

00376

10
2ej



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

EFFECTO DE LA LUZ, DE LA MICORRIZACIÓN Y DE LOS
NUTRIENTES EN EL CRECIMIENTO DE PLÁNTULAS DE ESPECIES
ARBÓREAS CON HISTORIAS DE VIDA CONTRASTANTES EN UNA
SELVA HÚMEDA TROPICAL

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 :

IRENE SANCHEZ GALLEN

270206



DIRECTOR DE TESIS: DR. FRANCISCO JAVIER ALVAREZ SANCHEZ

TESIS CON
FALLA DE CR. LN

1999



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Era un atardecer de verde y oro
donde el sol se filtraba entre una
inextricable confusión de ramas
y las aves pregonaban un anochecer irremediable.

Era el sitio que juntos recreamos
a deshoras y a destiemplos.
Una a una unimos las piezas del rompecabezas;
pero no había márgenes, ni centro,
ni siquiera la certeza de una imagen continuada.

Era la selva circundada por malezas
segmentada, asediada y reducida,
cubierta de maltrechos árboles
testigos de innumerables infamias

era nuestro sueño obtuso.
Pero hoy describimos el aquí y el ahora.

Juan Carlos Flores Vázquez

A ti, madre,
¡ te extraño !

A mis queridos sobrinos,
latosos y monstruosos

A mis tres hermanas y hermano,
esto es por y para ustedes también.

Agradecimientos

Quisiera agradecer al Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez por su apoyo en la realización de este trabajo, su paciencia y, sobre todo, su amistad.

Agradezco sinceramente a mi comité evaluador. Las ideas que aportaron el Dr. Emmanuel Rincón y la Dra. Alma Orozco, aunadas a su precisa revisión, mejoraron esta tesis. El Dr. Arturo Estrada y la M. en C. Lucía Varela enriquecieron enormemente con sus comentarios y revisiones este trabajo, en particular la parte correspondiente a la interacción micorrízica. El Dr. Arcadio Monroy contribuyó en mucho a proporcionar interpretaciones alternativas y dar un panorama global. Finalmente, y de manera muy especial, agradezco todos los comentarios, revisiones y regañíos del Dr. Oscar Briones.

Silvia Iriarte y Patricia Guadarrama ayudaron en mucho a desenredar, o complicar aún más, algunos de los puntos que desarrollo en este trabajo. Nérida Pérez, así como Irma Acosta, Marco Antonio Romero, Oswaldo Nuñez, Ramiro Gómez y el matemático José Antonio Flores, me apoyaron en la parte logística y de análisis de datos, muchas gracias.

A DGAPA le agradezco haberme otorgado una beca de año y medio para cubrir mis estudios de maestría.

Durante el trabajo en la Estación, Patricia Guadarrama, Gabriela Montes, Arturo Navarro y Ricardo León se llevaron un buen de chamba, gracias a ellos. En particular, Gabriela Montes nunca olvidará nuestras experiencias del horno de microondas y los borregos, gracias. Lucio Sinaca colaboró en el montaje de los experimentos, sin él, el trabajo se hubiera triplicado. Agradezco a los trabajadores de la Estación de Biología “Los Tuxtlas”, por su disposición y atenciones. A las cocineras por consentidoras.

A todos mis amigos, que de una u otra forma, participaron en el desarrollo de esta tesis, muchísimas gracias por su apoyo e insistencia. Gabriela Montes, Patricia Guadarrama, Silvia Castillo, Jorge Meave, Zenón Cano, Javier Álvarez, Adriana Otero, Rosalva Landa, Noé Velázquez, Carlos Anaya, Andrés Valle, Juan Carlos Flores, Guadalupe Barajas, Sofía Solórzano, Claudia Gallardo y Oswaldo Nuñez se quedan en mi memoria como los más enchinchadores.

A Mariana Hernández Apolinar y Rosalía Lira Carmona por compartir todas las experiencias que conllevan pensar, desarrollar y finalizar un proyecto de maestría y por su ejemplo. A Pilar Ramos, Leticia Pelcastre, Laura Villavicencio y Leticia Reyes por nuestras largas charlas.

A ti, Juan Carlos Flores Vázquez, por estar aquí.

Este estudio forma parte del proyecto global “Ecología del Suelo en una selva húmeda tropical” responsabilidad del Dr. Álvarez, que se ha venido desarrollando en el Laboratorio de Ecología, Facultad de Ciencias, UNAM. Fue apoyado parcialmente por DGAPA con el proyecto IN-207093.

Varios de los resultados de esta tesis han sido presentados en congresos nacionales e internacionales con el apoyo de PAEP, a través de los proyectos 003011 y 002004

RESUMEN

Las plantas comparten varios recursos importantes para su crecimiento y desarrollo, entre ellos se encuentran la luz y los nutrimentos. La distribución de éstos puede ser muy heterogénea tanto espacial como temporalmente; en particular en las selvas húmedas, la dinámica de la comunidad influye o genera esta variación. Asimismo, estos recursos pueden estar limitados, originándose una competencia por ellos. Y aún así coexisten, ¿cuáles con los mecanismos a través de los cuales las plantas responden diferencialmente a esta heterogeneidad?

Bajo estas condiciones de estrés las plantas persisten debido a que presentan diversas respuestas morfofisiológicas que, en términos evolutivos, definen su historia de vida y aseguran su permanencia en la comunidad. Por lo tanto, la historia de vida de una especie está determinada por el ambiente en el que se desarrolla y la historia del mismo, es decir, su dinámica y las especies con las que interactúa. Así, en una selva se puede definir a las pioneras, como aquellas que se desarrollan a altas intensidades lumínicas y altas concentraciones de nutrimentos, mientras que las persistentes (persistentes y tolerantes) todo su ciclo de vida o parte de él crecen bajo condiciones de umbría y de competencia por nutrimentos.

Dentro de este contexto, las interacciones bióticas deben formar parte importante de las presiones de selección que actúan sobre una especie y que definen su historia de vida. El mutualismo, definido como aquella asociación que resulta en un incremento, ya sea en el crecimiento, sobrevivencia y/o reproducción, de las especies involucradas, es un factor que determina la presencia y persistencia de muchas plantas, relajando las condiciones estresantes al facilitar el acceso a los recursos, proporcionando defensas contra herbívoros o patógenos, interviniendo en la traslocación de recursos, etc.

Las micorrizas, asociación mutualista entre las raíces de plantas y hongos, es un ejemplo de estas situaciones, su importancia en la captación de nutrimentos y, en consecuencia, en el crecimiento de muchas especies vegetales es reconocida. En sistemas

naturales, se ha descrito que aquellas especies pioneras presentan una baja respuesta a la micorrización mientras que las especies persistentes muy alta, llegando a ser obligadas.

El objetivo general de este trabajo es conocer el efecto conjunto que tienen dos factores ábóticos, luz y nutrimentos, y un factor biótico, las micorrizas, en el crecimiento y sobrevivencia de plántulas de especies arbóreas con diferentes historias de vida. Se trabajó con *Stemmadenia donnell-smithii* que es una especie pionera y con *Poulsenia armata* y *Nectandra ambigens* que son especies persistentes.

Se desarrolló un experimento multifactorial con ocho tratamientos. Cada factor tuvo dos niveles. Las variables consideradas fueron peso seco de hojas, tallo, raíces y total de las plantas, área foliar, fracción hipógea y aérea, proporción raíz-vástago, área foliar específica, proporción del área foliar, proporción de peso foliar, tasa relativa de crecimiento, tasa de unidad foliar (o eficiencia) e índice de respuesta micorrízica.

Las respuestas diferenciales de cada una de las especies a los factores analizados no se relacionan con sus historias de vida de manera concluyente. Los resultados indican que *N. ambigens* es la más dependiente de la micorrización en comparación con *S. donnell-smithii* y *P. armata*. El factor determinante en el crecimiento y sobrevivencia de las plántulas de las tres especies fue la luz. Sin embargo, el efecto de la luz dependió de la historia de vida de la especie. Las micorrizas parecen tener un papel secundario en el crecimiento de las plántulas pioneras y no es muy claro en el caso de las especies persistentes. La adición de fertilizante tuvo un efecto significativo en el crecimiento de *S. donnell-smithii* y *N. ambigens*. Las tasas relativas de crecimiento menores y la mayor incorporación final de biomasa correspondieron a las especies persistentes. En los tratamientos de sombra se reportó la mayor mortalidad para *S. donnell-smithii* y *P. armata*. En el caso de la dinámica foliar en *N. ambigens*, la mayor producción de hojas se dió en los tratamientos con luz, aunque los tratamientos en sombra y con micorrizas mantuvieron por más tiempo las hojas de una misma cohorte, no hay un alto recambio a diferencia de aquellas plantas bajo alta incidencia lumínica.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS

RESUMEN

1. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Heterogeneidad ambiental	2
1.2. Historias de vida y nicho de regeneración	3
1.3. Interacciones entre factores	6
1.3.1. Factores abióticos	6
1.3.1. Factores bióticos	6
1.4. Estimación del crecimiento y sobrevivencia de plántulas de especies tropicales	7
2. OBJETIVO	10
2.1. Objetivo general	10
2.2. Objetivos particulares	10
3. ZONA DE ESTUDIO	11
3.1. Clima	11
3.2. Geología	13
3.3. Suelos	13
3.4. Vegetación	15
4. MÉTODO	17
4.1. Colonización micorrízica y selección de especies	17
4.2. Crecimiento de plántulas en invernadero	19
4.2.1. Descripción de las especies	19
4.2.2. Montaje del experimento	20
4.2.2.1. Luz	22
4.2.2.2. Nutrimentos	22
4.2.2.3. Inóculo micorrízico	23
4.2.2.4. Plántulas	24
4.2.3. Análisis de datos	25
4.2.3.1. Análisis de crecimiento	25
4.2.3.2. Análisis de varianza (ANOVA's) y pruebas de Tukey	26
4.2.3.3. Índice de respuesta micorrízica (IRM)	28
4.2.3.4. Sobrevivencia	28
4.2.3.5. Demografía foliar	29

5. RESULTADOS	30
5.1. <i>Stemmadenia donnell-smithii</i>	30
5.1.1. Análisis de crecimiento y distribución de peso seco	30
5.1.2. Análisis de varianza (ANOVAs) y pruebas de Tukey	32
5.1.3. Supervivencia	37
5.1.4. Índice de respuesta micorrízica	38
5.2. <i>Poulsenia armata</i>	39
5.2.1. Análisis de crecimiento y distribución de peso seco	39
5.2.2. Análisis de varianza (ANOVAs) y pruebas de Tukey	40
5.2.3. Supervivencia	41
5.2.4. Índice de respuesta micorrízica	43
5.3. <i>Nectandra ambigens</i>	45
5.3.1. Análisis de crecimiento y distribución de peso seco	45
5.3.2. Análisis de varianza (ANOVAs) y pruebas de Tukey	49
5.3.3. Supervivencia	63
5.3.4. Índice de respuesta micorrízica	64
5.3.4. Dinámica foliar	65
6. DISCUSIÓN	70
6.1. <i>Stemmadenia donnell-smithii</i>	70
6.2. <i>Poulsenia armata</i>	72
6.3. <i>Nectandra ambigens</i>	74
6.4. Consideraciones generales	78
7. ESTUDIOS SUBSECUENTES	80
8. LITERATURA CITADA	81

1. INTRODUCCIÓN

La explicación de la gran diversidad de especies de plantas en las selvas húmedas del mundo es uno de los aspectos más importantes a resolver en la teoría ecológica, ¿cuáles son los mecanismos que la determinan? ¿cuáles han sido los que la promueven y mantienen? (Begon, Harper y Townsend 1996, Toledo 1994). Su respuesta definirá las líneas de investigación que sobre regeneración, manejo y conservación de selvas se lleven a cabo.

Hasta la fecha, se han explorado aspectos desde el nivel de las comunidades, ¿cuáles son sus características generales? ¿cuál es su dinámica?, poblacionales ¿cuál es la probabilidad de sobrevivencia de una población sobre otra? ¿qué características presenta la población, tasa de crecimiento, tasa de colonización, etc.?; y por otro lado, se analizan diversos factores de manera independiente y en un nivel de organización individualista, ¿cuáles son sus características morfofisiológicas que les confieren ventajas adaptativas creciendo bajo uno o varios factores? ¿qué factores ambientales determinan esas características? ¿cuál es que ejerce mayor presión selectiva? ¿por qué?

Los recursos, todos aquellos elementos abióticos y bióticos que son consumidos por los organismos (Begon, Harper y Townsend 1996) son, en muchas ocasiones, limitantes del desarrollo y establecimiento de cualquier ser vivo, su obtención es prioritaria y esto genera competencia entre los individuos o poblaciones.

De esta forma, una primera pregunta que se puede plantear con el fin de conocer los factores que determinan la permanencia de las especies vegetales es: ¿cuáles son los recursos por los que las plantas compiten? (Burslem 1996) y ¿de qué manera responden a su distribución?. Básicamente, las plantas comparten tres recursos: luz, agua y nutrimentos. Dependiendo de la comunidad vegetal, puede ser uno más relevante que los otros, sin embargo, dada la complejidad del ambiente probablemente la interacción de ellos sea la que

explica más todas las características ecológicas observadas en las plantas de los sistemas naturales, que por separado (Peace y Grubb 1982, Chapin *et al.* 1987, Burslem, Grubb y Turner 1995, Whitmore 1996).

La distribución de los recursos en un lugar no es uniforme ya que hay micrositios donde un recurso se presenta en alta concentración y en otros donde casi es imperceptible. ¿Qué tan heterogéneamente se encuentran estos recursos en la naturaleza? y en consecuencia, ¿las plantas son capaces de responder diferencialmente a esta heterogeneidad? ¿a través de qué mecanismos? ¿estas diferencias son importantes para explicar la coexistencia de especies en una comunidad? (Burslem 1996) ¿y su dinámica? Esta situación determina muchas características de historia de vida de los organismos.

1.1. Heterogeneidad ambiental.

La distribución de los recursos no es uniforme en la naturaleza y, en particular, en las selvas tropicales húmedas está determinada por la dinámica de la apertura y cierre de claros en el dosel, que se da de manera estocástica. Al abrirse un claro en el dosel de la selva se suceden una serie de cambios microambientales. Se incrementa el flujo fotónico y debido a la acumulación inmediata de biomasa, se incrementa la concentración de nutrimentos y la tasa de evaporación de agua se elevan. Estas variaciones ambientales no son constantes dentro del claro, ya que cambian del borde al centro del claro (Hubbell y Foster 1986, Martínez-Ramos 1994, Mark *et al.* 1995).

Esta heterogeneidad ambiental es una presión de selección para las especies de la comunidad vegetal. Se han identificado dos grandes grupos de plantas, de acuerdo a su historia de vida: pioneras y persistentes o climax (Martínez-Ramos 1994, Swaine y Whitmore 1988) en la disponibilidad de los recursos.

Dentro de las pioneras se encuentran aquellas plantas que requieren de la apertura de un claro para iniciar y completar su desarrollo hasta la etapa reproductiva. Mientras que las plantas persistentes, pueden permanecer por largas temporadas bajo la sombra del dosel, sin repercutir esto en su desarrollo. Previamente el mismo autor (Martínez-Ramos 1985) realizó una clasificación de tres grupos donde mencionaba a las pioneras, nómadas y tolerantes. Las dos últimas quedan incluidas en lo que se describió como persistentes. La diferencia básica entre ambos grupos es que mientras las tolerantes podían completar su desarrollo hasta el estadio adulto bajo el dosel, las nómadas requerían de la apertura de un claro grande con el fin de llegar a la etapa reproductiva.

1.2. Historias de vida y nicho de regeneración.

La historia de vida puede enfocarse hacia el nivel individual o poblacional. Su estudio trata con las funciones básicas que tienen los organismos (reproducción, almacenamiento, desarrollo y crecimiento) y cuáles son los patrones de asignación de energía y/o materia a cada función en respuesta a las condiciones ambientales (Stearns 1992, Begon, Harper y Townsend 1996). Es importante destacar que todas las especies pueden presentar historias de vida diferentes, sin embargo, es posible reconocer grupos, p.e. pioneras, nómadas y tolerantes (o éstas dos últimas, persistentes).

La selección natural actúa básicamente sobre la distribución de la materia y/o energía entre las cuatro funciones ya mencionadas. Los intercambios de materia y/o energía entre las funciones repercuten en un balance beneficio-costo positivo y que se refleja en un valor reproductivo mayor a uno (Begon, Harper y Townsend 1996).

De esta forma, las especies pioneras se caracterizan por su capacidad de colonización de claros, por formar bancos de semillas o por ser capaces de ser dispersadas a grandes distancias por el viento o animales. Las pioneras tienen tasas relativas de crecimiento más altas en comparación con otras especies, y en particular su eficiencia fotosintética es elevada.

Asimismo, si son árboles hay gran asignación a crecimiento en altura y área foliar más que a mantenimiento, presentando una alta respuesta a altas intensidades lumínicas (Martínez-Ramos 1985) y de hecho, requieren de ellas para poder desarrollarse. La asignación de fotosintatos a almacenamiento y protección contra herbívoros es baja. Son especies que han evolucionado en ambientes ricos en recursos, en particular nutrimentos y luz. También presentan altas tasas respiratorias propias de su elevado metabolismo, lo que implica elevadas tasas de transpiración y altos requerimientos de agua (Chapin 1980, Iriarte 1992, Chapin 1994).

La sobrevivencia de las pioneras como plántulas es baja ya que presentan baja asignación a protección de sus estructuras, son atacadas por herbívoros y patógenos más fácilmente que las de otras especies, aunque una vez que alcanzan una determinada talla su mortalidad se reduce (Taiz y Zeiger 1991, Whitmore 1996).

Por otro lado, las especies persistentes pueden caracterizarse por bajas tasas relativas de crecimiento, consecuencia de bajas eficiencias fotosintéticas y altos valores de área foliar específica. Su desarrollo inicial en sombra determina un incremento en el área foliar en proporción al peso seco foliar. Como consecuencia muchas de estas especies persistentes presentan hojas delgadas y amplias que incrementan la posibilidad de captura de luz, particularmente de los "sunflecks" o pulsos lumínicos. Se ha reportado que del total de luz capturada por estas especies, alrededor de 40 - 60% corresponden a estos pulsos que además tienen una densidad fotónica de 1500 a 2000 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Whitmore 1996). Este hecho refleja una capacidad fotosintética inmediata para aprovechar una radiación momentánea, que puede durar segundos hasta algunos minutos.

Las especies persistentes han evolucionado en ambientes pobres en nutrimentos y su respuesta a un incremento nutricional generalmente es baja, aunque hay ciertas especies que presentan un consumo excesivo de algún nutrimento que se dé en abundancia momentáneamente (Chapin 1980, Bloom *et al.* 1994). Debido a que su permanencia en el estadio de plántula es mayor que las pioneras, por sus tasas de crecimiento bajas, hay una

selección a favor de una mayor asignación a estructuras o compuestos secundarios que funcionen como mecanismos de protección contra patógenos y/o herbívoros, presentando una menor mortalidad que las pioneras en estadio de plántula (Bazzaz 1996, Whitmore 1996). Presentan síndromes de dispersión por gravedad, generalmente tienen semillas recalcitrantes que son capaces de germinar en los parches bajo el dosel, y en muchas ocasiones no forman banco de semillas pero sí de plántulas, lo que asegura que en el momento en que se abra un claro puedan colonizarlo rápidamente (Martínez-Ramos 1994).

Las especies que se han desarrollado en ambientes de sombra se caracterizan por su baja plasticidad fenotípica, es decir, son menos capaces de ajustarse a condiciones cambiantes. Las especies de ambientes lumínicos tienen una mayor plasticidad y por ende, una mayor variabilidad de respuesta. Aunque también hay resultados contrarios a éstos (Whitmore 1996).

El nicho de regeneración consiste en todas las características de una especie que le permiten participar en una etapa de la regeneración del sistema en donde se desarrolla (Grubb 1977). La regeneración es un proceso natural de recambio de especies, donde se da un reemplazamiento de un conjunto de especies arbóreas por otro grupo funcional igual o diferente, considerando una unidad de tiempo y espacio definidos (Martínez-Ramos 1994). Se entiende por grupo funcional aquel conjunto de especies que comparten características morfofisiológicas semejantes que le permiten desempeñar la misma función dentro de la dinámica de la comunidad. En el caso del proceso de regeneración, los grupos son pioneras y persistentes.

El nicho de regeneración es resultado de la evolución de las historias de vida y a través de él es posible caracterizar los grupos funcionales de las comunidades (Martínez-Ramos 1994).

1.3. Interacciones entre factores.

1.3.1. Factores abióticos.

Diversos trabajos se han llevado a cabo en las zonas tropicales con el fin de esclarecer cuál es el papel de uno o varios de los recursos limitantes en el desempeño de las plántulas. Inicialmente, estos trabajos se realizaron ensayando con un recurso, sin embargo, recientemente se ha explorado la interacción de factores tales como luz, nutrimentos y agua (Peace y Grubb 1982, Burslem, Grubb y Turner 1995, Burslem 1996, Whitmore 1996), como un acercamiento al ambiente real en donde crecen los organismos, p.e. las plántulas que crecen bajo dosel se enfrentan a bajas intensidades lumínicas combinadas con una alta competencia por agua y nutrimentos. En ambientes de alta disponibilidad de agua, no se considera que ésta tenga un papel relevante en el crecimiento y desarrollo de las plantas, sin embargo, a pesar de que sean ambientes donde llueva constantemente, hay momentos y sitios donde la concentración de agua es menor que aquella requerida para evitar el marchitamiento (Burslem 1996). De hecho, McIntyre (1987) sugiere que gran parte de los procesos de las plantas (crecimiento, elongación del tallo, producción de raíces, envejecimiento de hojas) son regulados y activados por la disponibilidad de agua.

1.3.2. Factores bióticos.

Las interacciones bióticas son otro factor relevante en el desarrollo de los organismos. En este caso podemos mencionar a la competencia, la depredación y el mutualismo. Las dos primeras interacciones han sido ampliamente estudiadas a nivel poblacional y comunitario, no así el mutualismo. Sin embargo, el mutualismo es una interacción que puede tener altas repercusiones en muchas comunidades y su relevancia aún no ha sido explorada extensivamente. El mutualismo se define como aquella interacción biológica donde las poblaciones interactuantes incrementan su crecimiento, sobrevivencia y/o reproducción, y por ende, su adecuación (Allen 1991).

El mutualismo entre plantas y hongos (micorriza) es una interacción que explica la existencia de comunidades de coníferas en las zonas templadas (Fitter 1986, Begon, Harper y Townsend 1996). En las zonas tropicales la relevancia de la micorrizas aún no es clara; sin embargo, se ha comprobado que las micorrizas incrementan el crecimiento de plántulas de especies arbóreas y herbáceas (Redhead 1968, Janos 1980) e intervienen en la sucesión de especies vegetales (Allen 1991). De todos los tipos de micorrizas que se han descrito, las arbusculares son las que tienen una importancia relativa mayor en las zonas tropicales (Janos 1980, Tester, Smith y Smith 1987, Allen 1991). La planta incrementa su superficie de absorción a través de las hifas del hongo, absorbiendo nutrimentos y agua, además le confiere resistencia a patógenos y sus relaciones hídricas se modifican; y el hongo, por su parte, tiene un hábitat y se nutre de los carbohidratos de la planta que no es capaz de sintetizar.

La micorriza arbuscular se forma entre las raíces de plantas y hongos micorrizógenos del orden Glomales (6 géneros descritos). El hongo siempre es un miembro obligado (aunque pueden ser saprobios también (Herrera *et al.* 1986)), mientras que las plantas pueden ser facultativas u obligadas. Las pioneras, por desarrollarse en ambientes ricos en recursos, generalmente son no micotróficas o micotróficas facultativas, mientras que las persistentes tienden a ser micótrofas facultativas u obligadas (Janos 1980).

1.4. Estimación del crecimiento y sobrevivencia de plántulas de especies tropicales.

El crecimiento y la sobrevivencia de una planta está determinado por su capacidad fotosintética, su eficiencia en la captura de recursos (básicamente nutrimentos, luz y agua) (Augspurger 1984, Bloom *et al.* 1987, Iriarte 1987, Huante 1992, Bazzaz 1996), sus relaciones hídricas (McIntyre 1987) y las interacciones bióticas que establecen entre sí y con otros organismos (Fitter 1986).

Augspurger (1984) evaluó la germinación, sobrevivencia y crecimiento de 18 especies en la isla de Barro Colorado, Panamá. Encontró que gran parte de las especies fueron dependientes de la luz, el tamaño foliar fue mayor en luz que en sombra y el número y

longitud foliar en sombra no mostraron ningún cambio a diferencia de aquellas que crecieron en luz. En general, las especies estudiadas se beneficiaron por la presencia de claros y las que permanecieron en ellos no crecieron aunque sí resistieron más a la herbivoría.

