

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

Facultad de Ciencias

**“RESTAURACIÓN DE SISTEMAS
TROPICALES DETERIORADOS CON
ESPECIES PIONERAS DERIVADOS DE
UNA SELVA TROPICAL HÚMEDA: LA
INFLUENCIA DE LAS MICORRIZAS
ARBUSCULARES”**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
BIOLOGÍA AMBIENTAL ORIENTADA A LA
RESTAURACIÓN ECOLÓGICA**

**P R E S E N T A:
ANA MARÍA QUIROZ AYALA**

**DIRECTOR DE TESIS: DR. FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ
SÁNCHEZ**

MÉXICO, D.F.

FEBRERO 2006



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Agradecimientos

Al proyecto DGAPA PAPIIT-UNAM-IN-235402.

Al proyecto Semarnat-CONACYT 2002-c01-668.

A la fundación Packard por el apoyo económico otorgado para la realización de esta tesis.

Al Dr. Javier Álvarez por haberme brindado la oportunidad de trabajar bajo su asesoría; por su apoyo incondicional, el tiempo y confianza que me permitieron alcanzar esta meta.

A los integrantes del jurado; a la M. en C. Julia Carabias, Dr. Ronald Ferrera Cerrato, Dra. Pilar Huante Pérez y Dra. Sara Lucía Camargo Ricalde por sus valiosas aportaciones durante la realización de este trabajo.

A Georgina García y Luz Ma. Aranda ya que su asesoría facilitó mi estancia durante la maestría.

A todos los amigos del laboratorio de ecología y recursos naturales de la Facultad de Ciencias.

A Irving por la elaboración del mapa de los Tuxtlas, el cual me fue muy útil y por su amistad.

A Ernesto, Dulce y Lizbeth por su valiosa ayuda en el trabajo de laboratorio y principalmente en el trabajo de campo, que aunque arduo, siempre fue muy ameno con ellos.

A Paty Guadarrama e Irene Sánchez que siempre se mostraron disponibles para aclarar las diferentes dudas que surgieron en la realización de esta tesis.

A José Manuel Martínez ya que su trabajo de laboratorio fue esencial para obtener los resultados finales de esta tesis.

A Marco Antonio Romero, siempre atento para resolver mis dudas en el área de cómputo.

A Braulio Gómez por su ayuda en el trabajo de campo.

A Oswaldo pues durante todo el proyecto me brindó su ayuda incondicional, tanto en el trabajo de campo como en el de laboratorio.

A Juan Carlos Peña ya que su ayuda fue importante para la realización y culminación de esta tesis, y por la amistad durante mi estancia en el laboratorio.

Dedicatoria

A mi familia por su cariño y por estar ahí siempre....

A mis amigas Julia, Pris, Claus, Chayo y Mónica por los momentos compartidos.

A Abraham por ser uno de mis grandes motivos para ser mejor cada día, por su amor, apoyo y comprensión que me alentaron para alcanzar a esta meta.

A mis compañeros de la maestría por los buenos momentos

Índice

1. Resumen.....	1
2. Introducción.....	2
2.1 Deforestación y fragmentación.....	2
2.2 Efecto de borde.....	3
2.3 Las especies pioneras y su papel en la sucesión.....	4
2.4 Restauración ecológica.....	5
2.5 Hongos micorrizógenos arbusculares.....	7
2.6 Restauración y micorrizas.....	9
3. Antecedentes.....	10
3.1 Ecología de los HMA en Los Tuxtlas.....	11
4. Objetivos.....	13
5. Hipótesis.....	14
6. Justificación.....	14
7. Localización de la zona de estudio.....	15
7.1 Ubicación.....	15
7.2 Clima.....	16
7.3 Suelo.....	16
7.4 Vegetación.....	17
8. Descripción de las especies vegetales.....	18
8.1 <i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz.....	18
8.2 <i>Heliocarpus donnell-smithii</i> Rose.....	19
8.3 <i>Lonchocarpus cruentus</i> Lundell.....	20
9. Métodos.....	21
9.1 Germinación.....	21
9.2 Transplante e inoculación.....	21
9.3 Selección del sitio de estudio.....	22
9.4 Transplante a campo.....	23
9.5 Cosecha y medición de variables.....	24
9.6 Porcentaje de colonización.....	26
9.7 Análisis estadístico.....	27
10. Resultados.....	29
10.1 Supervivencia.....	29
10.2 Altura.....	30
10.3 Diámetro.....	32
10.4 Análisis de crecimiento.....	33
10.4.1 Peso seco total (PST).....	33
10.4.2 Raíz-vástago (R/V).....	34
10.4.3 Área foliar (AF).....	35
10.4.4 Proporción de área foliar (PAF).....	35

10.4.5 Área foliar específica (AFE).....	36
10.4.6 Tasa de asimilación neta (TAN).....	37
10.4.7 Tasa Relativa de crecimiento (TRC).....	39
10.5 Colonización micorrízica.....	41
10.5.1 Cosecha inicial.....	41
10.5.2 Porcentaje de colonización micorrízica a la mitad del experimento (120 días después de iniciado).....	42
10.5.3 Cosecha final.....	45
11. Discusión.....	47
11.1 Transición selva –potrero.....	47
11.1.1 Supervivencia.....	47
11.1.2 Crecimiento.....	48
11.1.3 Colonización micorrízica.....	52
11.2 Restauración.....	53
11.2.1 Selección de especies.....	53
11.3 Retos para la restauración.....	56
11.3.1 Un modelo para la restauración ecológica.....	49
11.3.1 Un modelo para la restauración ecológica.....	57
12. Conclusiones.....	63
13. Literatura citada.....	64
Apéndice 1.....	74
Apéndice 2.....	75

1. Resumen

Las selvas húmedas son comunidades vegetales con una gran biodiversidad y con alarmantes tasas de deforestación. Actualmente no se conoce el efecto de los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en el establecimiento y supervivencia de especies pioneras en condiciones de campo en ecosistemas tropicales. Los objetivos de este trabajo fueron determinar el efecto de los HMA en el establecimiento, crecimiento y supervivencia de plántulas de especies pioneras en sitios deforestados y analizar el papel de los HMA en la restauración ecológica. Se utilizaron tres especies de plantas pioneras (*Heliocarpus appendiculatus*, *Heliocarpus donnell-smithii* y *Lonchocarpus cruentus*) x 3 tratamientos (sin inóculo (M-), 150 esporas/g (E) y raíces (ER)) x 6 distancias x 5 repeticiones x 2 cosechas = 540 plántulas, distribuidas en una zona de borde a un costado de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz. En diciembre de 2003 fueron transplantadas a dos transectos de 150 m x 10 m. Se midieron mensualmente la altura, diámetro y supervivencia. En agosto de 2004 fueron cosechadas las plantas y se determinaron el peso seco total (PST), el área foliar (AF), el área foliar específica (AFE), la tasa de asimilación neta (TAN), la tasa relativa de crecimiento (TRC), la proporción raíz-vástago (R/V) y el porcentaje de colonización micorrízica.

Los resultados obtenidos muestran que las tres especies crecen y sobreviven más hacia el área del pastizal que hacia la selva. Las plántulas de *L. cruentus* que crecieron en el potrero obtuvieron los valores mayores en todas las variables (altura, diámetro del tallo, PST, AF, AFE, TAN y TRC). Las dos especies de *Heliocarpus* sólo sobrevivieron en el potrero. Los efectos de la micorrización se vieron reflejados en la supervivencia de *H. donnell-smithii*, y en una mayor TRC para las dos especies de *Heliocarpus*; en el caso de *L. cruentus*, los valores mayores de TAN y TRC se registraron con el tratamiento de esporas. El tratamiento ER no mostró diferencias significativas en las diferentes variables para las 3 especies. Los porcentajes de colonización fueron relativamente bajos (menores al 40 %). La respuesta que presentaron las especies a la micorrización es resultado de sus rasgos de historia de vida y las condiciones microambientales. Con base en su rápido crecimiento se recomienda el uso de estas especies en los programas de restauración de sistemas tropicales, ya que se aceleraría el proceso sucesional; aunque la inoculación con HMA sería necesaria en el caso de *H. donnell-smithii* para favorecer su supervivencia.

2. INTRODUCCIÓN

2.1 Deforestación y fragmentación

Las selvas tropicales abarcan solamente el 10 % de la superficie de la Tierra, sin embargo, albergan casi el 50 % de las especies existentes (Dirzo, 1991). Aunque se cuentan entre los ecosistemas de mayor productividad biológica del planeta, poseen gran complejidad en cuanto a composición, estructura y funcionamiento ecológico. La perturbación provocada por el hombre las vuelve sumamente vulnerables a la degradación (Challenger, 1998). Por tal motivo, es indispensable conocer la dinámica de dichas comunidades para su conservación, manejo y restauración (Hubbell y Foster, 1987).

Los ecosistemas tropicales son la base de la subsistencia de una inmensa mayoría de la población mundial. Sin embargo, la progresiva destrucción y degradación de los recursos naturales en los países en desarrollo amenazan el éxito de los esfuerzos que se realizan para lograr un desarrollo sostenible, debido a que son ellos los que transforman de una manera más rápida, debido a su tecnología, estos ecosistemas. Hasta hoy, la razón principal para la pérdida de estos ecosistemas es su transformación en áreas de uso agropecuario, bajo la falsa suposición de una mayor productividad de estas actividades (Johnson y Cabarle, 1993).

La deforestación es un proceso complejo que entraña distintos grados de perturbación, puede consistir en el aclareo de la selva, puede ser más puntual y eliminar estratos o especies en particular o puede eliminar completamente la selva, dejando campos de hierbas prácticamente desprovistos de árboles. Lo más común es que la deforestación afecte sólo parte de la selva, dejando parches, islas o fragmentos, dando lugar a la fragmentación de la selva (Guevara *et al.*, 2004). Actualmente, en México se calcula que se pierden 501, 000 has de selvas tropicales por año, lo que corresponde a una tasa anual de 1.9 % para las selvas caducifolias y de 2 % para las selvas perennifolias (Maserá *et al.*, 1997).

La deforestación provoca una fragmentación del paisaje, la cual se define como la ruptura del hábitat en parches de vegetación natural rodeados de comunidades

antropogénicas (Saunders *et al.*, 1991; Murcia, 1995), que ocasiona la pérdida de biodiversidad, ya sea en términos de la reducción de la variabilidad genética, extinción de poblaciones, especies y la selva misma por la pérdida de hábitat (Saunders *et al.*, 1991; Withmore y Sayer, 1992; Brooks, *et al.*, 2002).

El continuo cambio de una selva a fragmentos implica la formación de parches de vegetación irregulares que, por lo general, se encuentran rodeados de potreros, pastizales o zonas de cultivo. En la región de Los Tuxtlas, Veracruz, los potreros son el uso de suelo más importante desde el punto de vista antropogénico. Presentan una vida media relativamente larga, en promedio mayor a 20 años, pero su productividad puede ser muy variable dependiendo del tipo de manejo que estos reciban (Guevara, *et al.*, 1997). En caso de que se abandonen, se ha observado el desarrollo de una sucesión secundaria, con la consecuente formación de los llamados “acahuales”, los cuales son manchones de vegetación secundaria abandonados o en periodo de descanso de distinto desarrollo sucesional (Guevara, *et al.*, 1997). Sin embargo, el proceso de regeneración es mucho más lento que el observado en la dinámica natural, y depende en gran parte de la distancia a los fragmentos remanentes de bosque, lo que limita su potencial de regeneración en espacio y tiempo (Meli, 2004).

2.2 Efecto de borde

El efecto de borde se define como la máxima distancia al interior del bosque o el fragmento al cual se detecta éste, y va a tener impacto sobre los fragmentos dependiendo de su tamaño y forma (Didham *et al.*, 1999; Fahring, 2003). El efecto de borde tiene un impacto sobre las especies debido a la intensidad o la magnitud del cambio de algunas de las condiciones ambientales, como luz, temperatura, humedad del suelo, etc.

Estos cambios que se presentan en los bordes de las selvas pueden ser positivos para algunas especies las cuales se establecen en estos sitios, como es el caso de algunas especies pioneras y muchas herbáceas, y negativos para otras, las tolerantes a la sombra, las persistentes. Muchas veces el borde de la selva es un sitio

con gran producción de flores que ofrecen gran cantidad de recursos para algunos insectos (mariposas, escarabajos, abejas, etc.) (Fox, *et al.*, 1997).

Se ha propuesto que en las sabanas hay una relación consistente entre el tamaño de los parches de la vegetación y el grado en el cual algunos recursos críticos, como el agua o los nutrimentos del suelo, se concentran en dichos parches. Ludwig *et al.* (2000) han propuesto que los flujos superficiales del agua y la redistribución de los recursos como nutrimentos y las forma en que las plantas en los parches capturan tales flujos para convertirlos en biomasa, llevan a la concentración de recursos que pueden incrementar el tamaño del parche; un efecto de este tipo podría ser promovido por la asociación de las plantas con hongos micorrizógenos arbusculares (HMA).

El efecto de borde y de la fragmentación en las selvas tropicales ha sido ampliamente estudiado principalmente con especies vegetales y animales (monos y aves). Este efecto también influye sobre las condiciones del suelo, como son: el pH, la compactación, la disponibilidad de nutrimentos y la materia orgánica del suelo, lo cual se refleja en la estructura de la vegetación a lo largo del borde. Es muy probable que estos cambios afecten también la rizósfera, en especial las comunidades de hongos micorrizógenos arbusculares y su dinámica.

2.3 Las especies pioneras y su papel en la sucesión

En las selvas existen dos grupos diferentes de especies los cuales se pueden diferenciar ecológicamente por sus atributos de historia de vida, entre las que son tolerantes a la sombra (persistentes) y las que son demandantes de luz (pioneras) (Martínez-Ramos, 1985). Las especies pioneras se establecen en claros y permanecen en éstos por algunos años hasta que mueren sombreados por otros árboles más altos. En el bosque tropical maduro, la densidad de las especies pioneras es baja y la distribución se presenta en grupos, generalmente pequeños, cuya localización corresponde con la de los claros amplios de hasta aproximadamente 30 años de antigüedad (Granados, 2000).

Las especies pioneras se encuentran estrictamente ligadas a las condiciones discontinuas e inestables que se generan al abrirse un claro, ya que presentan características funcionales que les permiten establecerse exitosamente en estos ambientes (Rico, 1972; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1982). Estas especies son de rápido crecimiento, intolerantes a la sombra, se reproducen a edad temprana y producen gran número de semillas generalmente pequeñas, las cuales presentan mecanismos de latencia y alta capacidad de dispersión asegurando de esta manera una germinación oportuna y el posterior establecimiento en los claros grandes (Núñez-Farfán, 1985). Además, las especies pioneras tienen elevadas tasas de fotosíntesis, respiración y acumulación de carbono (Martínez-Ramos, 1985).

Cualquier perturbación, aún la natural, desencadena una dinámica renovadora de sucesión de especies, por ello la recuperación de ecosistemas perturbados se basa en planteamientos de la sucesión ecológica. La sucesión es la sustitución de una comunidad por otra a través del tiempo hasta llegar a etapas estables. Todo lo que se relaciona con el manejo de recursos naturales implica perturbación, lo cual lleva implícito un proceso de regeneración (Granados, 2000), cuyo reemplazamiento de individuos ocurre en el transcurso del proceso sucesional. Clark y Clark, (1992) en su análisis sobre la regeneración de árboles del dosel en selva señalan al “nicho de regeneración” como a la fuente que podría promover la coexistencia de muchas especies de árboles.

2.4 Restauración ecológica

Ante el deterioro de la selva tropical, urge llevar a cabo prácticas de restauración ecológica, que permitan al ecosistema su recuperación. La restauración ecológica se define como el proceso cuyo objetivo es recuperar una o más funciones o atributos de un ecosistema, dirigiendo al sistema para que el cambio de las comunidades a lo largo del tiempo permita la recuperación de la composición de las especies, así como sus interrelaciones, hasta conseguir que funcionen en un tiempo relativamente corto de manera parecida a la comunidad original (Hobbs, 2005).

Es importante establecer una relación entre la restauración ecológica y las actividades del conocimiento, uso y conservación de la biodiversidad (Hobbs, 2005); para ello, la Society for Ecological Restoration (SER), propone que la recuperación de un ecosistema debe incluir un rango crítico de variabilidad en biodiversidad, procesos ecológicos y estructuras en el contexto regional e histórico y prácticas culturales sustentables (SER, 2004).

El avance de los procesos sucesionales a través del tiempo trae como consecuencia una serie de cambios en las características físicas, químicas y biológicas de la comunidad, cuyos organismos responden de una forma u otra, tanto desde el punto de vista ecológico como evolutivo. El cambio de las condiciones abióticas y bióticas durante un proceso sucesional provocan modificaciones en la dinámica y estructura de las poblaciones, y en la composición de las comunidades. Es muy importante conocer dicho proceso, debido a que la restauración se basa en los modelos sucesionales, y una vez reconstruido el ambiente físico, los procesos de sucesión natural se encargarán de regresar el sistema biótico a su condición original (Suding *et al.*, 2004). Dado lo anterior en este trabajo se ha considerado a especies pioneras.

