuentra en las primeras etapas sucesionales, presenta rápido crecimiento, con una mayor asignación a la parte epígea y gran actividad fotosintética (Gómez-Pompa y Vázquez-Yánes 1985), mientras

que *S. donnell-smithii*, pionera tardía, tiene un crecimiento más lento, mayor asignación a la parte hipógea y menor plasticidad. Estas respuestas se ven reflejadas en los parámetros estudiados en las dos especies (Figuras 1, 2 y 3).

El hecho de que *H. appendiculatus* presentó incrementos mínimos en el peso seco total y en la tasa de crecimiento de las plántulas inoculadas con hongos micorrizógenos, podría indicar que estos hongos tienen altas demandas de carbono, lo que repercutió negativamente en el crecimiento de las plantas hospederas. Harley y Smith (1983) han mencionado que el bajo incremento en peso seco que presentan en general las plantas inoculadas experimentalmente está relacionado con las altas cantidades de carbono que estos endófitos demandan a su hospedero.

En *S. donnell-smithii*, la presencia de micorrizas tuvo efectos positivos en su crecimiento y vigor, comportamiento característico de las especies nómadas (Linderman y Hendrix 1982, Harley y Smith 1983), lo cual nos indica la semejanza que tiene esta especie con ese grupo de plantas, más que con las pioneras. Ello se ve reflejado en los incrementos en altura, diámetro del tallo, peso seco total, tasa relativa de crecimiento, área foliar e índice de área foliar, cuando las plántulas de *S. donnell-smithii* se inocularon con hongos micorrizógenos (Fig.1 y 2).

En cuanto a la proporción raíz-vástago, las dos especies presentaron una asignación mayor a la parte hipógea. Este tipo de respuesta se da en ambientes donde el crecimiento está limitado por recursos del suelo (Fitter y Hay 1987). Bajo las condiciones naturales en que *H. appendiculatus* y *S. donnell-smithii* crecen se enfrentan a una baja cantidad de nutrientes disponibles (Gutiérrez-Ruiz y Sommers-Cervantes en prep., ver Capítulo Zona de Estudio). Además, en dichos ambientes la presencia de asociaciones micorrízicas potencialmente confieren a las plantas una mayor superficie de absorción, dando así ventajas competitivas (Janos 1980).

Las tasas de crecimiento de *H. appendiculatus* fueron mayores que las de *S. donnell-smithii* en todos los tratamientos. Fitter y Hay (1987) señalaron que las plantas de rápido crecimiento vegetativo pueden restringir el crecimiento de los competidores, debido principalmente a la competencia inter-raíces ó por sombreado a los vecinos. En *S. donnell-*

smithii la presencia de micorrizas afectó significativamente la tasa de crecimiento relativo (RGR) y los tratamientos con micorrizas tuvieron las RGR's mayores que aquellos sin micorrizas. Debido a lo anterior, es probable que la presencia de micorrizas disminuyó los efectos negativos de *H. appendiculatus* sobre *S. donnell-smithii*.

En condiciones naturales, los cambios en la vegetación provocados por los disturbios en las comunidades llevan a un relajamiento en la competencia (Allen 1991, Harnett *et al.* 1993, Read 1993, Wilson y Tilman 1993). Janos (1980) señala que la actividad micorrízica se incrementa a medida que la sucesión avanza, debido a que cuando se produce una perturbación se reduce o se elimina el inóculo micorrízico (Allen y Allen 1990). Así, dependiendo del momento en la sucesión y del régimen de perturbación que ocurra, la respuesta en el crecimiento de las especies será diferente; cuando los disturbios producen claros, las especies colonizadoras se verán beneficiadas por la sobrevivencia de plantas periféricas al claro lo que a su vez promueve la colonización micorrízica de plántulas que formarán parte de la regeneración del sitio (Brokaw 1985).

Janos (1980) señala que en suelos con baja disponibilidad de algunos nutrimentos, como es el caso del sistema tropical de Los Tuxtlas, las plantas generalmente son micotrófas obligadas ya que este mutualismo les confiere una mayor superficie de absorción y por lo tanto mayor capacidad competitiva.

En este estudio *H. appendiculatus* fue mala competidora y la presencia de micorrizas le proporcionó beneficios, ya que se presentaron los valores más bajos de intensidad de la competencia; mientras que *S. donnell-smithii* resultó ser mejor competidora, con valores muy bajos de intensidad de competencia, sin embargo los resultados estadísticos no fueron significativos, por lo que sólo podemos considerar lo anterior como una tendencia y probablemente alguna respuesta pudiera detectarse al analizar otras variables (Fig. 5). En el caso de *H. appendiculatus* esto coincide con sus rasgos de historia de vida, ya que esta especie ocupa rápidamente un claro a través de una mayor asignación a crecimiento.

Por otra parte, se ha señalado que en las comunidades naturales la colonización micorrízica ocurre en general de raíz a raíz y no por la germinación de esporas, ya que una raíz colonizada es más exitosa competitivamente al obtener más rápidamente una base

alimenticia que una raíz no asociada con hongos micorrizógenos (Harley y Smith 1983). En este estudio se encontraron porcentajes de colonización mayores en plántulas de *H. appendiculatus* que en *S. donnell-smithii*, lo cual puede estar relacionado con el tamaño que presentan sus semillas, ya que se ha sugerido que semillas pequeñas como es el caso de *H. appendiculatus* se micorrizan más rápidamente al darse la colonización raíz-raíz, lo que las hace mejores competidoras en las primeras etapas de su desarrollo, mientras que plántulas de semillas grandes, como las que presenta *S. donnell-smithii* son capaces de establecerse y ser competitivas sin estar inicialmente micorrizadas (Allsopp y Stock 1995).

El hecho de que el suelo de la selva de Los Tuxtlas presente bajas cantidades de P disponible puede ser otro de los factores por los que *H. appendiculatus* tuvo altos porcentajes de colonización, ya que en otros ambientes pobres en este elemento las plantas han presentado un elevado nivel de colonización (Douds 1994, Hayman *et al.* 1975). Esta alta micorrización en ambientes con deficiencia en P, causa al hospedero un incremento en los costos energéticos que implican mantener al hongo micorrizógeno (Boerner 1986, Harley y Smith 1983). Es claro que aunque *H. appendiculatus* presentó una alta colonización no respondió positivamente a ésta en las variables estudiadas (Fig. 1 y 4). Esta respuesta también fue encontrada en plántulas sujetas a interacciones competitivas, donde se ha observado que la presencia de micorrizas favorece en mayor medida a una de ellas (Ocampo 1986), siendo en este estudio el caso de *S. donnell-smithii*.

El establecimiento de plántulas es particularmente importante en la vida de las plantas; en hábitats perturbados la competencia y la presencia de micorrizas son determinantes en la sobrevivencia de las mismas (Soberón 1987, Gange *et al.* 1993; Wilson y Tilman 1993). En lo que se refiere a la sobrevivencia de las plántulas, *H. appendiculatus* tuvo en general bajas tasas de sobrevivencia, aún en presencia de micorrizas; en esta especie la mortalidad se incrementó en los primeros meses de crecimiento (Figura 6 y 7), lo que confirma el gasto energético que representa la presencia de micorrizas para ella. Esto indica que en condiciones de competencia, la presencia de esta asociación micorrizica no incrementó su sobrevivencia, sino que bien podría actuar en otro sentido, como protección contra patógenos o estar presente como una interacción neutra (West *et al.* 1993).

Por otra parte, *S. donnell-smithii* presentó una sobrevivencia alta en ambos tratamientos (presencia y ausencia de micorrizas). En el caso de las plántulas de *S. donnell-smithii* sujetas a competencia intraespecífica, se observó una sobrevivencia baja en los tratamientos sin micorrizas, por lo que tal mutualismo sí actúa aumentando su sobrevivencia. Esta observación también confirma que esta especie se ve beneficiada con la micorrización, al aumentar a través de la sobrevivencia sus posibilidades de ocupar ambientes mas cerrados en el dosel y por ende mas competitivos.

La composición de la comunidad vegetal está influenciada por las poblaciones de hongos micorrizógenos presentes, ya que como se ha demostrado ellas afectan la habilidad competitiva de las plantas. Allen y Allen (1990) señalan que estas asociaciones mutualistas no revierten la competencia, pero les confieren a los hospederos ventajas en términos de incremento de biomasa que a largo plazo es beneficioso. Por lo anterior, se puede señalar que en *H. appendiculatus* y *S. donnell-smithii* la presencia de micorrizas sí aumentó su vigor, con lo que se disminuyó el efecto negativo de la presencia de vecinos.

De esta forma se puede concluir que el papel de estas especies arbóreas en la regeneración está determinado no sólo por los factores ambientales que se presentan después de la perturbación de un sitio, sino también por la presencia de micorrizas y la importancia de éstas puede cambiar a lo largo del ciclo de vida de la planta, en términos del balance costo-beneficio para la misma.

7.7 Referencias bibliográficas

Allen B.E. y M.F. Allen. 1984. Competition between plants of different successional stages: mycorrhizae as regulators. *Can. J. Bot.* **62**: 2625-2629.

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

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

Allsopp N. y W.D. Stock. 1995. Relationships between seed reserves seedling growth and mycorrhizal responses in 14 related shrubs (Rosidae) from a low-nutrient environment. *Func. Ecol.* **9**: 248-254.

Boerner R.E.J. 1986. Seasonal nutrient dynamics, nutrient resorption, and mycorrhizal infection intensity of two perennial forest herbs. **Amer.J.Bot.** **73(9)**: 1249-1257.

Brokaw N.V.L. 1985. Treefalls: frequency, timing and consequences. En: **The Ecology of the tropical forest. Seasonal rhythms and long-term changes**. Leigh E.G. Jr., A.S. Rand y D.M. Windsor (eds.). Smithsonian Institution Press, Washington D.C. 101-108.