Burslem, Grubb y Turner (1995) demostraron que no necesariamente el suministro de fósforo limita el crecimiento de plántulas de árboles tolerantes a la sombra esto probablemente por su relación con hongos micorrizógenos, ya que debido a que su demanda de nutrientes es baja por estar sujetas a bajas radiaciones, la presencia de micorrizas relaja la limitación del fósforo.

Burslem (1996) hipotetizó que las diferencias en las características de regeneración de las especies arbóreas tropicales promueven su coexistencia. Ensayó diversos experimentos de crecimiento con luz, nutrientes y agua y halló una clara división en el comportamiento entre especies demandantes de luz y las tolerantes dentro del mismo género. Se presentó una alta variación interespecífica en las tasas relativas de crecimiento (RGR) de las especies creciendo en sombra. Hubo una respuesta diferencial en mortalidad y crecimiento entre las especies a lo largo del tiempo y en respuesta a la perturbación, sin embargo, los experimentos actuales no han podido establecer la base de estas diferencias y sólo han conducido a caracterizar las respuestas fisiológicas contrastantes a la luz.

Redhead (1968) en Nigeria, probó que inoculando a *Khaya grandifolia* producía seis veces más biomasa que en ausencia de la asociación micorrízica. Janos (1980) realizó un experimento de crecimiento, utilizando 28 especies de plantas de La Selva, Costa Rica, donde detectó que 23 especies sí respondieron positivamente a la inoculación micorrízica en cuanto a su incremento en biomasa.

Huante (1992), en la selva baja caducifolia de Chamela, México, llevó a cabo un estudio del crecimiento de cuatro especies arbóreas, dos pertenecientes a la zona madura y dos de las zonas perturbadas, y encontró que se da un incremento en la biomasa de tres de las cuatro especies al ser inoculadas con hongos micorrizógenos.

Por otro lado, Salas (1994) realizó un estudio sobre el efecto de la competencia y la micorrización en el crecimiento de especies pioneras de la zona de dunas costeras de El Morro de la Mancha, Veracruz, reportando una mayor ventaja competitiva en aquella especie con una mayor dependencia micorrízica, datos que coinciden con los de Pérez-Maqueo (1996) y Corkidi y Rincón (1997), que hallaron un gradiente en la dependencia micorrízica en función de la historia de vida de las especies y su papel en la regeneración de la comunidad.

Debido a que las plantas responden al ambiente físico en general más que a factores discretos, los estudios sobre las respuestas fisiológicas de las plantas, sobre su desempeño, deben involucrar una visión más global del ambiente en el que se desarrollan; sin embargo, tal vez como menciona Whitmore (1996), esto es más una fantasía que una realidad. Tal vez deberíamos aceptar que la mejor aproximación se limita a describir los patrones principales.

Asimismo, es importante mencionar que a pesar de que las variables de respuesta más analizadas en los diferentes estudios de esta índole son la biomasa, las proporciones de peso de raíces, tallos y hojas, la tasa relativa de crecimiento, etc., hay ocasiones que no son las indicadoras de los efectos de los tratamientos, sobre todo en casos en que los factores actúan en la resistencia a patógenos, en la longevidad de estructuras, en la producción de semillas más que en los incrementos en biomasa.

Considerando los elementos anteriores se pueden enumerar las siguientes hipótesis para este trabajo: 1) cada especie vegetal presenta un conjunto de respuestas morfofisiológicas de acuerdo a su historia de vida y se expresan dependiendo de la variación en los recursos y condiciones; 2) las interacciones biológicas pueden variar estas respuestas morfofisiológicas; 3) esas respuestas pueden ser evaluadas, parcialmente, a través de la sobrevivencia y crecimiento de plántulas; 4) la habilidad morfológica y fisiológica de las especies para capturar los recursos es determinante para su regeneración en la selva.

2. OBJETIVO

2.1. Objetivo general.

Determinar la influencia de la variación en la disponibilidad de los recursos en conjunto con el efecto de las micorrizas en el desempeño de plántulas de especies arbóreas con diferentes historias de vida de la selva húmeda tropical.

2.2. Objetivos particulares.

2.2.1. Evaluar el crecimiento de tres especies arbóreas, con papeles diferentes en la regeneración de la selva tropical, bajo características bióticas (micorrización arbuscular) y abióticas (luz y nutrimentos) diferenciales.

2.2.2. Caracterizar el efecto de la interacción de tres factores relevantes en la sobrevivencia de tres especies arbóreas con historias de vida contrastantes

2.2.3. Analizar la demografía foliar de una especie nómada bajo condiciones diferentes de luz, micorrización y nutrimentos.

3. ZONA DE ESTUDIO

El presente trabajo se llevó a cabo en un invernadero (“exclusorio”) de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” (EBT) dependiente del Instituto de Biología, UNAM. Ésta se ubica al sureste del estado de Veracruz dentro de la región de Los Tuxtlas (del náhuatl *toxtli*, conejo), en la llanura costera del Golfo de México (Figura 1). La EBT se encuentra entre los 95°04' y 95°09' de longitud oeste y entre los 18°34' y 18°36' de latitud norte. Abarca un área aproximada de 700 hectáreas, con un intervalo altitudinal de 150 a 530 m s.n.m. (Estrada, Coates-Estrada y Martínez-Ramos 1985, Dirzo, González-Soriano y Vogt 1997).

3.1. Clima

Según la clasificación de Köppen modificada por García (1987), el clima de la región es del tipo Af(m)w'(i)g, es decir, cálido húmedo con precipitación total anual mayor a los 3 000 mm y temperatura media anual mayor a 18°C, con presencia de canícula (en agosto), poca oscilación térmica y marcha de temperatura tipo ganges.

Al igual que gran parte del país, la zona está dominada principalmente por los vientos alisios que son intensos en verano debido a la influencia de los ciclones tropicales acarreado consigo altas precipitaciones (de 100 a 600 mm mensuales) (García 1987).

Debido a la distribución estacional de la lluvia se pueden delimitar tres temporadas anuales: la época de lluvias que abarca de junio a octubre; la época de “nortes”, caracterizada por los fuertes vientos provenientes de latitudes mayores, fríos, húmedos y de gran intensidad (hasta 100 km h⁻¹), que comienza en noviembre y puede extenderse hasta principios de marzo, y la época de secas, que se distribuye entre marzo y mayo, donde la precipitación se reduce por debajo de los 80 mm (Soto y Gama 1997).

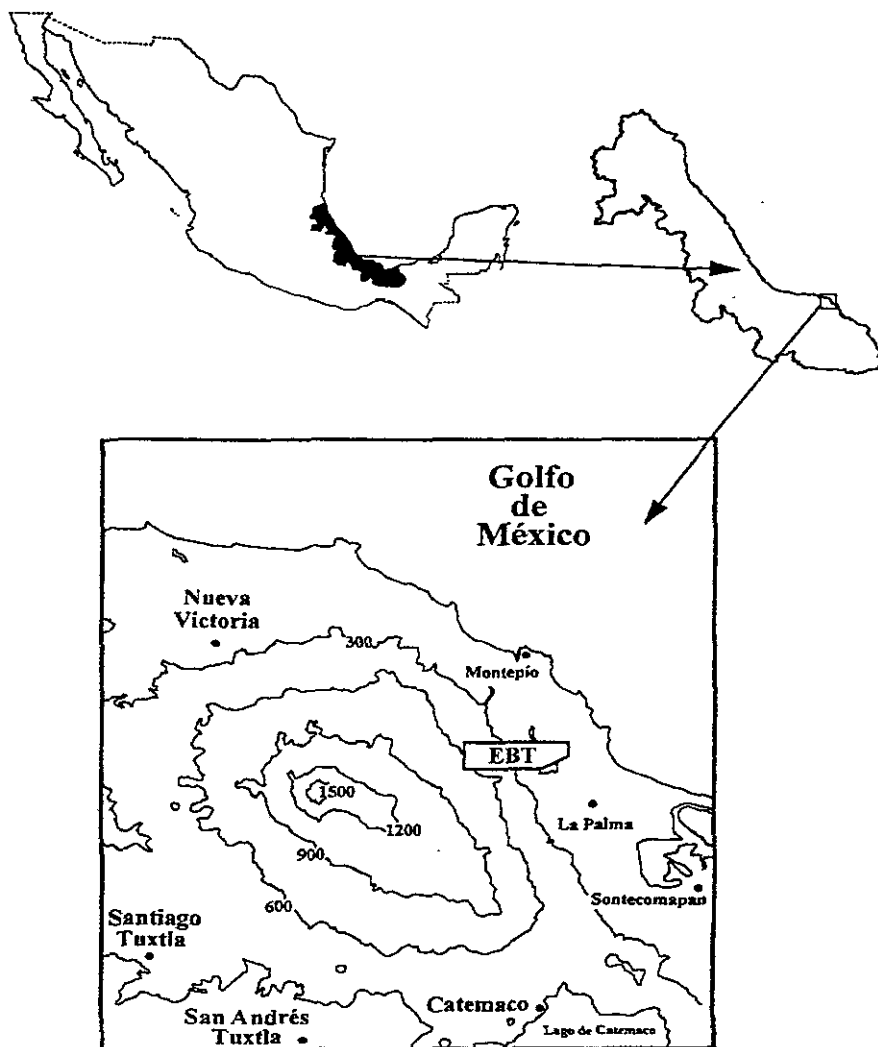


Figura 1. Localización de la Estación de Biología Tropical (EBT) Los Tuxtlas (modificado de Soriano, Dirzo y Vogt 1997).

La temperatura media anual fluctúa alrededor de 24.3 °C en las zonas de baja altitud, sin embargo, nunca rebasa los 18 °C en altitudes mayores. La fluctuación térmica es entre 5 y 8 °C a lo largo del año. La precipitación total anual es en promedio mayor de 4 000 mm anuales, siendo menos de 10 días al mes con lluvia inapreciable, indicando el gran porcentaje de humedad relativa ambiental que hay en esta zona (Soto y Gama 1997).

3.2. Geología

La Estación se encuentra sobre un macizo de origen volcánico datado del Oligoceno al Reciente. El sustrato está constituido principalmente por rocas basálticas y andesíticas (Estrada, Coates-Estrada y Martínez-Ramos 1985).

Con base en la etapa morfológica de conservación de las estructuras volcánicas se pueden definir tres periodos de actividad volcánica (Ríos-Macbeth 1952):

- 1) Los primeros eventos volcánicos han sido datados en el Oligoceno. Las erupciones fueron muy intensas y del tipo explosivo.
- 2) El segundo periodo (Plio-Pleistoceno) se caracterizó por emisiones de magma más fluidas de tipo básico que generaron derrames basálticos que se vaciaron en varias cuencas ribereñas (el grosor de esta cubierta varía de tres a más de 50 m).
- 3) Los conos de escoria bien preservados localizados en la parte NE de San Andrés Tuxtla sugieren otra fase volcánica.

3.3. Suelos

Chizón (1984) concluyó que el tipo de suelo más abundante es un regosol eutrítico, con una gran acumulación de materia orgánica en las capas superficiales. Por otro lado, Rico (1972 en

Estrada, Coates-Estrada y Martínez-Ramos 1985) reporta suelos lateríticos de migajón arcilloso, moreno-rojizos, con pH ligeramente ácido y de profundidad variable.

García-Aguirre (1988) llevó a cabo una descripción detallada del tipo de suelo, basándose principalmente en textura, color y localización altitudinal, y encontró cuatro grupos básicos:

A) Profundo y moderadamente profundo, bien drenado, negro, limo arenoso.

B) Superficial, bien drenado, negro, limo arenoso.

C) Complejo de suelos: profundos, moderadamente profundos y superficiales, drenaje imperfecto. Negros y arcillosos.

D) Complejo de suelos: profundos, moderadamente profundos y superficiales; moderadamente bien a drenaje imperfecto. Rojizos y limo-arenosos.

El tipo A es el más característico de la región y se distribuye entre 500 y 1 700 ms.n.m.. Dentro del intervalo altitudinal en el que se localiza el área donde se obtuvo el suelo para los diversos experimentos de este estudio. De 0 a 600 m s.n.m., se encuentran tanto el grupo D como el C, predominando este último (García-Aguirre 1988).

El pH es casi neutro (6.5-7). Los valores de materia orgánica varían de 0.72 a 15.5% (García-Aguirre 1988).

Estos datos no son suficientes para indicar el tipo de suelo, particularmente porque esta región está caracterizada por un mosaico de diferentes tipos de suelo, pero ciertas características los relacionan a los gleysoles y a los feozemos (García-Aguirre 1988).

Por su parte, Gutiérrez-Ruiz y Sommer-Cervantes (en prep.) llevaron a cabo un análisis de los suelos de la zona, considerando variables más precisas para indicar la riqueza nutricional del suelo.

Según estos autores, la estructura va de regularmente fina (45 cm corresponde al límite máximo inferior) hasta masiva y compacta (alrededor de los 110 cm de profundidad). La textura es limosa en el horizonte superior y pasa a ser arcillosa a mayores profundidades, el porcentaje de arenas es de alrededor del 10%. El porcentaje de porosidad a lo largo de la profundidad es del 40%, aproximadamente. La textura es considerada intermedia, lo cual permite un buen drenaje con un balance de partículas que no representa un impedimento para la penetración radical o para la economía del aire y del agua en el suelo; sin embargo, no puede despreciarse la influencia que puede tener una capa compactada de cenizas descrita en el campo (Gutiérrez-Ruiz y Sommer-Cervantes en prep.).

El porcentaje de humedad es del 8% para los primeros 40 cm de profundidad, entre los 40 y 100 cm es de 16% y de los 160 a 200 cm es del 4%. El pH va de neutro a ligeramente ácido (6.8 a 6.2). La capacidad de intercambio catiónico (CIC) varía de 11.4 a 46 meq/100g (Gutiérrez-Ruiz y Sommer-Cervantes en prep.)

Por lo anterior, se puede presuponer que estos suelos presentan características físicas (textura, estructura) adecuadas para el desarrollo vegetal. Sin embargo, los análisis químicos revelan que, en promedio, el fósforo disponible se encuentra entre valores de 0.2 a 0.7 p.p.m., en los horizontes que van de 80 a 160 cm, en los horizontes superiores no se le detectó; el nitrógeno total fluctuó entre 650 y 5328 p.p.m. en los primeros horizontes. Los porcentajes de materia orgánica van de 0.21 a 11%, con un patrón de acumulación en los primeros 60 cm de profundidad (Gutiérrez-Ruiz y Sommer-Cervantes en prep.).

3.4. Vegetación

De acuerdo con la clasificación de Miranda y Hernández X. (1963), la vegetación de la zona corresponde a una selva alta perennifolia.

Popma, Bongers y Meave del Castillo (1988), en un estudio de la estructura vertical de una hectárea de selva, mencionan que la altura máxima es de 30 m presentándose sólo un estrato claramente definido a los 7.5 m representado principalmente por palmas (predominando *Astrocaryum mexicanum*). Concluyen que la estructura vertical de la selva consiste en un gradiente de alturas en donde, sólo en casos muy especiales, se puede observar estratificación.

La zona está caracterizada por una gran riqueza florística ya que comprende 436 especies correspondientes a 97 familias de angiospermas (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997).

Sin embargo, en otro trabajo de una hectárea de selva, Bongers *et al.* (1988) reportan 234 especies de las cuales el 55.1% fueron árboles, 9.4% arbustos, 3.4% palmas, 20.1% lianas y 6.8% hierbas. Además, mencionan que existe una baja densidad (2976 individuos con un DAP \geq 1.0 cm por una hectárea) y una baja diversidad ($H=4.65$) en comparación con otras comunidades tropicales semejantes en fisonomía y estructura.

4. MÉTODO

4.1. Colonización micorrízica y selección de especies.

Para llevar a cabo el presente estudio fue necesario inicialmente reconocer especies arbóreas que pudieran ser micorrizadas. Se colectaron raíces finas de plántulas de especies arbóreas, creciendo en campo como en macetas dentro de un exclusorio en la selva.

Las raíces obtenidas se lavaron y tiñeron con azul de tripano según la técnica de Phillips y Hayman modificada por Koske y Gemma (1989). Posteriormente, segmentos de raíces de *ca.* 1.5 cm de largo, se montaron alineadas paralelamente en portaobjetos con alcohol polivinílico como medio de montaje. Las raíces observaron al microscopio óptico con el fin de identificar estructuras fúngicas que indicaran colonización micorrízica tales como hifas, arbuscúlos y/o vesículas. Cada segmento fue observado en tres secciones, arriba, media y baja, considerando alrededor de 12 segmentos por portaobjetos y 3 campos por cada uno. Se analizaron alrededor de 96 campos por especie.

El objetivo básico de esta sección fue identificar la presencia o ausencia de micorrización de diversas especies arbóreas, por lo que la evaluación de la colonización micorrízica se realizó marcando intervalos de frecuencia definidos arbitrariamente. Si llegaba a presentarse cualquier estructura micorrízica en más del 70% de los campos su frecuencia fue alta, si se presentaba entre 30 y 70% fue designada como intermedia y si fue menor de 30% era denominada baja (Tabla 1).

Posteriormente, de éstas especies se seleccionaron aquellas que se encontraban disponibles al momento del montaje del experimento, de tal manera que se decidió trabajar con *Stemmadenia donnell-smithii*, *Poulsenia armata* y *Nectandra ambigens*.

Tabla 1. Nivel cualitativo de colonización micorrízica presentado por 18 especies arbóreas y grupo de la regeneración de la selva al que pertenece (según Martínez-Ramos 1985).

ESPECIE	INTENSIDAD DE COLONIZACIÓN	GRUPO DE REGENERACIÓN
<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	Bajo	Pionera
<i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz.	Alto	Pionera
<i>Piper sanctum</i> Schdl. ex Miq.	Alto	Pionera
<i>Stemmadenia donnell-smithii</i> (Rose) Woodson	Medio	Pionera tardía
<i>Cordia</i> sp.	Bajo	Nómada
<i>Cymbopetalum baillonii</i> R.E.Fr.	Alto	Nómada
<i>Cynometra retusa</i> Britton & Rose	Medio	Nómada
<i>Dussia mexicana</i> (Standl.) Harms	Bajo	Nómada
<i>Ficus yoponensis</i> Desv.	Bajo	Nómada
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i> Benth.	Bajo	Nómada
<i>Nectandra ambigens</i> (S.F Blake) C.K. Allen	Bajo	Nómada
<i>Poulsenia armata</i> (Miq.) Standl.	Medio	Nómada
<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i> Donn. Sm.	Alto	Nómada
<i>Spondias radlkoferi</i> Donn. Sm.	Medio	Nómada
<i>Astrocaryum mexicanum</i> Liebm. ex Mart.	Alto	Tolerante
<i>Chamaedorea tepejilote</i> Liebm. in Mart.	Alto	Tolerante
<i>Faramea occidentalis</i> (L.) A.Rich.	Bajo	Tolerante
<i>Cupania glabra</i> Sw.	Bajo	Sin clasificación

4.2. Crecimiento de plántulas en invernadero.

4.2.1. Descripción de las especies.

Stemmadenia donnell-smithii (Rose) Woodson. Familia Apocynaceae. Árbol de 10 hasta 20 m de altura, presenta frutos grandes de 10 cm de largo con gran cantidad de semillas, éstas presentan un arilo anaranjado lo que indica un posible síndrome de dispersión zoócora. Presenta hojas cotiledonarias (Ibarra-Manríquez 1985). Se le puede encontrar en diversos tipos de hábitats, es una especie invasora exitosa de los corredores riparios y es más tolerante a la sombra que otras especies pioneras (González 1996). Se le clasifica como pionera tardía (Martínez-Ramos 1985).

Poulsenia armata (Miq.) Standl. Familia Moraceae. Árbol que alcanza casi los 35 m de altura y por lo tanto pertenece a las especies arbóreas del dosel. Tiene frutos carnosos de color amarillo claro y olor penetrante, con gran cantidad de semillas embebidas dentro de él. Todas estas características hacen suponer que tiene un síndrome de dispersión zoócora. Presenta hojas cotiledonarias (Ibarra-Manríquez 1985). Primero, fue clasificada como nómada (Martínez-Ramos 1985), y posteriormente como persistente (Martínez-Ramos 1994), englobando a las nómadas y tolerantes, debido a que ambos grupos son capaces de permanecer en la sombra hasta una edad avanzada.

Nectandra ambigens (S.F. Blake) C.K. Allen. Familia Lauraceae. Se le conoce con el nombre común de 'laurel chilpatillo'. Es una de las especies arbóreas más frecuentes en la selva. Árbol de aproximadamente 20 a 35 m de altura que se encuentra formando parte de las especies arbóreas del dosel. Tiene contrafuertes que llegan a medir hasta 2 m de altura y su corteza es café oscuro o casi negra. Sus flores, hermafroditas, se encuentran en panículas axilares y son de color rosa pálido. Sus frutos son drupas que miden alrededor de 2.5 a 3.5 cm de largo y de 2.3 a 2.6 cm de ancho. Presenta una semilla por fruto. Florece de abril a julio y su fructificación es de agosto a noviembre, sin embargo, no mantiene la misma producción de

año en año. Se ha calculado una producción de más de 2 millones de frutos para los árboles presentes en la estación (Córdova-Casilla 1985). Su síndrome de dispersión es barócoro.

Las semillas sufren depredación predispersión principalmente por dos insectos y en promedio alrededor del 50% de las plántulas establecidas vienen de semillas parasitadas (Córdova-Casilla 1985). Otros depredadores predispersión son los monos aulladores (*Alouatta palliata*) y los tucanes (*Ramphastos sulfuratus*). Como depredadores postdispersión se encuentran principalmente los roedores (Martínez-Gallardo 1988). Al emerger la plántula, y con los cotiledones adheridos a ella por un periodo largo, puede enfrentar varios riesgos, depredación de su follaje (por larvas de lepidópteros y algunas especies de ortópteros), infecciones por hongos y competencia intraespecífica alta debido a su agregación característica (de hasta 135 individuos m⁻²) (Dirzo, Ibarra-Manríquez y Sánchez-Garduño 1997).

Experimentalmente, se ha observado que las altas densidades, la herbivoría y las bajas intensidades fotónicas (condiciones bajo las que crecen típicamente en el campo) ocasionan una sobrevivencia muy baja. Los bancos de plántulas se mantienen a lo largo del tiempo debido al constante reclutamiento de las mismas más que por su permanencia en él. Se calcula que la sobrevivencia media de una plántula de esta especie es de alrededor de un año, pero aquellas que logran llegar a los 3 años son plántulas que pueden permanecer por mucho más tiempo (Ma. Elena Hidalgo com. pers.). Es clasificada como una especie nómada (Martínez-Ramos 1985) o persistente (Martínez-Ramos 1994).

4.2.2. Montaje del experimento.

Este experimento se llevó a cabo en uno de los invernaderos (llamado a partir de ahora "exclusorio") de la EBT "Los Tuxtles", donde una sección (aproximadamente el 50%) presentaba sombra de los árboles aledaños, mientras que la otra mitad estaba más expuesta a la radiación solar, característica que se aprovechó para aplicar los tratamientos de luz. No fue

posible controlar la temperatura ni humedad relativa ambiental, pero los herbívoros se excluyeron con la tela de mosquitero.

Las semillas de las tres especies seleccionadas fueron germinadas en arena estéril y las plántulas fueron transplantadas a las macetas al medir más de 10 cm de alto. Para el primer año, se utilizaron *S. donnell-smithii* y *P. armata*, para el segundo año se trabajó con *N. ambigens*.

Las macetas consistieron en tubos blancos de PVC (iniciales en inglés de cloruro polivinílico) de 11 cm de diámetro y 25 cm de largo. Sus bases fueron tapadas con bolsas negras de 1 kg de capacidad, sujetas al tubo con cinta adhesiva. Las bolsas fueron perforadas ampliamente para el correcto drenaje de los contenedores. Cada maceta fue llenada hasta la mitad con una combinación de suelo-arena en proporción 3:1, previamente esterilizada en horno de microondas durante 20 minutos (Emmanuel Rincón com.pers.).

El experimento consistió en una combinación de tres factores, con dos niveles cada uno, asignados aleatoriamente a todas las macetas.

El primer factor fue la luz, sus niveles correspondientes fueron alto flujo fotónico denominado para efectos prácticos como **L** y el otro nivel fue bajo flujo fotónico, todos aquellos tratamientos que presentaran este nivel no tienen **L**. El segundo factor fue la aplicación de inóculo micorrízico, un nivel fue **con inóculo micorrízico**, denominado **M** y el otro nivel fue **sin inóculo**, que al igual que en el caso de la luz está presente en todos aquellos tratamientos que no tienen **M**. Finalmente el tercer factor fue la fertilización, un nivel fue presencia de **abono/fertilizante**, denominado como **N** y el otro nivel fue **sin abono/fertilizante**, cuya designación está señalada por la ausencia de **N**.