Ricaño (2004) realizó un estudio ecofisiológico de *Heliocarpus appendiculatus* y *Heliocarpus donnell-smithii* (especies pioneras) en la selva de Los Tuxtlas y en la reserva "El Cielo". Esta autora encontró que el rápido crecimiento de ambas especies y su plasticidad fisiológica podrían ser utilizados por los restauradores para conseguir un establecimiento exitoso de estas especies durante los proyectos de restauración.

Para poder llevar a cabo una restauración ecológica exitosa, es necesario tener objetivos realistas, pensando en las limitaciones y alcances, para lo cual se tiene que tomar en cuenta el nivel de organización ecológico para facilitar dicho proceso. Es importante conocer las ventajas y desventajas de restaurar a diferentes niveles: especies, funciones ecosistémicas y servicios ecosistémicos (Ehrenfeld, 2000). Los aspectos importantes que se tienen que tomar en cuenta para ello son la ubicación geográfica, el tipo de ecosistema y la situación particular del área de estudio, es decir, las causas del deterioro (Hobbs, 2005); además, el tipo de historia de las especies, así como los microorganismos presentes en el suelo, como son los HMA.

Finalmente, debe señalarse que una buena restauración requiere de una amplia visión que incluye aspectos históricos, sociales, culturales, políticos, estéticos y morales (Higgs, 1997). Dicho proceso es complejo y debe incluir, además, decisiones sociales, económicas y la valoración y planeación de la naturaleza, así como educación ambiental (Hobbs, 2005).

2.5 Hongos micorrizógenos arbusculares (HMA)

Para poder llevar a cabo un programa de restauración del ecosistema perturbado es importante considerar no solamente el componente vegetal sino las condiciones biológicas y microbianas del suelo. Algunas prácticas de recuperación en las que se han empleado plantas germinadas en vivero e inoculadas con hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) son prueba de ello (Cuenca *et al.*, 1998; Allen *et al.*, 2003), ya que dichas plantas tienen mayor capacidad de establecimiento y supervivencia, cuando se comparan con plantas que no presentan asociaciones con estos hongos (Allen *et al.*, 2003). Así, los hongos micorrizógenos arbusculares podrían considerarse como una herramienta biológica para la restauración.

Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) son simbioses de las raíces de las plantas y cuentan con una extraordinaria capacidad de crecimiento, dispersión y supervivencia (Camargo-Ricalde, 2002). Los HMA están asociados al 80 % de las plantas terrestres; juegan un papel multifuncional dentro del ecosistema, ya que incrementan la habilidad de las plantas para la toma de nutrientes y mejoran su nutrición al esparcirse por el suelo e, indirectamente, las protege del ataque por patógenos, ya que están mejor nutridas (Requena *et al.*, 2001). Además, intervienen en las relaciones hídricas de las plantas, explorando el suelo y proporcionándoles agua, que de otra forma hubiera sido más difícil de obtener (Faber *et al.*, 1991; Davies Jr. *et al.*, 1992).

Los HMA también contribuyen de manera importante en los procesos de formación y estabilización del suelo, lo que mantiene su fertilidad (Requena *et al.*, 2001) ya que participan en la formación de agregados por acción mecánica y química, debido a que la red micelial atrapa y compacta partículas primarias del suelo a través

del efecto de la sustancia llamada glomalina (Camargo-Ricalde, 2002). Así, las micorrizas son importantes en el establecimiento de las plantas y en la restauración del ecosistema, además de mantener la diversidad vegetal y el funcionamiento del ecosistema (Camargo-Ricalde, 2002).

La micorriza arbuscular se ha reportado como la más abundante en los ecosistemas tropicales; se ha observado que gran cantidad de especies vegetales pueden, potencialmente, presentar esta asociación. Fisher (1995) reportó que la micorriza arbuscular juega un papel importante en el establecimiento y crecimiento de plántulas de especies arbóreas, y en la etapa adulta ayudan a incrementar la tasa de fecundidad y el área fotosintética, así como en la incorporación de nutrimentos a la planta.

Asimismo, se ha reconocido como una simbiosis ecológicamente obligada para el hongo, debido a que se ha observado que los hongos están presentes en un amplio intervalo de especies vegetales que se encuentran asociadas a estos hongos (Smith y Read, 1997) y la mayoría de las especies arbóreas tropicales presentan la asociación micorrízica. En los sistemas tropicales se ha encontrado que la colonización por el hongo se relaciona, en mayor o menor proporción, con las características y condiciones del huésped, depende de las necesidades nutricionales de éste (Manjunath y Habte, 1991) y de sus rasgos de historia de vida, así como de su interacción con otros organismos del suelo (Fitter y Garbaye, 1994).

Hay factores abióticos que determinan la respuesta de los HMA, entre ellos destacan:

a) La intensidad de luz.

La colonización de raíces por los hongos es un factor considerado como determinante en el desempeño de las especies arbóreas de la selva; se ha observado que la colonización por HMA promueve el crecimiento en biomasa en especies arbóreas de una selva en Australia, y dichas respuestas positivas en el crecimiento dependen de la intensidad de luz en el ambiente (Ghering, 2003). Sin embargo, en plántulas de especies tropicales, Sánchez-Gallén (1999) determinó que independientemente de la presencia o no de HMA y nutrimentos, las plántulas siempre respondieron preponderantemente a la luz.

b) Nutrientes

El crecimiento de las plantas está limitado por la cantidad de nutrientes presentes en el suelo; la inoculación con HMA provoca que las plantas sean capaces de tomar esos nutrientes, principalmente fósforo y nitrógeno (Eriksson, 2001).

2.6 Restauración y micorrizas

Los sistemas tropicales son sistemas altamente dinámicos, en los cuales las etapas serales o sucesionales tienen un efecto sobre la comunidad vegetal, al igual que en las asociaciones micorrízicas y la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares (Lovera y Cuenca, 1996). Janos (1980) menciona que en la sucesión primaria las especies pioneras que aparecen inmediatamente después a un disturbio, no presentan la asociación micorrízica y se consideran no micótrofas; las siguientes especies en aparecer son las llamadas pioneras tardías, las cuales son micótrofas facultativas ya que pueden ser o no micorrizadas, lo cual depende principalmente de las condiciones ambientales y nutricionales, pero si las condiciones son favorables no ocurre la micorrización aunque el hongo esté en el sitio. El último de los casos se refiere a las especies persistentes, las cuales son las que se establecen en las etapas tardías de la sucesión y en las que se ha visto que la micorriza es un factor importante en la supervivencia y establecimiento; estas especies son micótrofas obligadas.

En México, se han llevado a cabo un sin número de programas de reforestación que normalmente conducen a una supervivencia inferior al 10% de los árboles plantados (Vázquez-Yanes y Batis, 1996). El fracaso ocurre, comúnmente, por la falta de mantenimiento a las plantas durante su crecimiento y a la falta de un enfoque ecológico para realizar estas plantaciones. En efecto, en los ecosistemas naturales las plántulas se establecen en micro-sitios específicos y desarrollan asociaciones mutualistas con la microbiota edáfica, a fin de mejorar la captación hídrica y de nutrientes del suelo (Jasper *et al.*, 1991). En estas simbiosis, los HMA desempeñan un papel determinante tanto en la dinámica, como en la sucesión vegetal (Carey *et al.*, 1992, Allsopp y Stock, 1994). Cuenca *et al.*, (1998) señalan que el establecimiento de plántulas con HMA nativos permite la formación en el suelo de islas de infectividad que

permiten el establecimiento de una red hifal con potencial para la colonización de otras plantas.

3. Antecedentes

En la región de los Tuxtlas había 250 000 ha de selva hace 60 o 70 años, sin embargo, en el periodo entre 1960 y 1980 se redujo a 40 000 ha debido a la colonización y al desmonte con fines agrícolas pero, sobre todo, ganaderos (Guevara *et al.*, 2004). Entre 1972 y 1977, con el apoyo de la Comisión Nacional de Desmontes, se cortaron más de 400 000 ha de selva húmeda en todo el país (Toledo *et al.*, 1985). En 1975 fue aprobada una Ley sobre los Recursos Forestales y Silvícolas, que dio facilidades a las comunidades rurales para la explotación de sus recursos maderables y que permitió la explotación de grandes extensiones de bosque y selva poco accesible (Guevara *et al.*, 2004).

Se han realizado muchos trabajos en la selva tropical húmeda, en este caso en la región de los Tuxtlas; dichos trabajos se han enfocado a la ecología básica del lugar, como la diversidad y los servicios ambientales que brinda (Meli, 2004) y pocos son los trabajos que se han realizado en el área de la restauración con el objeto de revertir dichos daños.

En cada sistema de estudio, las condiciones ecológicas y el nivel de degradación o amenaza tienen especial influencia en la elección de la estrategia de restauración (Meli, 2004). En los trópicos, la cercanía de un potrero a fragmentos remanentes de selva facilita la conectividad entre fragmentos y el movimiento de especies entre éstos. Meli (2004) recomienda para la restauración de potreros ganaderos en la región, introducir especies adaptadas a una alta densidad lumínica y con tasas altas a medias de crecimiento.

permiten el establecimiento de una red hifal con potencial para la colonización de otras plantas.

3. Antecedentes

En la región de los Tuxtlas había 250 000 ha de selva hace 60 o 70 años, sin embargo, en el periodo entre 1960 y 1980 se redujo a 40 000 ha debido a la colonización y al desmonte con fines agrícolas pero, sobre todo, ganaderos (Guevara *et al.*, 2004). Entre 1972 y 1977, con el apoyo de la Comisión Nacional de Desmontes, se cortaron más de 400 000 ha de selva húmeda en todo el país (Toledo *et al.*, 1985). En 1975 fue aprobada una Ley sobre los Recursos Forestales y Silvícolas, que dio facilidades a las comunidades rurales para la explotación de sus recursos maderables y que permitió la explotación de grandes extensiones de bosque y selva poco accesible (Guevara *et al.*, 2004).

Se han realizado muchos trabajos en la selva tropical húmeda, en este caso en la región de los Tuxtlas; dichos trabajos se han enfocado a la ecología básica del lugar, como la diversidad y los servicios ambientales que brinda (Meli, 2004) y pocos son los trabajos que se han realizado en el área de la restauración con el objeto de revertir dichos daños.

En cada sistema de estudio, las condiciones ecológicas y el nivel de degradación o amenaza tienen especial influencia en la elección de la estrategia de restauración (Meli, 2004). En los trópicos, la cercanía de un potrero a fragmentos remanentes de selva facilita la conectividad entre fragmentos y el movimiento de especies entre éstos. Meli (2004) recomienda para la restauración de potreros ganaderos en la región, introducir especies adaptadas a una alta densidad lumínica y con tasas altas a medias de crecimiento.

3.1 Ecología de los HMA en los Tuxtlas

Uno de los primeros trabajos con HMA en la selva de Los Tuxtlas, se realizó en árboles remanentes. Se encontró que las fluctuaciones estacionales influyen sobre la dinámica micorrízica ya que tienen patrones estacionales de la formación de esporas y está relacionada a la fenología vegetal. Se determinó que en los meses más secos se presenta mayor producción de esporas que en el resto del año, mientras que la producción de raíces finas por las plantas decrece (Ramírez-Gerardo y Álvarez Sánchez, 1997). Posteriormente, se hicieron estudios para comparar la abundancia y diversidad de micorrizas arbusculares en diferentes ambientes (dosel cerrado y claros) y diferente época del año (secas, lluvias y nortes). El mayor número de especies y esporas se registraron durante la época de secas y el menor en lluvias, mostrando que los factores climáticos influyen en gran medida en la abundancia de esporas micorrízicas (Guadarrama y Álvarez Sánchez, 1999).

También se evaluó el papel que tienen los hongos micorrizógenos en la competencia, tanto inter - como intraespecífica - en presencia y ausencia de micorrizas, comparándose una especie pionera temprana (*Heliocarpus appendiculatus*) y una pionera tardía (*Stemadenia donnell-smithii*) (Guadarrama *et al.*, 2004). Se observó que las micorrizas mejoran la supervivencia de la primera y el crecimiento de la segunda.

Núñez y Álvarez-Sánchez (2003) compararon la dinámica de colonización micorrízica en una de las especies de mayor importancia en el sotobosque de la selva, *Astrocaryum mexicanum*. Los resultados mostraron que, en general, las micorrizas se desarrollan mejor en las raíces de dicha palma en la temporada de lluvias, así como una mayor proporción de arbusculos (estructuras de intercambio) en los individuos localizados en selva bajo dosel cerrado, con respecto a los que crecían en los claros.

Existen pocos trabajos sobre el papel que desempeñan las micorrizas desde el punto de vista funcional en los ecosistemas; y más aún, pocos trabajos en las zonas tropicales en donde se utilicen a los hongos micorrizógenos arbusculares como una herramienta en las prácticas de restauración. En este sentido, en la Gran Sabana, Venezuela, Cuenca *et al.* (1998) estudiaron el establecimiento de plántulas introducidas a una

sabana y llegaron a la conclusión que la micorrización y la fertilización incrementan la biomasa vegetal. Siqueira *et al.* (1998) han propuesto que en el sureste de Brasil la utilización de HMA es necesaria para obtener un mejor crecimiento y desarrollo de plantas para prácticas de reforestación tropical, principalmente por la alta susceptibilidad que tienen las especies pioneras a los HMA, debido a la baja cantidad de reservas que presentan sus semillas.

Álvarez-Sánchez *et al.* (datos no publicados), en la selva húmeda de Los Tuxtlas Veracruz, han señalado el efecto positivo de la inoculación de plantas pioneras y persistentes con HMA de sitios conservados de la selva. Recientemente, Allen *et al.* (2005) mostraron que, las plántulas que crecieron más fueron las asociadas con el inóculo de selva madura; los autores atribuyen dichas diferencias a una menor intensidad de fuego, provocando así más residuos de materia orgánica. Por otro lado, Allen *et al.* (2003) observaron que plántulas de árboles inoculadas con suelo de etapas sucesionales tempranas, presentaron un mayor crecimiento y establecimiento.

Con base en lo anterior, en este trabajo se han planteado las siguientes preguntas:

- a) ¿Se incrementa significativamente el establecimiento en campo de las especies pioneras micorrizadas respecto a las no micorrizadas?
- b) ¿La micorrización de especies pioneras es un mecanismo que favorece la restauración ecológica de la vegetación de ambientes tropicales degradados?

4. Objetivos

- Determinar el efecto de los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en el crecimiento y supervivencia de plántulas de especies pioneras en sitios deforestados derivados de una selva tropical húmeda.
- Analizar el papel de los HMA en la restauración ecológica de la vegetación de ambientes degradados tropicales.

5. Hipótesis

- Crecerán y sobrevivirán mejor las plántulas micorrizadas que las no micorrizadas, ya que aumentan la absorción de nutrimentos de las plantas, lo cual les permitirá un mejor desarrollo.
- Con respecto al borde, las plántulas crecerán y sobrevivirán mejor en la zona cercana al potrero. Ello debido a que las especies pioneras son demandantes de luz y las condiciones del potrero, aunado a la presencia de micorrizas, favorecerán más el desarrollo de las plantas en este sitio.