Douds Jr.D. 1994. Relationship between hyphal and arbuscular colonization and sporulation in a mycorrhiza of *Paspalum notatum* Flugge. **New Phytol.** **126**:233-237.

Evans D.G. y M.H. Miller. 1990. The role of the external mycelial network in the effect of soil disturbance upon vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization of maize. **New Phytol.** **114**:65-71.

Edathil T.T., S. Manian y K. Udaiyan. 1996. Interaction of multiple VAM fungal species on root colonization, plant growth and nutrient status of tomato seedlings (*Lycopersicon esculentum* Mill.). **Agric. Ecosyst. Environm.** **59**:63-68.

Fitter A.H. y R.K.M. Hay. 1987. **Environmental physiology of plants**. Academic Press, Londres. 423.

Gange A.C., V.K. Brown y G.S. Sinclair. 1993. Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi: a determinant of plant community structure in early succession. **Func. Ecol.** **7**: 616-622.

Gómez-Pompa A. y C. Vázquez-Yanes. 1985. Estudios sobre la regeneración de selvas en regiones cálido-húmedas de México. En: **Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México**. Vol.II, Gómez-Pompa A. y S. del Amo (eds.). Ed. Alhambra, México D.F. 1-25.

Grime J.P., J.M.L. Mackey, S.H. Hillier y D.J. Read. 1987. Floristic diversity in a model system using experimental microcosms. **Nature** **328**: 420-422.

Gutiérrez-Ruiz M. e Y. Sommer-Cervantes. Características físicas y químicas de los suelos de la selva tropical húmeda. En: **Productividad y ecología del suelo en la selva tropical húmeda**. Naranjo E. y Álvarez-Sánchez J.F. (eds.). En preparación.

Hartnett D.C., B.A. Hetrick, G.W. Wilson y D.J. Gibson. 1993. Mycorrhizal influence on intra-and interspecific neighbour interactions among co-occurring prairie grasses. **Journal of Ecology** **81**: 787-795.

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

Hayman D.S., A.M. Johnson y I. Ruddlesdin. 1975. The influence of phosphate and crop species on Endogone spores and Vesicular-arbuscular mycorrhiza under field conditions. **Plant and Soil** **43**:489-495.

Hunt R. 1982. **Plant Growth Analysis**. Natural Environment Research Council. Inglaterra.

Janos D.P. 1980. Mycorrhizae influence tropical sucesion. **Biotropica** **12 (suplemento)**: 56-64.

- Jasper D.A., L.K. Abbott y A.D. Robson. 1991. The effect of soil disturbance on vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soils from different vegetation types. **New Phytol.** 118: 471-476.
- Kozłowski T.T., P.J. Kramer y S.G. Pallardy. 1991. **The physiological ecology of woody plants.** Academic Press, Inglaterra. 657.
- Linderman R.G. y J.W. Hendrix. 1982. Evaluation of plant response to colonization by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. En: **Methods and principles of mycorrhizal research.** Schenck N.C. (ed.). The American
- Martínez-Ramos M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: **Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México.** Gómez-Pompa, A., y S. Del Amo (eds.). Vol. II. Ed. Alhambra, México. 191-239.
- Marsñali B. y J.R. Porter. 1991. Concepts of nutritional and environmental interactions determining plant productivity. En: **Plant growth: interactions with nutrition and environment.** Porter J.R. y D.W. Lawlor (eds.). Cambridge University Press. N.Y.
- McGonigle T.P., M.H. Miller, D.G. Evans, G.L. Fairchild y J.A. Swan. 1990. A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal. **New Phytol.** 115:495-501.
- Ocampo J.A. 1986. Vesicular-arbuscular mycorrhizal infection of "host" and "non host" plants: effects on the growth responses of the plants and competition between them. **Soil Biol. Biochem.** 18(6): 607-610.
- Phillips J.M. y D.S. Hayman. 1973. Improve procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. **Trans. Brit. Mycol. Soc.** 55: 158-161.
- Pyke D.A. y J.N. Thompson. 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. **Ecology** 67(1): 240-245.
- Read D.J. 1993. Plant-microbes mutualism and community structure. En: **Biodiversity and Ecosystems Function.** E.D. Schwinne y H.A. Mooney (eds.) Ecology Studies 99. Springer-Verlag, N.Y. 181-209.
- Robinson D. 1991. Strategies for optimising growth in response to nutrient supply. En: **Plant growth: interactions with nutrition and environment.** Porter J.R. y D.W. Lawlor (eds.). Cambridge University Press. N.Y.
- Soberón J. 1987. **Ecología de poblaciones.** La ciencia desde México. No.82. Fondo de Cultura Económica, S.A. de C.V. México.
- Soto M.E. 1976. Algunos aspectos climáticos de la región de "Los Tuxtlas". En: **Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas de Veracruz, México.** Gómez-Pompa A., C. Vázquez-Yanes, S. del Amo y A. Butanda (eds.). Editorial Continental México D.F. 70-111.
- StatSoft. 1995. **Statistica for Windows.** Statistica II, StatSoft, Inc. Tulsa. 3958.

Vázquez-Yanes C. 1980. Notas sobre la autoecología de los árboles pioneros de rápido crecimiento de la selva tropical lluviosa. **Trop. Ecol.** **21(1)**: 103-112.

West H.M., A.H. Fitter y A.R. Watkinson. 1993. Response of *Vulpia ciliata* ssp. *ambigua* to removal of mycorrhizal infection and to phosphate application under natural conditions. **Journal Ecology** **81**: 351-358.

Wilson S.D. y J.M. Shay. 1990. Competition, fire, and nutrient in a mixed-grass prairie. **Ecology** **71(5)**: 1959-1967.

Wilson S.D. y D. Tilman. 1991. Components of plant competition along an experimental gradient of nitrogen availability. **Ecology** **72(3)**: 1050-1063.

Wilson S.D. y D. Tilman. 1993. Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. **Ecology** **74(2)**: 599-611.

Zar J.H. 1984 **Biostatistical analysis**. Prentice Hall, Londres.

Apéndice 1

Comparación múltiple de medias (Prueba de Tukey) para *Heliocarpus appendiculatus*. Donde: a=ausencia de vecino y de micorrizas, am=ausencia de vecinos e inoculación con hongos micorrizógenos, aa=presencia de un vecino de la misma especie sin hongos micorrizógenos, aam= presencia de un vecino de la misma especie e inoculación con hongos micorrizógenos, ab=presencia de un vecino de diferente especie sin hongos micorrizógenos, aab= presencia de un vecino de diferente especie e inoculación con hongos micorrizógenos, n.s.=no significativo, *= $p < 0.05$, **= $p < 0.01$, ***= $p < 0.001$.

PST

Tratamientos	a	am	aa	aam	ab
a					
am	n.s.				
aa	*	n.s.			
aam	n.s.	n.s.	n.s.		
ab	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
abm	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

T

Tratamientos	a	am	aa	aam	ab
a					
am	n.s.				
aa	**	n.s.			
aam	*	n.s.	n.s.		
ab	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
abm	**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

Apéndice 2

Comparación múltiple de medias (Prueba de Tukey) para *Stemmadenia donnell-smithii*. Donde: a=ausencia de vecino y de micorrizas, am=ausencia de vecinos e inoculación con hongos micorrizógenos, aa=presencia de un vecino de la misma especie sin hongos micorrizógenos, aam= presencia de un vecino de la misma especie e inoculación con hongos micorrizógenos, ab=presencia de un vecino de diferente especie sin hongos micorrizógenos, aab= presencia de un vecino de diferente especie e inoculación con hongos micorrizógenos, n.s.=no significativo, *=p<0.05, **=p<0.01, ***=p<0.001.

D

Tratamientos	a	am	aa	aam	ab
a					
am	***				
aa	n.s.	***			
aam	***	***	***		
ab	n.s.	***	n.s.	***	
abm	***	*	***	n.s.	***

PST

Tratamientos	a	am	aa	aam	ab
a					
am	***				
aa	n.s.	***			
aam	***	n.s.	***		
ab	n.s.	***	n.s.	***	
abm	***	*	***	n.s.	***

H

Tratamientos	a	am	aa	aam	ab
a					
am	***				
aa	n.s.	***			
aam	**	*	***		
ab	n.s.	***	n.s.	**	
abm	*	**	***	n.s.	**

RGR

Tratamientos	a	am	aa	aam	ab
a					
am	***				
aa	n.s.	***			
aam	***	n.s.	***		
ab	n.s.	***	n.s.	***	
abm	***	n.s.	***	n.s.	***

8. Dependencia micorrízica de *Heliocarpus appendiculatus* Turcz. bajo diferentes concentraciones de fósforo.

8.1 Resumen

En este trabajo determinó la respuesta de *Heliocarpus appendiculatus* a la asociación con hongos micorrizógenos, ya que se ha propuesto que las especies pioneras no son dependientes de los hongos micorrizógenos para aumentar su crecimiento y sobrevivencia.

En un invernadero de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Ver., se llevó a cabo un experimento factorial con dos factores: adición de fósforo (P) con cuatro niveles (cuatro concentraciones diferentes: 0.02, 0.2, 2 g l⁻¹ y la ausencia de P), e inoculación con hongos micorrizógenos con dos niveles (ausencia y presencia de inóculo micorrízico). El sustrato utilizado fue vermiculita-arena estéril en proporción 1:1 y quincenalmente se añadió a cada maceta 250 ml de solución nutritiva con la concentración de P correspondiente.