4.2.2.1. LUZ.

Con el fin de aplicar el tratamiento de baja intensidad fotónica, se colocaron las macetas en la zona del exclusorio con sombra natural, y se construyó un aislamiento para disminuir aún más la penetración de la luz, alrededor de ellas, constituido por cuatro capas de tela de mosquitero con una apertura de 0.5 cm., de color gris las dos capas externas y verde las dos internas. Posteriormente, para cuantificar el flujo fotónico se midió la radiación fotosintéticamente activa (sus siglas en inglés, PAR) con un Fotómetro/Cuantómetro/Pirrómetro marca LI-COR mod. LI-1800 . Se monitorearon varios días durante las horas de mayor incidencia lumínica (de 9:00 a 14:00 h). La sección del exclusorio con sombra presentó un flujo fotónico que fluctuó entre 0.31 y 62.48 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ con un promedio de $10.98 \pm 4.38 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ($\pm 1\text{EE}$). La sección del exclusorio sin sombra registró una media de $298.73 \pm 91.66 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, oscilando los valores entre 32.38 y 1261.78 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Un sitio de sotobosque de selva madura presentó un promedio de $3.19 \pm 1.25 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, con una variación de 0.31 a 7.78 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

4.2.2.2. Nutrimentos.

a) El tratamiento de fertilización consistió en lo siguiente:

· Adición de 5 g de fertilizante inorgánico “El feliz 17” (17% de fósforo, 17% de nitrógeno y 17% de potasio). a las plántulas de *S. donnell-smithii* y *P. armata* ya transplantadas en las macetas. Inicialmente, se había considerado el uso de un fertilizante orgánico que fuera de liberación más lenta, sin embargo, para el momento del montaje del experimento no fue posible conseguirlo.

Para el caso de *N. ambigens* se decidió añadir abono de borrego cuya concentración de nutrimentos se ignora, aunque probablemente tiene una alta concentración de nitrógeno (Arturo Estrada com. pers.). Se adicionaron 80 g del abono, previamente esterilizado en horno

de microondas por 20 min, para evitar contaminación por hongos micorrizógenos u otros organismos.

b) En el caso del tratamiento sin fertilización no se adicionó ningún fertilizante, sólo se mantuvo la combinación de suelo y arena estéril.

4.2.2.3. Inóculo micorrízico.

El inóculo de hongos micorrizógenos arbusculares consistió en 50 g de una combinación de suelo con esporas y raíces colonizadas. Esta combinación fue obtenida de macetas de propagación de inóculo que fueron preparadas 4 meses antes de iniciar el experimento.

La propagación del inóculo consistió en colocar suelo de selva en charolas de plástico de 40 cm x 25 cm x 15 cm y en tubos de PVC de 25 cm de alto x 11 cm de diámetro, junto con semillas de pasto inglés y semillas propias del suelo que sirvieron como "plantas trampa" para promover la esporulación de los hongos.

La combinación de estos tres factores y sus dos niveles correspondientes, dieron como resultado un experimento multifactorial con ocho tratamientos denominados de la siguiente forma: LMN (o L+M+N+), alto flujo fotónico con inóculo micorrízico y con fertilización LM (o L+M+N-), alto flujo fotónico, con inóculo micorrízico y ausencia de fertilizante; LN (o L+M-N+), alta intensidad fotónica, ausencia de inóculo micorrízico y presencia de fertilizante; L (o L+M-N-), alta intensidad fotónica, ausencia de inóculo micorrízico y ausencia de fertilizante; MN (o L-M+N+), baja intensidad lumínica, con inóculo micorrízico y con fertilizante; M (o L-M+N-), baja intensidad fotónica, con inóculo micorrízico y ausencia de fertilizante; N (o L-M-N+), baja intensidad fotónica, sin inóculo micorrízico y con fertilizante y NO (o L-M-N-), baja intensidad fotónica, ausencia de inóculo micorrízico y ausencia de fertilizante.

4.2.2.4. Plántulas.

El número de plántulas iniciales por tratamiento para los experimentos fue de 30 para *Stemmadenia donnell-smithii* y *Poulsenia armata* y de 43 para *Nectandra ambigens*. Debido a la baja sobrevivencia de *S. donnell-smithii* y de *P. armata* en los tratamientos con bajo flujo fotónico, fue necesario dar por terminado el experimento a los 250 días en *S. donnell-smithii* y a los 145 días en *P. armata*. En consecuencia, sólo se tienen dos cosechas: una inicial, con $n = 8$ plántulas por tratamiento, y una final, con grandes diferencias en el tamaño de la muestra por tratamiento que, debido a la mortalidad, fluctuó entre 2 y 19 plantas.

En *Nectandra ambigens* fue posible realizar cinco cosechas (marzo, junio, agosto, octubre y enero) de 10 plantas por tratamiento, excepto en la cosecha inicial (7 plantas por tratamiento) y en la cosecha final (el número de plantas varió por tratamiento). El experimento tuvo una duración de 320 días, cuando se consideró que el volumen de suelo de los tubos de PVC podría limitar el crecimiento de las raíces.

Para corroborar la presencia de micorrización se seleccionaron sistemáticamente dos plántulas de las cosechadas por cada tratamiento para teñir sus raíces con la técnica de Phillips y Hayman, modificada por Koske y Gemma (1989).

Las plantas fueron seccionadas en hojas, tallo y raíces, se secaron en horno por 48 h a 80 °C para obtener el peso seco. Las hojas, antes de secarse e inmediatamente después de separárseles del tallo, fueron prensadas en periódicos húmedos para evitar la disminución de su área. Dos días después, se procedió a medir la superficie con un medidor de área foliar marca DELTA-T. El material vegetal fue pesado en una balanza digital marca SARTORIUS con un error de ± 0.0005 g.

Se consideró otro parámetro para evaluar la respuesta de *N. ambigens* a los diferentes tratamientos: el marcaje de cohortes de hojas y su conteo. Se seleccionaron 10 plántulas por cada tratamiento al inicio del experimento; cada dos meses y hasta que finalizó el

experimento, se contaron todas sus hojas nuevas y se marcó la hoja final con anillos de plástico de diferentes colores. Asimismo, se contó el número de hojas correspondiente a las cohortes anteriores. Esto permitió hacer un seguimiento tanto de las nuevas hojas que se producían como de las hojas que permanecían, de tal forma que se puede tener una estimación de la dinámica foliar por tratamiento

4.2.3. Análisis de datos.

4.2.3.1. Análisis de crecimiento.

Se llevó a cabo un análisis de crecimiento clásico para *S. donnell-smithii* y *P. armata* debido a que sólo se contaba con dos cosechas. Se aplicó un análisis de regresión lineal por mínimos cuadrados, entre el logaritmo natural del peso seco total en función del tiempo transcurrido, para el cálculo de la tasa relativa de crecimiento (**RGR**, éstas son las iniciales en inglés de relative growth rate, sin embargo, debido a su universalidad se les utilizará a partir de ahora para designar a esta variable). Esta tasa corresponde a la pendiente en esa relación e indica cuál es el cambio en el peso seco total de una planta entre dos tiempos y es relativa ya que se le refiere al peso inicial de la planta.

Hunt (1982) presenta la siguiente ecuación para el cálculo de la RGR :

$$\text{Tasa relativa de crecimiento, RGR} = (1/\text{PSTotal}) \times \frac{(\ln\text{PSTotal}_t - \ln\text{PSTot}_{t+1})}{t - t+1}$$

Donde:

lnPSTotal_t = logaritmo natural del peso seco total de una planta, al tiempo t;

lnPSTotal_{t+1} = logaritmo natural del peso seco total de una planta, al tiempo t+1;

En *N. ambigens*, con más de dos cosechas, se aplicó el análisis de crecimiento funcional utilizando el programa de Hunt y Parsons, versión 2.0 (1995), el cual se origina de un artículo publicado por Hunt y Parsons en 1974 (Hunt 1982). Este programa proporciona el modelo de regresión para el peso seco total y el área foliar en función del tiempo, y le asocia un nivel de significancia, proporcionando la RGR y la tasa por unidad foliar o eficiencia fotosintética foliar (ULR) asociadas a este modelo (Hunt 1982). La ULR se obtiene de la siguiente ecuación:

$$ULR = RGR / LAR$$

Donde:

RGR = tasa relativa de crecimiento para un determinado tratamiento.

LAR = proporción del área foliar promedio.

Asimismo, se realizaron gráficas de barras que describen la distribución de la biomasa promedio por estructura para cada tratamiento, indicando cuál era la distribución en la cosecha inicial (t0).

4.2.3.2. ANOVAs y prueba de Tukey.

Para *S. donnell-smithii* se hizo un análisis de varianza (ANOVA, siglas en inglés) paramétrico, en la cosecha final, de tres factores (luz, micorrización y nutrientes). Debido a que *P. armata* no presentó un diseño balanceado en esta cosecha, se aplicó un ANOVA por cada par de factores.

En *N. ambigens* se llevó a cabo uno global de cuatro factores involucrando al tiempo como otro más (con cinco niveles: marzo, junio, agosto, octubre y enero) y, en caso de que existiesen diferencias significativas para este factor se realizó un ANOVA para analizar cada cosecha por separado (Montgomery 1991), esto se hizo debido a que el factor tiempo es una fuente de variación importante que puede determinar en mucho el comportamiento de las variables de respuesta.

Algunas variables de respuesta fueron transformadas con logaritmo natural, arcoseno de la raíz cuadrada, inverso o raíz cuadrada del dato original debido a que al verificar si presentaban distribución normal (tanto los datos como sus residuales) y homogeneidad de varianzas, resultó que no era así. Cuando ninguna de las transformaciones anteriores fue útil, se evaluaron las diferencias entre los tratamientos con un ANOVA no paramétrico de una vía por factor de Kruskal-Wallis (Montgomery 1991).

Posteriormente, donde hubo diferencias significativas debidas a un factor con varios niveles o a la interacción de factores se aplicó un análisis de Tukey para muestras iguales o desiguales (dependiendo del caso), con el fin de discernir cuál o cuáles eran los niveles o tratamientos diferentes (Montgomery 1991).

Las variables de respuesta elegidas fueron aquellas que usualmente se tratan en estudios de este tipo (Hunt 1982, Mark *et al.* 1995):

Peso seco de hojas, **PSH** = peso seco de todas las hojas de cada planta;

Peso seco de tallos, **PST** = peso seco de todos los tallos de cada planta;

Peso seco de raíces, **PSR** = peso seco de todas las raíces de cada planta;

Peso seco total, **PSTotal** = **PSH** + **PST** + **PSR**;

Fracción aérea, **FracA** = (**PSH** + **PST**) / **PSTotal**, indica qué proporción del peso seco total de una planta representó la parte aérea;

Fracción hipógea, **FracH** = **PSR** / **Pstotal**; indica qué proporción del peso seco total de una planta representó la parte hipógea;

Proporción raíz/vástago **R/V** = **PSR** / (**PSH**+**PST**)

Área foliar específica (**SLA** sus iniciales en inglés) **SLA** = **AF** / **PSH** (**AF** = área foliar total de una planta);

Proporción del área foliar (**LAR** sus iniciales en inglés) **LAR** = **AF** / **PSTotal**;

Proporción de peso foliar (**LWR** sus iniciales en inglés) **LWR** = **PSH** / **PSTotal**.

4.2.3.3. Índice de respuesta a la micorrización (IRM).

El índice de respuesta micorrízica (IRM) estima el efecto de los hongos micorrizógenos en el peso seco total de las plantas. Se deben comparar tratamientos semejantes cuya única diferencia es la presencia de micorrizas. En este trabajo el cálculo del IRM fue efectuado comparando: LMN y LN, LM y L, MN y N, M y NO.

Índice de respuesta micorrízica, (IRM) (modificado de Pérez-Maqueo 1996):

$$\text{IRM} = \frac{\text{PSTotal}_M - \text{PSTotal}_{NM}}{\text{PSTotal}_{\text{MAYOR PESO}}} \times 100$$

Sus valores fluctúan entre -100 y +100%.

Donde:

PSTotal_M = peso seco total de una planta de un tratamiento con micorrizas;

PSTotal_{NM} = peso seco total de una planta de un tratamiento sin micorrizas;

$\text{PSTotal}_{\text{MAYOR PESO}}$ = peso seco total mayor de las dos plantas que se compararon sin importar si es con o sin micorrizas.

Se aplicó un ANOVA con el fin de evaluar las diferencias entre comparaciones y cosechas (para el caso de *Nectandra*), así como su interacción.

4.2.3.4. Supervivencia.

Se graficaron los porcentajes de supervivencia por especie y por tratamiento, considerando el número inicial de plantas por tratamiento con que se inició el experimento (n = 30 para *S. donnell-smithii* y *P. armata*, n = 43 para *N. ambigens*) y el número final total de plantas colectadas por tratamiento (incluyendo todas las cosechas).

4.2.3.5. Demografía foliar.

Este análisis se llevó a cabo únicamente para *Nectandra ambigens*.

El número de hojas en *N. ambigens* sólo se analizó para la cohorte de marzo, ya que fue la que presentó un número suficiente de datos. La sobrevivencia de hojas a lo largo del tiempo se comparó entre tratamientos cuya única diferencia fuera L+ o L- (i.e. LMN y MN, LM y M, LN y N, L y NO) con la prueba de Peto y Peto (1982 en Pyke y Thompson 1986). Asimismo, se graficó el número de hojas promedio acumuladas cada dos meses con el fin de comparar gráficamente el comportamiento de esta especie en cuanto a su incorporación y retención de hojas bimensual.

5. RESULTADOS

9

5.1. *Stemmadenia donnell-smithii*

5.1.1. Análisis de crecimiento y distribución de peso seco.

Las tasas relativas de crecimiento (RGR) variaron entre 0.0032 y 0.0114 $\text{g g}^{-1}\text{día}^{-1}$ y fueron significativamente diferentes de cero ($p < 0.05$) para todos los tratamientos. Esto implica que en todos los tratamientos hubo ganancia de peso (Tabla 2) transcurridos 155 días. La RGR mayor correspondió al tratamiento L y la menor fue para LMN. Con excepción de L+M+N+, los tratamientos con L+ presentaron una incorporación de biomasa mayor que los L- y se agrupan en la primera sección de la gráfica (Figura 2).

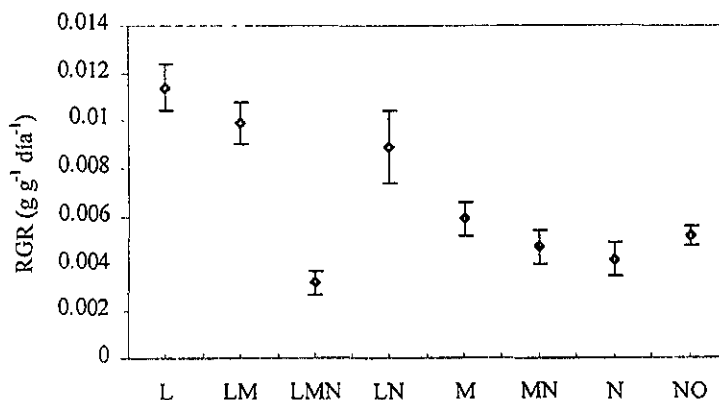


Figura 2. Comportamiento de las tasas relativas de crecimiento (RGR) de *Stemmadenia donnell-smithii* para cada uno de los tratamientos. Se separan los dos grupos definidos por el factor luz. L = L+M-N- (n = 19), LM = L+M+N- (n = 18), LMN = L+M+N+ (n = 2), LN = L+M-N+ (n = 5), M = L-M+N- (n = 2), MN = L-M+N+ (n = 2), N = L-M-N+ (n = 2), NO = L-M-N- (n = 9).

Tabla 2. Modelos de crecimiento para *S. donnell-smithii*, *P. armata* y *N. ambigens*. El análisis de regresión lineal resultó significativo ($p < 0.05$) para todos los tratamientos y especies. Se presenta el modelo por tratamiento, se debe hacer notar que la pendiente de cada modelo corresponde a la RGR (tasa relativa de crecimiento) de esa especie para ese tratamiento. Para las dos primeras especies el análisis se llevó a cabo con dos cosechas, para el caso de la tercera se utilizaron cinco cosechas. L = L+M-N-, LM = L+M+N-, LMN = L+M+N+, LN = L+M-N-, M = L-M+N-, MN = L-M+N+, N = L-M-N+, NO = L-M-N-. PSTotal = peso seco total de la planta (g), T = tiempo (días). Se resaltan los modelos, por especie, cuya pendiente fue la del valor menor y del mayor.

Especie			
Tratamiento	<i>S. donnell-smithii</i>	<i>P. armata</i>	<i>N. ambigens</i>
L	$\ln(\text{PSTotal}) = -3.075 + 0.0114 T$	$\ln(\text{PSTotal}) = -3.31 + 0.0141 T$	$\ln(\text{PSTotal}) = -0.4227 + 0.0076 T$
L M	$\ln(\text{PSTotal}) = -3.075 + 0.0099 T$	$\ln(\text{PSTotal}) = -3.31 + 0.0110 T$	$\ln(\text{PSTotal}) = -0.2420 + 0.0046 T$
L M N	$\ln(\text{PSTotal}) = -3.075 + 0.0032 T$	$\ln(\text{PSTotal}) = -3.31 + 0.0133 T$	$\ln(\text{PSTotal}) = -0.1879 + 0.0080 T$
L N	$\ln(\text{PSTotal}) = -3.075 + 0.0089 T$	$\ln(\text{PSTotal}) = -3.31 + 0.0109 T$	$\ln(\text{PSTotal}) = -0.2879 + 0.0075 T$
M	$\ln(\text{PSTotal}) = -3.075 + 0.0059 T$	$\ln(\text{PSTotal}) = -3.31 + 0.0061 T$	$\ln(\text{PSTotal}) = -0.7558 + 0.0037 T$
M N	$\ln(\text{PSTotal}) = -3.075 + 0.0047 T$	(no hubo datos para el tiempo 2)	$\ln(\text{PSTotal}) = -0.6610 + 0.0045 T$
N	$\ln(\text{PSTotal}) = -3.075 + 0.0042 T$	$\ln(\text{PSTotal}) = -3.31 + 0.0052 T$	$\ln(\text{PSTotal}) = -0.6359 + 0.0042 T$
NO	$\ln(\text{PSTotal}) = -3.075 + 0.0050 T$	$\ln(\text{PSTotal}) = -3.31 + 0.0036 T$	$\ln(\text{PSTotal}) = -0.6520 + 0.0038 T$

Las gráficas de peso seco de raíces, tallo y hoja (Figura 3) indican una mayor incorporación de biomasa en los tratamientos con luz, lo que está en concordancia con los resultados anteriores. La distribución de la biomasa entre las tres secciones es relativamente uniforme para todos los tratamientos, excepto L+M+N+ donde la biomasa foliar es muy pequeña. Es importante señalar que el patrón de distribución de la biomasa se mantuvo entre la cosecha inicial y la final.

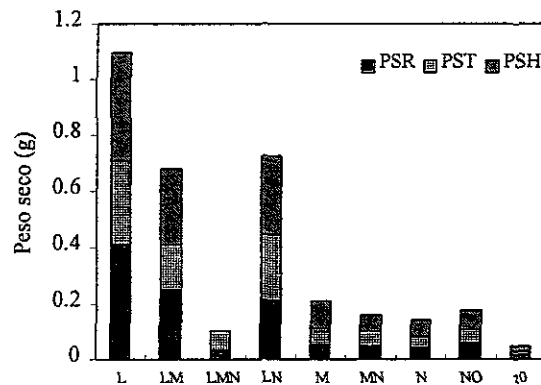


Figura 3. Distribución del peso seco por estructuras en *Stemmadenia donnell-smithii* correspondiente a la cosecha final después de 155 días de iniciado el experimento. t0 = cosecha inicial, L = L+M-N-, LM = L+M+N-, LMN = L+M+N+, LN = L+M-N+, M = L-M+N-, N = L-M-N+, NO = L-M-N-. PSR = peso seco de raíces, PST = peso seco de tallo y PSH = peso seco foliar.

5.1.2. Análisis de varianza (ANOVAs) y pruebas de Tukey.

Se llevaron a cabo ANOVAs de tres vías para diez variables de respuesta (Tabla 3).

En general el factor luz es el que explica el comportamiento de peso seco del tallo, raíz y el total (todas transformadas por logaritmo natural), de las fracciones aérea e hipógea, la

proporción de área foliar, el área foliar específica (también transformada por logaritmo natural) y de la proporción de peso seco foliar. Sin embargo, en aquellas variables relacionadas con las hojas (PSH, LAR, SLA y LWR) la interacción M x N es significativa (Tabla 3) y la interacción L x M fue significativa para PSH y SLA. Ningún factor o interacción tuvieron un efecto significativo sobre R/V.

De acuerdo a las pruebas de Tukey (Figuras 4 y 5), el SLA y el PSH fueron variables muy sensibles a todas las interacciones. Los tratamientos con L- presentan un menor valor para PSH y mayor para SLA.

En el caso de la interacción L x M (Figura 4), para SLA la combinación de luz (altas intensidades) sin micorrizas es diferente significativamente ($p < 0.05$) de todas las demás; pero para PSH la relación: bajas intensidades lumínicas y con o sin micorrizas es diferente de la presencia de altas intensidades lumínicas. En la interacción L x N (Figura 4), se observa el mismo comportamiento para la luz.

Es interesante mencionar que en la interacción M x N (Figura 5), el caso M+N+ fue diferente significativamente ($p < 0.05$) para PSH y SLA, del resto de las combinaciones, ello indica que la presencia de ambos factores repercute también en hojas delgadas, alargadas y poco pesadas. FracA y FracH no presentaron diferencias significativas entre tratamientos; LAR y LWR presentan un patrón semejante al de PSH y SLA, donde el tratamiento M+N+ es de los más bajos y diferente del resto. Se observa que la presencia de micorrizas y nutrimentos abate la asignación de fotosintatos a hojas, probablemente incrementándola hacia tallos o raíces. Asimismo, considerando la interacción M x N, las plantas que crecieron en N-, decrementó su SLA, debido probablemente a una acumulación de carbohidratos no estructurales que incrementan el PSH en comparación al área foliar.

La interacción L x M x N (Figura 5) sólo fue significativa para el PSH y en particular la conjunción L+M+N+ fue la única diferente de las siete restantes con un valor 10 veces más pequeño que el siguiente (L-M+N+).

Tabla 3. Resumen de los análisis de varianza realizados a las variables de crecimiento de las plántulas de *Stemmadenia donnell-smithii*. Se presentan los valores de F correspondientes y sus niveles de significancia asociados. L= luz, M= micorrizas y N= nutrientes. *PSH*= peso seco foliar, *PST*= peso seco de tallos, *PSR*= peso seco de raíces, *PSTotal*= peso seco total, *FracA*= fracción aérea, *FracH*= fracción hipógea, *R/V*= proporción raíz:vástago, *LAR*= proporción del área foliar, *SLA*= área foliar específica, *LWR*= proporción del peso seco foliar. Nivel de significancia = *** : p < 0.001, ** : p < 0.01, * : p < 0.05, n.s.: p > 0.05.

Fuente de Variación	Variables de respuesta									
	<i>PSH</i> ¹	<i>PST</i> ¹	<i>PSR</i> ¹	<i>PSTotal</i> ¹	<i>FracA</i>	<i>FracH</i>	<i>R/V</i>	<i>LAR</i>	<i>SLA</i> ¹	<i>LWR</i>
L	0.207 n.s.	14.280 ***	14.759 ***	9.151 ***	5.692 *	5.692 *	3.093 n.s.	51.097 ***	5.332 *	18.282 ***
M	14.408 ***	0.653 n.s.	1.755 n.s.	1.987 n.s.	0.342 n.s.	0.341 n.s.	0.411 n.s.	4.552 *	22.177 ***	7.964 **
N	23.894 ***	2.023 n.s.	7.707 ***	6.521 *	0.215 n.s.	0.215 n.s.	0.078 n.s.	5.106 *	30.768 ***	13.291 ***
L x M	12.820 ***	2.910 n.s.	2.718 n.s.	3.573 n.s.	0.202 n.s.	0.202 n.s.	0.003 n.s.	1.250 n.s.	10.308 ***	3.067 n.s.
L x N	11.074 **	0.590 n.s.	3.838 n.s.	2.402 n.s.	2.673 n.s.	2.673 n.s.	2.828 n.s.	2.650 n.s.	6.279 *	2.842 n.s.
M x N	15.997 ***	0.006 n.s.	0.229 n.s.	1.022 n.s.	4.266 *	4.226 *	3.689 n.s.	16.090 ***	18.004 ***	22.171 ***
L x M x N	8.079 **	0.308 n.s.	0.944 n.s.	0.864 n.s.	0.177 n.s.	0.117 n.s.	0.190 n.s.	2.040 n.s.	3.473 n.s.	1.744 n.s.