6. Justificación

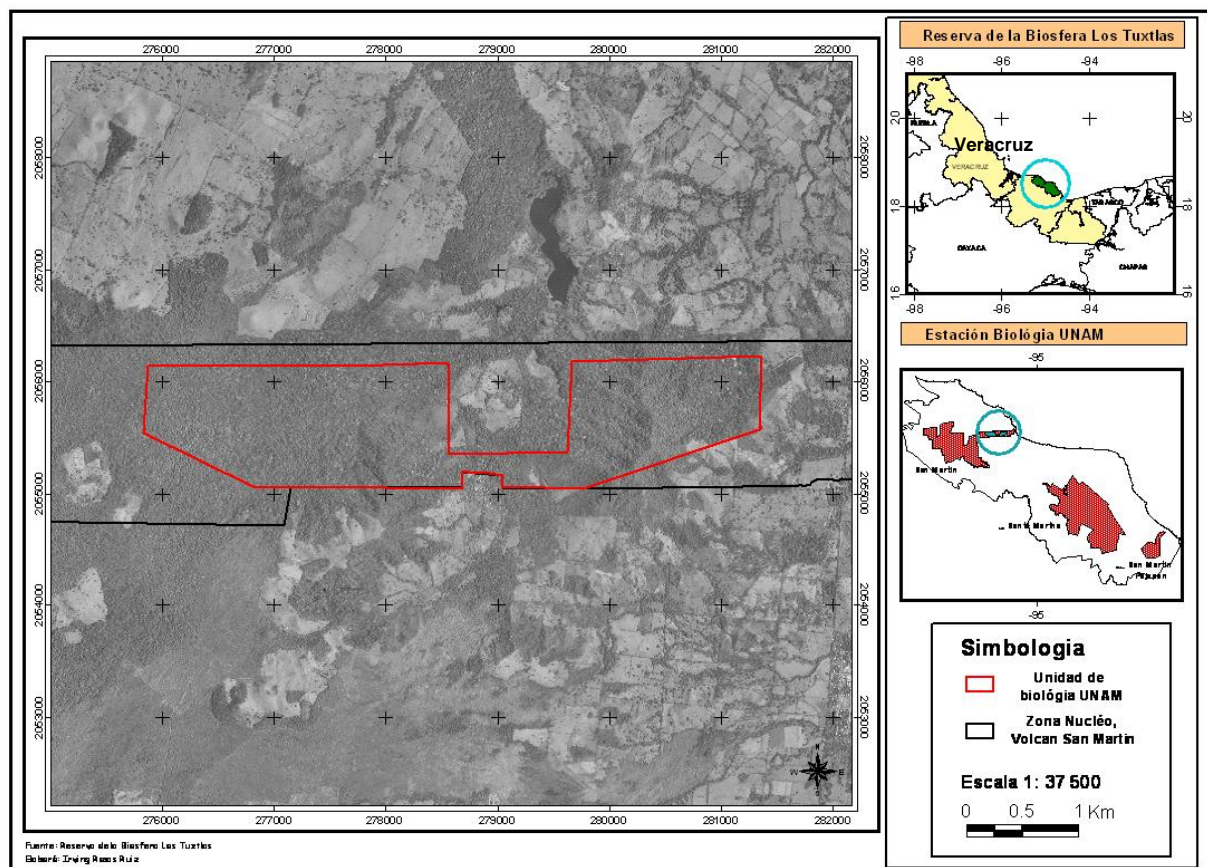
La selva de Los Tuxtlas ha sufrido una gran deforestación en los últimos años, por lo que es necesario el conocimiento de métodos de restauración que permitan reducir los efectos sobre este tipo de ecosistemas. Además, permitirá conocer el efecto que tienen los hongos micorrizógenos en el crecimiento y supervivencia de las especies pioneras en condiciones de campo, para que en el futuro se pueda emplear esta información en los proyectos de reforestación y restauración ecológica.

7. LOCALIZACIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO

7.1 Ubicación

La zona de estudio está localizada en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, localizada en la Sierra de Los Tuxtlas. Esta Sierra se encuentra ubicada en la llanura costera del Golfo de México, al sur del Estado de Veracruz. La altitud oscila entre 200 y 1700 msnm y entre los paralelos 18° 00' y 18° 43' de latitud norte y entre los 94° 40' a 95° 30' de longitud oeste (Soto y Gama, 1997) (Figura 1).

La zona donde se llevó a cabo el experimento (límite selva-potrero) se localiza a un costado de la estación de Biología de la UNAM. La zona correspondiente al potrero es una parcela de 50 por 100 metros. El área de selva que se utilizó para el transplante corresponde todavía al área de la reserva.



Fuente: Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas
Elaboró: Irving Rosas Ruiz

Figura 1. Ubicación de la zona de estudio.

7.2 Clima

La sierra de Los Tuxtlas es una de las regiones más lluviosas de México. La precipitación media supera los 4,000 mm anuales; es la región de mayor precipitación a lo largo de la costa del Golfo de México. A pesar de que llueve durante todo el año, el régimen lluvioso es marcadamente estacional, con una época húmeda de 9 meses y una seca de 3 meses. El mes más seco generalmente es mayo y los más lluviosos van desde julio hasta noviembre (Soto y Gama, 1997).

La temperatura media anual que predomina en la región va de los 24° a los 26° C. En la mayor parte de la región la temperatura máxima extrema es de 34° a 36° C, que se presenta principalmente en el mes de mayo, mientras que la temperatura mínima extrema va de los 10° a 14° C en el mes de enero. La región de los Tuxtlas presenta el grupo de los climas cálidos A y el subgrupo semicálido A(C); el clima más húmedo Af(m) se localiza en las partes más altas de la sierra mientras que en las partes más bajas disminuye hasta el clima Am. La sierra de Los Tuxtlas se encuentra afectada por dos tipos de perturbaciones atmosféricas a lo largo del año, que son los ciclones tropicales (responsables de aportes considerables de humedad a la zona) y los “nortes” (masas de aire frío provenientes del norte de los Estados Unidos y sur de Canadá), que llevan a un descenso en la temperatura y a la presencia de lluvia invernal (Soto y Gama, 1997).

7.3 Suelo

En Los Tuxtlas existe una notable variedad de tipos de suelo, determinada fundamentalmente por el origen volcánico de la región, la edad de los materiales geológicos, la alta diversidad geomorfológica, las condiciones climáticas y los distintos tipos de vegetación de la sierra (Campos, 1998).

Los suelos de la reserva son alfisoles de color pardo debido a la presencia de óxidos de hierro, tienen una textura franco arcillosa y/o limosa, lo que le confiere cierto grado de estructura al suelo; la porosidad va de 57 a 63.2 %. La mayor parte de estos suelos presentan pedones profundos y en las partes más altas son sitios muy pedregosos. La materia orgánica varía de 1.64 a 6.48 en los primeros horizontes; son

suelos ácidos cuyo pH va de 5.3 a 6.7 y la capacidad de intercambio catiónico va de 17.7-29.9. Las arcillas predominantes son de tipo 1:1, con el medio rico en Ca^{2+} y Mg^{2+} (Flores-Delgadillo *et al.*, 1999)

7.4 Vegetación

La sierra de Los Tuxtlas es rica en tipos de vegetación, en familias y en especies de plantas. Esta riqueza se explica por la ubicación geográfica de la Sierra, por las condiciones climáticas y microclimáticas prevalecientes, por la historia geológica de la sierra y por la historia del uso de sus recursos naturales (Castillo-Campos y Laborde, 2004).

Se reconocen nueve tipos de vegetación principales para la sierra de Los Tuxtlas: selva alta perennifolia, selva mediana perennifolia, manglar y selva perennifolia inundada, bosque mesófilo de montaña, bosque de pino y encino, sabana, dunas costeras, acahual y campos antropizados. El tipo de vegetación dominante en la región corresponde al bosque tropical perennifolio (Rzedowski, 1994) o selva alta perennifolia (Miranda y Hernández, 1963). El estrato arbóreo de este bosque alcanza una altura de entre 30 a 35 m, con individuos ocasionales con una altura por arriba de los 40 m.

Se han estimado un total de 3 356 especies y 212 familias para la sierra de Los Tuxtlas (Instituto de Ecología, A.C., 1998), riqueza florística sobresaliente si se toma en cuenta que para todo el Estado de Veracruz se han registrado un total de 7 490 especies (Sosa y Gómez Pompa, 1994). Las 3356 especies y 212 familias se desglosan en: 2 573 especies y 158 familias de dicotiledóneas; 611 especies y 29 familias de gimnospermas y 172 especies y 20 familias de pteridofitas.

La Norma Oficial Mexicana, publicada en el Diario Oficial de la Federación de 1994 (NOM-059-ECOL-1994) reconoce en la región de Los Tuxtlas, 35 especies de plantas raras, amenazadas, en peligro de extinción y sujetas a protección especial, lo que convierte a esta zona en un área de protección muy importante (Castillo-Campos y Laborde, 2004).

8. Descripción de las especies vegetales

En este estudio se trabajó con plántulas de las siguientes especies:

8.1 *Heliocarpus appendiculatus* Turcz.

Familia: TILIACEAE

Nombre común: Jonote rojo, corcho, majagua, mozote, jolocín blando (Pennington y Sarukhán, 1998).

Características: Es un árbol de 15 a 25 m de alto y de 15 a 50 cm de diámetro a la altura del pecho. Es una especie abundante en las zonas perturbadas de selvas altas o medianas perennifolias y subperennifolias, desde el nivel del mar hasta altitudes alrededor de los 800 m, regenera en los claros de selva o en zonas donde la vegetación ha sido removida por lo que se le reconoce como planta pionera (Núñez-Farfán y Dirzo, 1997).

Es una especie dioica que florece de enero a marzo. Sus frutos son nuececillas de 3 mm de diámetro, globosas con el borde rodeado por numerosas proyecciones filiformes rojizas. Contiene de 1 a 4 semillas de 2 mm de diámetro. Maduran de febrero a mayo (Ibarra, 1985).

Sus hojas presentan yemas de 5 mm de largo rodeadas por estípulas de 2 a 3 mm de largo, con pelos estrellados. Hojas dispuestas en espiral, simples, con lámina de 5 cm x 5 cm a 20 cm x 17 cm, de forma ovada o elíptica, con el margen aserrado, con dos apéndices que se dilatan a manera de alas, de 3 a 7 mm de largo y de 7 a 8 mm de ancho, con glándulas en su margen. Indumento de escasos pelos estrellados en el haz y de densos pelos estrellados en el envés. Los árboles de esta especie pierden las hojas durante un breve tiempo en la temporada seca (Ibarra, 1985).

Distribución: En México se distribuye en la vertiente del Golfo desde la zona de la huasteca en San Luis Potosí y en el norte de Puebla hasta el sur de Veracruz en la zona de los Tuxtlas y el norte de Oaxaca.

Usos: con su corteza fibrosa se fabrican cuerdas (Pennington y Sarukhán, 1998).

8.2 *Heliocarpus donnell-smithii* Rose

Familia: TILIACEAE

Nombre común: Jonote, jolotzin, jajagua jolotzin, cajeta, mosote, chintule (Pennington y Sarukhán, 1998).

Características: Es un árbol de hasta 15 m de altura y 40 cm de diámetro a la altura del pecho. Es una de las especies más distribuidas y abundantes en la vegetación secundaria de diversas selvas desde altas perennifolias hasta medianas subcaducifolias. Raramente se encuentra bajo el dosel de la selva y ocupa hábitats marginales. Parece ser más tolerante a sitios menos húmedos que *H. appendiculatus*. Presenta crecimiento muy rápido (Núñez-Farfán y Dirzo, 1997).

Es una especie dioica y florece de octubre a febrero. Sus frutos son nuececillas de 4 mm de diámetro, globosas, con el borde rodeado de numerosas proyecciones filiformes, café oscuras; maduran de febrero a abril. Contienen de 1 a 4 semillas redondas que germinan en la época de lluvias (junio a noviembre) cuando la temperatura y humedad del suelo son altas. Las temperaturas fluctuantes y altas parecen disparar su germinación (Vázquez-Yanez y Orozco-Segovia, 1982).

Su tronco es derecho con ramas ascendentes y copa redondeada. Se desarrolla fácilmente de tocones dejados en el suelo. Su corteza por dentro es amarillenta. Su madera es muy suave, de color crema amarillento, con vasos grandes y abundantes rayos conspicuos. Sus ramas son gris verdosas, farinosas, con numerosas lenticelas protuberantes y pálidas (Ibarra, 1985).

Sus hojas presentan yemas de 5 a 10 mm con indumento de pelos estrellados, 2 estípulas filiformes hasta de 9 mm de largo, ganchudas caedizas. Hojas dispuestas en espiral, simples: láminas de 5 cm X 3 cm a 18 cm X 12 cm ovadas con el margen aserrado, con escasos pelos simples en el envés; varias glándulas en la base de la hoja. Pierden las hojas de febrero a abril (Ibarra, 1985).

Distribución: Se le localiza por la vertiente del Golfo en Puebla y Tamaulipas hasta la península de Yucatán y en la del Pacífico desde Nayarit hasta Chiapas.

Uso: Su madera no recibe usos industriales. La corteza se usa como cuerda (Pennington y Sarukhán, 1998).

8.3 *Lonchocarpus cruentus* Lundell

Familia: FABACEAE

Nombre común: Rosa morada (Tab. y Chis.); frijolillo (Ver.)

Características: Árbol de hasta 40 m de alto y diámetro a la altura del pecho (d. a. p.) de hasta 80 cm, tronco recto con las ramas ascendentes, copa irregular, densa. Corteza externa lisa con pequeñas arrugas transversales, pardo verdosa, con algunas lenticelas. Hojas dispuestas en espiral, imparipinnadas, de 12 a 25 cm de largo incluyendo el pecíolo, con 11 a 19 folíolos opuestos o subopuestos de 4 x 2 a 10 x 4 cm, oblongos, oblongo-lanceolados o elípticos, con el margen entero, y el ápice aluminado, base aguda a truncada de color verde oscuro (Pennington y Sarukhán, 1998).

Vainas indehiscentes, aplanadas, de 6 a 8 cm, raramente de hasta 14 cm de largo y de 3 a 3.5 cm de ancho, algunas veces con angostamientos entre las semillas, pardo amarillentas con una fina pubescencia, con 1 a 2 semillas de 1 a 2 cm de largo, raras veces más, reniformes y morenas. Los frutos maduran de septiembre a marzo y ocasionalmente hasta principios de mayo (Pennington y Sarukhán, 1998).

Distribución: en la vertiente del Golfo desde el sur de la Sierra de Naolinco hasta el norte de Chiapas y Tabasco; forma parte de las selvas altas o medianas perennifolias. Se encuentra desde el nivel del mar hasta los 300 m.

Uso: No se conocen usos de esta especie.

9. Métodos

9.1 Germinación

Se colectaron semillas de *Heliocarpus appendiculatus*, *Heliocarpus donnell-smithii* y *Lonchocarpus cruentus* a finales de enero de 2003. Fueron desinfectadas en una solución de hipoclorito de sodio al 10 % durante diez minutos para después ser enjuagadas con agua. Posteriormente, se pusieron a germinar sin escarificar en contenedores de plástico con vermiculita y agrolita a una proporción de 3:1, respectivamente, y se colocaron en un invernadero de la Estación de Biología “Los Tuxtlas” del Instituto de Biología de la UNAM.

Las plántulas fueron regadas pero no se cuantificó la periodicidad ni la cantidad de agua por maceta, además, el invernadero estaba protegido solamente con malla, razón por la cual en época de lluvias el factor riego no se pudo controlar.

9.2 Trasplante e Inoculación

Después de haber germinado y con una talla promedio de 8 cm en el caso de las dos especies de *Heliocarpus* y de 15 cm para *Lonchocarpus*, Las plántulas fueron transplantadas a bolsas con suelo estéril y vermiculita en una proporción 3:1. La diferencia en la talla de las plántulas se debió a que la disponibilidad de semillas no ocurrió al mismo tiempo para ambas especies.

Paralelamente, se colectó suelo de selva para cuantificar esporas, por el método de gradientes de sacarosa (Daniels y Skipper, 1982), a una profundidad de 40 cm en promedio. Se encontró que en 100 g de suelo seco había 75 esporas, por lo tanto, se utilizó la cantidad de 200 gramos para la inoculación, que harían un total de 150 esporas por especie y por tratamiento. Los tratamientos fueron: con esporas (E), esporas y raíces (ER) y sin inóculo (M-). Se utilizaron 2.72 g de raíces (peso húmedo) para inocular. Se utilizó el tratamiento de esporas y raíces para probar si esa combinación resultaba más favorable para las plantas, debido a que es en las raíces en donde se lleva a cabo la interacción con los HMA.

Las raíces para el tratamiento ER fueron obtenidas del suelo colectado para la inoculación, el criterio de selección fue que debía tratarse de raíces finas, por ser donde existe mayor colonización (Baylis, 1975). Para determinar el porcentaje de inoculación, se utilizó la técnica de tinción de raíces de Phillips y Hayman (1970). De esta manera se estableció que el porcentaje de inoculación de estas raíces fue de 10.3 %.

El número de plantas inoculadas por tratamiento fueron:

- 65 plantas por especie con 150 esporas por planta (E).
- 65 plantas por especie con 150 esporas más raíces (ER).
- 65 plantas por especie no fueron inoculadas (M-).

De esta manera se obtuvieron dos tratamientos con inóculo (ER y E) y un control sin inóculo (M-) (Tabla 1).

Tabla 1. Número de plantas por tratamiento para cada especie.

Tratamiento	Especies			Total
	<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	<i>Heliocarpus donnell-smithii</i>	<i>Lonchocarpus cruentus</i>	
E	65	65	65	195
E+R	65	65	65	195
M-	65	65	65	195
Total	195	195	195	585

La inoculación de las plántulas se llevó a cabo a finales del mes de septiembre de 2003. Después de la inoculación, las plantas fueron mantenidas en invernadero durante 70 días para permitir que se llevara a cabo una buena colonización por parte de los HMA. Del total de plantas inoculadas, fueron transplantadas 60 plantas por especie y por tratamiento; las 5 restantes fueron cosechadas inicialmente.

9.3 Selección del sitio de estudio

Se seleccionó una zona de borde, con un área de selva y otra de potrero. El criterio de selección fue: que el terreno delimitara con la Estación de Biología y que fuera una zona perturbada. Ello con el objeto de hacer la comparación entre una zona donde la actividad humana hubiera causado algún tipo de perturbación y una zona de selva conservada.