Se realizó un análisis de crecimiento el cual indicó que las plantas micorrizadas respondieron a una concentración de P de 0.02 g l⁻¹, tanto en peso seco total como en su tasa de crecimiento, mientras que en ausencia de estos endófitos las plántulas respondieron con 0.2 g l⁻¹ de P. Se obtuvo la dependencia micorrízica relativa de campo que indicó que esta planta es altamente dependiente de los hongos micorrizógenos (50.13% en el tratamiento de 0.02 g l⁻¹ de P); además se encontró que la colonización micorrízica disminuyó al aumentar la concentración de P.

Estos resultados ponen de manifiesto que esta especie es dependiente de la asociación micorrízica. Se discute la importancia de las micorrizas en especies pioneras durante el proceso sucesional, desde reducir la infección de patógenos, hasta promover la colonización de especies vegetales de estados sucesionales posteriores.

8.2 Introducción

En los trópicos existe una baja disponibilidad de nutrientes minerales en el suelo, dado principalmente por las características edáficas como son el pH ácido y la presencia de arcillas (Jacobs 1988), por lo que en general los nutrientes están incorporados a la biomasa vegetal (Jordan 1984). Si el suelo es de origen volcánico los óxidos de hierro y aluminio presentes contienen grandes cantidades de fósforo formando complejos estables no disponibles para las plantas (Cooperband *et al.* 1994). Por ello, es importante entender el papel que tienen los hongos micorrizógenos arbusculares como "agentes facilitadores" de la nutrición de las plantas, ya que pueden incrementar la productividad vegetal al aumentar la superficie de absorción de las raíces en su búsqueda por obtener fósforo (Diem *et al.* 1981, Soedarjo y Habte 1995).

El fósforo (P) es un elemento con baja movilidad en el suelo (Koide 1991) y la presencia de hongos micorrizógenos que colonizan las raíces puede incrementar la concentración de P en el tejido de las plantas (Declerck *et al.* 1995). Si la disponibilidad de nutrientes disminuye la colonización por hongos micorrizógenos aumenta, con lo cual se mejora la nutrición de las plantas (Douds 1994, Hayman *et al.* 1975, Boerner 1986).

Una consecuencia importante de las perturbaciones que se dan a partir de la apertura en el dosel de la selva es la discontinuidad de inóculo micorrízico, causada principalmente por los cambios en la vegetación y en las características del suelo, que modifican las poblaciones de hongos micorrizógenos, por lo que las plantas micorrizadas previamente pueden obtener efectos ventajosos bajo tales condiciones (Allen 1991). En este contexto, Janos (1980) ha señalado que las plantas pioneras se benefician poco de la asociación con hongos micorrizógenos debido a las características de su historia de vida, como son: rápido crecimiento, poca inversión a tejido leñoso, eficiente intercambio gaseoso foliar, altas tasas de fijación de dióxido de carbono, alta inversión energética a reproducción (Vázquez-Yanes 1980), así como a su habilidad para adquirir P (Koide y Schreiner 1992).

Heliocarpus appendiculatus es una planta pionera en el sitio de estudio (Martínez-Ramos 1985). Presenta un alto porcentaje de colonización micorrízica y raíces de tipo graminoide con una gran cantidad de pelos radicales (obs. per.). Debido a las características

anteriores, *H. appendiculatus* podría ser considerada como no dependiente o marginalmente dependiente de los hongos micorrizógenos (Baylis 1975, Habte y Manjunath 1991).

La dependencia micorrizica en las plantas pioneras tropicales ha sido poco estudiada (Cooperband *et al.* 1994, Declerck *et al.* 1995), aún cuando el conocimiento de la dependencia micorrizica es importante para entender mejor los mecanismos que presentan las plantas para la adquisición de nutrimentos. Por ello, este estudio tiene como objetivo el determinar la dependencia micorrizica de plántulas de *H. appendiculatus* bajo diferentes concentraciones de P en el sustrato.

8.3 Materiales y métodos

8.3.1 *Heliocarpus appendiculatus* (jonote)

Pertenece a un género exclusivamente neotropical; son árboles que miden entre 3 y 30 m, dioicos, con hojas simples alternas, heliófilos, habitan en selvas altas perennifolias y subperennifolias (Núñez-Farfán y Dirzo 1997). En la selva de Los Tuxtlas es una especie estructuralmente importante, ya que se encuentra en zonas donde la vegetación ha sido removida, tanto en orillas de caminos como en bordes de arroyos y ríos, por esto ha sido denominada especie pionera o secundaria. Es polinizada por insectos y su dispersión es anemócora, se regenera naturalmente por semillas en claros naturales; presenta una mortalidad alta en sus primeras fases de desarrollo debido principalmente a los herbívoros, los patógenos y traumas físicos. La densidad de su madera es baja y presenta una tasa elevada de crecimiento (hasta 3.8 m por año) y de incremento en diámetro (0.59 ± 0.07 cm en diámetro/150 días), así como una tasa elevada de recambio foliar (29.64 ± 2.9 hojas en 150 días); (Martínez-Ramos 1985, Ackerly 1993, González 1996, Núñez-Farfán y Dirzo 1997).

8.4 Método

El trabajo se realizó en el invernadero de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Ver., (para conocer detalles sobre las características del sitio remitirse al Capítulo 4).

Se sembraron semillas de *Heliocarpus appendiculatus* en arena previamente esterilizada en autoclave sin presión durante una hora, repitiendo el procedimiento a las 24 hrs. (Varela com. per.). De las plántulas obtenidas, 20 fueron separadas, cortadas en raíz, tallo y hojas, determinándose el área foliar en un medidor de área foliar Delta-T Devices LTD, posteriormente se secaron durante 48 hrs. en un horno a 80°C, y se obtuvo el peso seco de raíz, tallo y hojas; los datos fueron utilizados como la cosecha inicial. Las demás plántulas fueron transplantadas a macetas de 2 kg con un sustrato estéril compuesto de arena y vermiculita, en proporción 1:1 (el proceso de esterilización fue el mismo que el utilizado para el caso de la arena).

El inóculo de esporas se obtuvo de suelo de selva donde se sembraron diferentes especies de pastos (denominado "pastro inglés" comercialmente) por 6 meses antes del inicio del experimento para contar con un gran número de esporas.

La obtención de las esporas se realizó mediante el tamizado húmedo y decantación de suelo (Gerdermann y Nicolson 1963, Daniels y Skipper 1982) y de centrifugación en gradientes de densidad conforme al método de Menge (Daniels y Skipper 1982).

Se realizó un diseño factorial con dos factores: a) inoculación de hongos micorrizógenos con dos niveles: sin inóculo de hongos micorrizógenos arbusculares y el segundo con inóculo (150 esporas en promedio por maceta); b) adición de fósforo con cuatro niveles: cuatro concentraciones 0, 2, 0.2 y 0.02 g l⁻¹ de P donde la ausencia de P correspondió al control (Habte y Manjunath 1991). Los 8 tratamientos tuvieron 10 repeticiones por tratamiento. Cada una de las 80 macetas utilizadas tuvo una plántula y fueron regadas con solución nutritiva.

La solución nutritiva que se utilizó fue (Robalo y Rojas 1982):

Solución a: 2 g de Nitrato de potasio y 2 g de sulfato de magnesio en 600 ml de agua destilada.

Solución b: 5 g de Nitrato de calcio en 600 ml de agua destilada.

En el momento de la administración, dichas soluciones fueron mezcladas en partes iguales. Para el caso del fósforo se utilizó fosfato ácido de potasio (KHP0₄) en diferentes concentraciones de fósforo de (2, 0.2, 0.02 g l⁻¹).

Se administraron 250 ml de la solución nutritiva por maceta con las diferentes concentraciones de P, cada 15 días. Esto se realizó en 12 etapas de riego las cuales abarcaron un período de 6 meses.

Posteriormente se cosecharon las plántulas, se dividieron en raíz, tallo y hojas. Se midió el área foliar con un medidor de área foliar Delta-T Devices LTD y las diferentes estructuras fueron secadas 48 hrs en un horno a 80°C para obtener su peso seco.

Las raíces se rehidrataron y se tiñeron con la técnica de tinción de raíces de Phillips y Hayman (1973) después de obtener su peso seco. Para obtener el porcentaje de colonización por tratamiento, se utilizó el método desarrollado por McGonigle *et al.* (1990), colocando por planta, 15 fragmentos de raíces entre 1 y 2 cm de largo en un portaobjetos en alcohol polivinílico (PVGL) (Schenck y Pérez 1990). Se realizaron entre 7 y 10 preparaciones por tratamiento que fueron revisadas en el microscopio óptico anotando presencia-ausencia de estructuras fúngicas, separando arbusculos, vesículas, ovillos, esporas e hifas presentes dentro de la raíz.

8.5 Análisis de resultados

Con los datos obtenidos en este trabajo se realizó un análisis de crecimiento (Hunt 1982), comparando la cosecha inicial y final (180 días después) para las variables: altura (cm) (A), diámetro del tallo (cm) (D), peso seco (g) de raíz (R), tallo (T) y hojas (H), peso seco total (g) (PST), proporción de peso total de raíz (PR), de tallo (PT) y de hojas (PH), proporción raíz-vástago (R/V), tasa relativa de crecimiento ($\text{g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$) (RGR), área foliar (cm^2) (AF), proporción de área foliar ($\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$) (LAR), área foliar específica ($\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$) (SLA), y tasa de asimilación neta ($\text{g cm}^2 \text{ día}^{-1}$) (NAR) (ver fórmulas en el Capítulo 7).

A las variables arriba mencionadas se les constató si no violaban los siguientes supuestos:

- a. Homogeneidad de varianzas (prueba de Bartlett).
- b. No correlación de medias y desviaciones estandar.

c. Normalidad de errores (gráfica normal de probabilidad).