¹ variables transformadas con el logaritmo natural del dato original

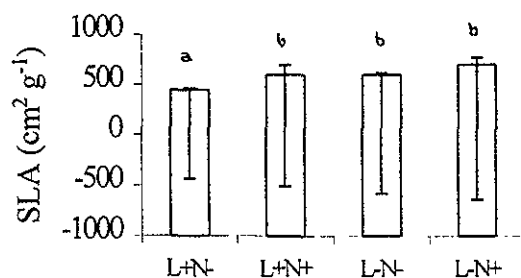
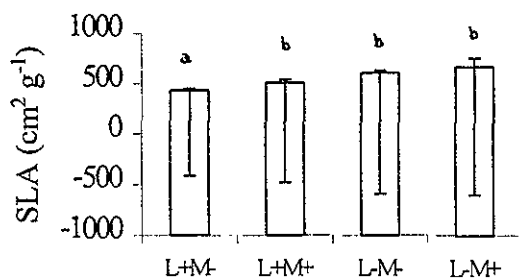
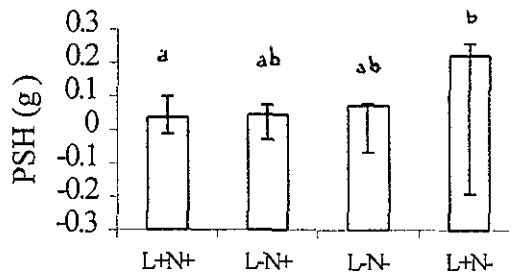
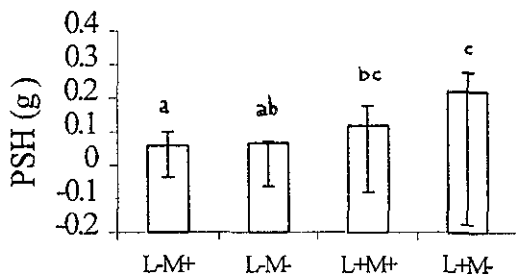


Figura 4. Distribución de las variables de respuesta en función de las interacciones de los factores principales que fueron significativas de acuerdo a los análisis de varianza. En este caso se presentan las interacciones L x M y L x N para *Stemmadenia donnell-smithii*. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) según las pruebas de Tukey.

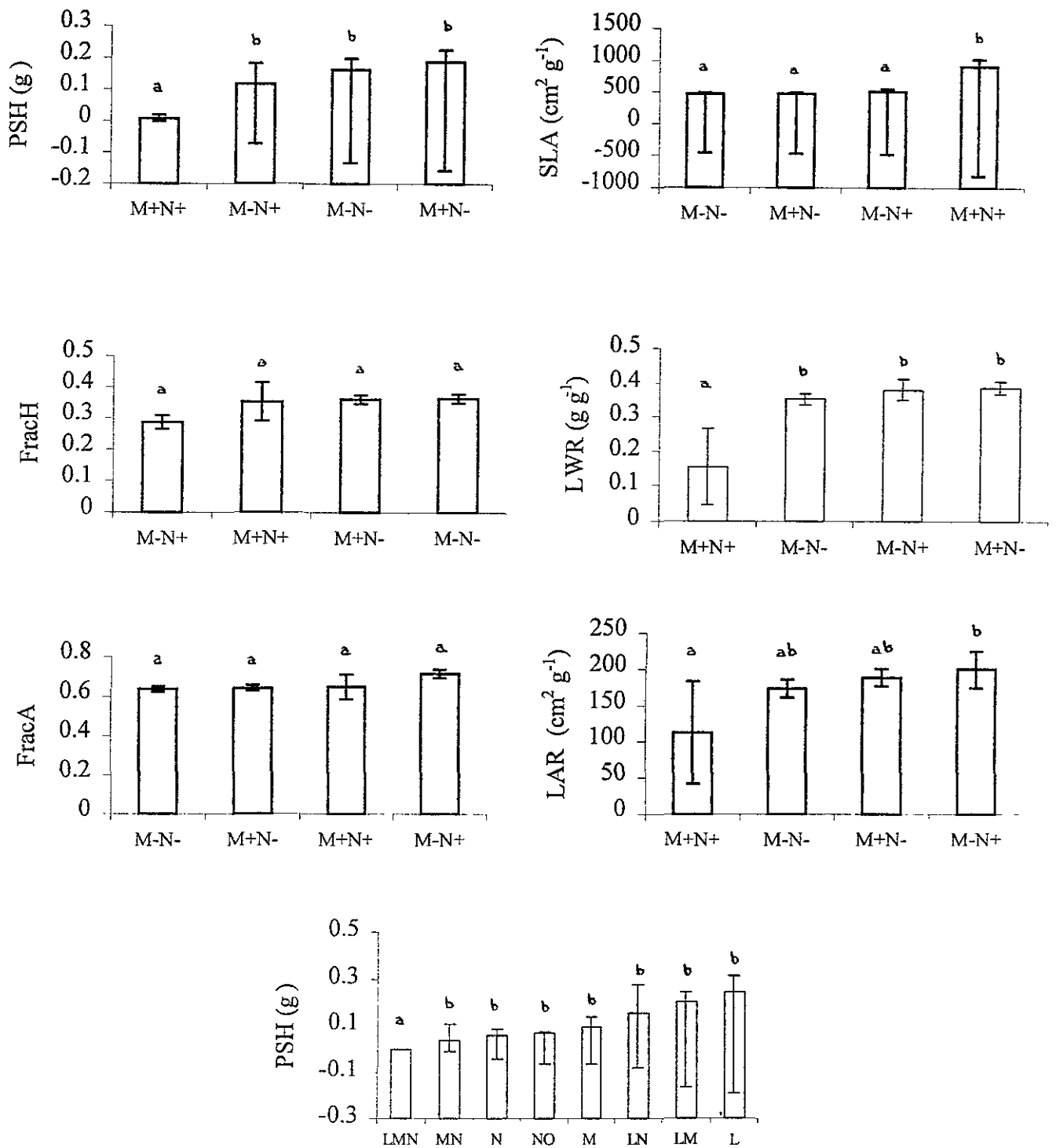


Figura 5. Distribución de las variables de respuesta en función de las interacciones de los factores que fueron significativas de acuerdo al análisis de varianza. En este caso se presentan las interacciones M x N y L x M x N para *Stemmadenia donnell-smithii*. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) según las pruebas de Tukey. LMN = L+M+N+, MN = L-M+N+, N = L-M-N+, NO = L-M-N-, M = L-M+N-, LN = L+M-N+, LM = L+M+N-, L = L+M-N-.

5.1.3. Sobrevivencia.

A bajas intensidades lumínicas se presentó la mayor mortalidad y el tratamiento NO (L-M-N-) fue el de la menor mortalidad dentro de este grupo. En general, se puede observar una baja sobrevivencia en sombra y en luz con adición de nutrimentos, lo cual puede ser un indicio de toxicidad por parte del fertilizante utilizado (Figura 6).

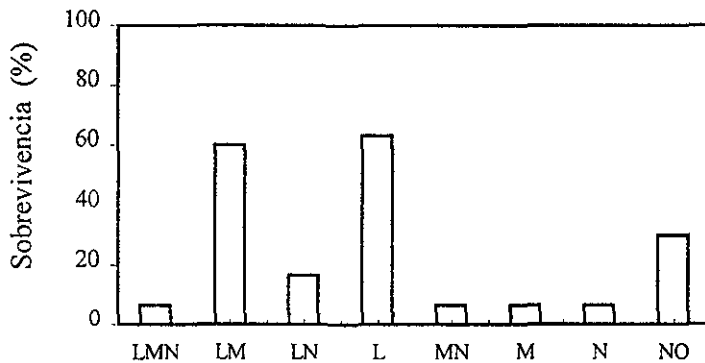


Figura 6. Sobrevivencia relativa por tratamiento para *Stemmadenia donnell-smithii*. LMN = L+M+N+ (n = 2), LM = L+M+N- (n = 18), LN = L+M-N+ (n = 5), L = L+M-N- (n = 19), MN = L-M+N+ (n = 2), M = L-M+N- (n = 2), N = L-M-N+ (n = 2), NO = L-M-N- (n = 9).

5.1.3. Índice de respuesta micorrízica.

S. donnell-smithii tiene una respuesta negativa a la micorrización en presencia de L+, disminuyendo el peso al adicionarle nutrimentos (primer punto en la Figura 7). Por otra parte, con L- la presencia de micorrizas repercute en una ganancia de peso hasta de un 20 % más (Figura 7).

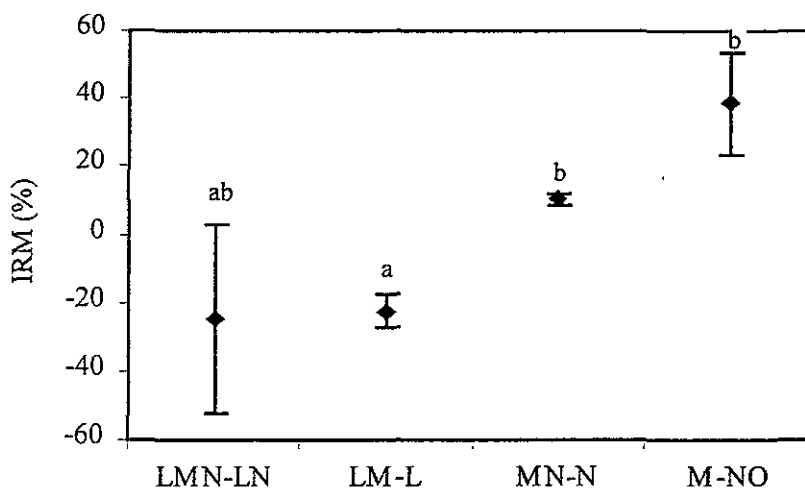


Figura 7. Comportamiento del índice de respuesta micorrízica (IRM promedio \pm 1EE) en la cosecha final para *Stemmadenia donnell-smithii*. Letras diferentes señalan diferencias significativas según la prueba de Tukey ($p < 0.05$).

Asimismo, para evaluar las diferencias del IRM entre tratamientos se llevó a cabo un ANOVA (Tabla 4). Hubo diferencias significativas entre las comparaciones, resaltando dos grupos: L+ y L-.

Tabla 4. Resumen del análisis de varianza para el IRM en *Stemmadenia donnell-smithii* para el factor tratamiento (LM-L, LMN-LN, MN-N y M-NO). Niveles de significancia: *** = $p < 0.001$.

Fuente de variación	Suma de cuadrados	gl	Cuadrado medio	F
Tratamiento	43839.3	3	14613.10	19.769 ***
Error	14783.67	20	739.1835	
TOTAL	58622.97	23	2548.825	

5.2. *Poulsenia armata*

5.2.1. Análisis de crecimiento y distribución de peso seco.

Para todos los tratamientos *P. armata* presentó un incremento en biomasa total (145 días transcurridos). Un modelo lineal y significativo explica el comportamiento para cada uno de los tratamientos (Tabla 2).

Las RGRs mayores se presentaron en los tratamientos con L+, siendo la mayor la correspondiente al tratamiento L+M+N+. Se separan claramente aquellas tasas correspondientes a los tratamientos L+ y las de los tratamientos con L- (Figura 8).

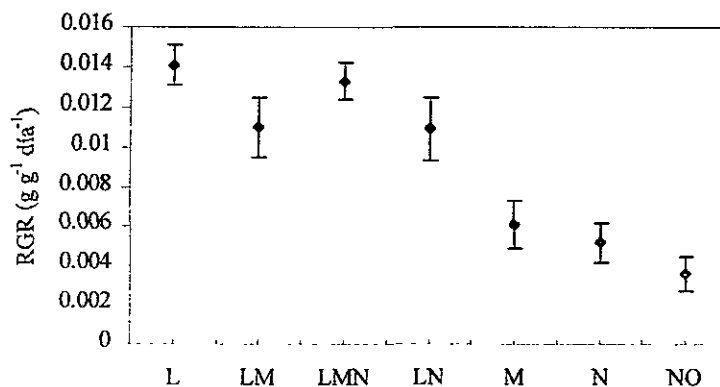


Figura 8. Comportamiento de las tasas relativas de crecimiento (RGR) de *Poulsenia armata* para cada uno de los tratamientos. Se separan los dos grupos definidos por el factor luz. L = L+M-N- (n = 5), LM = L+M+N- (n = 6), LMN = L+M+N+ (n = 3), LN = L+M-N+ (n = 6), M = L-M+N- (n = 4), N = L-M-N+ (n = 3), NO = L-M-N- (n = 5).

La distribución de biomasa en los diferentes componentes (hojas, tallo y raíces) inicialmente es muy homogénea, sin embargo, en la cosecha final se observa una tendencia a una asignación mayor a hojas en todos los tratamientos, esto repercute en una disminución de igual magnitud hacia las otras partes. Sólo en el caso del tratamiento L+M-N- la biomasa radical representa un mayor porcentaje con respecto al total del peso que los otros dos componentes por separado (Figura 9).

5.2.2. Análisis de varianza (ANOVA's) y pruebas de Tukey.

Debido a la mortalidad total del tratamiento L-M+N+ no fue posible llevar a cabo un ANOVA paramétrico de tres vías como en la especie anterior, por ello se procedió a realizar tres ANOVAs de dos vías, con el fin de evaluar la importancia de cada uno de los

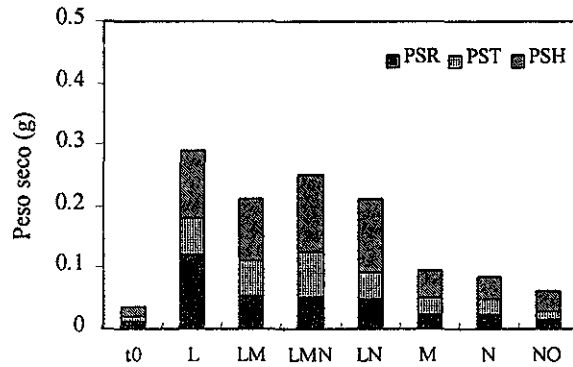


Figura 9. Distribución del peso seco por estructuras en *Poulsenia armata* correspondientes a la cosecha final (145 días transcurridos). t0 = cosecha inicial, L = L+M-N-, LM = L+M+N-, LMN = L+M+N+, LN = L+M-N+, MN = L-M+N+, M = L-M+N-, N = L-M-N+, NO = L-M-N-

factores principales y de sus interacciones (Tabla 5). Al igual que en *S. donnell-smithii*, los pesos secos de hojas, tallo y total fueron transformados con logaritmo natural, la proporción raíz/vástago con raíz cuadrada y las restantes (PSR, FracA, FracH, LAR, SLA y LWR) no requirieron de ninguna transformación. De las diez variables de respuesta analizadas en sólo cuatro (PSH, PST, PSR, PSTotal) la luz es el factor que explica su comportamiento y, de esas cuatro, solamente el PSR presenta al factor micorriza como otro más que explica sus diferencias. Ningún factor ni interacción fue significativo para ninguna de las variables restantes.

5.2.3. Supervivencia.

En general, esta especie presentó una supervivencia muy baja sin importar el tratamiento. Los niveles más altos se presentaron en aquellos tratamientos con L+, siendo el tratamiento L+M+N+, el que tuvo el valor menor (10%) (Figura 10).

Tabla 5. Resumen de los análisis de varianza de dos vías realizados a las variables de crecimiento de las plántulas de *Poulsenia armata*. Se presentan los valores de F correspondientes y sus niveles de significancia asociados. L= luz, M= micorrizas y N= nutrientes. *PSH*= peso seco foliar, *PST*= peso seco de tallos, *PSR*= peso seco de raíces, *PSTotal*= peso seco total, *FracA*= fracción aérea, *FracH*= fracción hipógea, *R/V*= proporción raíz:vástago, *LAR*= proporción del área foliar, *SLA*= área foliar específica, *LWR*= proporción del peso seco foliar. Nivel de significancia: *** : p < 0.001, ** : p < 0.01, * : p < 0.05, n.s. : p > 0.05

Fuente de Variación	Variables de respuesta									
	<i>PSH</i> ¹	<i>PST</i> ¹	<i>PSR</i>	<i>PSTotal</i> ¹	<i>FracA</i>	<i>FracH</i>	<i>R/V</i> ²	<i>LAR</i>	<i>SLA</i>	<i>LWR</i>
L	16.191***	28.828***	16.889 ***	28.078***	1.381 n.s.	1.381 n.s.	1.498 n.s.	0.083 n.s.	0.0002 n.s.	0.135 n.s.
M	0.051 n.s.	0.116 n.s.	1.896 n.s.	0.376 n.s.	2.017 n.s.	2.017 n.s.	2.054 n.s.	0.771 n.s.	1.467 n.s.	0.346 n.s.
L X M	0.068 n.s.	1.148 n.s.	0.006 n.s.	0.677 n.s.	0.094 n.s.	0.094 n.s.	0.092 n.s.	0.039 n.s.	0.103 n.s.	0.335 n.s.
L	16.573***	26.651 ***	14.148 ***	25.743 ***	1.665 n.s.	1.665 n.s.	1.800 n.s.	0.329 n.s.	0.050 n.s.	0.418 n.s.
N	0.024 n.s.	0.130 n.s.	0.016 n.s.	0.001 n.s.	1.082 n.s.	1.082 n.s.	1.086 n.s.	0.021 n.s.	1.150 n.s.	0.073 n.s.
L X N	0.263 n.s.	1.731 n.s.	0.222 n.s.	0.186 n.s.	0.540 n.s.	0.540 n.s.	0.577 n.s.	3.008 n.s.	0.144 .707	2.277 n.s.
M	1.289 n.s.	0.661 n.s.	5.134 *	1.705 n.s.	1.483 n.s.	1.483 n.s.	1.460 n.s.	0.294 n.s.	1.409 n.s.	0.011 n.s.
N	1.556 n.s.	0.382 n.s.	2.558 n.s.	1.530 n.s.	0.637 n.s.	0.637 n.s.	0.596 n.s.	0.366 n.s.	0.503 n.s.	0.151 n.s.
M X N	0.927 n.s.	0.252 n.s.	1.388 n.s.	0.714 n.s.	0.170 n.s.	0.170 n.s.	0.191 n.s.	0.028 n.s.	0.258 n.s.	0.370 n.s.

¹ variables transformadas con el logaritmo natural del dato original

² variables transformadas con la raíz cuadrada del dato original

Por otra parte, dentro del grupo de tratamientos con L-, se destaca el tratamiento L-M+N+ donde no hubo ningún sobreviviente al tiempo final de cosecha (Figura 10).

5.2.4. Índice de respuesta micorrízica.

P. armata es una especie con una baja respuesta micorrízica que fluctuó de -43.23 a 53.85%. (Figura 11). La presencia de micorrizas repercutió en una ganancia de peso seco en el tratamiento L-M+N- y en el L+M+N+, y lo contrario ocurrió con los tratamientos restantes. La respuesta micorrízica positiva no estuvo relacionada con la presencia de altas intensidades lumínicas ni de nutrimentos (Tabla 6).

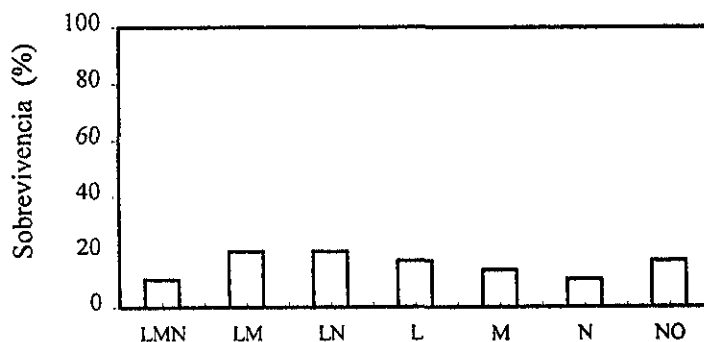


Figura 10. Sobrevivencia relativa por tratamiento para *Poulsenia armata*. En general, se puede observar que siempre presenta una sobrevivencia baja. LMN = L+M+N+ (n = 3), LM = L+M+N- (n = 6), LN = L+M-N+ (n = 6), L = L+M-N- (n = 5), M = L-M+N- (n = 4), N = L-M-N+ (n = 3), NO = L-M-N- (n = 5).

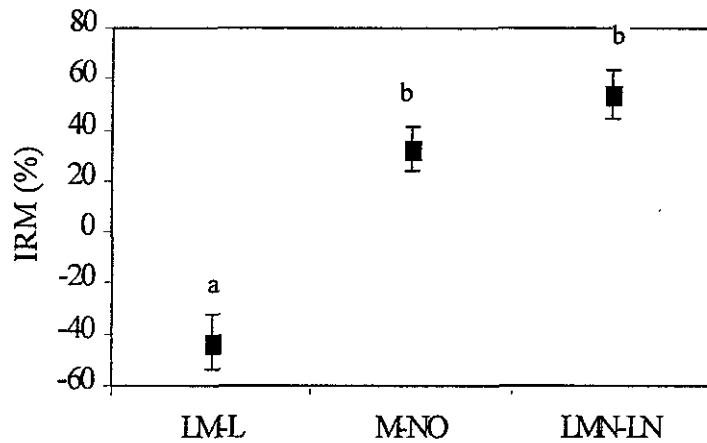


Figura 11. Comportamiento del índice de respuesta micorrízica (IRM promedio \pm IEE) en la cosecha final para *Poulsenia armata*. Letras diferentes señalan diferencias significativas ($p < 0.05$).

Tabla 6. Resumen del análisis de varianza para el IRM en *Poulsenia armata* para el factor tratamiento (LM-L, LMN-LN y M-NO). Nivel de significancia: *** = $p < 0.001$.

Fuente de variación	Suma de cuadrados	gl	Cuadrado medio	F
Tratamiento	19095.5	2	9547.749	26.666 ***
Error	2864.4	8	358.0495	
TOTAL	51959.9	10	5195.99	

5.3. *Nectandra ambigens*

Debido a que esta especie tiene 5 cosechas (una inicial y cuatro consecutivas) los apartados donde se desglosa el análisis global anteceden a aquellos por cosecha.

5.3.1. Análisis de crecimiento y distribución de peso seco.

Se llevó a cabo un análisis de crecimiento funcional para esta especie a través del programa de Hunt. Para todos los tratamientos, un modelo lineal resultó significativo ($p < 0.05$) considerando el logaritmo de peso seco total en función del tiempo. Las RGRs variaron entre 0.0037 y 0.0076 $\text{g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ (Tabla 2). Al igual que en las otras especies se agrupan claramente en dos categorías, las correspondientes a los tratamientos L+ y las de los tratamientos con L-. Las diferencias entre los dos grupos no llegan a ser del doble de los valores máximos (Figura 12).

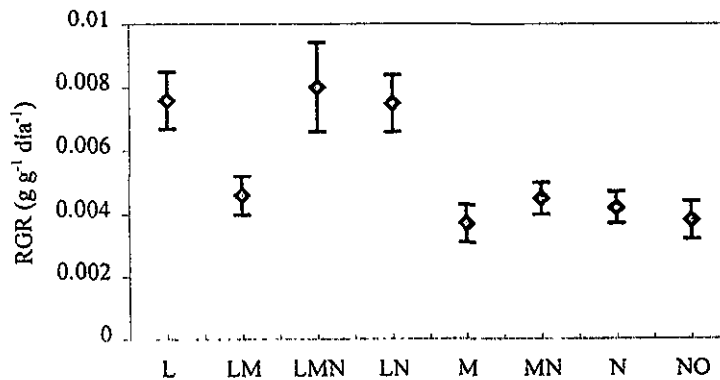


Figura 12. Comportamiento de las tasas relativas de crecimiento (RGR) ($\pm 1\text{EE}$) de *Nectandra ambigens* para cada uno de los tratamientos. Se separan los dos grupos definidos por el factor luz. L = L+M-N- (n = 33), LM = L+M+N- (n = 30), LMN = L+M+N+ (n = 29), LN = L+M-N+ (n = 38), M = L-M+N- (n = 41), MN = L-M+N+ (n = 39), N = L-M-N+ (n = 42), NO = L-M-N- (n = 37).