El potrero abandonado que se escogió pertenece al Sr. Santos Tepox. Se encuentra en una zona del límite norte de la reserva, a orillas del camino de ésta hacia el poblado de Laguna Escondida. El borde de la selva se encuentra en el paralelo $18^{\circ} 35' 12.7''$ de latitud norte y en el paralelo $95^{\circ} 04' 40.6''$ de longitud oeste con una exposición de 68° noreste y a una altitud de 253 msnm.

El cambio de uso de suelo de este sitio se llevó a cabo en 1976 para la introducción de ganado; durante este tiempo y hasta el 2003, dicho potrero fue tratado con herbicidas para evitar el crecimiento de hierbas. Actualmente, se presenta como un acahual abandonado.

9.4 Trasplante a campo

En el borde selva-potrero seleccionado se marcaron 2 transectos de 150 metros cada uno; 100 metros del transecto corresponden a la parte de interior de la selva mientras que la otra parte (50 m) correspondieron a la zona perturbada. En cada uno de los transectos se limitaron 6 cuadros. En cada cuadro se transplantaron 5 repeticiones de cada tratamiento para cada una de las especies, todas ellas bajo una distribución al azar (**¡Error! Vínculo no válido. 2**).

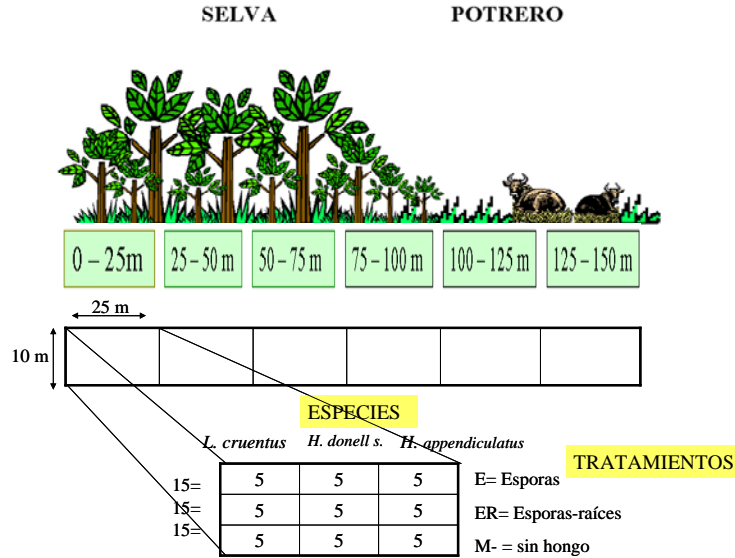


Figura 2. Esquema de la disposición de las plantas de cada tratamiento para cada especie en cada transecto en la selva y la zona de potrero. Los números dentro de la parcela representan las réplicas en cada uno de los tratamientos.

En cada una de los cuadros las plántulas fueron transplantadas a una distancia de 1.5 m entre una y otra, y a 1.5 m de distancia de cada una de las líneas establecidas para transplante. De esta manera, en la primera semana del mes de diciembre de 2003 se llevó a cabo el transplante a la zona de borde seleccionada.

9.5 Cosecha y medición de variables

En la primera semana del mes de diciembre de 2003 se realizó la cosecha inicial de 5 repeticiones de cada tratamiento para cada una de las especies; de esta manera se obtuvo la altura del tallo, área foliar, peso seco de tallo, raíz, hojas y total. La medición del área foliar se obtuvo mediante el programa Digital Image Analysis System, versión 1.06. Para obtener el peso seco de las muestras (raíz, tallo y hojas), éstas fueron colocadas en una estufa a 70° C por 72 horas y pesadas en una balanza analítica.

Mensualmente, se realizaron medidas de altura, diámetro del tallo a 5 cm del suelo y se evaluó la supervivencia de las especies. Para el mes de agosto del 2004 se realizó la cosecha final de las plantas. A la mitad del experimento (abril), se realizó una colecta de raíces de 4 plántulas por tratamiento y por especie tomadas al azar de los dos transectos para evaluar el porcentaje de colonización.

Para observar la respuesta de las plántulas a la micorrización, se realizó un análisis de crecimiento clásico (Hunt, 1982), por lo que se determinaron las siguientes variables:

- Peso seco total (PST):

$$PST = PSh + PSt + PSr,$$

donde: PSh es el peso seco de las hojas, PSt es el peso seco del tallo y PSr es el peso seco de la raíz.

- Proporción de área foliar (PAF):

$$PAF = AF / PST,$$

donde: AF corresponde al área foliar y PST es el peso seco total.

- Área foliar específica (AFE):

$$AFE = AF / H,$$

donde: AF es el área foliar y H corresponde al peso seco de las hojas.

- Tasa de asimilación neta (TAN):

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

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

- Tasa relativa de crecimiento en peso seco (TRCb)

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

Donde: PST_{t_1} corresponde al peso seco total (PST) inicial y PST_{t_2} es el peso seco total, t_1 se refiere al tiempo inicial (días) y t_2 al tiempo final.

- Cociente raíz/vástago (R/V):

$$R/V = PSr/PSv,$$

donde: PSr es el peso seco de la raíz y PSv es el peso seco del vástago

9.6 Porcentaje de colonización

Para determinar el porcentaje de colonización de la raíz tanto de las plantas de la cosecha inicial, como el nivel de colonización intermedio y final, se utilizó el método de tinción de raíces de Phillips y Hayman (1970).

Posteriormente, se montaron para cada repetición laminillas de 20 segmentos de raíces de 1 cm de largo y se determinó el porcentaje de estructuras micorrízicas (arbusculos, vesículas e hifas) con un microscopio a un aumento de 40 X.

El porcentaje de colonización por estructuras y total se obtuvo a partir de las siguientes fórmulas (Phillips y Hayman, 1970):

$$\text{Porcentaje de colonización por hifas} = \frac{\text{número de segmentos con hifas}}{\text{número de segmentos totales}} \times 100$$

$$\text{Porcentaje de colonización por vesículas} = \frac{\text{número de segmentos con vesículas}}{\text{número de segmentos totales}} \times 100$$

$$\text{Porcentaje de colonización por ovillos} = \frac{\text{número de segmentos con ovillos}}{\text{número de segmentos totales}} \times 100$$

$$\text{Porcentaje de Colonización total} = \frac{\text{número de segmentos colonizados}}{\text{número de segmentos totales}} \times 100$$

9.7 Análisis estadístico

Para determinar si existieron diferencias significativas al inicio de la etapa experimental, se realizó un ANDeVA (Zar, 1999) para las plantas cosechadas en el mes de diciembre (tiempo cero) para cada una de las especies en las variables área foliar, peso seco del tallo, raíz, hojas y total, proporción raíz-vástago, PAF y AFE, y también para las variables altura y diámetro del tallo para las plantas que fueron transplantadas en campo en el mes de diciembre. Para las variables en las que se encontraron diferencias significativas a partir del ANDeVA, se usaron como covariables para los datos finales para así eliminar el efecto de diferenciales iniciales.

Para algunas variables hubo necesidad de transformar los datos para que tuvieran un comportamiento normal; así, en el caso de *L. cruentus* los datos de altura, diámetro y AFE se transformaron a raíz cuadrada, PST, R/V AF a logaritmo (base 10) y TAN y TRC con el arcoseno.

En el caso de *H. appendiculatus* los datos que fueron transformados a raíz fueron los de PST, AF y TAN; con logaritmo R/V y AFE, TRC con arcoseno y para altura y diámetro no hubo necesidad de transformarlos. Para *H. donnell-smithii* las variables PST y PAF se transformaron a raíz cuadrada, AF a logaritmo (base 10), TRC a arcoseno y las variables que no necesitaron transformación porque su comportamiento fue normal, fueron altura, diámetro, R/V y TAN.

Para analizar las diferencias significativas en supervivencia, se llevó a cabo un análisis no paramétrico “logrank” de Peto y Peto (Pyke y Thompson, 1986) evaluado con una χ^2 para comparar entre especies y entre tratamientos.

Los resultados en los porcentajes de colonización se analizaron por la prueba de Kruskal-Wallis.

Los análisis se realizaron en el programa STATISTICA versión 6.0.

10. Resultados

Un resumen de todos los resultados se muestran en los Apéndices 1 y 2. A continuación, se detallan los resultados para cada una de las variables consideradas.

10.1 Supervivencia

Con respecto a la supervivencia, el análisis de Peto y Peto mostró que *Heliocarpus appendiculatus* y *Lonchocarpus cruentus* no presentaron diferencias significativas entre tratamientos. *H. donnell-smithii* presentó diferencias significativas ($\chi^2 < 3.84$, g.l. = 1, $P = 0.05$) y sobrevivió más con el tratamiento esporas (figura 3).

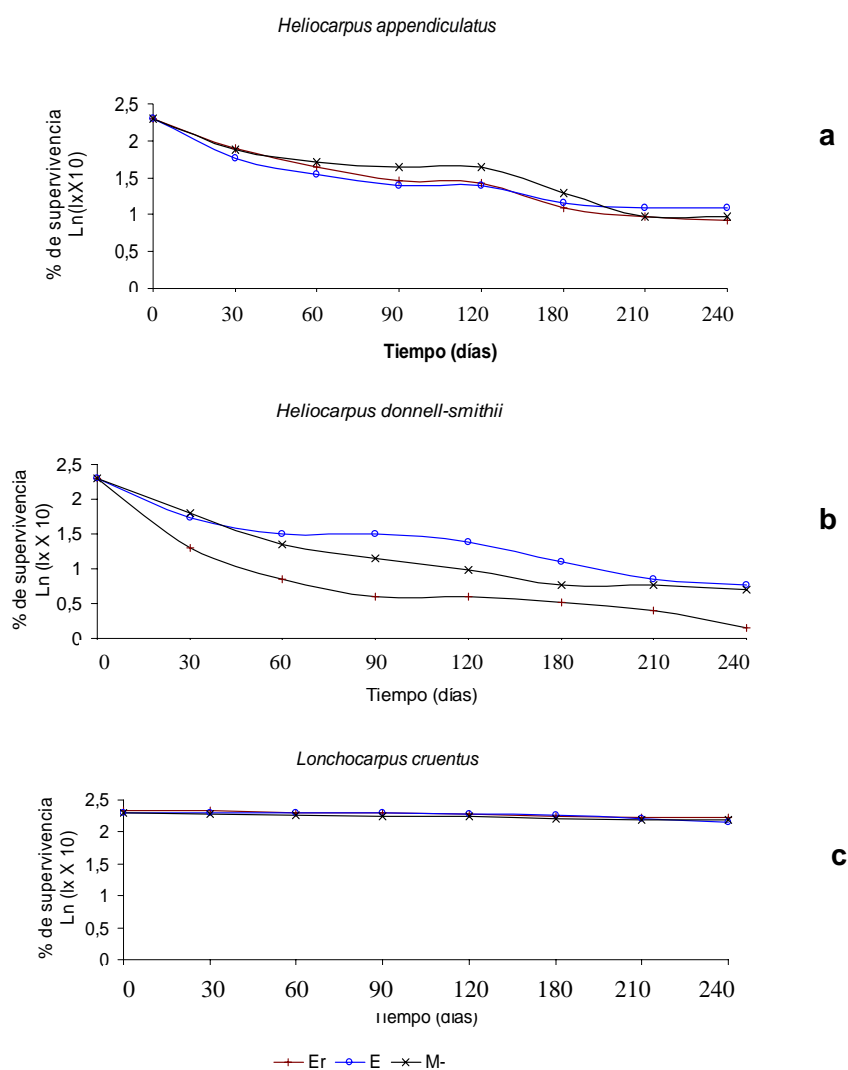


Figura 3. Supervivencia entre tratamientos para cada una de las especies independientemente del ambiente. El tiempo 0 corresponde al mes de diciembre de 2003; en el mes de agosto de 2004 se realizó la cosecha final.

E= esporas ER= esporas y raíces M- = sin inóculo

Al comparar la supervivencia entre especies a través del tiempo, *Lonchocarpus cruentus* fue la que se diferenció significativamente de las otras dos especies ($\chi^2 < 3.84$, g.l. = 1, $P = 0.05$), presentando mayor supervivencia, seguido de *Heliocarpus appendiculatus* y *H. donnell-smithii* (figura 4).

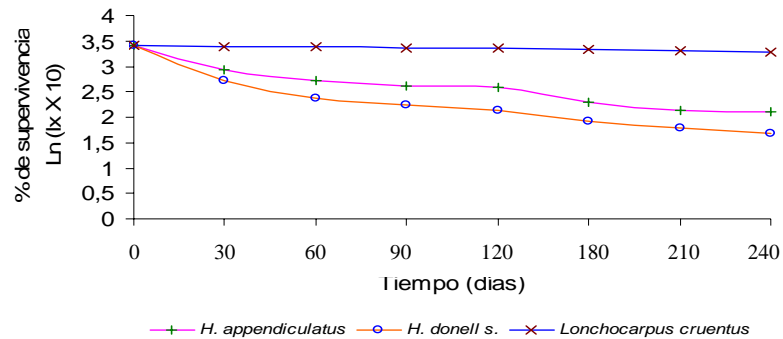


Figura 4. Supervivencia de las 3 especies independientemente de los tratamientos. El tiempo 0 corresponde al mes de diciembre de 2003; en el mes de agosto de 2004 se realizó la cosecha final.

Solamente sobrevivió un 5% en promedio de las plántulas de *Heliocarpus* sobrevivieron en selva, debido probablemente a la poca incidencia de luz, razón por la cual se presentan únicamente los resultados de esta especie en el potrero, ya que en selva no se pudo hacer un análisis estadístico por la falta de datos.

10.2 Altura

Se observaron diferencias significativas en la altura entre especies, independientemente de los tratamientos ($F_{2,230}=68.88$, $p<0.005$). *H. appendiculatus* alcanzó una mayor altura y *L. cruentus* la menor (figura 6).

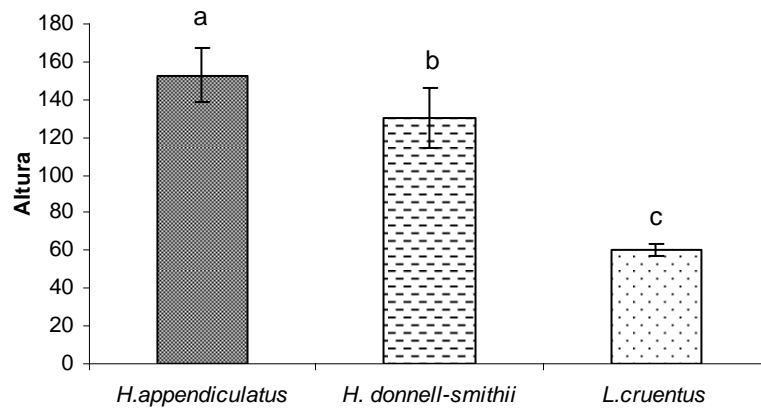


Figura 6. Altura de las tres especies al final del experimento, independientemente del ambiente y de los tratamientos (Promedio ± EE; letras distintas indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey).

Independientemente de las especies y del ambiente en que fueron cosechadas las plantas, el análisis de varianza mostró diferencias significativas entre los tratamientos para la altura ($F_{2,230}=21.25$, $p<0.005$). La mayor altura se registró en el tratamiento sin el inóculo y la menor con esporas y raíces (figura 7).

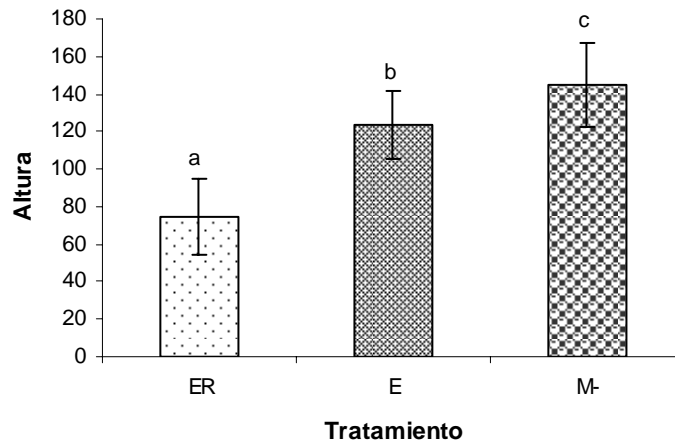


Figura 7. Comparación de la altura entre tratamientos al final del experimento, independientemente de la especie (Promedio ± EE; letras distintas indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey).

Los datos finales de la altura en la transición selva-potrero, mostraron diferencias significativas entre las parcelas para *Lonchocarpus cruentus*, ya que las plantas que crecieron en la zona de potrero se diferenciaron significativamente de aquellas que crecieron en el interior de la selva ($F_{5,143}=55.36$, $p<0.005$), siendo las primeras las que obtuvieron los valores mayores para esta variable (figura 8). Las dos especies de *Heliocarpus* no presentaron diferencias significativas.