Se realizó un análisis de varianza factorial (ANOVA) de las variables arriba descritas, con el paquete estadístico Statistica (StatSoft 1995). Las variables que no presentaron normalidad, que presentaron correlación y/o homogeneidad de varianzas fueron transformadas (Zar 1984). Aquellas variables que no cumplieron con los supuestos anteriores fueron analizadas mediante la prueba de Kruskal-Wallis. Los factores fueron la adición de P con 4 niveles (0, 2, 0.2 y 0.02 g l⁻¹) y la micorrización con 2 niveles (presencia y ausencia).

Por otro lado, para determinar si había diferencias en la colonización por hongos micorrizógenos entre los diferentes tratamientos, se constató si violaban los supuestos arriba mencionados, para posteriormente realizar el análisis estadístico correspondiente con el paquete estadístico Statistica (StatSoft 1995).

Se determinó la dependencia micorrízica relativa de las plántulas en cada nivel de P a partir de la fórmula (Plenchett *et al.* 1983, Habte y Manjunath 1991):

$$DMRC = \left[\frac{(PSTM) - (PSTNM)}{PSTM} \right] [100]$$

donde: *DMRC* es la dependencia micorrízica relativa, *PSTM* el peso seco total de la plántula micorrizada y *PSTNM* peso seco total de la plántula no micorrizada.

8.6 Resultados

El peso seco total (PST) de las plántulas de *H. appendiculatus* sujetas a interacción con hongos micorrizógenos fue cercano a cero en ausencia de fósforo y aumentó considerablemente con la concentración de 0.02 g l⁻¹ de P para posteriormente descender, mientras que en los tratamientos sin micorrizas el PST fue bajo y aumentó con la concentración de P, pero disminuyó considerablemente con la concentración máxima de P (2 g l⁻¹) (Fig. 2). Los datos fueron transformados con logaritmo natural (Zar 1984) para realizar un análisis de varianza factorial (ANOVA), el cual mostró diferencias significativas al aplicar

diferentes concentraciones de P (Tabla 1). Posteriormente, se realizó una prueba de comparación de medias (Prueba de Tukey) que mostró diferencias significativas entre el control con los tratamientos en donde se adicionó al sustrato P.

Al fraccionar el PST de las plántulas en peso seco de raíz (R), tallo (T) y hojas (H), se encontró un patrón similar al que se obtuvo del PST (Fig. 1). Los datos de las tres fracciones fueron transformados con logaritmo natural (Zar 1984) y posteriormente se realizó un ANOVA, que mostró en el caso de R diferencias significativas entre los diferentes niveles de P y entre la inoculación o no de hongos micorrizógenos, no así en la interacción de ambos factores. En la variable T se encontraron diferencias significativas en las distintas concentraciones de P. Por su parte, la variable H presentó diferencias significativas entre las diferentes concentraciones de P y en el tratamiento de micorrizas (Tabla 1). Las pruebas de Tukey realizadas para las variables mostraron en las tres variables diferencias entre el control y los tratamientos donde se adicionó P.

La proporción raíz/vástago (R/V) no se vió modificada en las diferentes concentraciones de P en presencia de micorrizas, mientras que en ausencia de estos endófitos hubo una menor asignación a vástago en el tratamiento 0.02 g l⁻¹ de P (Fig. 3); en esta variable se encontraron diferencias significativas en las diferentes concentraciones de P (Tabla 1). Al realizar la prueba de Tukey se observaron diferencias significativas entre el control sin P y la concentración de P de 0.02 g l⁻¹ y el tratamientos 0.02 g l⁻¹ de P con 0.2 g l⁻¹ de P.

Al analizar la proporción de tallo (PT), de raíz (PR) y de hojas (PH) con respecto al PST, se encontró que en presencia de micorrizas la PT fue mayor a 0.02 g l⁻¹ de P, en cuanto a PR se encontraron los valores más altos en 0 y 0.02 g l⁻¹ de P, mientras que la PH presentó los valores menores en la concentración de 0.02 g l⁻¹ de P; en ausencia de micorrizas se encontró un patrón semejante (Fig. 1). Estas variables presentaron normalidad, posteriormente se aplicó un ANOVA a cada una de las variables, lo que nos dió los siguientes resultados: PR y PT presentaron diferencias significativas para las diferentes concentraciones de fósforo, mientras que PH no presentó diferencias significativas (Tabla 1). La prueba de Tukey para PR y PT mostraron diferencias significativas entre los tratamientos control y la

concentración de 0.02 g l⁻¹ de P y entre la concentración de 0.02 g l⁻¹ de P y la concentración de 0.2 g l⁻¹ de P.

La tasa relativa de crecimiento (RGR) mostró el mayor valor a 0.02 g l⁻¹ de P con micorrizas y sin ellas (Fig. 2). Esta variable presentó normalidad y la ANOVA mostró diferencias significativas en la fertilización. La prueba de Tukey mostró diferencias significativas entre el control para el P en presencia y en ausencia de micorrizas con los tratamientos 0.02, 0.2 y 2 g l⁻¹ de P con micorrizas y 0.2 g l⁻¹ de P sin micorrizas.

En cuanto al área foliar (AF), ésta fue mayor en la concentración 0.2 g l⁻¹ de P en presencia y en ausencia de micorrizas (Fig. 2). Los datos de esta variable fueron transformados con la raíz cuadrada, posteriormente se realizó un ANOVA que mostró diferencias significativas en la adición de P y en la micorrización (Tabla 1). La prueba de Tukey mostró diferencias entre el control y los tratamientos con adición de P y en el tratamiento de 0.02 g l⁻¹ de P y 0.2 g l⁻¹ de P.

La proporción de área foliar (LAR) disminuyó en presencia de micorrizas en la concentración de 0.02 g l⁻¹ de P para posteriormente incrementarse, mientras que en ausencia de micorrizas los valores menores se encontraron en el control y en concentración de P de 0.02 g l⁻¹ (Fig. 2). Para esta variable no fue necesario transformar los datos, el ANOVA mostró diferencias significativas en la adición de P y en la micorrización no así en la interacción (Tabla 1). La prueba de Tukey mostró diferencias entre el control y los tratamientos con adición de P de 0.2 y 2 g l⁻¹ y entre el tratamiento de 0.02 con los tratamientos de 0.2 g l⁻¹ de P y 2 g l⁻¹ de P.

El área foliar específica (SLA) en ausencia de micorrizas se encontró el valor mayor en la concentración de 0.02 g l⁻¹ de P, mientras que en inoculación con micorrizas no se presentaron cambios (Fig. 2). En este caso se realizó un análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis el cual mostró diferencias significativas en la inoculación con hongos micorrizógenos (H=9.858146, gl=1, p<0.01) y en la adición de P (H=12.76618, gl=3, p<0.001).

Con respecto a la tasa de asimilación neta (NAR), se encontraron las mayores tasas en la concentración de 0.02 g l⁻¹ de P, para posteriormente disminuir (Fig. 2), para la variable

NAR se realizó una transformación con el logaritmo natural y el ANOVA mostró diferencias significativas en la fertilización y en la micorrización (Tabla 1). Por su parte, la prueba de Tukey mostró diferencias significativas entre el control y el tratamiento de $0.02 \text{ g l}^{-1} \text{ P}$ y la concentración de 0.02 con las concentraciones de 0.2 y $2 \text{ g l}^{-1} \text{ P}$.

Tabla 1. Resultados de los análisis de varianza factoriales para las variables de respuesta: peso seco total (g) (PST)[†], peso seco (g) de raíz (R)[†], tallo (T)[†] y hojas (H)[†], proporción raíz-vástago (RV), proporción de peso total de raíz (PR), de tallo (PT) y de hojas (PH), tasa relativa de crecimiento (g g⁻¹ día⁻¹) (RGR), área foliar (cm²) (AF)[†], proporción de área foliar (cm² g⁻¹) (LAR), área foliar específica (cm² g⁻¹) (SLA)[†], y tasa de asimilación neta (g cm² día⁻¹) (NAR)[†]. Donde 1=fertilización con P, 2=micorrización, 1X2=interacción entre fertilización y micorrización; n.s.=no significativo, *=p<0.05, **=p<0.01, ***=p<0.001 ; †=datos transformados (ver texto).

Variable	Factor	Suma de cuadrados	g.l.	Cuadrados medios	F	p
PST	1	36.65373	3	12.21791	19.80451	***
	2	2.21203	1	2.21203	3.58557	n.s.
	1X2	1.23738	3	0.41246	0.66858	n.s.
	Error	35.781708	58	0.616926		
R	1	29.867328	3	9.955776	8.856028	***
	2	4.800367	1	4.800367	4.270103	*
	1X2	5.306154	3	1.768718	1.573339	n.s.
	Error	65.202498	58	1.124181		
T	1	39.59865	3	13.19955	21.78271	***
	2	2.30641	1	2.30641	3.80619	n.s.
	1X2	2.60775	3	0.86925	1.42448	n.s.
	Error	35.14597	58	0.605965		
H	1	37.59123	3	12.53041	15.36145	***
	2	3.46974	1	3.46974	4.25368	*
	1X2	2.36496	3	0.78832	0.96643	n.s.
	Error	47.31089	58	0.815705		
RV	1	123.32394	3	41.10798	4.297298	***
	2	11.33994	1	11.33994	1.185441	n.s.
	1X2	38.82897	3	12.94299	1.353019	n.s.
	Error	554.828348	58	9.568006		
PR	1	0.143694	3	0.047898	4.008047	*
	2	0.010061	1	0.010061	0.841855	n.s.
	1X2	3.8823	3	0.012941	1.082874	n.s.
	Error	0.693158	58	0.011951		
PT	1	0.426303	3	0.142101	6.493422	***
	2	0.014609	1	0.014609	0.667551	n.s.
	1X2	5.9595	3	0.019865	0.907764	n.s.
	Error	1.269272	58	0.021884		
PH	1	0.107652	3	0.035884	2.446558	n.s.
	2	0.000169	1	0.000169	0.011501	n.s.
	1X2	5.5728	3	0.018576	1.266547	n.s.
	Error	0.850686	58	0.014667		
RGR	1	1.617	3	0.000539	12.38218	***
	2	0.000111	1	0.000111	2.54087	n.s.
	1X2	4.8	3	0.000016	0.36250	n.s.
	Error	2.552	58	0.000044		
AF	1	1582.1124	3	527.3708	14.45924	***
	2	204.7809	1	204.7809	5.61460	*
	1X2	211.8228	3	70.6076	1.93589	n.s.
	Error	2115.42994	58	36.47293		
LAR	1	98190.66	3	32730.22	16.97582	***
	2	26610.42	1	26610.42	13.80173	***
	1X2	7414.53	3	2471.51	1.28187	n.s.
	Error	111826.9	58	1928.050		
NAR	1	8.712228	3	2.904076	13.24173	***
	2	1.123446	1	1.123446	5.12258	*
	1X2	0.9033	3	0.301100	1.37293	n.s.
	Error	12.720096	58	0.219312		