Las tasas por unidad foliar (ULR, Figura 13) fueron muy bajas. Para los tratamientos con L-, las ULRs casi siempre fueron cero, mientras que en los tratamientos con L+ alcanzaron valores de hasta $0.0007 \text{ g cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$. Las ULRs tienen el mismo patrón que las RGRs. Se destaca que en el grupo de los tratamientos con L+, las ULRs se mantienen semejantes hasta la última cosecha donde hay un incremento de varias unidades, en particular en los tratamientos L+M+N- y L+M+N+ (Figura 13). Esto indica que la tasa por unidad foliar se ve afectada en la última cosecha, por un decremento en la proporción del área foliar (LAR) ya que las RGRs son constantes, esto a su vez, es consecuencia de un decremento en el SLA y/o en el LWR, lo cual probablemente señala un incremento en el peso seco total en comparación al peso seco de las hojas y del área foliar.

De manera global, hay un incremento en el peso seco total para los tratamientos L+ en comparación a los L- y dentro del primer grupo, se observa que el tratamiento L+M+N- es el de menor incorporación de biomasa (Figura 14).

En cuanto a la distribución de biomasa en las diferentes estructuras, *N. ambigens* inicialmente presenta el mayor peso seco en tallo, seguido del foliar y finalmente, y muy poco, en raíces. Conforme se suceden las cosechas se observa un cambio en este patrón. En general, las raíces siempre presentan una menor biomasa en comparación a las otras estructuras, sin importar el tratamiento. Y por su parte, las hojas son las que tienen la mayor biomasa (excepto en la última cosecha que son los tallos), aunque en los tratamientos a bajas intensidades lumínicas esto es mucho menos notorio (Figura 14).

El peso seco por estructura y total desciende, probablemente como consecuencia de la saturación de raíces en la maceta para la cosecha final.

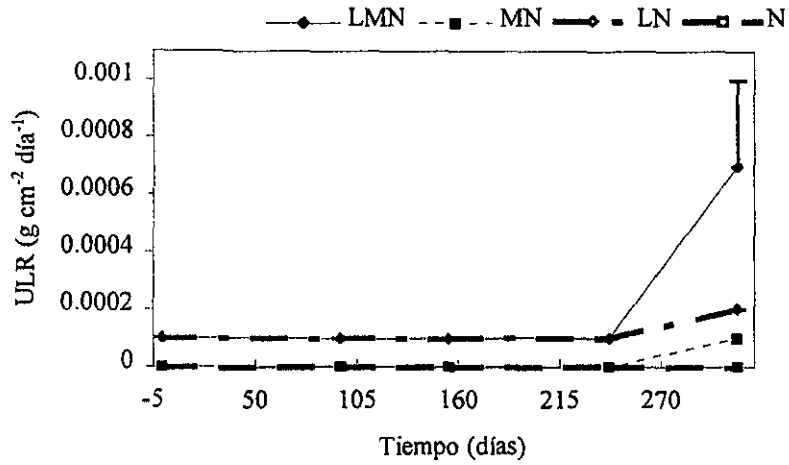
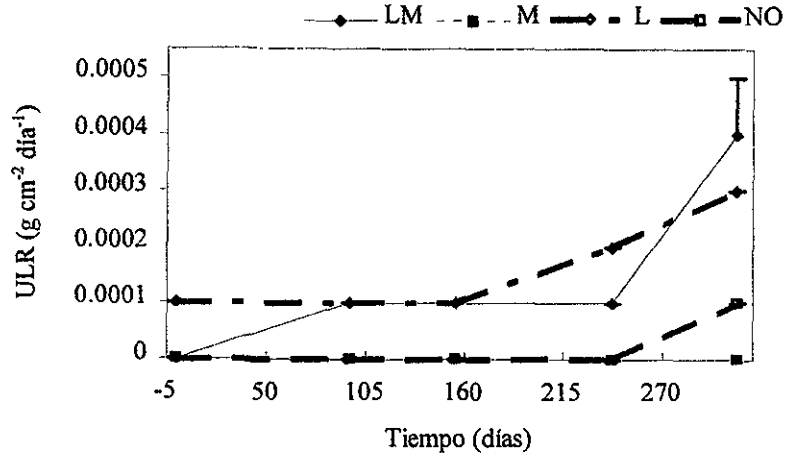


Figura 13. Comportamiento de las tasas promedio de unidad foliar (ULR) ($\pm 1E.E.$) en función del tiempo. En todos los casos se presenta un incremento en los últimos días, en particular destacan los tratamientos con luz y micorrizas. LMN = L+M+N+ (n = 29), LM = L+M+N- (n = 30), LN = L+M-N+ (n = 38), L = L+M-N- (n = 33), MN = L-M+N+ (n = 39), M = L-M+N- (n = 41), N = L-M-N+ (n = 42), NO = L-M-N- (n = 37)

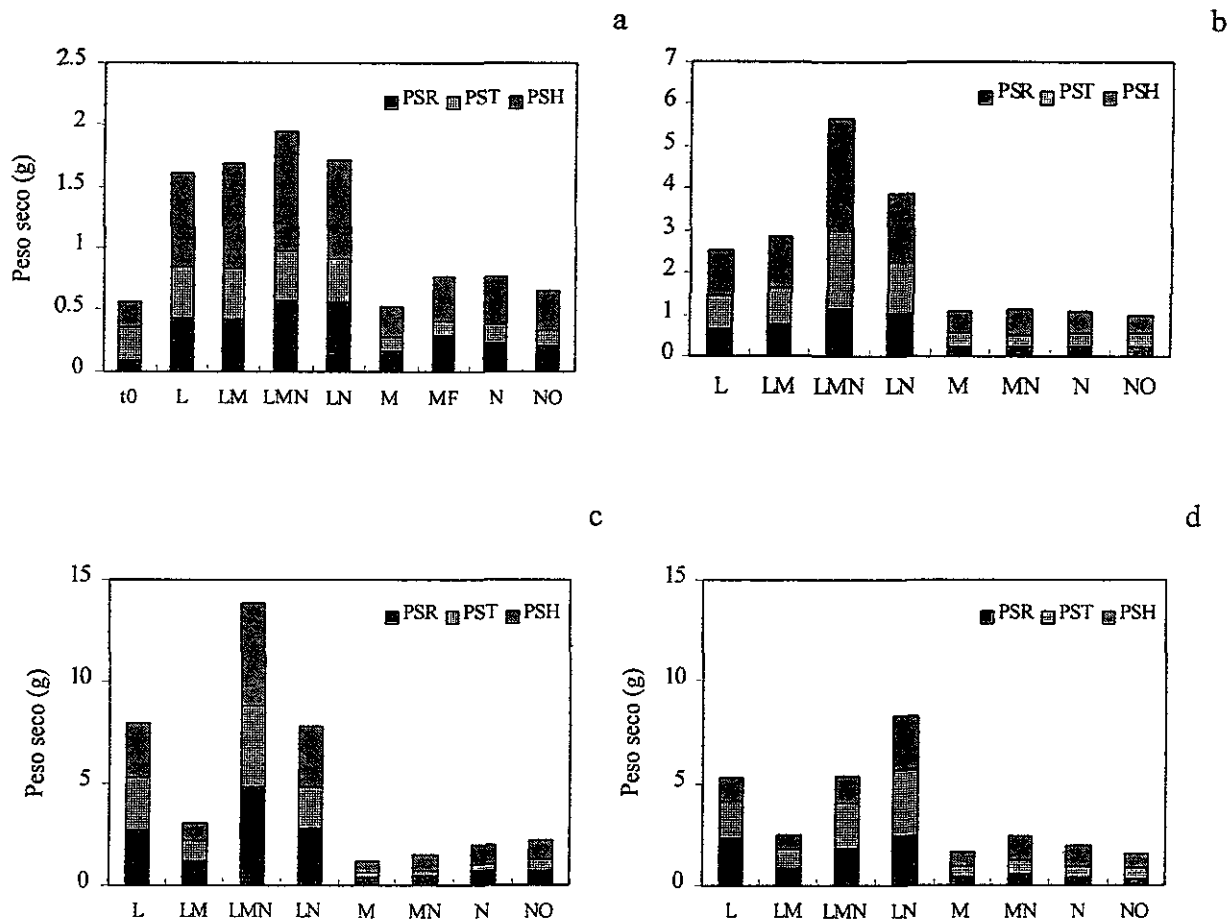


Figura 14. Distribución del peso seco por estructuras en *Nectandra ambigua*. (a) junio (96 días transcurridos), (b) agosto (155 días después), (c) octubre (242 días transcurridos), (d) enero (311 días, cosecha final). T0 = cosecha inicial, L = L+M-N-, LM = L+M+N-, LMN = L+M+N+, LN = L+M-N+, M = L-M+N-. N = L-M-N+, NO = L-M-N-. PSR = peso seco de raíces, PST = peso seco de tallo y PSH = peso seco foliar.

5.3.2. *Análisis de varianza (ANOVAs) y pruebas de Tukey.*

Al incluir todas las cosechas, tanto los pesos secos como la FracH y el R/V fueron transformados con el logaritmo natural del dato original, mientras que LAR con la raíz cuadrada, SLA con su inverso y LWR y FracA no fueron transformadas (Tabla 7).

Las transformaciones de las variables fueron de la siguiente forma: para la cosecha de junio, se obtuvo el logaritmo natural del PSH y PSTotal, el arcoseno de la raíz cuadrada de R/V, las demás variables no fueron transformadas, sin embargo, tanto FracA, FracH y SLA nunca pudieron ser normalizadas, por lo que se les aplicó una ANOVA no paramétrico de Kruskal-Wallis (Tabla 8). La cosecha de agosto requirió de transformar todos los pesos secos, FracA, FracH y LAR con logaritmo natural y el R/V y SLA con el arcoseno de la raíz cuadrada del dato. LWR no fue transformado (Tabla 9).

En cuanto a la cosecha de octubre, el PST, PSR, PSTotal, FracH y R/V fueron transformadas con logaritmo natural, se obtuvo el inverso de SLA y FracA, LAR y LWR no requirieron ninguna transformación. PSH fue evaluada a través de un ANOVA no paramétrico de Kruskal-Wallis (Tabla 10). Todos los pesos secos de la cosecha de enero, junto con FracA fueron transformados con el logaritmo natural. Para R/V fue necesario aplicar el inverso de los datos y a LAR la raíz cuadrada, SLA y LWR no se transformaron. FracH fue evaluada con un ANOVA no paramétrico de Kruskal-Wallis (Tabla 11).

Al inicio del experimento, la influencia de la luz fue significativa para muchas de las variables de respuesta consideradas. Para las dos últimas cosechas (octubre y enero), la luz explicó el comportamiento de gran parte de las variables, sin embargo, en algunos casos los nutrimentos también fueron importantes al igual que las micorrizas (Tablas 7 a 11).

En el análisis global, tanto el tiempo como la luz y su interacción resultaron ser los factores que explicaron el comportamiento de todas las variables analizadas. El factor micorriza fue significativo para el PST, únicamente; y el factor nutrimentos lo fue para PSH,

PST, PSR, PSTotal, LAR y LWR. Las interacciones significativas además de T x L, fueron T x L x M y L x M x N para PST, PSR y PSTotal y PST, respectivamente (Figuras 15 a 18).

En cuanto a la interacción T x L, los valores de peso seco y asignación a raíces más altos correspondieron a la combinación octubre con L+, siendo los menores en SLA, FracA y LAR (Figuras 17 y 18). La cosecha de marzo (tiempo inicial) fue la que presentó los valores más pequeños para las variables de peso seco y asignación de biomasa.

Asimismo, en las dos últimas cosechas las interacciones de los diferentes factores fueron significativas ($p < 0.05$), en octubre: M x N y L x M x N para PST, PSR y PSTotal, sólo L x M para LWR. En la cosecha de enero, ya no fueron significativas ninguna de las interacciones anteriores excepto L x M, en este caso para PSH, PSR y PSTotal (Figuras 19 a 21).

En octubre, la combinación L+M+ presentó una menor asignación significativa a hojas que el resto de las combinaciones. En cuanto a la interacción M x N, la combinación de factores M+N- fue la de menores valores en PSR, SLA, PSTotal y PST, sin embargo, por el contrario el conjunto M+N+ presentó los valores mayores de las variables anteriores, sin ser diferente significativamente de los tratamientos con M- (Figura 19).

La interacción de tercer orden, en octubre, para PSR, PST y PSTotal, agrupó los tratamientos con luz a altas y luz a bajas intensidades, dentro de los cuales los tratamientos L-M+N- y L-M+N+ presentaron los valores más pequeños, diferenciándose significativamente del L+M+N+ y L+M-N- (Figura 20).

En enero, la prueba de Tukey separó significativamente ($p < 0.05$) dos grupos, aquellos con L- y los de L+ (Figura 21). Dentro de estos dos grandes grupos; en el primero, los tratamientos L-M- y L-M+ presentaron los valores menores en PSH y PSTotal. En el caso del segundo grupo, la interacción L+ (ya sea con M+ o M-) fue la que tuvo los valores mayores de PSH y PSTotal.

Tabla 7. Resumen de los análisis de varianza realizados a las variables de crecimiento de las plántulas de *Nectandra ambigens*, incluyendo todas las cosechas, se presentan los valores de F correspondientes y sus niveles de significancia asociados. T= tiempo, L= luz, M= micorrizas y N= nutrientes. *PSH*= peso seco foliar, *PST*= peso seco de tallos, *PSR*= peso seco de raíces, *PSTotal*= peso seco total, *FracA*= fracción aérea, *FracH*= fracción hipógea, *R/V*= proporción raíz:vástago, *LAR*= proporción del área foliar, *SLA*= área foliar específica, *LWR*= proporción del peso seco foliar. Nivel de significancia: *** : p < 0.001, ** : p < 0.01, * : p < 0.05, n.s. : p > 0.05.

Fuente de Variación	Variables de respuesta									
	<i>PSH</i> ¹	<i>PST</i> ¹	<i>PSR</i> ¹	<i>PSTotal</i> ¹	<i>FracA</i>	<i>FracH</i> ¹	<i>R/V</i> ¹	<i>LAR</i> ¹	<i>SLA</i> ¹	<i>LWR</i>
T	71.52 ***	89.44 ***	175.91 ***	118.89 ***	55.66***	70.35 ***	63.23 ***	126.84 ***	182.68 ***	16.36 ***
L	65.28 ***	256.69 ***	251.49 ***	206.10 ***	18.90 ***	23.02 ***	21.36 ***	193.29 ***	174.21 ***	70.71 ***
M	2.64 n.s.	5.32 *	3.21 n.s.	3.22 n.s.	0.05 n.s.	0.04 n.s.	0.003 n.s.	0.004 n.s.	0.04 n.s.	0.22 n.s.
N	25.10 ***	8.30 *	13.28 ***	21.01 ***	1.77 n.s.	1.96 n.s.	1.98 n.s.	15.44 ***	5.62 n.s.	8.02 **
T x L	8.46 ***	19.74 ***	18.70 ***	13.81 ***	14.81 ***	17.26 ***	16.12 ***	23.17 ***	13.22 ***	19.36 ***
T x M	2.49 n.s.	2.25 n.s.	0.97 n.s.	2.12 n.s.	1.25 n.s.	1.35 n.s.	1.30 n.s.	0.938 n.s.	1.48 n.s.	0.51 n.s.
T x N	2.49 n.s.	1.14 n.s.	0.84 n.s.	1.35 n.s.	1.96 n.s.	1.88 n.s.	2.00 n.s.	1.54 n.s.	1.04 n.s.	1.78 n.s.
L x M	0.41 n.s.	2.44 n.s.	0.004 n.s.	0.03 n.s.	0.67 n.s.	0.21 n.s.	0.39 n.s.	0.523 n.s.	0.03 n.s.	1.83 n.s.
L x N	3.49 n.s.	3.02 n.s.	1.82 n.s.	2.25 n.s.	0.25 n.s.	0.02 n.s.	0.08 n.s.	0.11 n.s.	0.06 n.s.	0.08 n.s.
M x N	3.12 n.s.	2.08 n.s.	6.15 n.s.	5.10 n.s.	1.006 n.s.	0.52 n.s.	0.74 n.s.	0.23 n.s.	1.22 n.s.	0.14 n.s.
T x L x M	1.66 n.s.	2.54 *	2.45 *	2.60 *	0.87 n.s.	0.49 n.s.	0.60 n.s.	0.99 n.s.	0.57 n.s.	1.52 n.s.
T x L x N	0.93 n.s.	1.36 n.s.	0.67 n.s.	1.03 n.s.	0.76 n.s.	0.32 n.s.	0.47 n.s.	0.07 n.s.	0.92 n.s.	0.42 n.s.
T x M x N	1.39 n.s.	2.20 n.s.	1.77 n.s.	1.83 n.s.	0.89 n.s.	0.53 n.s.	0.68 n.s.	1.45 n.s.	1.42 n.s.	0.68 n.s.
L x M x N	1.32 n.s.	4.54 *	1.68 n.s.	2.80 n.s.	0.05 n.s.	0.34 n.s.	0.15 n.s.	0.08 n.s.	0.02 n.s.	0.43 n.s.
T x L x M x N	1.95 n.s.	1.06 n.s.	1.54 n.s.	1.58 n.s.	1.64 n.s.	1.12 n.s.	1.38 n.s.	0.59 n.s.	0.68 n.s.	1.12 n.s.

¹ variables transformadas con el logaritmo natural del dato original

¹ variables transformadas con la raíz cuadrada del dato original

¹ variables transformadas con el inverso del dato original

Tabla 8. Resumen de los análisis de varianza realizados a las variables de crecimiento de las plántulas de *Nectandra ambigens* (cosecha junio), se presentan los valores de F correspondientes y sus niveles de significancia asociados. L= luz, M= micorrizas y N= nutrientes. *PSH*= peso seco foliar, *PST*= peso seco de tallos, *PSR*= peso seco de raíces, *PSTotal*= peso seco total, *FracA*= fracción aérea, *FracH*= fracción hipógea, *R/V*= proporción raíz:vástago, *LAR*= proporción del área foliar, *SLA*= área foliar específica, *LWR*= proporción del peso seco foliar. Nivel de significancia: *** : $p < 0.001$, ** : $p < 0.01$, * : $p < 0.05$, n.s. : $p > 0.05$.

Fuente de Variación	Variables de respuesta									
	<i>PSH</i> ¹	<i>PST</i>	<i>PSR</i>	<i>PSTotal</i> ¹	<i>FracA</i> ^{KW}	<i>FracH</i> ^{KW}	<i>R/V</i> ^a	<i>LAR</i>	<i>SLA</i> ^{KW}	<i>LWR</i>
L	29.656 ***	37.723 ***	38.122 ***	50.364 ***	3.562 n.s.	3.562 n.s.	1.269 n.s.	7.317 **	19.832 ***	0.084 n.s.
M	0.0373 n.s.	0.008 n.s.	0.0009 n.s.	0.308 n.s.	0.506 n.s.	0.506 n.s.	0.816 n.s.	1.650 n.s.	1.593 n.s.	0.065 n.s.
N	2.107 n.s.	0.002 n.s.	7.265 **	4.826 *	0.809 n.s.	0.809 n.s.	1.243 n.s.	1.970 n.s.	0.809 n.s.	0.018 n.s.
L x M	0.223 n.s.	1.393 n.s.	0.094 n.s.	0.593 n.s.			1.127 n.s.	0.070 n.s.		0.012 n.s.
L x N	0.047 n.s.	1.292 n.s.	0.117 n.s.	0.474 n.s.			0.388 n.s.	0.0009 n.s.		0.125 n.s.
M x N	0.319 n.s.	0.013 n.s.	0.328 n.s.	0.361 n.s.			1.224 n.s.	0.239 n.s.		0.020 n.s.
L x M x N	0.240 n.s.	0.838 n.s.	0.004 n.s.	0.018 n.s.			0.112 n.s.	0.561 n.s.		0.363 n.s.

¹ variables transformadas con el logaritmo natural del dato original

^a variables transformadas con el arcoseno de la raíz cuadrada del dato original

^{KW} variable evaluada a través del ANOVA no paramétrico de Kruskal-Wallis

Tabla 9. Resumen de los análisis de varianza realizados a las variables de crecimiento de las plántulas de *Nectandra ambigens* (cosecha agosto), se presentan los valores de F correspondientes y sus niveles de significancia asociados. L= luz, M= micorrizas y N= nutrientes. *PSH*= peso seco foliar, *PST*= peso seco de tallos, *PSR*= peso seco de raíces, *PSTotal*= peso seco total, *FracA*= fracción aérea, *FracH*= fracción hipógea, *R/V*= proporción raíz:vástago, *LAR*= proporción del área foliar, *SLA*= área foliar específica, *LWR*= proporción del peso seco foliar. Nivel de significancia: *** : p < 0.001, ** : p < 0.01, * : p < 0.05, n.s. : p > 0.05.

Fuente de Variación	Variables de respuesta									
	<i>PSH</i> ¹	<i>PST</i> ¹	<i>PSR</i> ¹	<i>PSTotal</i> ¹	<i>FracA</i> ¹	<i>FracH</i> ¹	<i>R/V</i> ^a	<i>LAR</i> ¹	<i>SLA</i> ^a	<i>LWR</i>
L	33.969 ***	91.250 ***	115.300 ***	74.232 ***	10.318 **	10.035 **	10.379 **	41.586***	8.667 **	12.227 ***
M	1.478 n.s.	0.537 n.s.	0.005 n.s.	0.938 n.s.	3.164 n.s.	3.552 n.s.	3.304 n.s.	0.348 n.s.	1.541 n.s.	1.887 n.s.
N	6.437 *	5.914 *	3.28 n.s.	7.241 n.s.	1.897 n.s.	2.954 n.s.	2.153 n.s.	0.157 n.s.	0.372 n.s.	1.815 n.s.
L x M	0.613 n.s.	1.641 n.s.	0.743 n.s.	1.084 n.s.	0.423 n.s.	0.146 n.s.	0.347 n.s.	0.640 n.s.	1.141 n.s.	0.018 n.s.
L x N	0.705 n.s.	3.355 n.s.	2.788 n.s.	2.257 n.s.	0.296 n.s.	0.039 n.s.	0.214 n.s.	0.087 n.s.	1.080 n.s.	0.864 n.s.
M x N	0.091 n.s.	0.043 n.s.	0.028 n.s.	0.016 n.s.	0.445 n.s.	0.271 n.s.	0.405 n.s.	1.640 n.s.	1.111 n.s.	0.456 n.s.
L x M x N	0.261 n.s.	0.817 n.s.	0.045 n.s.	0.316 n.s.	2.240 n.s.	1.944 n.s.	2.198 n.s.	0.473 n.s.	0.965 n.s.	0.086 n.s.

¹ variables transformadas con el logaritmo natural del dato original

^a variables transformadas con el arcoseno de la raíz cuadrada del dato original

Tabla 10. Resumen de los análisis de varianza realizados a las variables de crecimiento de las plántulas de *Nectandra ambigens* (cosecha octubre), se presentan los valores de F correspondientes y sus niveles de significancia asociados. L= luz, M= micorrizas y N= nutrimentos. *PSH*= peso seco foliar, *PST*= peso seco de tallos, *PSR*= peso seco de raíces, *PSTotal*= peso seco total, *FracA*= fracción aérea, *FracH*= fracción hipógea, *R/V*= proporción raíz:vástago, *LAR*= proporción del área foliar, *SLA*= área foliar específica, *LWR*= proporción del peso seco foliar. Nivel de significancia = *** : $p < 0.001$, ** : $p < 0.01$, * : $p < 0.05$, n.s. : $p = 0.05$.

Fuente de Variación	Variables de respuesta									
	<i>PSH</i> ^{KW}	<i>PST</i> ¹	<i>PSR</i> ¹	<i>PSTotal</i> ¹	<i>FracA</i>	<i>FracH</i> ¹	<i>R/V</i> ¹	<i>LAR</i>	<i>SLA</i> ¹	<i>LWR</i>
L	17.743 ***	119.180 ***	76.329 ***	65.539 ***	1.274 n.s.	1.349 n.s.	1.343 n.s.	73.297 ***	51.982 ***	51.247 ***
M	4.673 *	9.136 *	3.989 n.s.	6.010 *	4.390 *	4.341 *	4.396 *	1.853 n.s.	1.410 n.s.	0.954 n.s.
N	2.618 n.s.	0.955 n.s.	4.504 *	5.168 *	1.126 n.s.	0.841 n.s.	1.038 n.s.	13.462 **	6.145 *	10.864 **
L x M		3.918 n.s.	1.279 n.s.	0.481 n.s.	2.702 n.s.	2.355 n.s.	2.596 n.s.	3.619 n.s.	0.160 n.s.	13.864 ***
L x N		3.473 n.s.	2.074 n.s.	2.922 n.s.	1.742 n.s.	1.621 n.s.	1.719 n.s.	0.054 n.s.	0.130 n.s.	1.565 n.s.
M x N		8.413 **	8.930 **	8.556 **	0.175 n.s.	0.045 n.s.	0.119 n.s.	0.946 n.s.	3.741 n.s.	0.006 n.s.
L x M x N		5.976 *	6.120 *	6.774 *	1.304 n.s.	0.782 n.s.	1.094 n.s.	0.357 n.s.	1.163 n.s.	1.612 n.s.