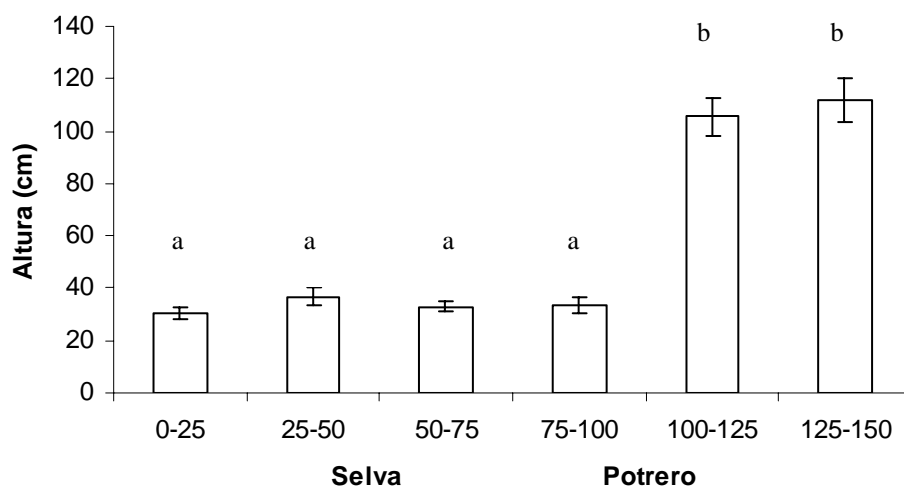


Figura 8. Altura de *Lonchocarpus cruentus* en los diferentes ambientes (selva-potrero). De 0 a 100 m corresponde a la zona de selva y de 100 a 150 m la zona de potrero (Promedio \pm EE; letras distintas indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey).

10.3 Diámetro

El ANdeVA mostró diferencias significativas ($F_{5,143}=49.35$, $p<0.005$) para esta variable al comparar entre los ambientes selva y potrero en el caso de *L. cruentus* (figura 8). Al comparar los diferentes tratamientos, no se observaron diferencias significativas en cuanto al diámetro. Las dos especies de *Heliocarpus* no presentaron diferencias significativas entre ellas.

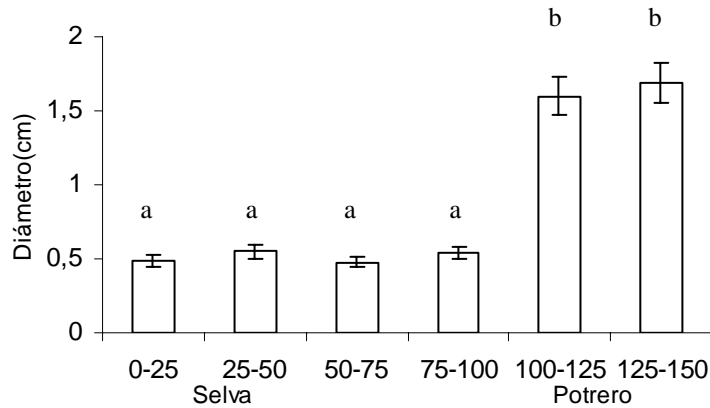


Figura 8. Diámetro de las plántulas de *Lonchocarpus cruentus* en los diferentes ambientes. De 0 a 100 m corresponde a la zona de selva y de 100 a 150 m la zona de potrero (Promedio \pm EE, prueba de Tukey $P < 0.05$).

10.4 Análisis de crecimiento

10.4.1 Peso seco total (PST)

El ANdeVA mostró diferencias significativas para la variable ambiente únicamente para *L. cruentus*, formándose dos grupos ($F_{5,135}=61.12$, $p<0.005$); el primero corresponde al área de selva y el segundo para la parte del potrero, siendo mayor para esta última área (figura 9). Las dos especies de *Heliocarpus* no presentaron diferencias significativas.

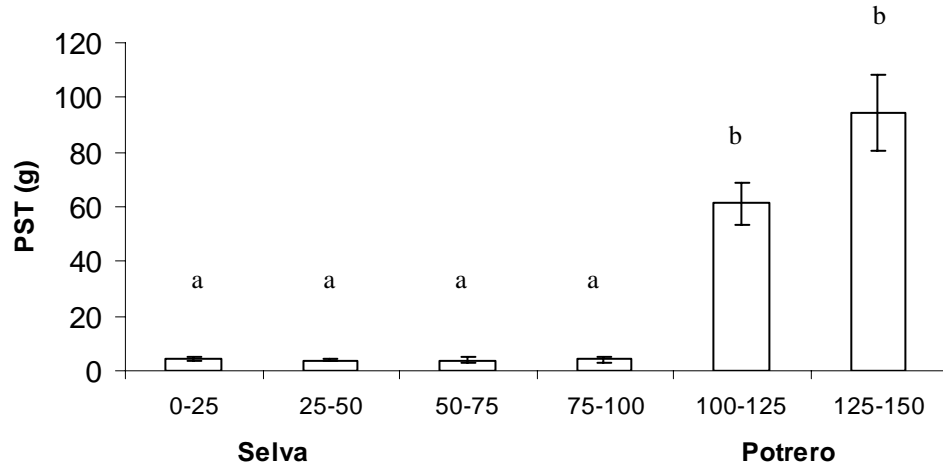


Figura 9. Peso seco total de las plantas (PST) en los diferentes ambientes (selva-potrero) para *Lonchocarpus cruentus*. De 0 a 100 m corresponde a la zona de selva y de 100 a 150 m la zona de potrero (Promedio \pm EE; letras distintas indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey).

10.4.2 Raíz / vástago (R/V)

Los datos de la proporción raíz-vástago muestran diferencias significativas ($F_{10,135}=2.37$, $p<0.005$) para *L. cruentus* en la interacción ambiente-tratamiento (figura 10).

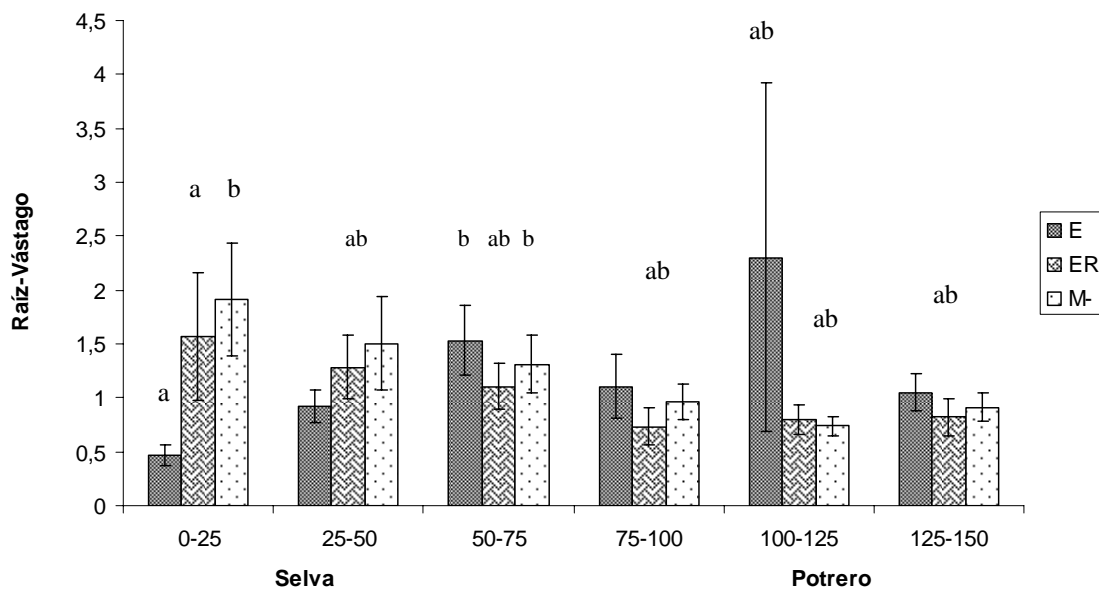


Figura 10. Proporción raíz-vástago (R/V) de la interacción ambiente-tratamiento en la transición selva-potrero. De 0 a 100 m corresponde a la zona de selva y de 100 a 150 m la zona de potrero (Promedio \pm EE; letras distintas indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey).

10.4.3 Área foliar (AF)

El ANdeVA mostró diferencias significativas solamente para la variable ambiente y únicamente para *L. cruentus*, formándose dos grupos ($F_{5,135}=51.12$, $p<0.005$); el primero, el correspondiente a la selva y el segundo para la parte del potrero, siendo mayor para esta última área (figura 11). Las dos especies de *Heliocarpus* no presentaron diferencias significativas.

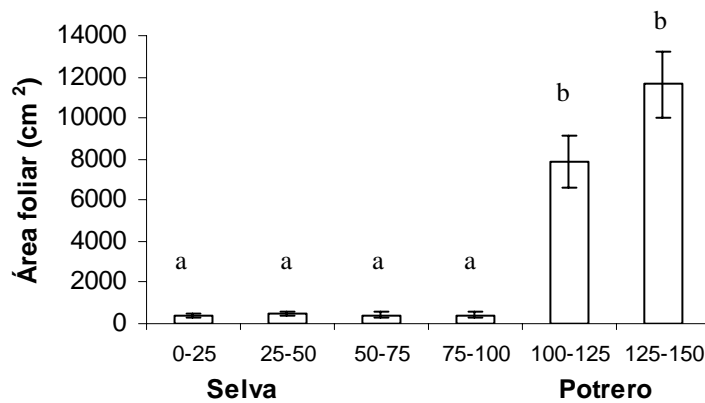


Figura 11. Área foliar (AF) de las plantas de *Lonchocarpus cruentus* en los diferentes ambientes (selva-potrero). De 0 a 100 m corresponde a la zona de selva y de 100 a 150 m la zona de potrero (Promedio \pm EE; letras distintas indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey).

10.4.4 Proporción de área foliar (PAF)

El comportamiento de esta variable al hacer la comparación entre ambientes fue similar a las otras variables, ya que hubo diferencias significativas ($F_{5,135}=5.11$, $p<0.005$) y se formaron dos grupos, selva y potrero en el caso de *Lonchocarpus* (figura 12); por otro lado, las dos especies de *Heliocarpus* no presentaron diferencias significativas.

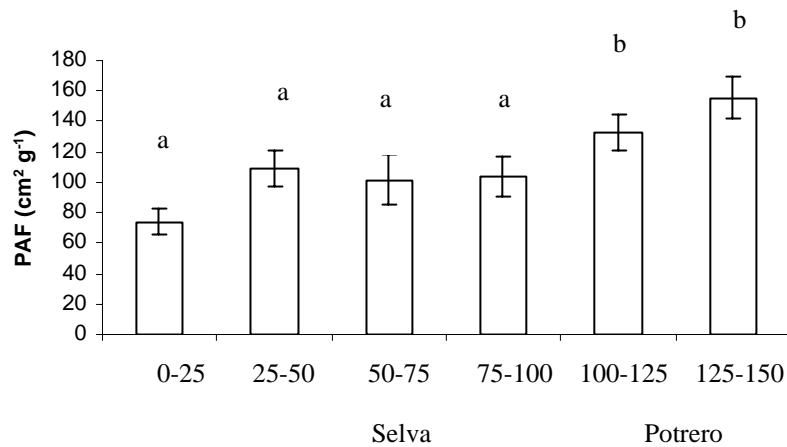


Figura 12. Proporción de área foliar (PAF) entre ambientes para *Lonchocarpus cruentus*. De 0 a 100 m corresponde a la zona de selva y de 100 a 150 m la zona de potrero (Promedio \pm EE; letras distintas indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey).

10.4.5 Área foliar específica (AFE)

Al hacer la comparación entre ambientes se formaron dos grupos, selva y potrero en el caso de *Lonchocarpus* (figura 13), los valores significativamente más altos se presentaron en la zona de potrero ($F_{5,135}=3.58$, $p<0.005$), mientras que los más bajos ocurrieron en la selva. Las dos especies de *Heliocarpus* no presentaron diferencias significativas.

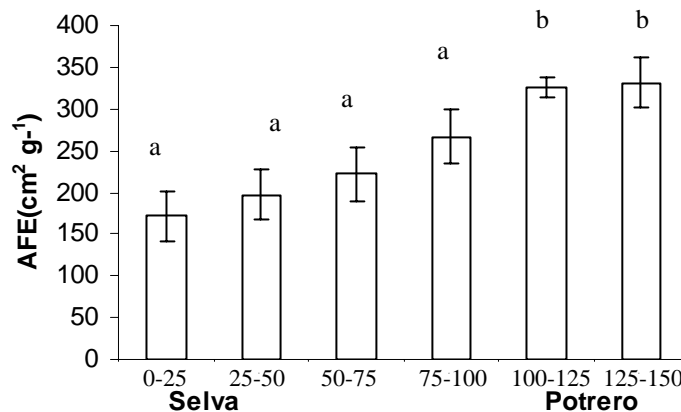


Figura 13. Área foliar específica (AFE) entre ambientes para *Lonchocarpus cruentus*. De 0 a 100 m corresponde a la zona de selva y de 100 a 150 m la zona de potrero (Promedio \pm EE; letras distintas indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey).

10.4.6 Tasa de asimilación neta (TAN)

Para esta variable, *Lonchocarpus cruentus* presentó diferencias significativas entre tratamientos ($F_{2,93}=3.30$, $p<0.005$), ya que el tratamiento M- presentó la menor TAN y el tratamiento E la mayor neta (figura 14).

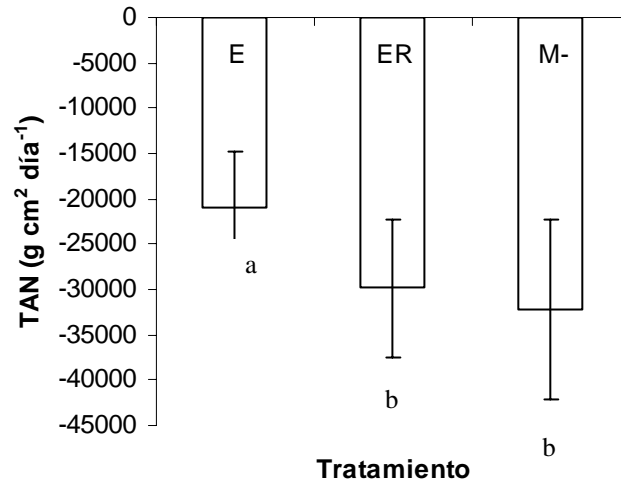


Figura 14. Tasa de asimilación neta (TAN) entre tratamientos para *Lonchocarpus cruentus* (Promedio \pm EE; letras distintas indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey).

Heliocarpus appendiculatus presentó diferencias significativas entre tratamientos ($F_{2,31}=3.48$, $p<0.005$). Para los tratamientos ER y E la tasa de asimilación neta fue negativa y la mayor tasa se presentó sin micorrizas (figura 15). Al hacer la comparación entre ambientes no se encontraron diferencias significativas.

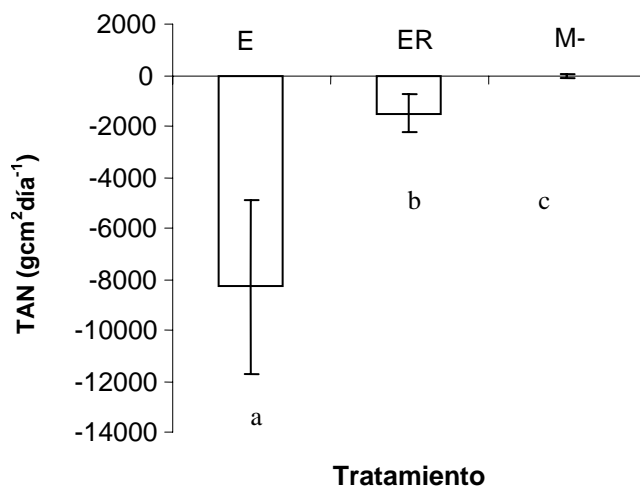


Figura 15. Tasa de asimilación neta (TAN) entre tratamientos para *Heliocarpus appendiculatus* (Promedio \pm EE; letras distintas indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey).

Lonchocarpus cruentus presentó diferencias significativas al comparar los distintos ambientes ($F_{5,93}=2.86$, $p<0.005$), donde la más exterior hacia el potrero tuvo la menor tasa de asimilación neta (figura 16).

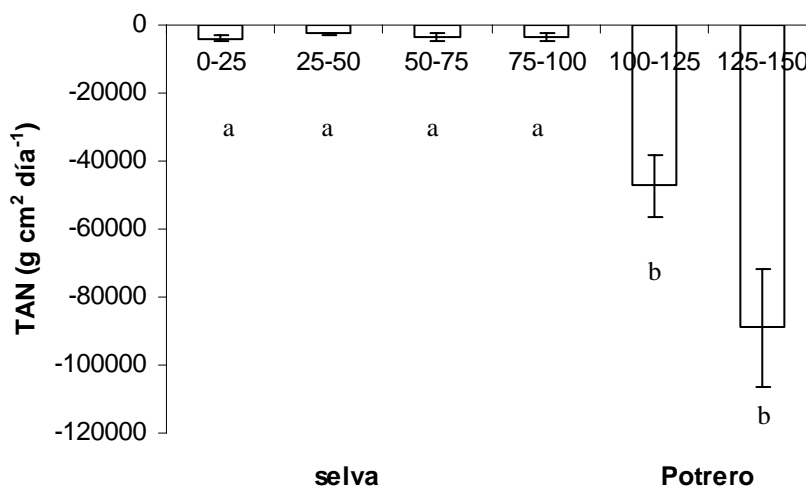


Figura 16. Tasa de asimilación neta (TAN) entre tratamientos para *Heliocarpus appendiculatus* (Promedio \pm EE; letras distintas indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey).