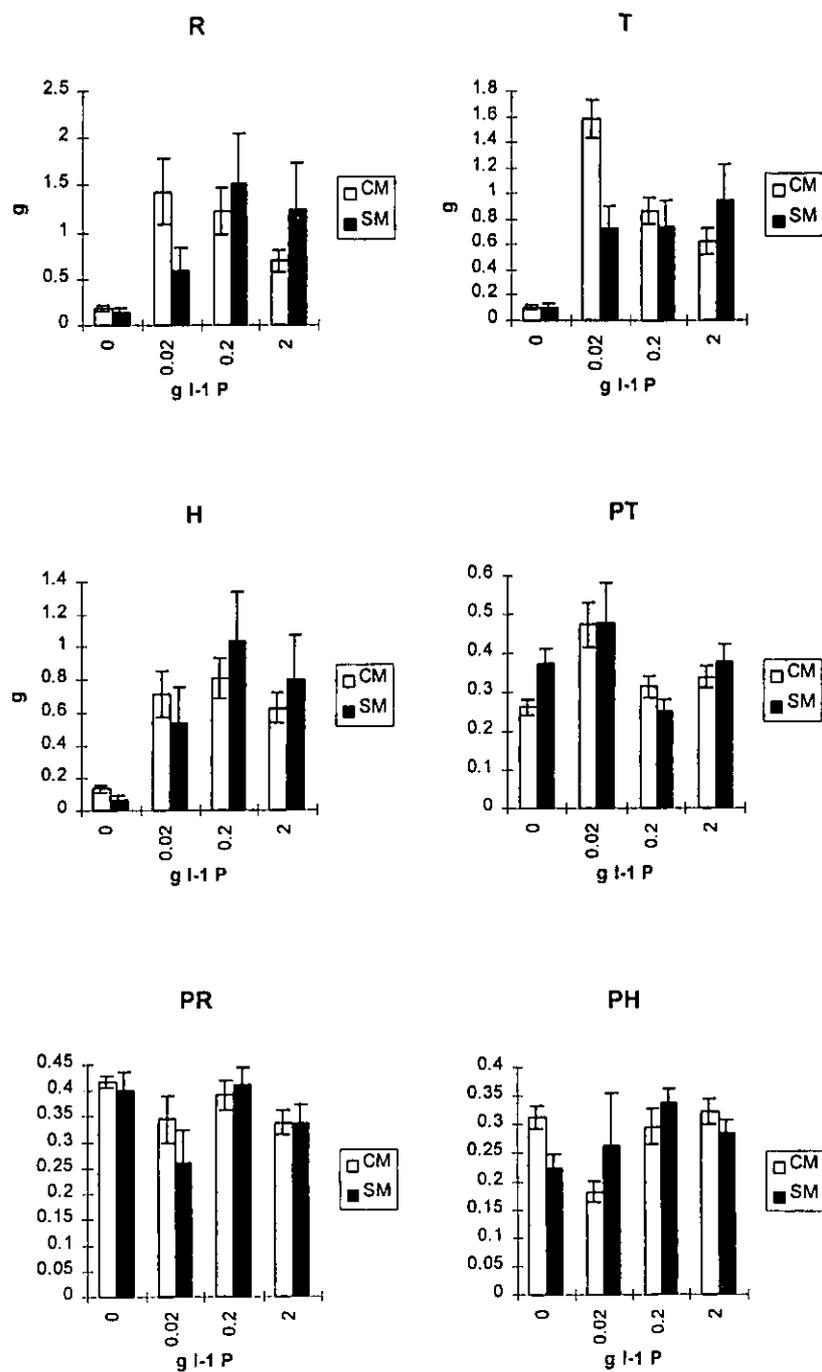


Figura 1. Comportamiento de las variables de respuesta (\pm E.E.): peso seco de raíz (R), tallo (T) y hojas (H), proporción de peso total de raíz (PR), de tallo (PT) y de hojas (PH), en cuatro concentraciones diferentes de fósforo. En presencia (CM) y en ausencia (SM) de hongos micorrizógenos arbusculares.

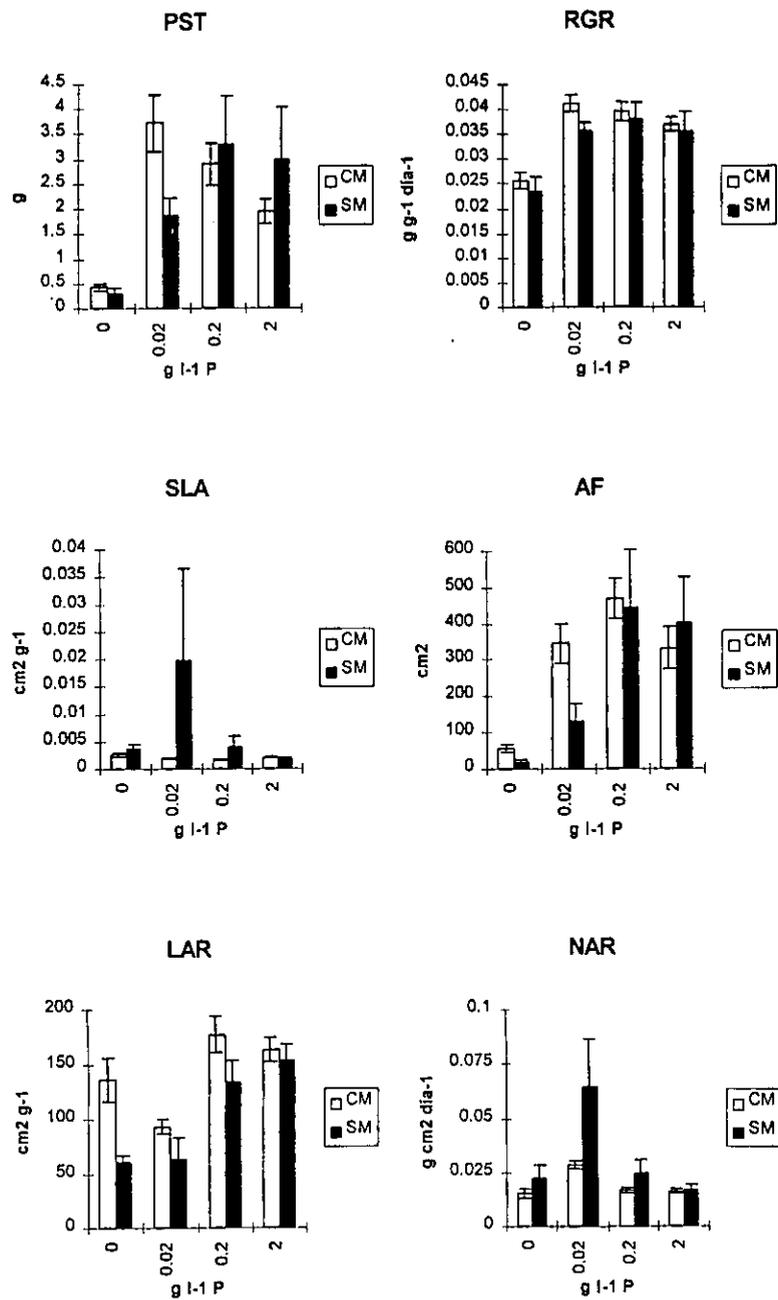


Figura 2. Comportamiento de las variables de respuesta (\pm E.E.): peso seco total (PST), tasa relativa de crecimiento (RGR), área foliar (AF), proporción de área foliar (LAR), área foliar específica (SLA), y tasa de asimilación neta (NAR) en cuatro concentraciones diferentes de fósforo. En presencia (CM) y en ausencia (SM) de hongos micorrizógenos arbusculares.

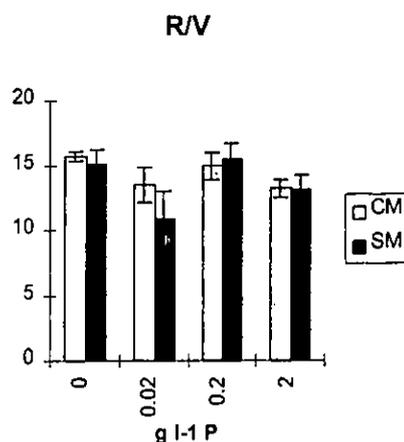


Figura 3. Comportamiento de la variable de respuesta (\pm E.E) proporción raíz-vástago (R/V) en cuatro concentraciones diferentes de fósforo. En presencia (CM) y en ausencia (SM) de hongos micorrizógenos arbusculares.