¹ variables transformadas con el logaritmo natural del dato original

¹ variables transformadas con el inverso del dato original

^{KW} variable evaluada a través del ANOVA no paramétrico de Kruskal-Wallis

Tabla 11. Resumen de los análisis de varianza realizados a las variables de crecimiento de las plántulas de *Nectandra ambigens* (cosecha enero), se presentan los valores de F correspondientes y sus niveles de significancia asociados. L= luz, M= micorrizas y N= nutrientes. *PSH*= peso seco foliar, *PST*= peso seco de tallos, *PSR*= peso seco de raíces, *PSTotal*= peso seco total, *FracA*= fracción aérea, *FracH*= fracción hipógea, *R/V*= proporción raíz:vástago, *LAR*= proporción del área foliar, *SLA*= área foliar específica, *LWR*= proporción del peso seco foliar. Nivel de significancia: *** : p < 0.001, ** : p < 0.01, * : p < 0.05, n.s. : p > 0.05.

Fuente de Variación	Variables de respuesta									
	<i>PSH</i> ¹	<i>PST</i> ¹	<i>PSR</i> ¹	<i>PSTotal</i> ¹	<i>FracA</i> ¹	<i>FracH</i> ^{KW}	<i>R/V</i> ⁱ	<i>LAR</i> ^f	<i>SLA</i>	<i>LWR</i>
L	0.895 n.s.	68.337 ***	89.984 ***	51.885 ***	31.51 ***	23.500 ***	43.939 ***	135.213 ***	86.344 ***	88.730 ***
M	3.787 ^{-0.05}	2.024 n.s.	2.186 n.s.	3.209 n.s.	0.138 n.s.	0.038 n.s.	0.016 n.s.	0.020 n.s.	2.234 n.s.	0.020 n.s.
N	18.591 ***	8.062 **	2.782 n.s.	10.306 **	4.162 *	6.170 *	2.194 n.s.	6.53 *	0.051 n.s.	6.473 *
L x M	5.931 **	2.709 n.s.	4.911 *	7.039 **	1.632 n.s.		0.174 n.s.	0.507 n.s.	1.100 n.s.	0.031 n.s.
L x N	2.619 n.s.	1.579 n.s.	0.081 n.s.	0.457 n.s.	1.652 n.s.		0.022 n.s.	0.071 n.s.	1.928 n.s.	0.209 n.s.
M x N	0.046 n.s.	0.647 n.s.	1.742 n.s.	1.146 n.s.	2.171 n.s.		0.221 n.s.	2.919 n.s.	2.863 n.s.	1.809 n.s.
L x M x N	0.138 n.s.	0.100 n.s.	0.690 n.s.	0.125 n.s.	3.151 n.s.		0.287 n.s.	1.278 n.s.	0.004 n.s.	3.110 n.s.

¹ variables transformadas con el logaritmo natural del dato original

ⁱ variables transformadas con el inverso del dato original

^f variables transformadas con la raíz cuadrada del dato original

^{KW} variable evaluada a través del ANOVA no paramétrico de Kruskal-Wallis

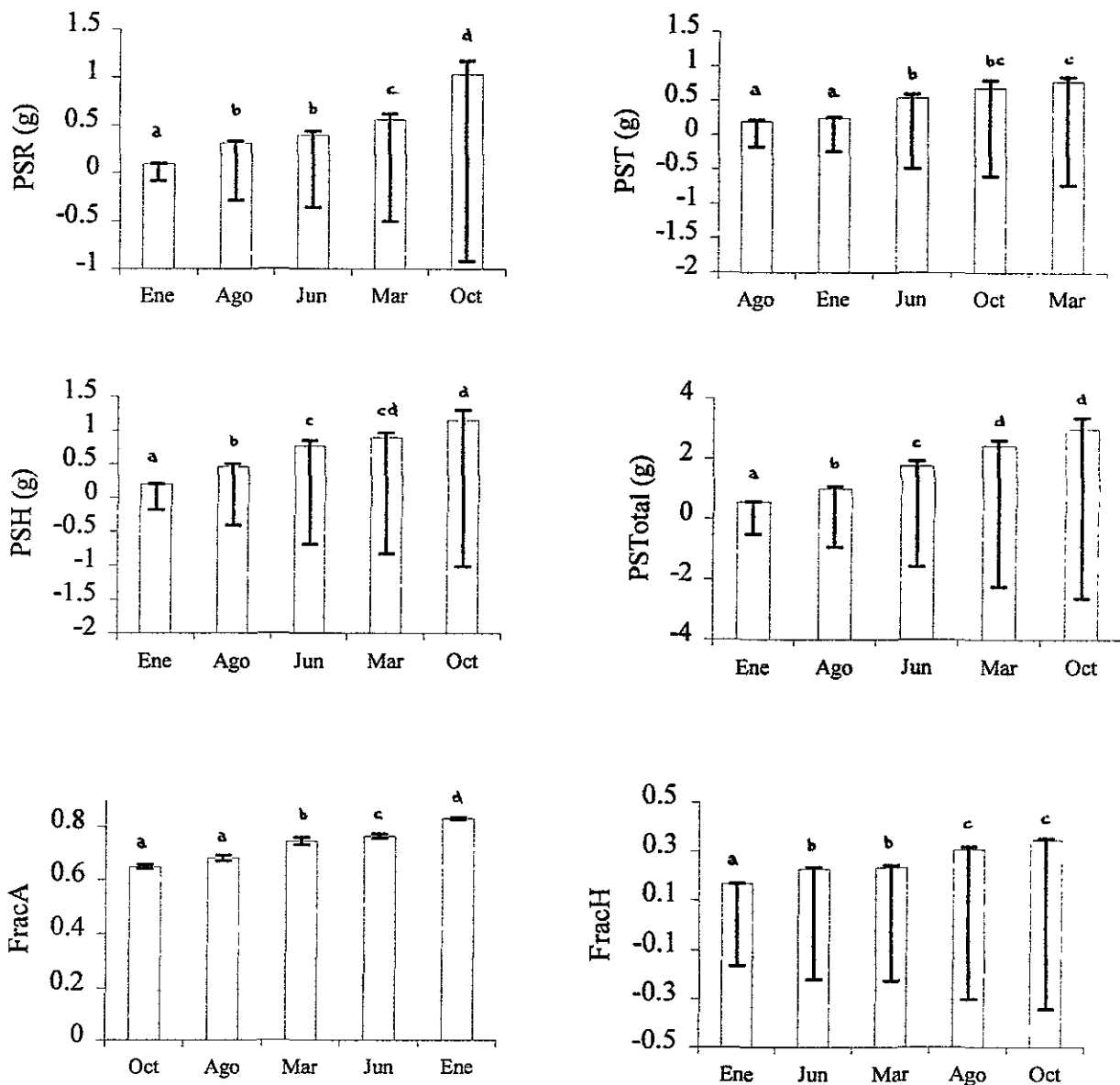


Figura 15. Distribución de las variables de respuesta (promedio \pm 1EE) en función del factor tiempo (T) para *Nectandra ambigens*. Mar = cosecha inicial, Jun = junio (96 días transcurridos), Ago = agosto (155 días), Oct = octubre (242 días), Ene = enero (311 días). Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) de acuerdo a las pruebas de Tukey.

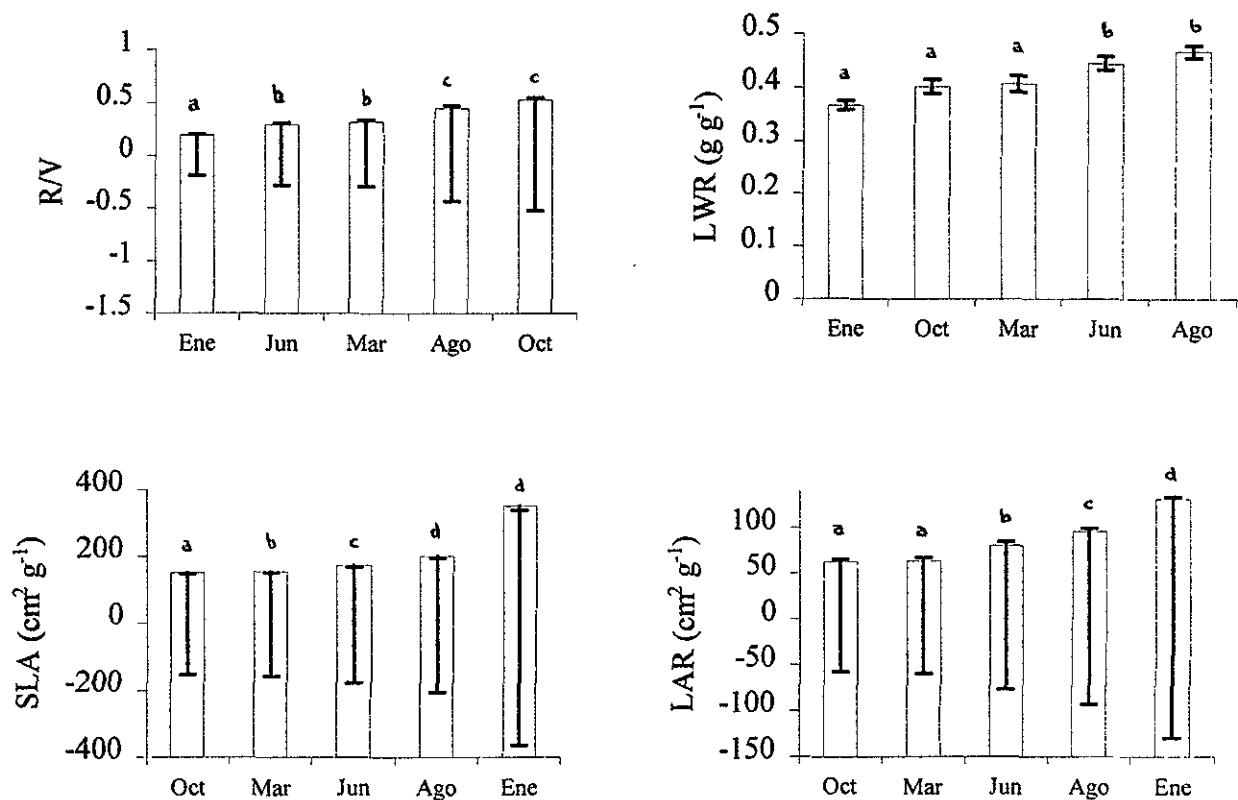


Figura 16. Distribución de las variables de respuesta (promedio \pm 1EE) en función del factor tiempo (T) para *Nectandra ambigens*. Mar = cosecha inicial, Jun = junio (96 días transcurridos), Ago = agosto (155 días), Oct = octubre (242 días), Ene = enero (311 días). Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) de acuerdo a las pruebas de Tukey

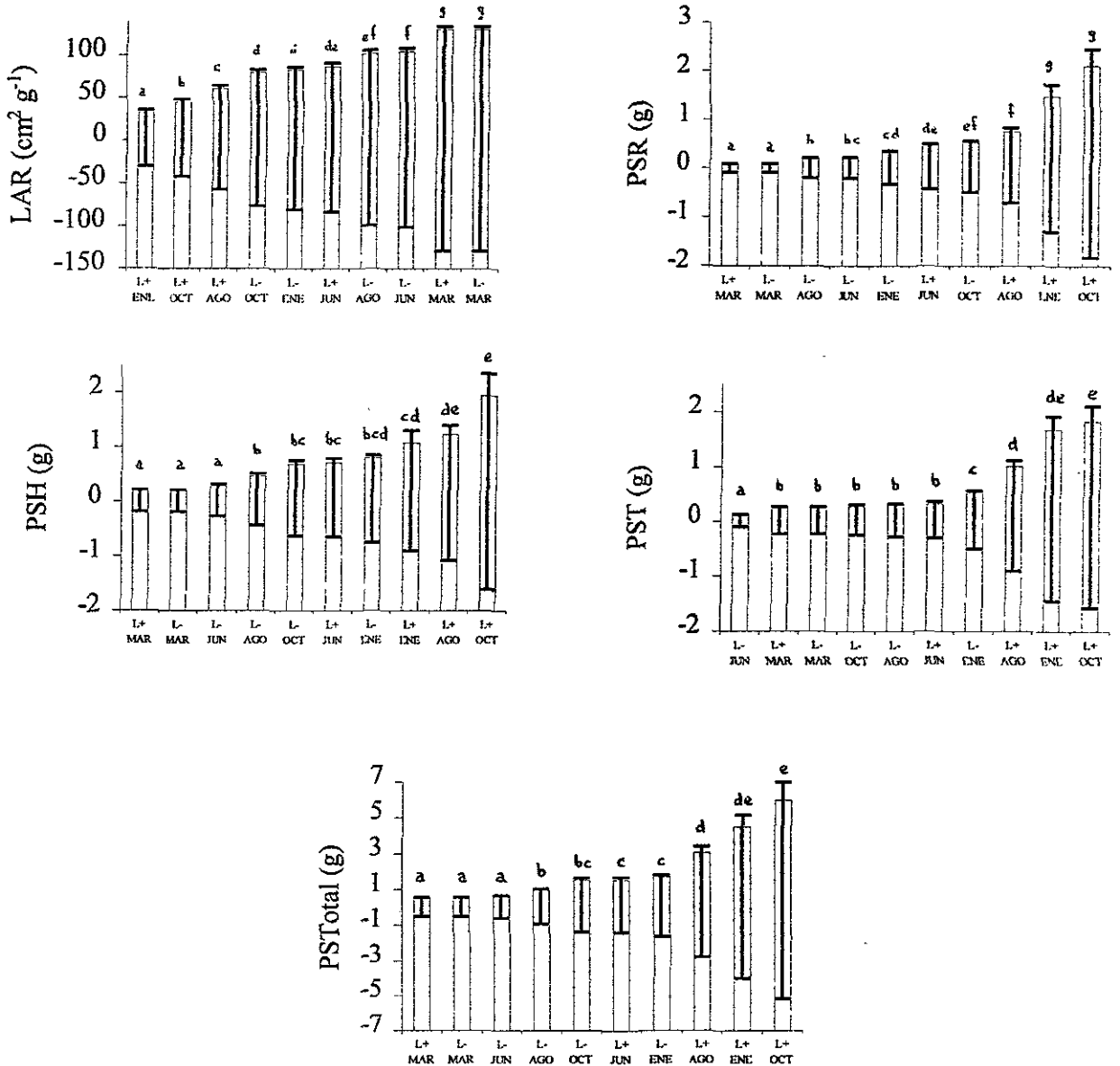


Figura 17. Distribución de las variables de respuesta en función de las interacciones de los factores principales que fueron significativas en los análisis de varianza (promedio \pm 1EE). En este caso se presentan las interacciones T x L. L- = bajas intensidades lumínicas, L+ = altas intensidades lumínicas, Mar = marzo, Jun = junio, Ago = agosto, Oct = octubre, Ene = enero. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) según las pruebas de Tukey.

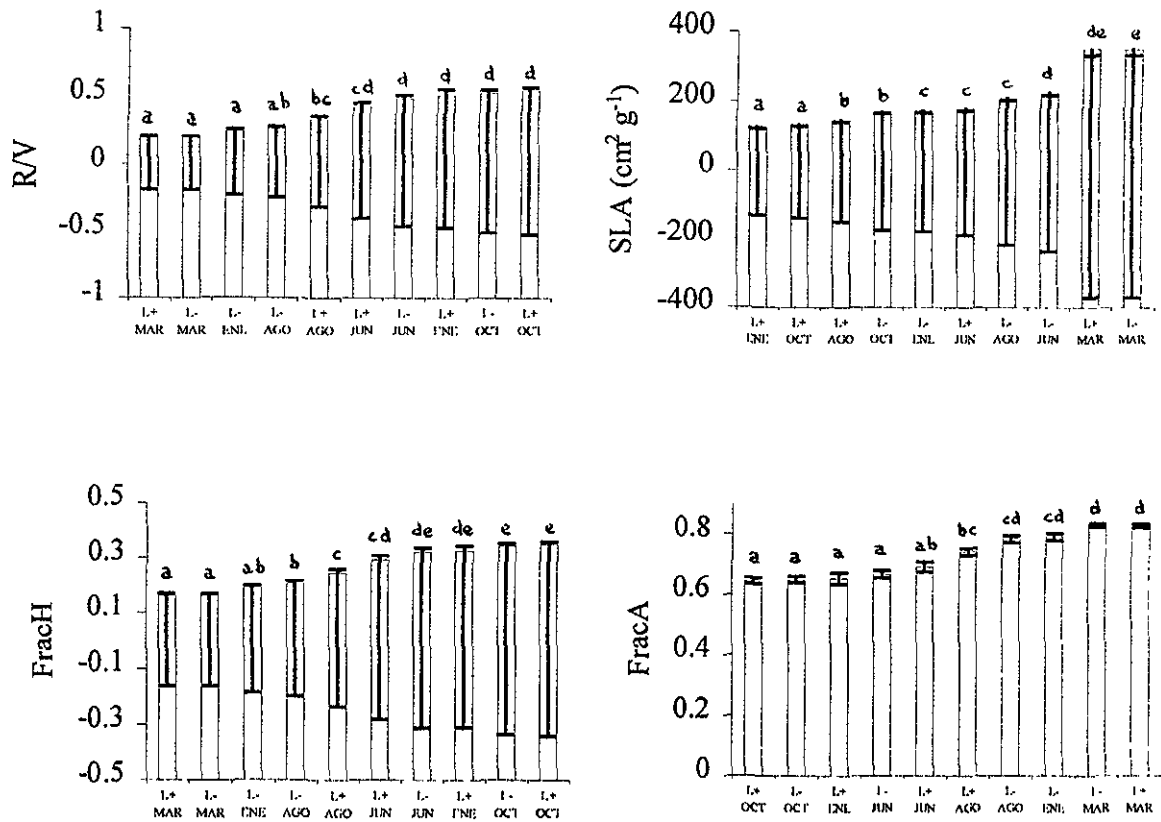


Figura 18. Distribución de las variables de respuesta en función de las interacciones de los factores principales que fueron significativas en los análisis de varianza (promedio \pm 1EE). En este caso se presentan las interacciones T x L. L- = bajas intensidades lumínicas, L+ = altas intensidades lumínicas, Mar = marzo, Jun = junio, Ago = agosto, Oct = octubre, Ene = enero. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) según las pruebas de Tukey. Se grafican ambos errores sólo cuando son asimétricos.

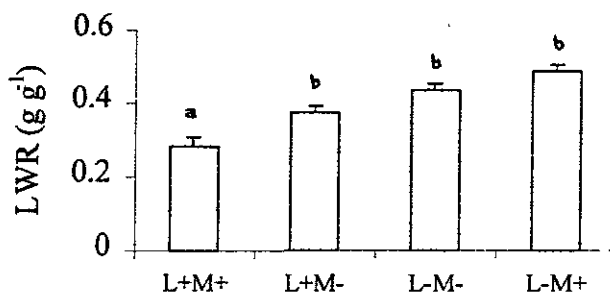
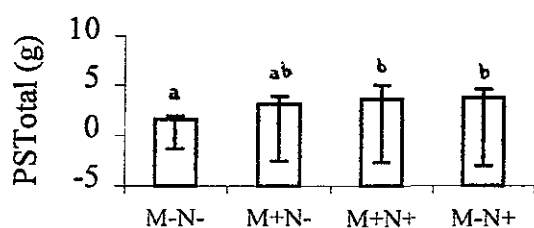
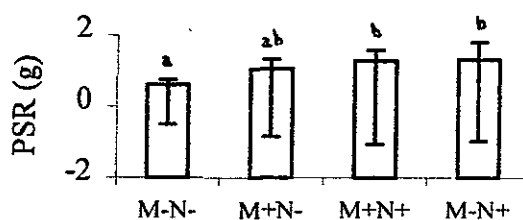
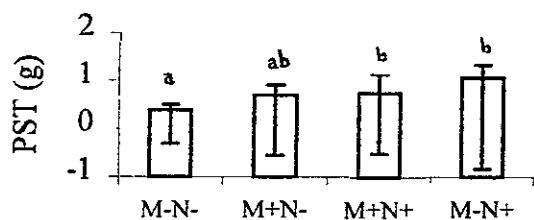


Figura 19. Distribución de las variables de respuesta en función de aquellas interacciones de los factores principales que fueron significativas en los análisis de varianza (promedio \pm 1EE). En este caso se presentan las interacciones L x M y M x N para *Nectandra ambigens* (cosecha octubre). Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) según las pruebas de Tukey. Se grafican los dos errores sólo cuando son asimétricos ($n = 16$).

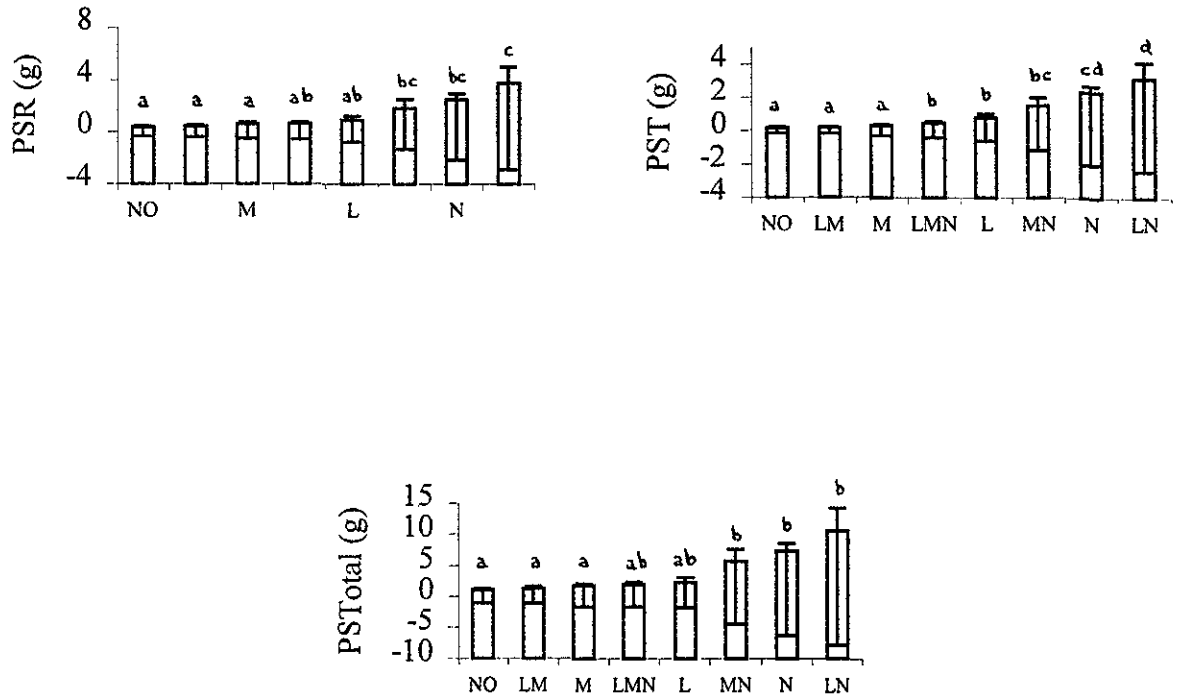


Figura 20. Distribución de las variables de respuesta en función de aquellas interacciones de los factores principales que fueron significativas en los análisis de varianza (promedio \pm 1EE). En este caso se presenta la interacción L x M x N para *Nectandra ambigens* (cosecha octubre). Letras diferentes indican diferencias significativas ($p' < 0.05$) según las pruebas de Tukey ($n=8$).