Heliocarpus donnell-smithii no presentó diferencias significativas entre ambientes, tratamientos, ni en la interacción ambiente-tratamiento.

10.4.7 Tasa relativa de crecimiento (TRC)

También hubo diferencias significativas entre tratamientos ($F_{2,162}=38.35$, $p<0.005$), siendo el tratamiento de esporas (E) el que presentó una mayor tasa de crecimiento, seguida por el tratamiento sin micorrizas (M-) y la el valor más bajo el tratamiento esporas y raíces (ER) (figura 17).

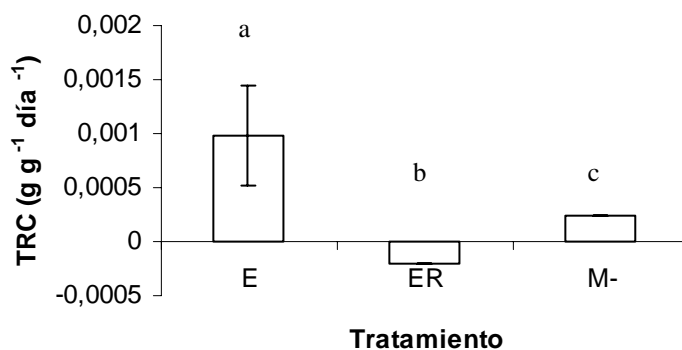


Figura 17. Tasa relativa de crecimiento (TRC) para *Lonchocarpus cruentus* (Promedio \pm EE; letras distintas indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey).

Para *Lonchocarpus*, hubo diferencias significativas entre ambientes ($F_{5,162}=38.35$, $p<0.005$) (figura 18); las plantas de la selva crecieron más por día.



Figura 18. Tasa relativa de crecimiento (TRC) entre ambientes para *Lonchocarpus cruentus*. De 0 a 100 m corresponde a la zona de selva y de 100 a 150 m la zona de potrero (Promedio \pm EE; letras distintas indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey).

Heliocarpus appendiculatus presentó diferencias significativas entre ambientes; la parcela más externa del potrero (distancia 125-150 m) tuvo la mayor tasa relativa de crecimiento ($F_{2,54}=4.58$, $p<0.005$) (figura 19). No hubo diferencias significativas entre tratamientos.

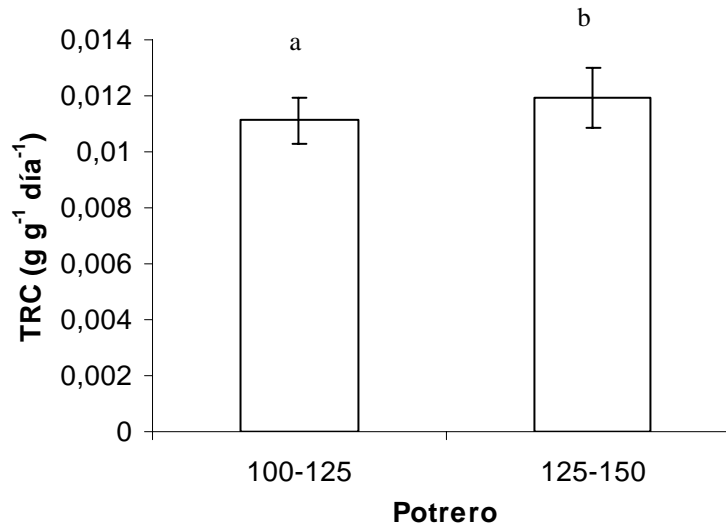


Figura 19. Tasa relativa de crecimiento (TRC) para *Heliocarpus appendiculatus* en la zona de potrero (Promedio \pm EE; letras distintas indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey).

Heliocarpus donnell-smithii también presentó diferencias significativas entre ambientes (figura 20) y no entre tratamientos; en este caso la parcela que presentó valores mayores fue la e, que corresponde a la parcela del potrero más próxima a la selva ($F_{1,19}=6.28$, $p<0.005$).

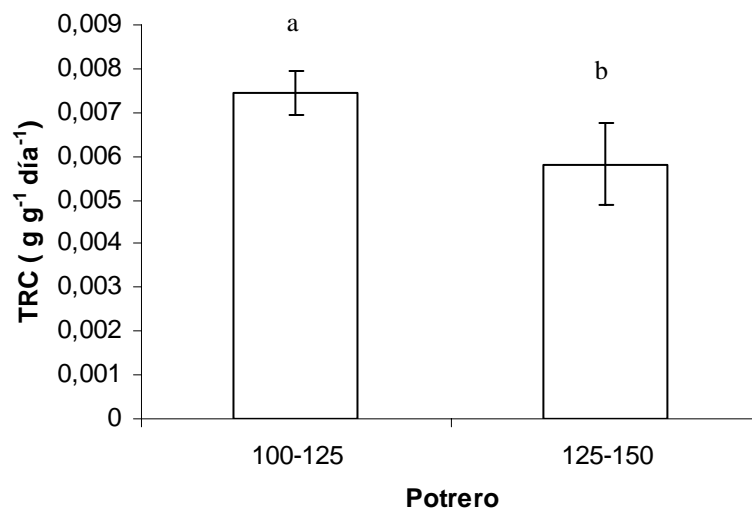


Figura 20. Tasa relativa de crecimiento (TRC) de *Heliocarpus donnell-smithii* entre ambientes, de 100 a 150 m la zona de potrero (Promedio \pm EE; letras distintas indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey).

10.5 Colonización micorrízica

10.5.1 Cosecha inicial

Los resultados de la cosecha inicial muestran que en el caso de *H. appendiculatus* no hubieron diferencias significativas entre ambientes ni entre tratamientos en el caso de las estructuras de colonización (hifas, vesículas y ovillos). El porcentaje total de colonización presentó diferencias significativas entre tratamientos ($F_{2,10}=4.55$, $p<0.005$). y no entre ambientes. El tratamiento ER presentó valores mayores, seguido del tratamiento E y por último M- (figura 21).

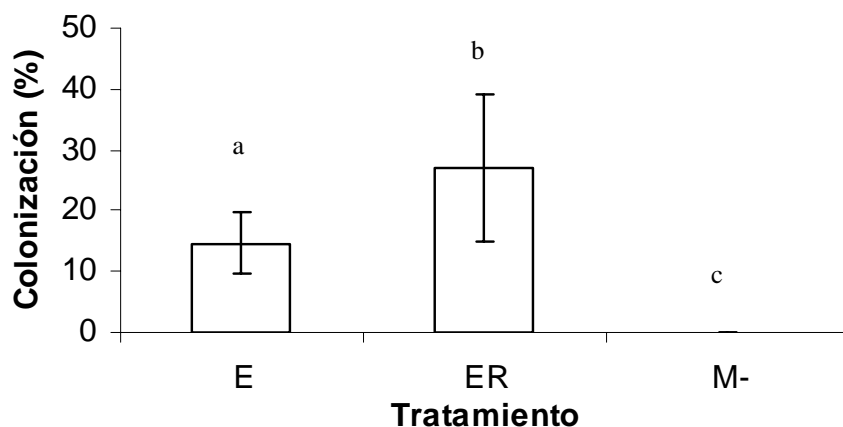


Figura 21. Porcentaje de colonización micorrízica total (hifas, ovillos y arbusculos) entre tratamientos para *Heliocarpus appendiculatus* durante la cosecha inicial (Promedio \pm EE; letras distintas indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey).

Heliocarpus donnell-smithii y *L. cruentus* no presentaron diferencias significativas con respecto a los ambientes y a los tratamientos en cuanto a las estructuras y al porcentaje total de colonización.

10.5.2 Porcentaje de colonización micorrízica a la mitad del experimento (120 días después de iniciado).

Heliocarpus appendiculatus no presentó diferencias significativas con respecto a los ambientes y a los tratamientos en cuanto a las estructuras y al porcentaje total de colonización.

Heliocarpus donnell-smithii presentó diferencias significativas en cuanto al porcentaje de hifas entre tratamientos ($F_{2,17}=6.97$, $p<0.005$), y en la interacción ambiente-tratamiento ($F_{2,17}=9.57$, $p<0.005$). El tratamiento ER tuvo los valores mayores, seguido del tratamiento M- y por último E (figura 22). Con respecto a la interacción ambiente-tratamiento, en la selva los porcentajes de colonización fueron mayores con M- y no se registró colonización por esporas; en el potrero, los valores mayores se presentaron con ER y los menores con M- y E (figura 23).

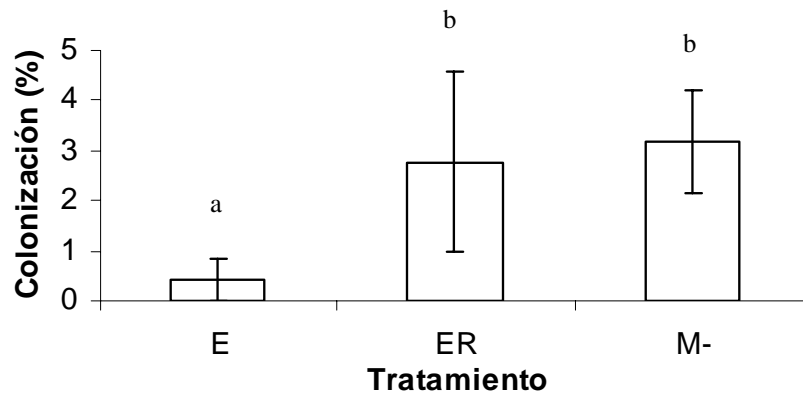


Figura 22. Porcentaje de hifas entre tratamientos para *Heliocarpus donnell-smithii* a los 120 días de iniciado el experimento (Promedio \pm EE; letras distintas indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey).

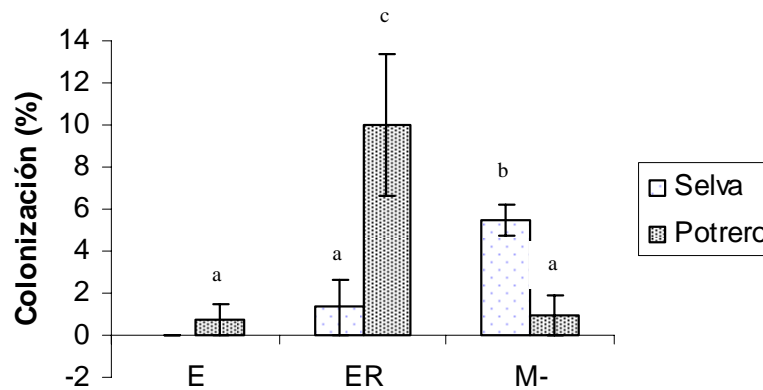


Figura 23. Porcentaje de colonización micorrízica total (hifas, ovillos y arbuscúlos) entre ambientes para *Heliocarpus donnell-smithii* a los 120 días de iniciado el experimento (Promedio \pm EE; letras distintas indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey).

En cuanto al porcentaje de vesículas y ovillos no se presentaron diferencias significativas.

Lonchocarpus cruentus presentó diferencias significativas entre ambientes con respecto al porcentaje de hifas ($F_{1,36}=4.27$, $p<0.005$), obteniendo los mayores porcentajes las raíces de la zona del potrero con respecto a la selva (figura 24). También hubo diferencias significativas en el porcentaje total de colonización con respecto al ambiente ($F_{1,36}=4.32$, $p<0.005$), los valores mayores se presentaron en selva

y los menores en potrero (figura 25). No hubo diferencias entre tratamientos, ni entre el porcentaje de vesículas y ovillos.

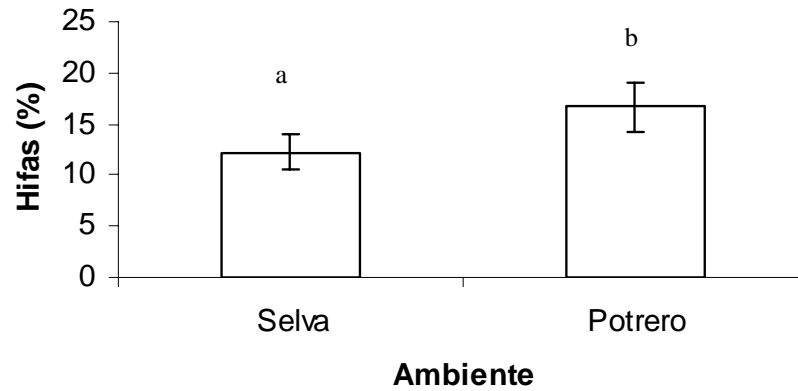


Figura 24. Porcentaje de hifas entre ambientes para *Lonchocarpus cruentus* a los 120 días de iniciado el experimento (Promedio \pm EE; letras distintas indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey).

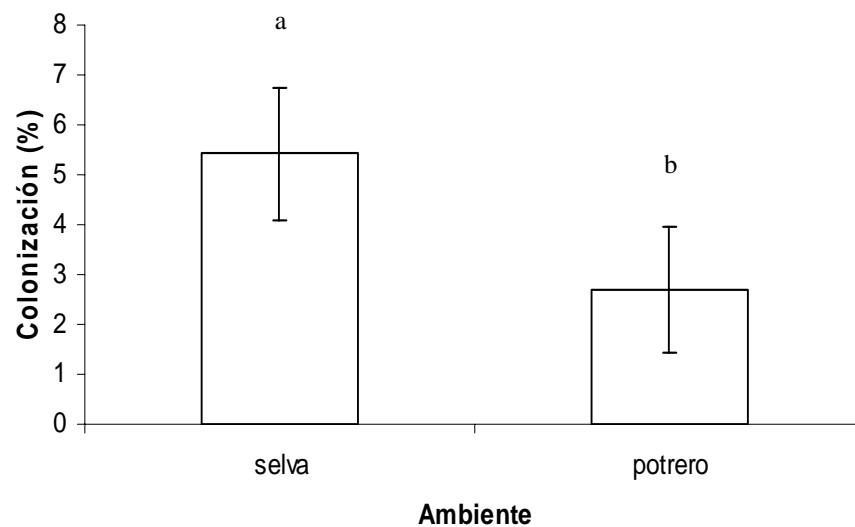


Figura 25. Porcentaje total de colonización micorrízica entre ambientes para *Lonchocarpus cruentus* a los 120 días de iniciado el experimento (Promedio \pm EE, prueba de Tukey $P < 0.05$).

10.5.3 Cosecha final

La colonización micorrízica tanto para *H. appendiculatus* como para *H. donnell-smithii* en la cosecha final no presentó diferencias significativas entre ambientes, entre tratamientos ni entre estructuras de colonización.

Para las demás estructuras no hubo diferencias entre ambientes ni entre tratamientos. En cuanto al porcentaje total hubo diferencias significativas entre tratamientos ($F_{2,63}=3.50$, $p<0.005$). El porcentaje mayor se presentó con E (figura 28). No hubo diferencias entre ambientes.

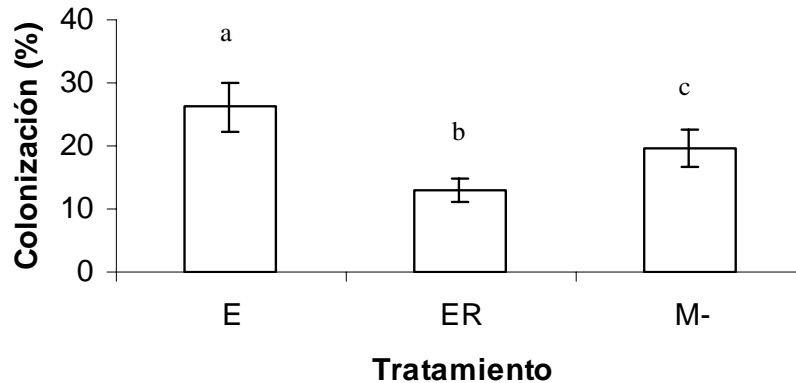


Figura 28. Porcentaje de colonización micorrízica entre tratamientos para *Lonchocarpus cruentus* durante la cosecha final (240 días después de iniciado el experimento) (Promedio \pm EE; letras distintas indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey).

Con respecto a *L. cruentus*, se presentaron diferencias significativas en cuanto al porcentaje de hifas externas (micelio externo) entre ambientes ($F_{1,63}=4.22$, $p<0.005$) y no entre tratamientos; en el potrero se registraron los mayores porcentajes de colonización con respecto a la selva (figura 29).