En los cuatro tratamientos se presentó un alto porcentaje de colonización (de 47.55 a 73.63%), el mayor porcentaje de colonización se encontró en el tratamiento con 0.02 g l⁻¹ de P y el menor en la mayor concentración de P (2 g l⁻¹ de P) (Tabla 2). Se realizó un análisis estadístico de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis donde no se encontraron diferencias significativas entre los diferentes tratamientos ($H=5.166667$, $gl=3$, $p=0.16$).

En cuanto a las estructuras fúngicas presentes dentro de las raíces, se observaron hifas en mayor cantidad dentro de las raíces de todos los tratamientos, aunque en mayor proporción en el tratamiento con una concentración de P de 0.02 g l⁻¹; mientras que en ausencia de P se encontró mayor porcentaje de vesículas (Tabla 2).

Tabla 2. Porcentaje de colonización promedio(\pm E.E.) por estructuras fúngicas para cada tratamiento. 1= ausencia de P, 2= 0.02 g l⁻¹ P, 3=0.2 g l⁻¹ P, 4= 2 g l⁻¹ P.

TRATAMIENTO	Arbúsculos	Vesículas	Ovillos	Esporas	Hifas	Total
1	3.56(\pm 0.113)	20.7(\pm 0.456)	-	-	38.27(\pm 0.84)	62.49(\pm 1.38)
2	1.42(\pm 0.001)	7.63(\pm 0.001)	1.04(\pm 0.001)	0.347(\pm 0.001)	63.19(\pm 0.001)	73.63(\pm 0.001)
3	1.9(\pm 0.367)	13.33(\pm 2.58)	-	0.634(\pm 0.12)	37.46(\pm 7.27)	53.33(\pm 10.3)
4	3.49(\pm 0.668)	2.09(\pm 0.399)	-	-	41.95(\pm 8.02)	47.55(\pm 9.09)

La dependencia micorrízica relativa (*DMRC*) tuvo su valor mayor en el tratamiento de 0.02 g l⁻¹ de P con 50.13; en ausencia de P el valor de dependencia fue de 29.14, mientras que a mayores concentraciones de P, tanto en 0.2 como en 2 g l⁻¹, los resultados fueron negativos, -14.14 y -53.35 respectivamente (Fig. 4)

Dependencia micorrízica

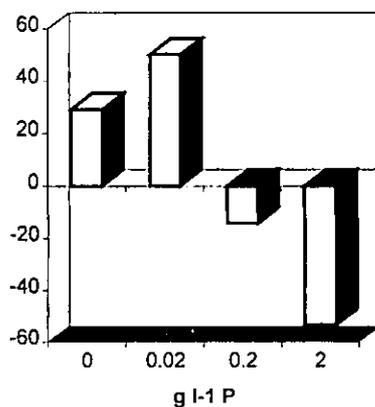


Figura 4. Dependencia micorrízica relativa de *H. appendiculatus* a diferentes concentraciones de fósforo.

8.7 Discusión

Las plantas presentan alteraciones en su crecimiento debido a las características ambientales existentes (Fitter y Hay 1987). En hábitats perturbados, donde existe gran cantidad de nutrientes disponibles, se establecen las especies pioneras (Ackerly 1993); éstas responden a pulsos de recursos disponibles y tienen altas tasas de fotosíntesis y respiración, así como de crecimiento (Bazzaz 1979, Núñez-Farfán y Dirzo 1997). *Heliocarpus appendiculatus* no es la excepción, ya que al aumentar el suministro de P se encontró una mayor tasa de crecimiento, este crecimiento se ve aminorado si no se adiciona P y cuando se aumenta la concentración a 2 g l^{-1} de P. Este comportamiento está relacionado con la importancia que tiene este elemento en la respiración y fotosíntesis de los vegetales, en la estructuración de membranas y como componente de los nucleótidos (Taiz y Zeiger 1991).

Por otra parte, al inocular hongos micorrizógenos se incrementó el crecimiento del hospedero y requirió de una menor cantidad de P para alcanzar el crecimiento mayor. Biere (1996) ha señalado que las plantas que tienen altas tasas relativas de crecimiento tienen ventajas selectivas en hábitats productivos. En este estudio este comportamiento se puede observar en ausencia de micorrizas, ya que conforme aumenta la concentración de P aumenta el crecimiento, lo cual tiene relación con la habilidad que presentan las especies pioneras de utilizar fuentes de nutrientes en el suelo después de que se crea un claro (Shukla y Ramakrishnan 1984), pero cuando hay inoculación es a una mínima concentración de P (0.02 g l^{-1}) donde responde la planta óptimamente, lo cual indica que la presencia de hongos micorrizógenos es un elemento importante en el crecimiento de esta especie.

H. appendiculatus responde de forma diferencial a las distintas concentraciones de P a las que se sometió. Sin inóculo a una concentración de P mínima asigna más recursos a tallo y al aumentar la cantidad de P asigna más a raíz y a hojas. Las plantas aumentan su asignación a raíz en respuesta a las condiciones ambientales y así maximizar su tasa relativa de crecimiento, generalmente asignan más recursos a raíces cuando disminuye la cantidad de nutrientes disponibles en el suelo, esto con el objeto de lograr una mayor explotación de los mismos (Boerner 1986, Chapin 1980, Reynolds y D'Antonio 1996, Fitter 1985). Este comportamiento se presenta cuando además de adicionar diferentes concentraciones de P se inocula con hongos

micorrizógenos, ya que estos hongos además de ayudar a la planta a eficientizar los recursos de que dispone; actúan sus hifas como extensiones del sistema radical (Harley y Smith 1983).

En sitios pobres en nutrimentos y en suelos ácidos, como los encontrados en el área de estudio (Gutiérrez-Ruiz y Sommer-Cervantes en prep.), se ha reportado en las hojas de las plantas textura coriacea, paredes celulares y cutícula delgadas, mesófilo compacto (Medina 1984) e invierten menos recursos en biomasa de hojas (Biere 1996). Esto se observa porque se invierte más en la construcción misma de la hoja que en área fotosintética, se reduce la tasa de recambio foliar y la tasa relativa de crecimiento y se incrementa la longevidad de las hojas, por esta razón, las plantas requieren de la asociación de sus raíces con hongos micorrizógenos (Chapin 1980).

En *H. appendiculatus* aumentó la proporción de hojas y el área foliar, además de observarse un adelgazamiento de las hojas al aumentar la concentración de P, ya que al aumentar al máximo el área fotosintética se hace una contribución al crecimiento vegetativo (Blackman 1968), característica importante de las especies pioneras (Shukla y Ramakrishnan 1984). En este caso el peso seco total y la tasa relativa de crecimiento presentan sus mayores valores en la concentración de 0.02 g l⁻¹ P en presencia de micorrizas, pero en ausencia de ellas se requiere de 10 veces más adición de P para alcanzar los mismos valores. Esto además puede estar relacionado con el hecho de que la asociación con estos hongos puede modificar el pH ácido, con lo cual también mejoran el crecimiento de las plantas hospedadas (Sylvia y Williams 1992).

El aumento en la colonización micorrízica puede hacer mas eficiente la toma de nutrimentos (Boerner 1986), pero esta colonización decrece cuando aumenta la cantidad de fósforo disponible (Declerck *et al.* 1995, Saif 1986, Soedarjo y Habte 1995); el mecanismo por el cual ocurre esta disminución en el porcentaje de colonización en altas concentraciones de P no es bien entendido. En este caso, *H. appendiculatus* presenta una disminución en la colonización micorrízica al aumentar la cantidad de P en el sustrato. Jasper *et al.* (1979) señalan a este respecto, que las células radicales, en presencia de altas concentraciones de P, pueden volverse resistentes a la colonización, además de que los endófitos, dependiendo de la especie, difieren en su sensibilidad a la aplicación de P.

Con este trabajo se observó que existe una respuesta positiva a la micorrización si hay disponible una cantidad mínima de P (0.02 g l^{-1}), con lo cual esta especie puede ser caracterizada como altamente dependiente a los hongos micorrizógenos para incrementar su biomasa (según la categorización hecha por Habte y Manjunath 1991). Al aumentar la cantidad de P, disminuye el crecimiento y la dependencia micorrízica llega a ser negativa (Fig. 3). Esto puede deberse a que en ambientes con altas cantidades de nutrimentos hay una inhibición en la colonización ya que existen alteraciones en la permeabilidad de las membranas de las células de la raíz del hospedero, debido a la pérdida de metabolitos (Douds 1994, Linderman y Hendrix 1982, Same *et al.* 1983) con repercusiones en el crecimiento de la planta. Es evidente que en este momento hay un cambio en el patrón de adquisición y uso de recursos, y en términos de costo-beneficio a la planta le cuesta más mantener la relación en presencia de una mayor cantidad de P que puede metabolizar.

Una alta cantidad de nutrimentos también induce una deficiencia de carbohidratos solubles, importantes en el crecimiento, reproducción, resistencia a predadores, etc. (Fitter y Hay 1987). Además, la planta puede reducir la producción de exudados, lo cual restringe el flujo de energía al hongo y de esta forma se previene una colonización extensiva (Sylvia y Schenck 1983). Apoya lo anterior el hecho de que a una menor cantidad de P se encontraron más vesículas, éstas son estructuras de almacenamiento y parece que con ello se mantiene P almacenado dentro de la raíz para eventualmente usarlo.

Cuando aumenta la disponibilidad de P se incrementa también el número de esporas (Sylvia y Schenck 1983), lo cual podría determinar la tasa de reemplazamiento de especies no micótrofas por micótrofas durante la sucesión (Allen y Allen 1984) ya que las esporas son estructuras de resistencia. Por otra parte, la alta colonización de raíces que presenta *H. appendiculatus* podría actuar como un sitio que permite la permanencia del hongo, le proporciona un hábitat "efímero", actuando así, como promotor del establecimiento del hongo en plantas micótrofas de estados sucesionales posteriores. A este respecto, Evans y Miller (1990) señalan que en condiciones naturales, la colonización por hifas en el suelo tiene un mayor significado funcional a la planta en términos de nutrición de P, que propágulos aislados del suelo; además plantas colonizadas ya establecidas logran colonizar más eficientemente

plántulas cercanas no colonizadas que esporas presentes en el suelo (Eissenstat y Newman 1990).