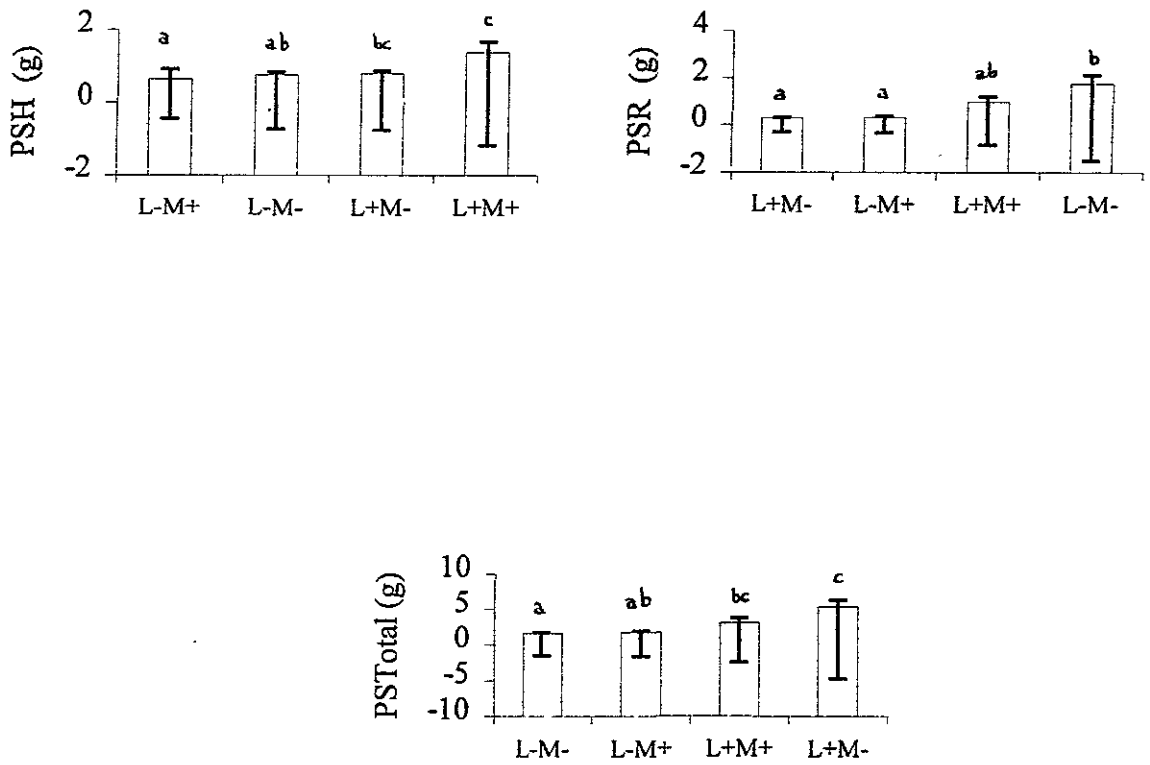


Figura 21. Distribución de las variables de respuesta en función de aquellas interacciones de los factores principales que fueron significativas en los análisis de varianza (promedio \pm 1EE). En este caso se presentan la interacción L x M para *Nectandra ambigens* (cosecha enero). Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) según las pruebas de Tukey (n L-M+ = 32; n L-M- = 31; n L+M- = 23; n L+M+ = 11).

El mes de octubre fue el que presentó los valores más altos significativamente para el PSR, PST, PSH, PSTotal, FracH y R/V, siendo para las variables restantes de los valores más bajos. Se observó una mayor asignación a la zona hipógea en esta cosecha siendo enero el de menor valor, sin embargo, se mantiene un alto valor del peso seco foliar y de raíz, por lo tanto, del total. Lo anterior se refleja en valores de SLA y LAR pequeños para esta cosecha, lo contrario ocurre con la cosecha de enero. En donde las hojas tuvieron una mayor área y fueron menos eficientes ya que presentaron valores de LAR altos (Figuras 19 y 20).

5.3.3. Supervivencia.

Los tratamientos en bajas intensidades lumínicas presentaron valores de supervivencia un poco mayores que los sujetos a altas intensidades y más semejantes entre sí (Figura 22). La menor supervivencia dentro del grupo con L+ correspondió por igual a los dos tratamientos con micorrizas, lo que puede indicar que bajo condiciones de altas intensidades lumínicas la presencia de micorrizas, en cuanto a la supervivencia, repercute en un decremento aún en presencia de nutrimentos.

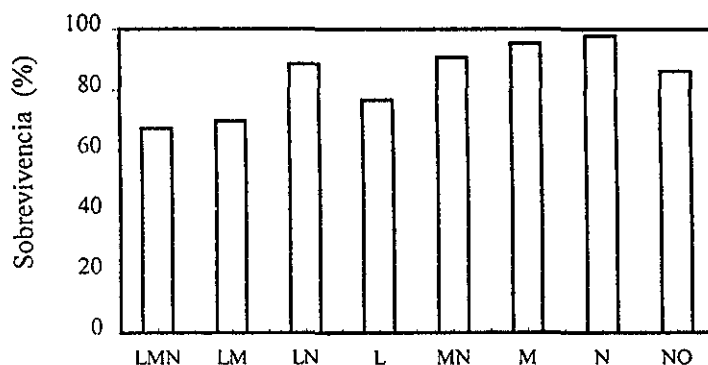


Figura 22. Supervivencia relativa por tratamiento para *Nectandra ambigua*. En general, se puede observar que siempre presenta una supervivencia alta, sin embargo en los tratamientos en sombra (L-) están los valores más altos. LMN = L+M+N+ (n = 29), LM = L+M+N- (n = 30), LN = L+M-N+ (n = 38), L = L+M-N- (n = 33), MN = L-M+N+ (n = 39), M = L-M+N- (n = 41), N = L-M-N+ (n = 42), NO = L-M-N- (n = 37).

5.3.4. Índice de respuesta micorrízica.

En esta especie, la respuesta micorrízica fluctuó entre -65.93 y 40.55%, nunca presentó valores por arriba del 50%. No se observa un patrón entre las diferentes comparaciones. (Figura 23); sin embargo, se presentó un decaimiento a los 242 días (cosecha octubre) en todas las comparaciones excepto aquella que presentó altas intensidades de luz y adición de nutrimentos.

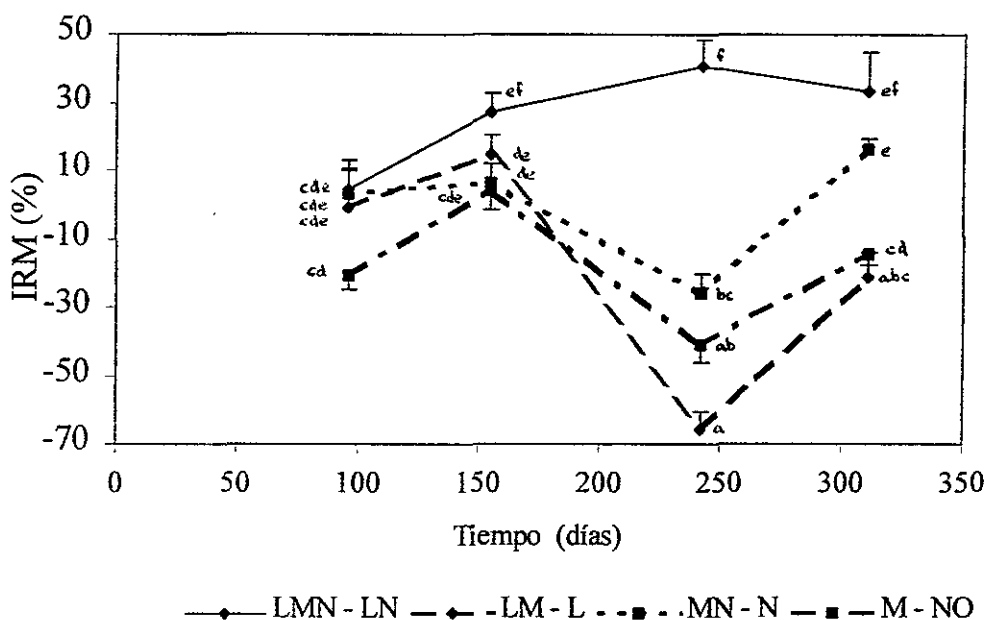


Figura 23. Comportamiento del índice de respuesta micorrízica (IRM promedio \pm 1EE) a lo largo del tiempo para *Nectandra ambigens*. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) de acuerdo a la prueba de Tukey.

Las plantas micorrizadas sujetas a altas intensidades lumínicas sin nutrientes tuvieron un descenso general en su incorporación de biomasa total hasta ser mucho menor que aquella de las plantas sin inoculación (Figura 23). Los tratamientos en bajas intensidades lumínicas presentaron valores bajos del índice, indicando que la ganancia de peso seco de dichas plantas por las micorrizas no se equiparó a aquellos tratamientos con L+ (Tabla 4).

El ANOVA indicó diferencias significativas entre cosechas y comparaciones, así como su interacción (Tabla 12). El análisis por la prueba de Tukey indicó que el mes de octubre presentó los valores más pequeños significativamente. Mientras que los tratamientos con alta y/o baja intensidad lumínica y sin adición de nutrientes resultaron los de menor respuesta micorrízica (Tabla 13).

5.3.5. *Dinámica foliar.*

La producción de hojas se vio afectada por la presencia del flujo fotónico. Los tratamientos con L+ presentaron valores promedio altos en comparación con los tratamientos L-. Se puede apreciar que este comportamiento se mantuvo hasta las últimas dos cosechas, donde hubo una reducción en la producción foliar en todos los tratamientos, aunque la disminución fue mucho más drástica en el caso de los tratamientos con L+ que los de L- (Figuras 24 a y 25 a).

El análisis de la dinámica foliar a través del seguimiento de una cohorte reflejó que aquellas plantas ubicadas bajo tratamientos con L- (en particular, L-M+N- y L-M+N+) pudieron mantener por más tiempo el número de hojas, siempre y cuando las plantas presentaran micorrización (Figuras 24 b y 25 b).

Asimismo, a través del análisis de Peto y Peto (1972, en Pyke y Thompson 1986) se comparó la sobrevivencia foliar de la primera cohorte por pares de tratamientos (Tabla 14) con el fin de detectar diferencias significativas en cuanto al número de hojas presentes. Las combinaciones se realizaron manteniendo constante el factor de interés (luz, micorrización o

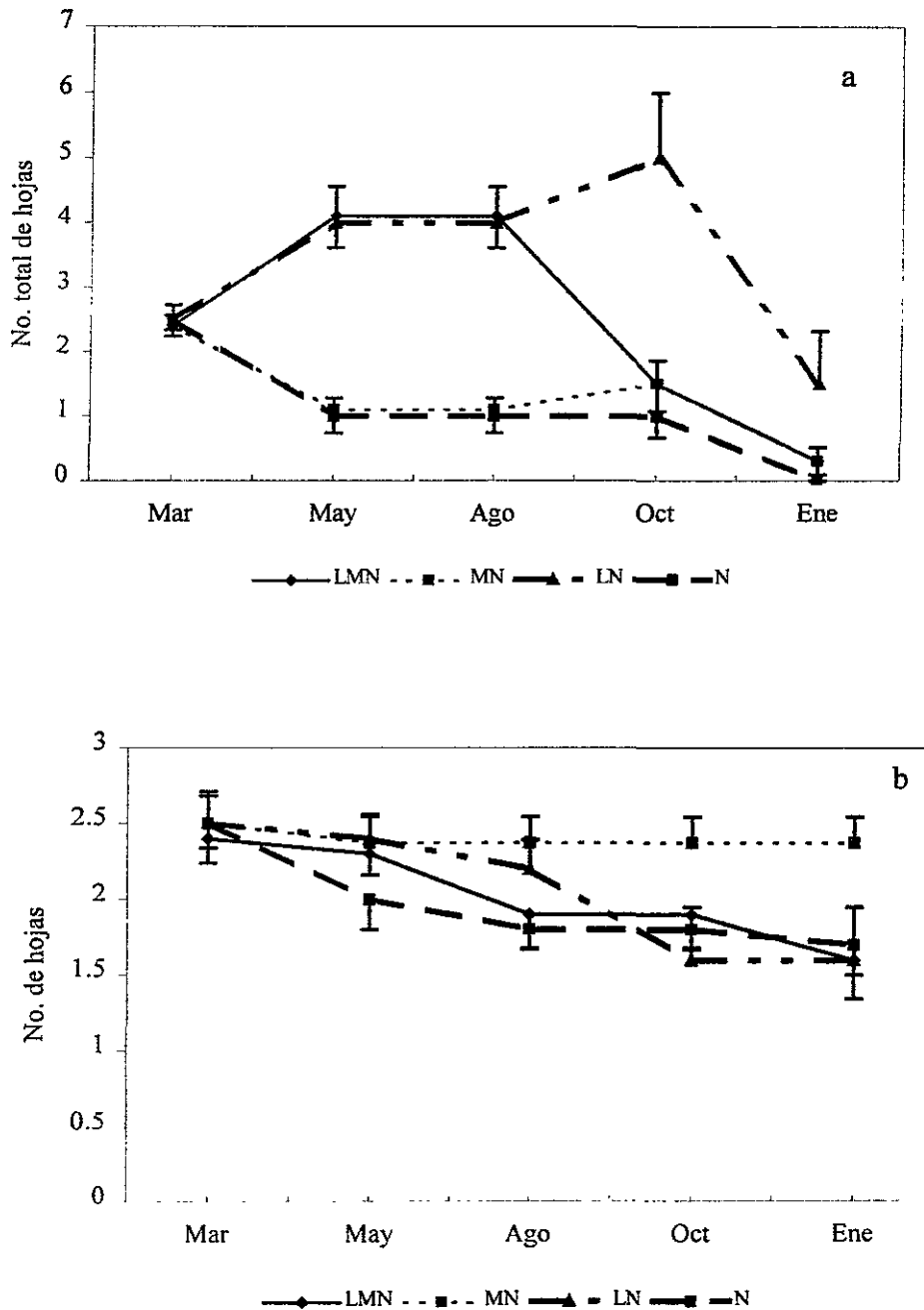


Figura 24. Sobrevivencia foliar en *Nectandra ambigens*. (a) Comportamiento de las hojas producidas promedio por mes (\pm EE). (b) Número de hojas promedio (\pm EE) de la cohorte de marzo que sobrevivieron en cada mes. Cabe destacar que los tratamientos con L+ presentan la mayor producción foliar por mes, sin embargo, el tratamiento en sombra y con micorrizas mantiene sus hojas por más tiempo. LMN = L+M+N+, MN = L-M+N+, LN = L+M-N-, N = L-M-N+.

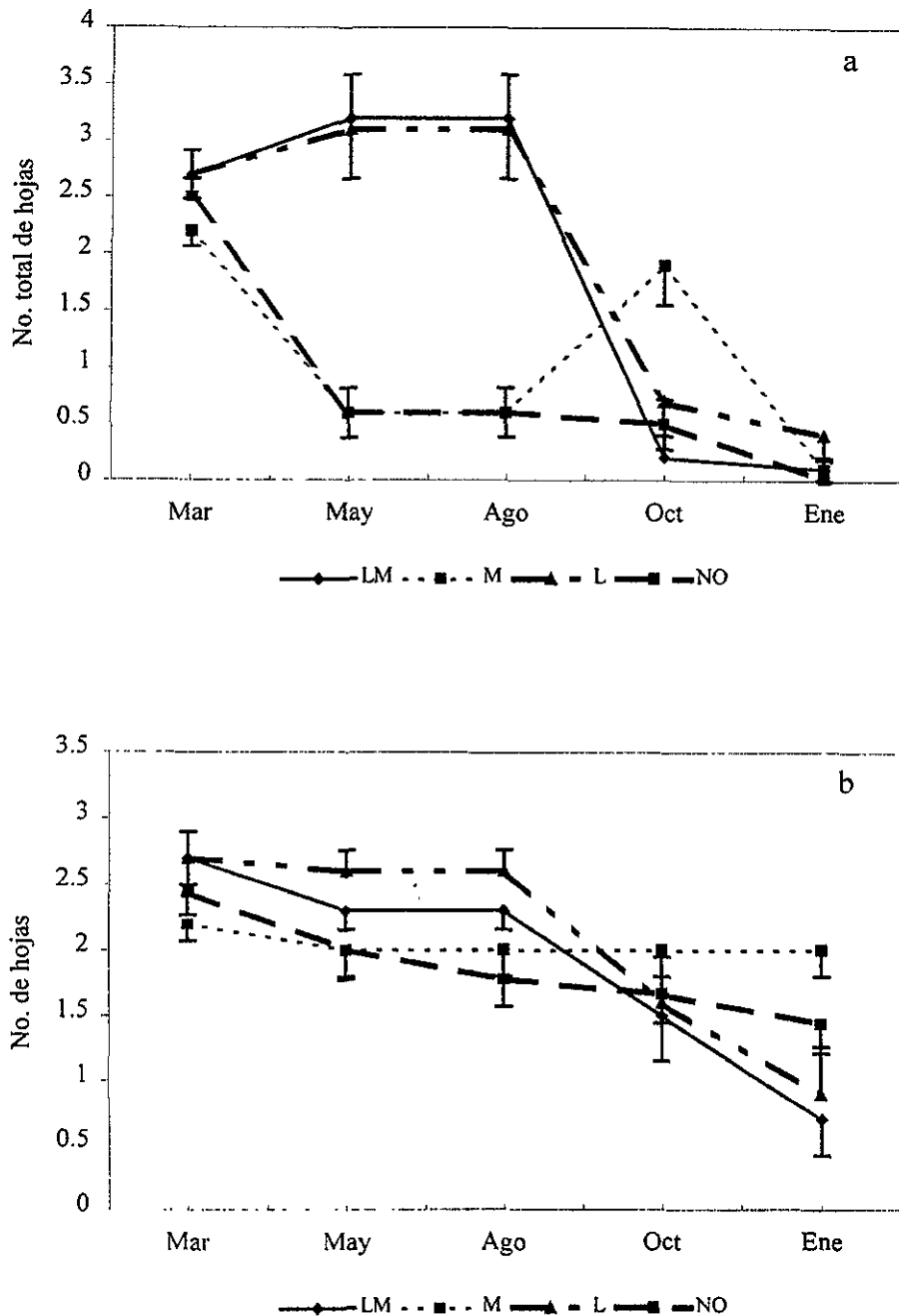


Figura 25. Supervivencia foliar en *Nectandra ambigens*. (a) Comportamiento de las hojas producidas promedio por mes (\pm EE). (b) Número de hojas promedio (\pm EE) de la cohorte de marzo que sobrevivieron en cada mes. Cabe destacar que los tratamientos con L+ presentan la mayor producción foliar por mes, sin embargo, el tratamiento en sombra y con micorrizas mantiene sus hojas por más tiempo. LM = L+M+N-, M = L-M+N-, L = L+M-N-, NO = L-M-N-.

Tabla 12. Resumen del análisis de varianza para el índice de respuesta micorrízica (IRM) para *Nectandra ambigens*. Tiempo (junio, agosto, octubre y enero), tratamiento (MN-N, LMN-LN, M-NO y LM-L) (***) = $p < 0.001$.

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	gl	Cuadrado medio	F
Tiempo	22565.49	3	7521.83	22.948 ***
Tratamiento	42120.58	3	14040.19	42.835 ***
T x Trat	33800.53	9	3755.62	11.458 ***
Error	39005.22	119	327.28	
TOTAL	137491.82	134	1026.06	

Tabla 13. Agrupamiento, de acuerdo a las pruebas de Tukey, de los niveles de los factores analizados que fueron significativos en el análisis de varianza para el IRM en *Nectandra ambigens*. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

Tiempo		Tratamiento	
octubre	a	LM-L	a
junio	b	M-NO	a
enero	b c	MN-N	b
agosto	c	LMN-LN	c

nutrimentos), resultaron 12 comparaciones pareadas, de las cuales LM-M y LMN-LM fueron las diferentes significativamente. Es decir, el número de hojas presentes entre el tratamiento con micorrizas y alta intensidad lumínica, resultó diferente significativamente del de baja intensidad lumínica y con micorrizas, presentando este último un mayor número de hojas. Por otro lado, aquel tratamiento con alta intensidad lumínica, micorrización y adición de fertilizante tuvo un menor número de hojas que con altas intensidades, micorrización y sin adición de fertilizante.

Tabla 14. Comparaciones entre tratamientos del número de hojas presentes de la cohorte de marzo a lo largo del tiempo, con la prueba de Peto y Peto. Nomenclatura: LMN = L+M+N+, LM = L+M+N-, LN = L+M-N+, L = L+M-N-, MN = L-M+N+, M = L-M+N-, N = L-M-N+, NO = L-M-N-. Nivel de significancia: * = p<0.05, ** = p<0.01, n.s. = p>0.05.

Factores	Comparaciones pareadas de los diferentes tratamientos			
Micorrización	LMN - LN 0.0037 n.s.	LN - L 0.1542 n.s.	MN - N 0.2465 n.s.	M - NO 0.5438 n.s.
Luz	LMN - MN 0.5324 n.s.	LN - N 0.0677 n.s.	LM - M 7.1271 **	L - NO 2.0801 n.s.
Nutrimentos	LMN - LM 3.8632 *	LN - L 2.3138 n.s.	MN - M 0.0022 n.s.	N - NO 0.0905 n.s.

6. DISCUSIÓN.

6.1. *Stemmadenia donnell-smithii*.

S. donnell-smithii es una especie categorizada como pionera tardía (Martínez-Ramos 1985), cuyas características de historia de vida se han moldeado en ambientes de corta duración con abundancia de recursos. Por lo tanto, la baja respuesta micorrízica y baja capacidad competitiva tanto intraespecífica como interespecífica. Esto trae como consecuencia, que sea un árbol de rápido crecimiento y diferenciación, alta respuesta a adición de nutrimentos y baja respuesta a la colonización micorrízica, viéndose afectada negativamente por la presencia de competencia; asimismo, su plasticidad fenotípica es alta permitiéndole una mayor combinación de respuestas ante los cambios en el ambiente (Janos 1980, Martínez-Ramos 1994, Bazzaz 1996, Whitmore 1996).

Esta especie presentó tasas relativas de crecimiento (RGR) bajas en comparación a otros estudios. Guadarrama (1998) reporta RGRs entre 0.010 y 0.030 g g⁻¹ día⁻¹ para esta especie, y Lambers y Poorter (1992) reportan para especies arbóreas tasas que fluctúan entre 0.031 y 0.151 g g⁻¹ día⁻¹. Estas diferencias probablemente pueden ser reflejo de una alta plasticidad fenotípica, sin embargo, a alta disponibilidad de recursos (tratamiento con L+N+) su tasa fue la más baja en presencia de micorrizas. Esto es un indicio de que los hongos micorrizógenos representaron un gasto mucho más elevado que el beneficio que proporcionaron, más aún cuando sin inoculación micorrízica y con luz (en presencia o ausencia de nutrimentos) presentó los valores más altos de RGR.

En general, en presencia de altas intensidades lumínicas presentó las RGR más altas, descendiendo a bajas intensidades lumínicas hasta la mitad. Sin embargo, el índice de respuesta micorrízica (IRM) siendo negativo en presencia de altas intensidades de luz (i.e. aquellas plantas con micorrizas pesaron menos que las que no las tuvieron bajo las mismas condiciones ambientales), fue positivo a bajas intensidades, esto es posible si consideramos que *S. donnell-smithii* es una especie micótrofa facultativa, de tal forma que sea capaz de

cambiar su relación en función de las condiciones ambientales prevaletientes. En el caso de bajas intensidades lumínicas, la asociación mutualista puede representar un menor costo en la búsqueda de nutrimentos y, por lo tanto, menor inversión a la zona hipógea y más a la parte aérea (Chapin 1980, Borges y Chaney 1993, Burslem 1996).

Las variables relacionadas con las hojas (peso seco de hojas, proporción de área foliar, área foliar específica y la proporción de peso seco foliar) fueron las que presentaron respuestas significativas a casi todos los factores y sus interacciones, esto está relacionado con la probable alta plasticidad de *Stemmadenia*, la cual no se ve reflejada en los pesos secos totales ni en la RGR pero sí en el tejido fotosintético. De esta forma, aquellas hojas que se encontraron en L+ tuvieron un mayor peso seco y una menor área en proporción, i.e. hojas pequeñas pero con gran cantidad de tejido; aquellas plantas bajo L-, se comportaron al revés, hojas alargadas y delgadas. Esta respuesta es común bajo las circunstancias lumínicas referidas (Peace y Grubb 1982, Bazzaz 1996). La interacción con los nutrimentos o micorrizas parece ser que promovió aún más este comportamiento, de tal forma que hojas en L+ y N+ presentaron áreas foliares mayores que L+ y N-.

El incremento en biomasa fue un reflejo del comportamiento de estas tasas; en presencia de altas intensidades lumínicas llegó a cuadruplicar su peso en comparación con los tratamientos a bajas intensidades, lo que vuelve a constatar su dependencia lumínica. Al aplicar un índice de respuesta lumínica (IRL ¹), presenta valores negativos en presencia de micorrizas. El valor mayor del IRL fue de 61.15 % comparando su peso seco total bajo condiciones de L+M-N- y L-M-N-.

La sobrevivencia siempre fue mayor en los tratamientos con luz. El mismo comportamiento se observó para el tratamiento L+M+N+, aunque L+M+N- presentó altos valores de sobrevivencia. En este caso, a pesar de que las micorrizas sí representaron un costo en términos de ganancia de peso pueden retribuirlo en otras variables que permiten la existencia de la especie. Las micorrizas, además de incrementar la superficie de absorción,

¹
$$\text{IRL} = \frac{\text{Peso seco total con L+} - \text{Peso seco total con L-}}{\text{Peso seco total de la que pesó más}} \times 100$$

representan defensa contra patógenos y herbívoros, mejoramiento de las relaciones hídricas, relajamiento en competencia, estimulación de la producción de fitohormonas (Allen 1991, Newsham, Fitter y Watkinson 1995, Smith y Read 1997). Estos datos respaldan la propuesta de McGonigle (1988) en el sentido de que las variables usuales para evaluar el crecimiento de una especie no son las adecuadas para evaluar la relevancia de la asociación micorrízica.