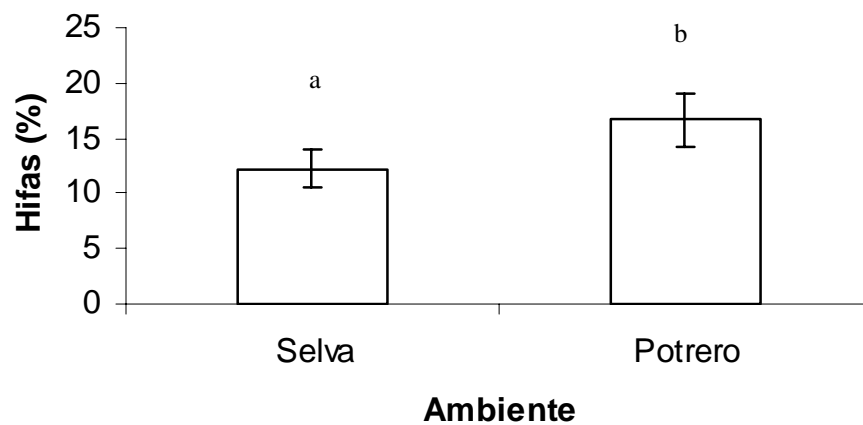


Figura 29. Porcentaje de hifas entre ambientes para *Lonchocarpus cruentus* durante la cosecha final (240 días después de iniciado el experimento) (Promedio \pm EE; letras distintas indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey).

11. Discusión

11.1 Transición selva-potrero

11.1.1 Supervivencia

La luz es un factor limitante para el establecimiento tanto de plántulas como de individuos adultos (Kitajima y Fenner, 2000). En el caso de las especies pioneras, la luz es un recurso indispensable para su permanencia en el ecosistema (Martínez-Ramos, 1985); debido a esto, las dos especies de *Heliocarpus* no sobrevivieron en la selva, ya que en este ambiente el recurso limitante es la luz.

Otro factor que pudo haber influido en la alta mortalidad de *Heliocarpus* es la talla de las plántulas al momento del transplante, ya que eran muy pequeñas (8 cm) comparadas con las plántulas de *Lonchocarpus* (15 cm), las cuales sobrevivieron en su mayoría; razón por la cual es recomendable que la talla de las plántulas durante el transplante sea de 15 cm como mínimo (Arriaga, et al., 1994).

Lonchocarpus cruentus sobrevivió tanto en selva como en potrero, lo que muestra que esta especie no es tan demandante de luz y que puede ser considerada probablemente como pionera tardía. Además, el hecho de que se trate de una leguminosa y presentar asociaciones con bacterias fijadoras de nitrógeno favorece su capacidad de sobrevivir (Tlustý *et al.*, 2004) al mejorar la calidad y fertilidad del suelo (Requena, 2001), aunque en este trabajo no se hicieron estudios sobre efecto de las micorrizas en el suelo, dicha característica podría favorecer la calidad de los suelos de Los Tuxtlas, donde el factor limitante es el fósforo y el nitrógeno (Flores-Delgadillo *et al.*, 1999). Por estas razones podría recomendarse esta especie en la zona de Los Tuxtlas para la restauración de zonas deterioradas.

Las plantas de *H. appendiculatus* sobrevivieron más que las de *H. donnell-smithii*. Por el contrario, Ricaño (2004) reporta que sobrevivieron más individuos de *H. donnell-smithii* que de *H. appendiculatus*; aparentemente la diferencia en los resultados se debe a las condiciones a las cuales fueron expuestas las plántulas, ya que en el experimento citado anteriormente, las plántulas estuvieron en condiciones de

invernadero y, por el contrario, en este trabajo, las plántulas fueron transplantadas a campo, expuestas a condiciones naturales como la herbivoría, el efecto de los patógenos y el efecto de los traumas físicos (caída de ramas y árboles), los cuales afectan significativamente la supervivencia de los estados juveniles de *Heliocarpus* en la selva de los Tuxtlas como lo reportan Núñez-Farfán y Dirzo (1997, 1998), en este trabajo las plántulas fueron afectadas por la herbivoría y la caída de árboles (observación personal).

Heliocarpus donnell-smithii fue la única especie que sobrevivió diferencialmente entre tratamientos; la micorrización con esporas promovió la supervivencia de esta especie durante los primeros 6 meses y aunque no fue mayor a la de *H. appendiculatus*, la micorrización podría ser un factor importante para que esta especie pueda establecerse en campo y, de esta manera, favorecer el establecimiento de especies persistentes y acelerar la sucesión ecológica (Martínez-Ramos, 1985).

11.1.2 Crecimiento

Las especies estudiadas mostraron crecimientos significativamente diferentes entre las plántulas que crecieron en la selva y las que crecieron en el potrero. Las plántulas de *Lonchocarpus* que crecieron en el potrero obtuvieron los valores mayores en todas las variables (altura, diámetro del tallo, PST, AF, AFE, TAN y TRC). Estas diferencias se deben a los cambios microambientales en luz, temperatura y humedad que se presentaron en la transición selva potrero (Núñez-Castillo, datos no publicados). Dichos datos muestran que los valores más altos de luz y temperatura se registraron en el potrero, mientras que en este mismo ambiente, los valores de humedad absoluta y relativa registraron los menores valores con respecto a la selva. Si bien la distancia al bosque maduro influencia la distribución de las especies pioneras por las diferencias microambientales y el tamaño del parche (Grau, 2004), parece que esta especie utilizó eficientemente la alta disponibilidad de luz, lo cual se expresó en un adecuado desempeño en el campo.

Las plántulas responden diferencialmente a los cambios en la intensidad de luz y a la heterogeneidad de nutrimentos en el suelo; en esas condiciones se modifican también la competencia (Huante *et al.*, 1998) y es en la selva donde las especies pioneras se ven más afectadas, debido al incremento de la competencia principalmente por luz. Las bajas cantidades de luz reducen significativamente el crecimiento y la productividad, así como la habilidad de las especies para colonizar nuevos sitios, esto ocurre principalmente en las especies de rápido crecimiento como *Heliocarpus* (Huante *et al.*, 1998). La alta mortalidad de las plántulas de *Heliocarpus* en selva que se observó en este trabajo apoya lo anterior.

Cuando las especies se establecen en sitios con bajos niveles de recursos, como ocurre en el interior de la selva debido, principalmente, a la baja intensidad lumínica y, por lo tanto, se disminuyen las tasas fotosintéticas y la fijación de C, lo que se refleja en una menor biomasa y TRC (Rincón y Huante, 1993; Sánchez-Blanco *et al.*, 2002; Dalling *et al.*, 2004); ello puede tener efectos negativos para su establecimiento, ya que necesitarían mantener un balance positivo de carbono. Las plántulas de *L. cruentus* presentaron valores negativos en su TRC cuando crecieron en selva, ya que la disponibilidad de luz fue limitada, comparada con las que crecieron en el potrero, lo que probablemente inhibió del proceso fotosintético y, por lo tanto, la absorción de carbono (Wang *et al.*, 2005). *L. cruentus* presentó mayores valores de AF, AFE y PAF en el potrero; estas variables al ser mayores muestran una mayor producción de área foliar por peso de las mismas, lo cual podría atribuirse a la necesidad de incrementar su captación de energía luminosa (Bloom *et al.*, 1985; Kitajima y Fenner, 2000), lo que favorece su crecimiento dentro de la selva. En este sentido, el hecho de que el cociente raíz/vástago fuese significativamente menor en la parte más interna del borde, confirma el hecho de una mayor asignación a la biomasa aérea de la planta con la inoculación con esporas.

Heliocarpus posee una actividad fotosintética intensa (González-Soriano *et al.*, 1997), la cual aumenta en condiciones de mayor luz (Ackerly *et al.*, 1999; Loik, 1999). Stegemann *et al.*, (1999) diseñaron un modelo empírico para simular las respuestas fotosintéticas de las hojas de *H. appendiculatus* a diferentes fluctuaciones de luz en un ambiente natural; los resultados indican que en lugares abiertos es mayor la asimilación de carbono y, en consecuencia, las tasa fotosintéticas son mayores. Por lo

tanto, el AFE se ve afectada, ya que donde hay menos luz, se registraron valores menores; esto ocurre principalmente con las especies pioneras como *Heliocarpus* (Huante *et al.*, 1998).

Con respecto a los efectos de la micorrización, *L. cruentus* presentó los valores mayores para la TAN y la TRC con esporas (E), lo cual indica que la micorrización favorece el crecimiento en esta especie; cabe destacar que las leguminosas poseen una alta dependencia micorrízica (Peterson *et al.*, 1984; Duponnois *et al.*, 2001). Tanto *H. appendiculatus* como *H. donnell-smithii* presentaron los valores mayores para la TRC con el tratamiento esporas (E), caso contrario a los resultados de TAN, donde el tratamiento sin micorrizas (M-) presentó los valores mayores para las dos especies; dichos resultados sugieren que para *Heliocarpus* los beneficios de la micorrización se asignan a crecimiento y biomasa, debido más a los efectos de la luz que a la micorrización. Un trabajo donde la micorrización tuvo un efecto favorable en la asignación de bioma es el realizado por Flores y Cuenca (2004) en Venezuela, encontraron que la inoculación de especies pioneras produjo un incremento en biomasa de 566 % comparados con los no inoculados y las fertilizadas, las cuales sólo aumentaron en un 46 %; la diferencia en los resultados se debe probablemente, al uso de fertilizantes, los cuales no se utilizaron en este trabajo.

El inóculo micorrízico, además, tiene el potencial para ayudar en el establecimiento de plántulas en sitios deforestados (Onguene *et al.*, 2005). El mayor crecimiento en altura con esporas y la dependencia micorrízica de *H. appendiculatus* señalada anteriormente (Guadarrama *et al.*, 2004), refuerzan la evidencia de que los HMA tienden a favorecer el crecimiento en las pioneras.

Con respecto a los efectos de la micorrización en el crecimiento de plántulas vinculadas con los proyectos de restauración se han realizado algunos estudios, entre los cuales destacan el de Cuenca *et al.* (1998), Siquiera *et al.* (1998). y Allen *et al.* (2003). En el estudio realizado por Cuenca *et al.* (1998) en La Gran Sabana venezolana, las plantas fueron inoculadas con 5 tratamientos: sin micorrizas, inóculo micorrízico mixto, fertilizante de superfosfato triple, superfosfato + HMA y suelo previamente esterilizado con HMA. Los resultados demostraron que el tratamiento que logró el mayor incremento en cobertura vegetal, biomasa y absorción de nutrientes,

fue la combinación de fertilizante y HMA; encontraron además, que independientemente de los tratamientos, de las plantas que fueron introducidas favorablemente en este estudio, 81 % fueron micorrizadas. Concluyeron que la aplicación de fertilizantes no es suficiente y se requiere de la inoculación de HMA en los proyectos de restauración. Los resultados del experimento podrían aplicarse a este trabajo, ya que al inocular con HMA los resultados fueron favorables, principalmente en altura y supervivencia; si además agregamos fertilizante, se mejoraría la respuesta, solamente se recomendaría un análisis de suelo para asegurar que dicho químico no dañe el sustrato.

Los resultados del experimento anterior, podrían aplicarse a este trabajo, si además de inocular con HMA se adicionan fertilizantes, para mejorar la respuesta de las plantas a la inoculación, solamente se recomendaría hacer análisis previos de suelo para asegurarse que dicho químico no dañe el suelo, tomando en cuenta que el tipo de suelo es diferente y por lo tanto, las respuestas también pueden variar.

En este sentido, Siqueira *et al.* (1998) han propuesto que en el sureste de Brasil la utilización de HMA es necesaria para obtener un mejor crecimiento y desarrollo de plantas para prácticas de reforestación, principalmente por la alta susceptibilidad que tienen las especies pioneras a los HMA, dado esto por la baja cantidad de reservas que presentan sus semillas. Por otro lado, Allen *et al.* (2003) observaron que plántulas de árboles inoculadas con suelo de etapas sucesionales tempranas, presentaron una mayor velocidad de crecimiento y establecimiento. Más adelante Allen *et al.* (2005) encontraron que el inóculo de selva madura fue el que provocó un mayor crecimiento en las plántulas, comparado con el inóculo de selva temprana. En este trabajo se utilizó suelo de selva madura, debido a que es ahí donde se ha reportado mayor riqueza de HMA (Guadarrama y Álvarez-Sánchez, 1999; Núñez-Castillo, datos no publicados); dicho sustrato resultó favorable para estas especies debido a que favoreció el crecimiento y la supervivencia de las especies. Se recomienda hacer más estudios para determinar la viabilidad del tipo de inóculo con el que se trabaje.

Con base en los resultados obtenidos en los estudios anteriormente señalados, junto con los de este trabajo, se propone el uso de los HMA en los proyectos de

restauración, fertilizantes e inóculo de suelo de etapas sucesionales tardías para garantizar el éxito en las reforestaciones. Usando especies pioneras en las primeras fases, y una vez establecidas introducir especies persistentes.

11.1.3 Colonización micorrízica

La colonización por HMA se ve afectada por varios factores ambientales, como la intensidad de luz, las características del suelo y la estacionalidad (Siqueira y Saggin-Júnior, 2001; Gehring, 2003), así como por su fisiología, morfología y fenología (Husband *et al.*, 2002; Lovelock *et al.*, 2003):

Los mayores porcentajes de colonización se presentaron en el potrero debido a que la colonización por HMA aumenta cuando se incrementa la intensidad de luz (Whitbeck, 2001). Sin embargo, Allen *et al.*, (1998) encontraron que los porcentajes de colonización no varían significativamente entre los claros y el bosque, pero sí varían las especies, esta diferencia en los resultados puede deberse a que este último estudio se llevó a cabo en una selva baja caducifolia y el tamaño relativo de los claros con respecto al bosque maduro no fue lo suficientemente grande.

En general, los porcentajes de colonización fueron bajos (menores a 40%), comparándolos con los porcentajes que reportó Guadarrama *et al.* (2004) en su estudio, los cuales fueron de 80 % en promedio; considerando además que se trata de especies pioneras, las cuales presentan altos niveles de colonización y alta dependencia a la micorriza arbuscular (Siqueira *et al.*, 1998; Kiers, *et al.*, 2000; Zangaro *et al.*, 2000; Siqueira y Saggin-Júnior, 2001; Guadarrama, *et al.*, 2004). Esta baja respuesta de las plántulas a los HMA puede deberse a los costos que implica para algunas de las plántulas mantener dicha relación; ya que cuando se abre un claro, mantener porcentajes de colonización micorrízica altos puede resultar muy costoso, ya que aumenta la demanda impuesta por su rápido crecimiento en estas zonas (Whitbeck, 2001), dichos resultados sugieren que los HMA son importantes para favorecer el crecimiento pero tal vez no para el establecimiento.

Otro factor importante es la procedencia del inóculo que influye tanto en los niveles de colonización, así como a la respuesta de las plantas a los HMA (Lovelock, *et*

al., 2003). Allen *et al.*, (2003) en un estudio con plantas pioneras y persistentes inoculadas con HMA procedentes de un sitio en las primeras etapas sucesionales, reportan que crecieron más las plántulas inoculadas con suelo de selva de las primeras etapas sucesionales que aquellas plantas inoculadas con suelo de un bosque maduro. Más recientemente, Allen *et al.*, (2005) en un estudio similar al anterior, los resultados mostraron que, a diferencia del estudio anterior, las plántulas que crecieron más fueron las asociadas con el inóculo de selva madura. Los autores atribuyen dichas diferencias a una menor intensidad de fuego, provocando así, más residuos de materia orgánica y a la esterilización del suelo, ya que puede eliminar HMA benéficos.

11.2 Restauración

11.2.1 Selección de especies

Se recomienda el uso de *Lonchocarpus cruentus* en los programas de restauración de la selva tropical, aunque no se ha utilizado en otros proyectos similares, es ampliamente recomendable, debido al alto porcentaje de supervivencia que presentó en este trabajo, además de los múltiples beneficios de los cuales provee al suelo por el hecho de ser una leguminosa. Se observaron nódulos en las plantas de *L. cruentus*, lo cual indica asociación con bacterias fijadoras de nitrógeno, lo que la hace tener mayores beneficios en el suelo, como lo plantean Requena, *et al.* (2001) quienes demostraron que el inóculo mixto (HMA y *Rhizobium*) no sólo favorece el establecimiento de las plantas, sino que, además, se incrementa la calidad y fertilidad del suelo. Así, la simbiosis dual incrementa el contenido de N en el suelo, la materia orgánica y la formación de agregados, además de transferir el N necesario a las plantas que no son fijadoras, favoreciendo así su rápido crecimiento (Tlusty *et al.*, 2004, Rodríguez-Echeverría *et al.*, 2005) y acelerando así la sucesión natural. Ghering (2004) propone introducir leguminosas e inocular micorrízicamente para la restauración de suelos pobres en nutrimentos, además que este tipo de especies pueden incrementar los beneficios económicos a los campesinos interesados en reforestar zonas degradadas al acelerar el crecimiento de las especies útiles para el ganado (Carpenter *et al.*, 2004).