Por otro lado, la presencia de micorrizas arbusculares en *H. appendiculatus* puede reducir significativamente la infección por patógenos y nemátodos como han señalado Azcón-Aguilar y Barea (1992) y Werner (1992) ya que en general los microorganismos no colonizan regiones ya colonizadas por los hongos micorrizógenos. Pero también es importante considerar que la presencia de estos endófitos dentro de la raíz ayuda a la captura de nutrimentos, con lo cual aumenta el vigor de la planta y de esta forma también su resistencia a patógenos.

Por lo anterior, podemos decir que *Heliocarpus appendiculatus* es una especie pionera altamente dependiente a los hongos micorrizógenos, lo cual puede darle ventajas competitivas en sitios perturbados, además de ser un promotor en el establecimiento de otras especies de posteriores estados sucesionales.

8.8 Referencias bibliográficas

Ackerly D.D. 1993. **Phenotype plasticity and the scale of environmental heterogeneity: studies of tropical pioneer trees in variable light environments.** Tesis de doctorado, Harvard University, E.U. 458.

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

Allen E.B. y M.F. Allen. 1984. Competition between plants of different successional stages: mycorrhizae as regulators. **Can. J. Bot.** **62**: 2625-2629.

Azcón-Aguilar C. y J.M. Barea. 1992. Interactions between Mycorrhizal Fungi and other Rhizosphere Microorganisms. En: **Mycorrhizal Functioning . An integrative Plant-Fungal Process.** Allen M.F. (ed.). Chapman y Hall, N.Y. 163-198.

Baylis G.T.S. 1975. The magnolioid mycorrhiza and mycotrophy in root systems derived from it. En: **Endomycorrhizas.** Sanders E., B. Mosse y P.B. Tinker (eds.). Academic Press, Londres. 373-389.

Bazzaz F.A. 1979. The physiological ecology of plant sucesion. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** **10**: 351-371.

Biere A. 1996. Intra-specific variation in relative growth rate: impact on competitive ability and performance of *Lychnis flos-cuculi* in habitats differents in soil fertility. **Plant and Soil** **182**:313-327.

Boerner R. E.J. 1986. Seasonal nutrient dynamics, nutrient resorption, and mycorrhizas infection intensity of two perennial forest herbs. **Amer. J. Bot.** **73(9)**: 1249-1257.

Chapin III F.S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. **Ann.Rev.Ecol.Syst.** **11**:233-260.

Cooperband L.R., R.E.J. Boerner y T.J. Logan. 1994. Humid tropical leguminous tree and pasture grass responsiveness to vesicular-arbuscular mycorrhizal infection. **Mycorrhiza** **4**:233-239.

Daniels B.A. y H.D. Skipper. 1982. Methods for the recovery and quantitative estimation of propagules from soil. En: **Methods and principles of mycorrhiza research**. Schenck, N.C. (ed.) St. Paul, Minnesota. 29-37.

Declerck S., C. Plenchette y D.G. Strullu. 1995. Mycorrhizal dependency of banana (*Musa acuminata*, AAA group) cultivar. **Plant and Soil** **176**: 183-187.

Diem H.G., Y. Gueye, V. Gianinazzi-Pearson, J.A. Fortin y Y.R. Dommergues. 1981. Ecology of VA mycorrhizae in the tropics: the semi-arid zone of Senegal. **Acta Ecologica** **2(6)**: 53-62.

Douds Jr. D. 1994. Relationship between hyphal and arbuscular colonitation and sporulation in a mycorrhiza of *Paspalum notatum* Flugge. **New Phytol** **126**: 233-237.

Eissenstat D.M. y E.I. Newman. 1990. Seedling establishment near large plants: effects of vesicular-arbuscular mycorrhizas on the intensity of plant competition. **Functional Ecology** **4**: 95-99.

Evans D.G. y M.H. Miller. 1990. The role of the external mycelial network in the effect of soil disturbance upon vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization of maize. **New Phytol.** **114**: 65-71.

Fitter A.H. 1985. Functioning of vesicular-arbuscular mycorrhizas under field conditions. **New Phytol.** **99**:257-265.

Fitter A.H. y R.K. Hay. 1987. **Environmental Physiology of plants**. Academic Press, Londres. 423.

Gerdemann J.W. y T.H. Nicolson. 1963. Spores of mycorrhizal *Endogone* species extracted from soil by wet sieving and decating. **Trans. Brit. Mycol. Soc.** **46(2)**: 235-244.

González M.R. 1996. **Establishment of three rain forest species along the riparian corridor-pasture gradient in Los Tuxtlas, Mexico**. Tesis de doctorado. Universidad Harvard, Cambridge Massachusetts. 503.

Gutiérrez-Ruiz M. e I Sommer-Cervantes. Características físicas y químicas de los suelos de la selva tropical húmeda. En: **Productividad y ecología del suelo en la selva tropical húmeda**. Naranjo E. y Álvarez-Sánchez F.J. (eds.). En preparación.

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

Harley J.L. y S.E. Smith. 1983. **Mycorrhizal symbiosis**. Academic Press. Londres. 483.

Hayman D.S., A.M. Johnson y Y. Ruddlestin. 1975. The influence of phosphate and crop species on endogone spores and vesicular-arbuscular mycorrhiza under field conditions. **Plant and Soil** **43**: 489-495.

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

Jasper D.A., A.D. Robson y L.K. Abbot. 1979. Phosphorus and the formation of vesicular-arbuscular mycorrhizas. **Soil. Biol. Biochem.** **11**:501-505.

Jacobs M. 1988. **The tropical rain forest**. A first Encounter. Springer-Verlag. Berlin. 295.

Janos D.P. 1980. Mycorrhizae influence tropical sucesion. **Biotropica** **12** (suplemento): 56-64.

Jordan F. 1984. Nutrient regime in the wet tropics: physical factors. En: **Physiological Ecology of Plants in the Wet Tropics**. E. Medina, H. Mooney y C. Vázquez-Yanes (eds.). Dr. W. Junk, Holanda. 3-12.

Koide R.T. 1991. Nutrient supply, nutrient demand and plant response to mycorrhizal infection. **New Phytol.** **117**: 365-386.

Koide R.T. y P. Schreiner. 1992. Regulation of the vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Plant Mol. Biol.** **43**: 557-581.

Linderman R.G. y J.W. Hendrix. 1982. Evaluation of plant response to colonization by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. En: **Methods and principles of mycorrhizal research**. Schenck, N.C. (ed.) St. Paul, Minnesota. 29-37.

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

Medina E. 1984. **Introducción a la ecofisiología vegetal**. Programa regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Depto. de Asuntos Científicos. Washington, D.C. Serie de Biología, Monografía 16. 102.

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

Núñez-Farfán J. y R. Dirzo. 1997. *Heliocarpus appendiculatus* (jonote). En: **Historia natural de Los Tuxtlas**. González S.E., R. Dirzo y R.C. Vogt (eds.). UNAM, México D.F. 119-122.

Phillips J.M. y D.S. Hayman. 1970. Improve prosedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. **Trans. Brit. Mycol. Soc.** **55**: 158-161.

Plenchette C., Fortin J.A. y V. Furlan. 1983. Growth responses of several plant species to mycorrhizae in a soil of moderate P-fertility. I. Mycorrhizal dependency under field conditions. **Plant and Soil** 70:199-209.

Reynolds H.L., C.D'Antonio. 1996. The ecological significance of plasticity in root weight ration in response to nitrogen: Opinion. **Plant and Soil** 185:75-97.

Rovalo M.M. y M. Rojas 1980. **Fisiología vegetal experimental (prácticas de laboratorio)**. Limusa, México. 269.

Saif S.R. 1986. Vesicular-arbuscular mycorrhizae in tropical forage species as influenced by season, soil texture, fertilizers, host species and ecotypes. **Angew Botanik** 60: 125-139.

Same B.I., A.D. Robson y L.K. Abbott. 1983. Phosphorus, soluble carbohydrates and endomycorrhizal infection. **Soil Biol. Biochem.**:593-597.

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

Soedarjo M. y M. Habte. 1995. Mycorrhizal and nonmycorrhizal host growth in response to changes in pH and P concentration in a manganiferous oxisol. **Mycorrhiza** 5: 337-345.

StatSoft. 1995. **Statistica for Windows**. StatSoft, Inc. Tulsa, E.U. 5494.

Shukla R.P. y P.S. Ramakrishnan. 1984. Leaf dynamics of tropical trees related to successional status. **New Phytol.** 97:697-706.

Sylvia D.M. y N.C. Schenck. 1983. Application of superphosphate to mycorrhizal plants stimulates sporulation of phosphorus-tolerant vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. **New Phytol.**: 655-661.

Sylvia D.M. y S.E. Williams. 1992. Vesicular-arbuscular mycorrhizae and environmental stress. En: **Mycorrhizae in sustainable agriculture**. Bethlenfalvay G.J. y R.G. Linderman (eds.). ASA Special Publication No.54, Wisconsin. 101-124.

Taiz L. y E. Zeiger. 1991. **Plant physiology**. The Benjamin Cummings Publishing Company, Inc. California. 565.

Vázquez-Yanes C. 1980. Notas sobre la autoecología de los árboles pioneros de rápido crecimiento de la selva tropical lluviosa. **Trop. Ecol.** 21(1): 103-112.