6.2. *Poulsenia armata*.

Esta especie está catalogada como nómada o persistente (Martínez-Ramos 1985). El ambiente donde se le encuentra varía en función del tiempo dentro de su ciclo de vida. Por un lado, mientras se desarrolla hasta juvenil, generalmente lo hace bajo el dosel, con bajas intensidades lumínicas y baja disponibilidad de recursos, así como alta competencia. La relación entre el hongo y la planta es común que pase de facultativa a obligada o viceversa. Depende de la apertura de un claro para que alcance su máximo desarrollo y su estado reproductivo, por lo que su respuesta a la apertura de un claro en el dosel, probablemente deba ser rápida; sin embargo, en algunos casos no ocurre esto (Janos 1980, Martínez-Ramos 1994, Burslem, Grubb y Turner 1995, Bazzaz 1996, Whitmore 1996).

P. armata presentó bajas RGRs en comparación a otras especies arbóreas (Lambers y Poorter 1992). Sin embargo, las tasas bajo condiciones de L+ fueron mayores, alrededor del doble, que las de los tratamientos con intensidades lumínicas bajas. Lo que refleja su respuesta inmediata a la presencia de altas intensidades lumínicas. Su IRL siempre fue positivo aunque el crecimiento sí fue abatido por la presencia de otros factores (nutrimentos y micorrizas).

Las plantas persistentes no tienen una alta plasticidad fenotípica ya que han evolucionado en ambientes mucho más constantes que las pioneras (Burslem 1995, Bazzaz 1996, Whitmore 1996). Sin embargo, contrario a esta aseveración, *P. armata* presenta una alta respuesta a la disponibilidad inmediata de la luz no así a la de los nutrimentos. Esto nos

permanecen prácticamente en un estado de latencia, sólo al abrirse un claro su crecimiento se activa con el fin de colonizarlo más rápidamente que otra planta persistente y llegar al dosel para continuar con su posterior desarrollo (Martínez-Ramos 1994, Huante 1992). Esto explica la alta respuesta a la disponibilidad de luz, la cual debe ser consecuencia indirecta de una alta plasticidad fenotípica, al contrario de lo que se menciona para especies con estas características de historia de vida (Whitmore 1996).

En la selva, las tasas de unidad foliar (ULR) o eficiencia fotosintética para las especies primarias decremantan en función a su tolerancia a la sombra. *N. ambigens* presentó ULRs muy bajas (entre 0 y $0.0007 \text{ g cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$) que están relacionadas con lo discutido anteriormente, ya que como plántula se desarrolla debajo del dosel a bajas intensidades lumínicas (Lambers y Poorter 1992, Bazzaz 1996, Whitmore 1996). Sin embargo, en los tratamientos con L+, en la última cosecha presentan un incremento en ULR que es reflejo de un decremento en el área foliar específica o en la proporción de peso seco foliar lo que implica hojas con mayor área y más delgadas, contrario a lo esperado para tratamientos con altas intensidades lumínicas donde se incrementa el grosor de la hoja más que su área, sin embargo, no es un comportamiento muy constante (Whitmore 1996).

En cuanto al peso seco total, la asignación al peso seco de hojas es mayor durante gran parte del año, excepto en la cosecha final que es a tallos. Las raíces no presentan la mayor biomasa, contrario a lo que se esperaría ya que especies que se desarrollan en ambientes pobres en nutrimentos aportan gran parte de su energía a sistema radical o a asociaciones mutualistas (Chapin 1980, Chapin *et al.* 1987, Allen 1991). Es muy probable que siempre existió una concentración de nutrimentos suficiente para el desarrollo de *N. ambigens* debido a que sus requerimientos de nutrimentos son bajos. Se ha hipotetizado que las especies que han evolucionado en ambientes con bajas concentraciones de nutrimentos presentan bajas demandas de ellos, si crecen a bajas intensidades lumínicas, a lo mucho presentarán un comportamiento de consumo excesivo de nutrimentos si se da un pulso de nutrimentos aleatorio con el fin de almacenarlos y tenerlos cuando las condiciones ambientales vuelvan a cambiar (Chapin 1980, Chapin *et al.* 1987, Burslem, Grubb y Turner 1995).

Las respuestas de *N. ambigens* a las condiciones ambientales diferenciales variaron a lo largo del tiempo, de tal forma que no fue posible marcar un patrón más que el de la dependencia lumínica, ya que la mayoría de las variables consideradas variaron en función de este factor, como era de esperarse por sus características de historia de vida. En particular, es importante destacar la respuesta de los pesos secos a lo largo del tiempo y del LAR, SLA y LWR en la cosecha final. Las respuestas lumínicas fluctuaron entre 53 y 87%, siempre positivas, sin importar los demás factores involucrados.

Los nutrimentos fueron un factor significativo en los pesos secos de raíces y el total en la primera cosecha, manteniéndose el patrón a lo largo del año. Mientras que las micorrizas son relevantes a partir de fechas intermedias y al comparar todas las cosechas. Contrario a lo esperado, la asignación a raíces fue mayor en presencia de micorrizas y conforme avanzó en tiempo se fue asignando más a raíces que a parte aérea (aunque el coeficiente raíz/vástago siempre fue menor a uno). Se ha mencionado que las micorrizas representan un incremento en la superficie de absorción sustituyendo a las raíces y canalizando los fotosintatos hacia ellas o hacia otras parte de la planta, no a la producción de raíces (Allen 1991, Smith y Read 1997). Sin embargo, también es necesario tomar en cuenta aspectos como la alometría de las plantas, donde un incremento en la parte aérea implica un incremento en la parte hipógea o la concentración de agua disponible en el suelo, a menor agua mayor producción radical (McIntyre 1987, Burslem 1996).

La sobrevivencia no se vio disminuída en ninguno de los tratamientos aplicados, siempre fue muy alta, fluctuando entre 67 y 98 %. Esto implica que sin importar la asignación de biomasa, el área foliar o las eficiencias fotosintéticas las plantas tienden a tener altas tasas de sobrevivencia, por lo menos dentro del primer año de desarrollo; lo cual es muy importante, ya que en campo la sobrevivencia de *Nectandra* se ve muy afectada probablemente debido a la acción de hongos y herbívoros en el primer año (Ma. Elena Hidalgo, com. pers.). Esto es importante al tomar en cuenta que la permanencia de *N. ambigens* en a comunidad es a partir de la formación de bancos de plántulas que deben mantenerse vivas hasta la apertura de un claro y su posterior desarrollo (Martínez-Ramos 1994).

Siendo una especie persistente su respuesta a la micorrización puede ser de dos tipos: facultativa u obligada. Con base en el IRM se puede observar que pertenece al primer grupo, ya que presentó valores bajos y según la combinación de factores llegaron a ser negativos. Los valores más altos se presentan ante la presencia de L+ y N+, lo que estimula el efecto de las micorrizas y del peso seco total, los tratamientos restantes fueron diferentes significativamente de éste. Tal vez, se tiene esta respuesta ya que el papel relevante de las micorrizas no es en el peso seco total si no en otras variables no consideradas, esto debido a la multifuncionalidad de las micorrizas (Newsham, Fitter y Watkinson 1995) o en el otro extremo, que realmente no tenga ningún papel en el desarrollo de esta especie.

La producción foliar es determinante en el desempeño de muchas especies vegetales. La baja disponibilidad de agua, luz y nutrientes y la presencia de herbívoros y patógenos limitan su desarrollo. Sin embargo, indistintamente de las condiciones ambientales siempre hay una tendencia a incrementar la superficie de captación de energía solar (Chapin 1991, Crawley 1997, Hartley y Jones 1997).

La producción constante de hojas requiere de altas concentraciones de nutrientes y luz; en ambientes de umbría y competencia por nutrientes la producción foliar es baja pero el mantenimiento de las hojas es alto. Esto implica, defensas contra herbívoros, ya que las hojas están por más tiempo expuestas, y la eficiencia fotosintética disminuye en función de la edad de la hoja. Sin embargo, en términos energéticos parece ser que, a pesar de lo anterior, mantener una hoja es más redituable que producir una nueva en ambientes donde la disponibilidad de recursos es baja (Jordan 1985, Louda 1984, Taiz y Zeiger 1991). Se ha reportado que las micorrizas pueden incrementar la capacidad fotosintética de las hojas sin importar las condiciones de luz o agua en que se desarrollen (Peace y Grubb 1982, Newsham, Fitter y Watkinson 1995)

N. ambigens presenta una alta producción foliar en condiciones L+ y N+, los primeros meses para luego descender abruptamente. Por otro lado, la sobrevivencia foliar de la cohorte de marzo con L+ y N+ decae al igual que el control (L-M-N-) sin importar si hay presencia de micorrizas o no. Contrariamente a bajas intensidades de luz, ya sea con

adición de nutrimentos o no, aquellas hojas que se desarrollaron con micorrizas permanecen a lo largo de todo el experimento. Esto apoya la hipótesis de la multifuncionalidad de las micorrizas (Newsham, Fitter y Watkinson 1995).

6.4. Consideraciones generales.

Los recursos y las condiciones físicas del medio ambiente, junto con las interacciones bióticas determinan la distribución de las especies dentro de una comunidad, su dinámica y su riqueza. En la selva de Los Tuxtlas y para las tres especies analizadas la luz es el factor principal que determina las respuestas fisiológicas de las plántulas de cada una de las especies. Sin embargo, la adición de nutrimentos así como la presencia de la asociación micorrízica tienen influencia, en menor escala. También, es importante reconocer que existen factores que no fueron evaluados, como la disponibilidad de agua y el cociente de evapotranspiración, que pueden repercutir grandemente en las especies estudiadas, aunque en una comunidad como la selva de Los Tuxtlas, el agua podría no ser un recurso limitante.

La sobrevivencia en las especies persistentes (*P. armata* y *N. ambigens*) no depende de la disponibilidad de altas intensidades lumínicas pero sí su asignación a biomasa. La tasa de crecimiento de *P. armata* sí estuvo relacionada positivamente con la presencia de altas intensidades lumínicas. Por otro lado, la retención de hojas de *N. ambigens* bajo condiciones de estrés lumínico se llevó a cabo en presencia de micorrizas.

La especie pionera (*S. donnell-smithii*) depende para su sobrevivencia y asignación de recursos, en gran medida, de las altas intensidades lumínicas. La adición de nutrimentos interviene positivamente en estas respuestas positivamente siempre y cuando haya luz. La asociación micorrízica a bajas intensidades lumínicas favorece la sobrevivencia y el incremento en peso y área foliar.

Las especies presentaron respuestas que en algunas ocasiones, coincidieron con las características de historia de vida esperadas de acuerdo al hábitat en el que se encuentran en el campo.

¿Por qué sólo algunas características coincidieron? En estos términos no se puede hablar de una historia de vida única para cierto grupo de especies, e.g. pioneras o persistentes, es importante contemplar que las historias de vida son seleccionadas separadamente para cada población. Aunque las convergencias entre especies desarrollándose en los mismos ambientes, son de esperarse siempre puede haber una forma alternativa de “resolver” las presiones de selección que se refleje más que en una historia de vida única, en un gradiente de características de historia de vida en las especies de una comunidad. De esta forma, aquellas especies que han evolucionado en ambientes semejantes presentarán historias de vida más similares entre sí que con aquellas especies que se han desarrollado en ambientes diferentes. Así, dentro de este gradiente se puede ubicar a *Stemmadenia donnell-smithii* como una pionera con características de persistente mientras que a *Poulsenia armata* como una persistente con características de pionera, y a *Nectandra ambigens* como una persistente.

Finalmente, tal vez como menciona Whitmore (1996): “... las plantas responden a un ambiente físico en su totalidad, no a factores discretos. ¿Podría ser que el intentar caracterizar completamente la unión entre los árboles de la selva y su ambiente implica, de hecho, una quimera? Tal vez deberíamos aceptar que el acercamiento último será simplemente el discernir los patrones principales.”

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

7. Estudios subsecuentes.

Este trabajo permitió explorar la relevancia de algunos factores del medio ambiente en el desempeño de las plantas de la selva de Los Tuxtlas. Sin embargo, muchas más preguntas podrían desprenderse:

¿En presencia de competencia es importante la relación micorrízica? ¿de qué manera afecta el desempeño de las plantas? ¿cuál es el papel de los nutrimentos en el crecimiento de otras especies persistentes? ¿qué elementos químicos (fósforo, nitrógeno, micronutrimentos) son los determinantes en el crecimiento de las especies vegetales? ¿presenta la herbivoría de plántulas una presión de selección? ¿bajo qué condiciones? ¿en qué especies? ¿su impacto se ve alterado por la presencia de uno o varios factores ambientales?

¿Cuál es el papel de las asociaciones micorrízicas en esta comunidad? ¿son factor de abatimiento de presiones de selección? ¿cuáles presiones?

¿Puede llegar a ser la luz un factor menos determinante en el desarrollo de las especies vegetales y su persistencia? ¿bajo qué condiciones? ¿en qué especies? ¿por qué?

¿Cuáles son las características morfofisiológicas que se ven modificadas a nivel de plántula, juvenil, adulto? ¿la tasa fotosintética, la tasa de evapotranspiración, la absorción de nutrimentos? ¿hay un incremento en las concentraciones de nutrimentos en el tejido vegetal al asociarse a hongos micorrizógenos?

Entre otras.

8. LITERATURA CITADA

- Allen, M.F. 1991. *The ecology of mycorrhizae*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, Gran Bretaña. 174 p.
- Augspurger, C.K. 1984. Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. *J. Ecol.* 72: 777-795.
- Begon, M. y M. Mortimer. 1986. Population ecology. A unified study of animals and plants. Blackwell Scientific Publ., Oxford, Gran Bretaña. 220 p.
- Begon, M., J.L. Harper y C. Townsend. 1996. *Ecology. Individuals, populations and communities*. Blackwell Science Ltd., Oxford, Gran Bretaña. 1053 p.
- Black, R. 1980. The role of mycorrhizal symbiosis in the nutrition of tropical plants. En: Mikola, P. (ed.). *Tropical mycorrhiza research*. Clarendon Press Oxford, Gran Bretaña. pp. 191-202.
- Bongers, F., Popma, J., Meave del Castillo, J. & Carabias, J. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 74: 55-80.
- Borges, R.G. y W.R. Chaney. 1993. Solar irradiance and the development of endomycorrhizal green ash seedlings. *Tree Physiol.* 13: 227-238.
- Bowen, G.D. 1980. Mycorrhizal roles in tropical plants and ecosystems. En: Mikola, P. (ed.). *Tropical mycorrhiza research*. Clarendon Press Oxford, Gran Bretaña. pp. 165-190.
- Burslem, D.F.R.P. 1996. Differential responses to nutrients, shade and drought among tree seedlings of lowland tropical forest in Singapore. En: Swaine M.D. (ed.) *The ecology of tropical forest tree seedlings*. UNESCO y The Parthenon Publishing Group. Man and the biosphere series. Vol. 17, Paris. pp. 211-243.
- Burslem, D.F.R.P., P.J. Grubb e I.M. Turner. 1995. Responses to nutrient addition among shade-tolerant tree seedlings of lowland tropical rainforest in Singapore. *J. Ecol.* 83: 113-122.
- Chapin, F.S. III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 233-260.
- Chapin, F.S. III. 1991. Integrated responses of plants to stress. *BioScience* 41: 29-36.

- Chapin, F.S. III, A.J. Bloom, C.B. Field y R.H. Waring. 1987. Plant responses to multiple environmental factors. *BioScience* 37: 49-57.
- Chizón, S.C. 1984. *Relación suelo-vegetación en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Ver. (Un análisis de la distribución de los diferentes tipos de suelo en relación con la cubierta vegetal que soporta)*. Tesis de licenciatura (Biología). ENEP-Zaragoza, UNAM, México, D.F., México. 66 p.
- Corkidi, L. y E. Rincón. 1997. Arbuscular mycorrhizae in a tropical sand dune ecosystem on the Gulf of Mexico. II. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth of species distributed in different early successional stages. *Mycorrhiza* 7: 17-23.
- Crawley, M.J. 1997. Plant-herbivore dynamics. En: Crawley, M.J. (ed.) *Plant ecology*. Blackwell Science, Oxford. pp. 401-474.
- Dirzo, R., E. González-Soriano y R. Vogt. 1997. Introducción general. En: González, E., R. Dirzo y R. Vogt. (eds.). *Historia natural de Los Tuxtlas*. UNAM, México, D.F., México. pp. 3-6.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada y M. Martínez-Ramos. 1985. La estación de biología tropical Los Tuxtlas: un recurso para el estudio y conservación de las selvas del trópico húmedo. En: Gómez-Pompa, A. y S. del Amo (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Vol. II. INIREB-Edit. Alhambra Mexicana, S.A. de C.V., México, D.F. pp. 379-394.
- Fitter, A.H. 1986. Acquisition and utilization of resources. En: Crawley, M. (ed.). *Plant ecology*. Blackwell Scientific Publications. Oxford, Gran Bretaña. pp. 375-405.
- Fitter, A.H. 1997. Nutrient acquisition. En: Crawley, M.J. (ed.) *Plant ecology*. Blackwell Science, Oxford. pp. 51-72.
- García, E. 1987. *Modificaciones al sistema de clasificación de Koeppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. Offset-Larios, México D.F. 71 p.
- García-Aguirre, M. C. 1988. *Landscape ecological approach for forest conservation. A case study in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico*. Tesis de maestría. International Institute for Aerospace Survey and Earth Science, Enschede, Holanda. 163 p.
- González M.R. 1996. *Establishment of three rain forest species along the riparian corridor-pasture gradient in Los Tuxtlas, Mexico*. Tesis doctorado. Universidad de Harvard, Cambridge, Massachusetts. 503 p.

- Guadarrama, Chávez Ma. Patricia. 1998. *Influencia de la colonización micorrízica en el crecimiento de plántulas de especies arbóreas de una selva húmeda tropical bajo condiciones de competencia*. Tesis (Maestría en Ciencias), Facultad de Ciencias, UNAM.
- Gutiérrez-Ruiz M. e I. Sommer-Cervantes. Características físicas y químicas de los suelos de la selva tropical húmeda. En: Naranjo E. y F.J. Álvarez-Sánchez (eds.). *Productividad y ecología del suelo en la selva tropical húmeda*. En preparación.
- Hartley, S.E. y C.G. Jones. 1997. Plant chemistry and herbivory, or why the world is green. En: Crawley, M.J. (ed.) *Plant ecology*. Blackwell Science, Oxford. pp. 284-324.
- Herrera, R.A., E. Furrázola, A. Valdés, Y. Torres, R.L. Ferrer y F. Fernández. 1993. Estrategias de funcionamiento de las micorrizas VA en un bosque tropical. En: Monasterio, M. (ed.). *Biodiversidad en Iberoamérica y procesos sociales*. Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el desarrollo, subprograma XII. Diversidad biológica, Mérida, Venezuela. pp. 1-30.
- Huante, M. P. 1992. *Mecanismos de captura de recursos de plántulas de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco*. Tesis de maestría (Ciencias- Ecología y Ciencias Ambientales), Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F., México. 120 p.
- Hubbell, S.P. y R.B. Foster. 1986. Biology, chance and history and the structure of tropical rain forest tree communities. En: Diamond, J. y T. J. Case (eds.). *Community ecology*. Harper y Row, Nueva York. pp. 314-329.
- Hunt, R. 1982. *Plant growth analysis*. Statistical checklist 4. Institute of terrestrial ecology. The Lavenham Press Ltd., Suffolk, Gran Bretaña. pp. 1-25.
- Ibarra-Manríquez, G. 1985. *Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México*. Tesis licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F., México. 264 p.
- Ibarra-Manríquez, G., M. Martínez-Ramos, R. Dirzo y J. Núñez-Farfán. 1997. La vegetación. En: González, E., R. Dirzo y R. Vogt. (eds.). *Historia natural de Los Tuxtlas*. UNAM, México, D.F., México. pp. 124-129.

- Iriarte, Vivar-Balderrama Ma. Silvia. 1987. *Análisis del crecimiento y la plasticidad fenotípica de plántulas de tres especies arbóreas de una selva alta perennifolia*. Tesis de licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F. México. 126 p.
- Janos, D.P. 1980. Vesicular-arbuscular mycorrhizae affect lowland tropical rainforest plant growth. *Ecol.* 61: 151-162.
- Jordan, C.F. 1985. *Nutrient cycling in tropical forest ecosystems. Principles and their application in management and conservation..* John Wiley and Sons, NY.
- Koske, R.E. y J.N. Gemma. 1989. A modified procedure for staining roots to detect VA mycorrhizas. *Mycol. Res.* 92: 486-505.
- Lambers, H. y H. Poorter. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Adv. Ecol. Res.* 23: 187-261.
- Louda, S.M. 1984. Herbivore effect on stature, fruiting, and leaf dynamics of a native crucifer. *Ecology* 65: 1379-1386.
- Mark, P., S. Ashton, C.V.S. Gunatilleke e I.A.U.N. Gunatilleke. 1995. Seedling survival and growth of four *Shorea* species in a Sri Lankan rainforest. *J. Trop. Ecol.* 11: 263-279.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: Gómez-Pompa, A. y S. del Amo (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Vol. II. INIREB-Edit. Alhambra Mexicana, S.A. de C.V., México, D.F. pp. 191-239.
- Martínez-Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Bol. Soc. Bot. México* 54: 179-224.
- McGonigle, T.P. 1988. A numerical analysis of published field trials with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Func. Ecol.* 2: 473-478.
- McIntyre, G.I. 1987. The role of water in the regulation of plant development. *Can. J. Bot.* 65: 1287-1298.
- Miranda, M. y E. Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. México* 28: 29-72.

- Moawad, M. 1980. Ecophysiology of vesicular-arbuscular mycorrhiza. En: Mikola, P. (ed.). *Tropical mycorrhiza research*. Claredon Press Oxford, Gran Bretaña. pp. 191-202.
- Montgomery, D.C. 1991. Diseño y análisis de experimentos. Grupo Editorial Iberoamérica, México, D.F., México.
- Newsham, K.K., A.H. Fitter y A.R. Watkinson. 1995. Multifunctionality and biodiversity in arbuscular mycorrhizas. *TREE 10*: 407-411.
- Peace, W.J.H. y P.J. Grubb. 1982. Interaction of light and mineral nutrient supply in the growth of *Impatiens parviflora*. *New Phytol.* 90: 127-150.
- Pérez-Maqueo, O. 1996. *Análisis del efecto de los disturbios en la dinámica de la playa del Morro de la Mancha, Veracruz*. Tesis Maestría (Ciencias), Fac. de Ciencias, UNAM. México, D.F., México. 70 p.
- Popma, J., F. Bongers y J. Meave del Castillo. 1988. Patterns in the vertical structure of the tropical lowland rain forest of Los Tuxtlas, México. *Vegetatio 74*: 81-91.
- Pyke, D. y J. Thompson. 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecol.* 67: 240-245.
- Redhead, J.F. 1968. Mycorrhizal associations in some nigerian forest trees. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 51: 377-387.
- Ríos-Macbeth, F. 1952. Estudio geológico de la región de Los Tuxtlas, Ver. *Asoc. Mex. Geol. Petrol. Bol.* 4: 325-376.
- 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 licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F., México. 123 p.
- 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.
- Soto, M. y L. Gama. 1997. Climas. En: En: González, E., R. Dirzo y R. Vogt. (eds.). *Historia natural de Los Tuxtlas*. UNAM, México, D.F., México. pp. 7-23.
- Stearns, D. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford, Gran Bretaña. 250 p.

- Taiz, L. y E. Zeiger. 1991. *Plant physiology*. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc. Redwood City, California, E.U. 550 p.
- Tester, M., S.E. Smith y F.A. Smith. 1987. The phenomenon of "nonmycorrhizal" plants. *Can. J. Bot.* 65: 419-431.
- Toledo, V.M. 1994. La diversidad biológica en México. Nuevos retos para la investigación en los noventas. *Ciencias 34*: 43-58.
- Whittingham, J. y D.J. Read. 1982. Vesicular-arbuscular mycorrhiza in natural vegetation systems. III. Nutrient transfer between plants with mycorrhizal interconnections. *New Phytol.* 90: 277-284.
- Whitmore, T.C. 1996. A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further enquiry. En: : Swaine M.D. (ed.) *The ecology of tropical forest tree seedlings*. UNESCO y The Parthenon Publishing Group. Man and the biosphere series. Vol. 17, Paris. pp. 3-39.