Werner D.1992. **Symbiosis of plants and microbes**. Chapman y Hall, Londres. 389.

Zar J.H. 1984. **Biostatistical analysis**. Prentice Hall, Londres.

9. Consideraciones finales

La micorriza arbuscular mejora la eficiencia en la explotación de P en el suelo (Same *et al.* 1983, Declerck *et al.* 1995) y reduce la densidad de patógenos que atacan la raíz (Azcón-Aguilar y Barea 1992, Werner 1992), lo cual da como resultado un efecto positivo tanto en el crecimiento como en el vigor de las plantas (Linderman y Hendrix 1982).

Para que la asociación micorrízica beneficie a los hospederos están involucrados una serie de factores exógenos como: las condiciones ambientales y edáficas (Koide 1991, Diem *et al.* 1981) y la perturbación en el sitio, ya que esto afecta a las poblaciones de hongos micorrizógenos (Sylvia 1990, Evans y Miller 1990). En lo que se refiere a las características particulares de los endófitos, es importante la especie de hongo, ya que cada especie tiene diferente efectividad según el hospedero (Pearson *et al.* 1993), el tipo de inóculo utilizado, así como la planta hospedera y sus características particulares como son el tamaño de la semilla (Allsop y Stock 1995), la longitud y densidad de pelos radicales (Declerck *et al.* 1995, Koide y Schreiner 1992, Baon *et al.* 1994) y ligado a esto, su estatus sucesional (Janos 1980).

Como se puede apreciar, existe una gran cantidad de factores involucrados en el beneficio que puede tener este mutualismo, por ello, tal como señala Allen (1991) las asociaciones micorrízicas no pueden ser percibidas como una "panacea" para incrementar la producción vegetal, pero debido a la gran cantidad de trabajos que se han generado sobre este tema, hay elementos suficientes para utilizar estos endófitos en trabajos aplicados como son los programas de reforestación, debido principalmente a que ha sido señalado que existe un decremento de estos endófitos después de la sustitución de selva por pastizales (Guadarrama 1993, Jensen 1983, Evans y Miller 1990). Los sistemas tropicales están en peligro de desaparecer y es necesario asegurar su producción a partir de la catalogación, el entendimiento de sus funciones y su preservación (Janos 1987).

Este trabajo ha demostrado que dependiendo de la etapa en el ciclo de vida de la especie de planta y de la presencia de competidores, la micorriza es un factor más que puede modificar la asignación de recursos en el hospedero, y en este sentido es necesario entender su funcionamiento.

La estructura de las comunidades vegetales está influenciada por las interacciones que se presentan entre las especies y los microorganismos asociados, así como por los factores abióticos. La influencia que tienen los microorganismos en las interacciones entre plantas y en la competencia han recibido poca atención, principalmente por la dificultad de manipularlos, a partir de las técnicas empleadas para su aislamiento (Chanway *et al.* 1991).

Fahey (1992) ha señalado que la microbiota ejerce una importante influencia sobre el flujo de materia y energía y en comunidades tropicales en particular, esta actividad llega a ser 5 veces más rápida que en zonas templadas (Janos 1987). Dentro de esta microbiota se encuentran los hongos micorrizógenos, los cuales influyen en la composición de las comunidades de plantas al afectar la habilidad competitiva de las especies (Janos 1980), debido a los efectos fisiológicos que causan a las plantas (Allen y Allen 1990), en este estudio también hemos demostrado que hay efectos en crecimiento y sobrevivencia.

Es importante señalar que la importancia de los hongos micorrizógenos en mediar la competencia depende de la infectividad de los propágulos y la efectividad que presenten las plantas a los mismos, así como por los cambios de inóculo micorrízico a lo largo de la sucesión (Allen y Allen 1990, Janos 1980, Read 1993).

Se ha señalado que la competencia está ausente en los estados iniciales de colonización y comienza cuando crecen las plántulas (Bazzaz 1979) al aumentan sus requerimientos nutricionales y sus necesidades de espacio, mientras que en las etapas tardías de la sucesión la competencia se vuelve más compleja al involucrar más individuos de diferentes especies y tallas; en estas etapas se han encontrado una gran cantidad de especies que dependen de los hongos micorrizógenos para alcanzar su máximo crecimiento (Janos 1980). Podemos señalar que los hongos micorrizógenos son importantes desde el inicio de la colonización, dado que su presencia si tuvo repercusiones en la sobrevivencia, crecimiento e intensidad de la competencia en las dos especies analizadas.

La relevancia de las micorrizas a lo largo del ciclo de vida de las plantas también está en relación con la asignación de recursos, la cual cambia a lo largo del ciclo de vida de las plantas (Cockburn 1991) y dependiendo de las condiciones ambientales y nutricionales, así como también con el crecimiento y la competencia a que este sujeta la planta; es obvio que la

micorriza puede ser un factor más en este balance.

9.1.1 Referencias bibliográficas

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

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

Allsopp N. y W.D. Stock. 1995. Relationships between seed reserves seedling growth and mycorrhizal responses in 14 related shrubs (Rosidae) from a low-nutrient environment. **Func. Ecol.** 9: 240-254.

Azcón-Aguilar C. y J.M. Barea 1992. Interactions between Mycorrhizal fungi and others Rhizosphere Microorganisms. En: **Mycorrhizal Functioning. An Integrative plant-fungal Process**. Allen M.F. (eds.). Chapman y Hall, N.Y. 163-198.

Baon J.B., S.E. Smith y A.M. Alston. 1994. Growth response and phosphorus uptake of rye with long and short roots hairs: Interactions with mycorrhizal infection. **Plant and Soil** 167: 247-254.

Bazzaz F.A. 1979. The physiological ecology of plant sucesion. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 10: 351-371.

Chanway C.P., R. Turkington y F.B. Holl. 1991. Ecological implications of specificity between plants and rhizosphere micro-organisms. **Adv. Ecol. Research.** 21: 121-169.

Cockburn A. 1991. **An introduction to Evolutionary Ecology**. Blackwell Scientific Publications, Londres. 370.

Decklerck S., C. Planchette y D.G. Strullu. 1995. Mycorrhizal dependency and banana (*Musa acuminata*, AAA group) cultivar. **Plant and Soil** 176: 183-187.

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

Evans D.G. y M.H. Miller 1990. The role of the external mycelial network in the effect of soil disturbance upon vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization of maize. **New Phytol.** 114: 65-71.

Fahey T. 1992. Mycorrhizae and forest ecosystems. **Mycorrhiza** 1: 83-89.

Guadarrama M.P. 1993. **Distribución y abundancia de esporas de hongos micorrizicos arbusculares en la selva húmeda tropical**. Tesis licenciatura, Fac. Ciencias UNAM. 72.

Janos D.P. 1980. Mycorrhizae influence tropical sucesion. **Biotropica** 12

(suplemento): 56-64.

Janos D.P. 1987. VA mycorrhizas in humid tropical ecosystems. En: **Ecophysiology of VA mycorrhizal plants**. Safir G.R. (de.). CRC Press, Boca Raton, Florida. 107-134.

Jensen A.1983. Influence of four vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on nutrient uptake and growth in barley (*Hordeum vulgare*). **New Phytol.** **90**: 45-50.

Koide R.T. 1991. Nutrient supply, nutrient demand and plant response to mycorrhizal infection. **New Phytol.** **117**: 365-386.

Koide R.T. y P. Schereiner. 1992. Regulation of the vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Plant Mol. Biol.** **43**: 557-581.

Pearson J.N., L.K. Abbott y D.A. Jasper. 1993. Mediation of competition between two colonizing VA mycorrhizal fungi by the host plant. **New Phytol.** **123**: 93-98.

Read D.J. 1993. Plant-microbes mutualism and community structure. En: **Biodiversity and Ecosystems Function**. E.D. Scchwize y H.A. Mooney (eds.) Ecology Studies 99. Springer-Verlang, N.Y. 181-209.

Same B.I., A.D. Robson y L.K. Abbott. 1983. Phosphorus, soluble carbohydrates and Endomycorrhizal infection. **Soil Biol. Biochem.** : 593-597.

Sylvia D.M.1990. Inoculation of native woody plants with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for phosphate mine land reclamation. **Agric. Ecosyst. Environ.** **31**: 253-261.

Werner D. 1992. **Symbiosis of plants and microbes**. Chapman y Hall, Londres. 389.

10. Conclusiones generales

- La micorrización tiene repercusiones positivas más importantes en las diferentes variables de crecimiento en plántulas de *S. donnell-smithii* que en *H. appendiculatus*.
- Las interacciones competitivas (intraespecíficas como interespecíficas) crean un detrimento en el crecimiento de las plántulas de *S. donnell-smithii* y en *H. appendiculatus*, pero la micorrización aminora el efecto negativo que se presenta entre los individuos cuando interaccionan.
- Existe un efecto mayor en la intensidad de la competencia intra e interespecífica en *H. appendiculatus* cuando no hay colonización con hongos micorrizógenos. La presencia de micorrizas aminora los efectos negativos de la competencia.
- *S. donnell-smithii* presentó valores de intensidad de competencia cercanos a cero, lo que sugiere la ausencia de interacciones competitivas.
- El porcentaje de micorrización es mayor en *H. appendiculatus* que en *S. donnell-smithii*, lo cual indica que el porcentaje de micorrización no está relacionado con los beneficios de estos endófitos en el crecimiento de las plántulas.
- En *S. donnell-smithii* la presencia de micorrizas tiene efectos positivos en la sobrevivencia, lo cual refuerza su papel como una especie pionera tardía. No así en *H. appendiculatus* donde bajo condiciones de competencia no es una ventaja para esta especie el contar con micorrizas para aumentar su sobrevivencia.
- *H. appendiculatus* es una planta altamente dependiente de la micorrización para alcanzar su máximo crecimiento.