En cuanto a las especies pioneras tempranas, la importancia de estas radica en que una vez que estas especies han logrado sobrevivir y establecerse regenerando los claros, cambian las condiciones microclimáticas (baja intensidad lumínica, humedad alta, temperatura menos fluctuante, etc.), las cuales favorecen la germinación de las especies persistentes de la selva primaria (Martínez-Ramos, 1985; Challenger, 1998); Ello promoverá la regeneración natural de la selva (Challenger, 1998). Si bien esto ocurre de manera natural, dicho proceso es muy lento y el objetivo de introducir especies pioneras es para acelerar el proceso sucesional (Skoglund, 1992; Martínez-Garza, 2003) y tener una comunidad parecida a la original en el menor tiempo posible.

El proceso de restauración ecológica no se puede detener al introducir únicamente especies pioneras, ya que si bien se acelera el proceso sucesional, también se corre el riesgo ocurra lo que se conoce como sucesión arrestada (Connell y Slatyer, 1977 en Begon, Harper, y Townsend, 2001) que ocurre al introducir solamente especies pioneras, las cuales, al colonizar todo el sitio, no permiten el establecimiento de otras especies, lo cual impide que la sucesión siga su curso. Para evitar esto, se recomienda la introducción de especies pioneras seguidas por persistentes una vez que las primeras hayan logrado establecerse y con esto, hayan cambiado las condiciones microambientales que les permitan a las persistentes desarrollarse.

A partir de los resultados obtenidos por Peña (2005) quien realizó una investigación en el mismo sitio de estudio, con tres especies persistentes, se recomienda, posteriormente, el uso de las especies persistentes para la restauración debido al alto porcentaje de supervivencia que presentaron, una vez que las especies pioneras se hayan establecido.

Sería recomendable además, para restaurar potreros abandonados, introducir plántulas bajo árboles remanentes cuyas ventajas radican en evitar el estrés por agua, además de acelerar el proceso sucesional y restaurar exitosamente los bosques tropicales en sitios abandonados debido a que bajo dichos árboles se ha determinado cierta abundancia de HMA (Loik *et al.*, 1999; Ramírez-Gerardo *et al.*, 1997), además de que son sitios en los que se ha demostrado existe acumulación de propágulos y reclutamiento de plántulas de especies persistentes (Guevara *et al.*, 1986).

Integrando los resultados obtenidos en este trabajo con los reportados por Meli (2004) y Peña (2005) se pueden recomendar las siguientes estrategias para la restauración de la selva húmeda tropical de los Tuxtlas:

- Seleccionar especies de alta demanda lumínica (pioneras) para acelerar el proceso sucesional; una vez que estas hayan cambiado las condiciones microambientales, introducir especies persistentes.
- Utilizar leguminosas, como *Lonchocarpus*, debido a los altos porcentajes de supervivencia que presentan y la doble asociación con microorganismos (HMA y *Rhizobium*).
- Se recomienda la introducción de *Heliocarpus*, sólo en sitios abiertos; si se inocula con HMA se favorece la supervivencia de *H. donnell-smithii* durante los primeros 6 meses y el crecimiento de *H. appendiculatus*.
- La distancia recomendable entre individuos para que se pueda permitir un buen desarrollo de cada uno de ellos es de 1.5 m (Arriaga, *et al.*, 1994).
- La talla de las plántulas al momento del transplante debe ser al menos de 15 cm.
- Tanto en este trabajo como en el de Peña (2005) se llevó a cabo la remoción de pastos para facilitar la medición mensual tanto de altura como de diámetro; remoción que no sería necesaria para los posteriores trabajos de restauración como lo reporta Meli (2004) en su trabajo realizado en los Tuxtlas.
- Incluir el uso de HMA, ya que favorecen la supervivencia de *H. donnell-smithii* y el crecimiento de *H. appendiculatus*.
- Utilizar inóculo nativo de suelos de las primeras etapas sucesionales, ya que favorece el porcentaje de colonización micorrízica.
- Las variables donde se vio reflejado el efecto de la micorrización fueron altura, supervivencia, R/V, TAN y TRC.

11.3 Retos para la restauración

La deforestación en la selva de Los Tuxtlas ha sido resultado del cambio de uso de suelo (Guevara *et al.*, 2004), primero a zonas de cultivo y, actualmente, a la expansión de las zonas ganaderas, resultado de los problemas socioeconómicos como la pobreza y el crecimiento de la población, así como también de los programas de manejo forestal y agropecuarios promovidos por el gobierno que tienden a la eliminación de las selvas y como consecuencia de la diversidad biológica que resguardan.

El problema es complejo y se tiene que abordar desde la perspectiva ambiental, social, económica y política si se desea obtener buenos resultados, pero no resulta sencillo, ya que para llevar a cabo un programa de restauración en esta zona se presentan diversos obstáculos, entre los que destacan:

a) Ganadería: Más del 30 % de la población se dedica a la actividad ganadera (Toledo y Ordoñez, 1998), con muy baja capacidad de carga, en promedio de 1 a 1.2 cabezas de ganado por hectárea, por lo cual dicha actividad no resulta sustentable; siendo que esta actividad desaprovecha los recursos maderables que, simplemente se talan y queman, perdiéndose en una enorme riqueza biótica cuyo potencial económico apenas se empieza a valorar.

El problema principal radica en que no se le da un valor económico a la selva como tal; el reto es proponer alternativas para el aprovechamiento sustentable de la selva a los propietarios de esta para que puedan cambiar la ganadería por alguna actividad económica basada en el aprovechamiento sustentable de los recursos, como por ejemplo, el ecoturismo o la introducción de especies con un valor económico, ya sea maderables o aquellas a las que se les pueda aprovechar el fruto o las hojas por ser de consumo o tengan un valor medicinal, y de esta manera favorecer el interés por conservar la selva tropical, o bien restaurar los sitios deteriorados derivados de ella.

b) Tenencia de la tierra: En este trabajo se plantea la utilización de especies pioneras para la restauración de zonas tropicales; el objetivo a largo plazo sería la unión de fragmentos de selva para lograr la conectividad entre fragmentos. Otro de los

obstáculos para llevar a cabo esto sería que las zonas de selva se encuentran rodeadas por terrenos privados, los cuales se dedican principalmente a la ganadería y en ocasiones para el cultivo de maíz, chile o frijol.

Para finalizar, se puede decir que resultaría muy complejo restaurar la selva de los Tuxtlas, debido a los problemas sociales, políticos, económicos y ambientales que están inmersos en el problema. Actualmente, se cuenta con mucha información sobre la ecología de las especies de la selva, información que se tiene que empezar a llevar a la práctica, ya que el tiempo del que se dispone para instrumentar acciones que permitan disminuir la desaparición de miles de hectáreas de selvas y con ello de miles de especies vegetales y animales, es limitado. Es necesario, además, realizar más investigación de la situación económica, política y social para poder integrar a las comunidades en este proceso de restauración y que pueda resultar exitoso, teniendo siempre en cuenta el objetivo común: la conservación y restauración de los recursos naturales mediante su uso y aprovechamiento.

11.3.1 Un modelo para la restauración ecológica

El manejo y la restauración de ecosistemas requieren de una visión integral que tome en cuenta intervenciones de tipo técnico, comunicativo e institucional (Castillo, 2003) (figura 30).

Las intervenciones técnicas son las actividades prácticas o recomendaciones dirigidas a manipular los elementos de los ecosistemas. Se incluyen en este concepto actividades tales como el manejo forestal, el manejo de cuencas o el manejo de fauna silvestre (Castillo, 2003). El conocimiento que se requiere para realizar el diagnóstico que permita este tipo de intervenciones, proviene del conocimiento de la dinámica y el funcionamiento del ecosistema natural; los datos generados en esta tesis, se insertarían en este apartado.

Las intervenciones comunicativas, por otro lado, son actividades concebidas para trabajar con la gente y por medio de las personas. Incluye actividades como la

selección cuidadosa de árboles aprovechables en un bosque, la construcción de sistemas de riego de acuerdo a las características de una cuenca o la protección de un bosque para la reproducción de venados (Castillo, 2003). Por último, las intervenciones de tipo institucional se refieren a aquellas acciones de tipo político, social, ético y económico que influyan sobre la gestión del manejo de recursos tales como, leyes, acuerdo, financiamiento gubernamental y no gubernamental (Castillo, 2003).

La mayoría de las prácticas de manejo requieren de trabajar en los tres sentidos; es común que en este tipo de proyectos solamente se considere el aspecto técnico y no se tomen en cuenta las intervenciones de tipo comunicativo e institucional, lo cual representa un problema, ya que son los rubros donde se requiere experiencia para trabajar con las personas y no se puede dejar de lado. Estos dos aspectos es evidente no se han abordado en esta tesis, y sería imprescindible hacerlo en la práctica de restauración en Los Tuxtlas. Los productores rurales constituyen el principal sector que toma decisiones sobre los ecosistemas; se trata de aquellos grupos sociales que dependen para su subsistencia de la agricultura, la ganadería, la silvicultura, la caza y la pesca, y que representan cerca del 43 % del total de la población mundial. “Son ellos los que inician el proceso metabólico entre las sociedades humanas y los ecosistemas” (Toledo, 2004).

Un primer paso es la elaboración de un diagnóstico por parte de cada uno de los tres sectores, en el cual se deben conocer las perspectivas de los interesados en el proyecto, así como también considerar a los posibles afectados. Lo ideal para realizar este diagnóstico es utilizar los enfoques y técnicas de la investigación participativa que permiten la construcción de conocimientos sobre las realidades ecológica y social en una situación determinada, a través de la participación de los actores locales (GEA, 1993).

Para la intervención técnica se plantea que una de las primeras acciones a realizar es identificar al ecosistema que servirá de referencia para guiar el proceso de restauración. Un siguiente paso es la formulación de los objetivos del proyecto de restauración. Se considera que en el caso de la selva de Los Tuxtlas, ya existirá suficiente información ecológica, la que ha sido obtenida en la parte de la intervención técnica.

Esta tesis constituye una aportación en la parte técnica; en el siguiente esquema (figura 31) se propone un método para la restauración de la selva tropical húmeda usando como herramienta los HMA basado en los resultados de este estudio, así como en el trabajo de Meli (2004), Peña (2005) y Álvarez-Sánchez *et al* (datos no publicados), dichos trabajos se integraron por haber sido realizados en la selva de Los Tuxtlas en los últimos años.

Meli (2004) recomienda que no es necesaria la exclusión de pastos para que las plántulas puedan desarrollarse; Peña (2005) por su parte, trabajó con tres especies persistentes usando HMA, sus resultados sugieren que solamente una de sus especies (*Ficus yoponensis*) necesitaría ser inoculada, a pesar de ello, recomienda las tres especies en los proyectos de restauración por los altos porcentajes de supervivencia que presentaron. Álvarez-Sánchez *et al* (datos no publicados) trabajaron con tres especies pioneras y tres persistentes y recomiendan su uso con HMA en los proyectos de restauración, debido a que promueven el crecimiento y la supervivencia. Dichos resultados son apoyados por los obtenidos en este estudio, ya que se recomienda la inoculación de las especies pioneras que se utilizaron.

Se propone seguir haciendo más estudios sobre la respuesta de las especies (tanto pioneras como persistentes) a la micorrización y su viabilidad para ser usadas en los proyectos de restauración. Se recomienda también, utilizar especies con alguna importancia económica, para que los habitantes se vean beneficiados.

Una vez identificados los objetivos del proyecto de restauración, la intervención técnica debe desarrollar las estrategias a seguir, diseñar las técnicas a utilizar e implementar las acciones que lleven a la restauración; en esta tesis se propone explícitamente la incorporación en este caso de el uso de los HMA como una herramienta adicional. Cabe destacar que las intervenciones de tipo técnico deben formularse con base en el más sólido conocimiento ecológico, sin olvidar generar alternativas de uso de los recursos naturales para su conservación y aprovechamiento.

Se debe hacer un monitoreo constante para evaluar los logros, así como también las deficiencias y poder corregirlas (Holling, 1978). Habría que señalar, que en el caso de las especies propuestas en el modelo de restauración en esta tesis, hay

especies que claramente puede monitorearse su crecimiento y supervivencia en el campo, mientras que existen otras que de acuerdo a los resultados obtenidos serían ampliamente recomendadas, por ejemplo (*Myriocarpa longipes*, *Piper auritum*, *Trichospermum mexicanum* y *Cordia megalantha*), aunque por las variables que reflejan su éxito en la restauración, no sería posible monitorear en específico en el campo dichas variables.

En lo que respecta a la intervención comunicativa, se recomienda que los actores puedan involucrarse en las acciones concretas de restauración y dentro de un esquema de educación ambiental que involucre la reconstrucción de las redes entre personas, sociedad y ambiente (Sauvé, 1999).

La intervención institucional debe trabajar en la producción e integración de información política económica y social que permita el diseño y la implementación de reglas de cooperación entre los actores. Los tres sectores trabajarán simultáneamente sin olvidar la continua comunicación.

Con base en lo anterior, se propone un modelo de trabajo que sirva como guía en los proyectos de restauración ecológica (Modificado de Castillo, 2003), dicho modelo considera el diseño e implementación de intervenciones técnicas, comunicativas e institucionales (figura 30). Uno de los objetivos de dicho modelo es establecer un vínculo de comunicación constante entre todos los sectores y en todos los sentidos, ya que se plantea que solamente mediante el trabajo conjunto se pueden lograr trabajos de restauración ecológica exitosos. En este modelo, se insertaría la propuesta de restauración señalada en la figura 31.

En conclusión, la restauración debe involucrar procesos de toma de decisiones que a la vez permitan la satisfacción de las necesidades de las sociedades humanas, que conllevan al mantenimiento de los ecosistemas a largo plazo.

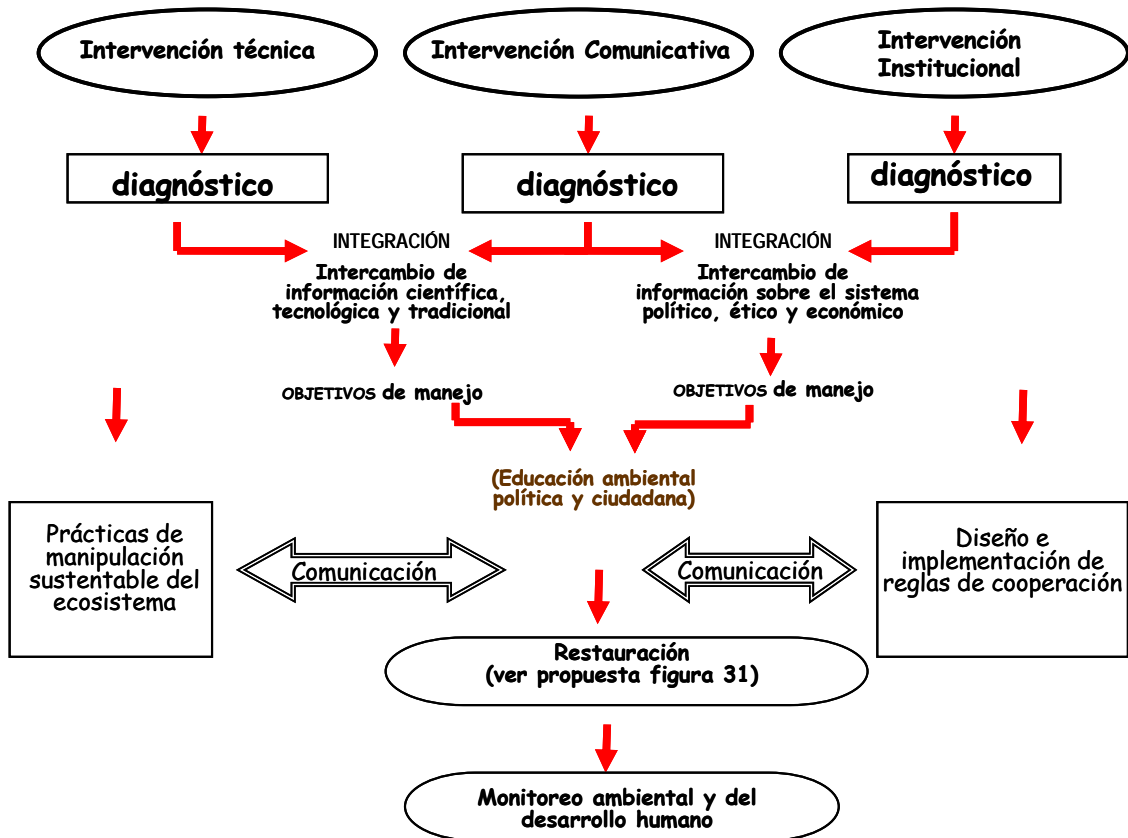
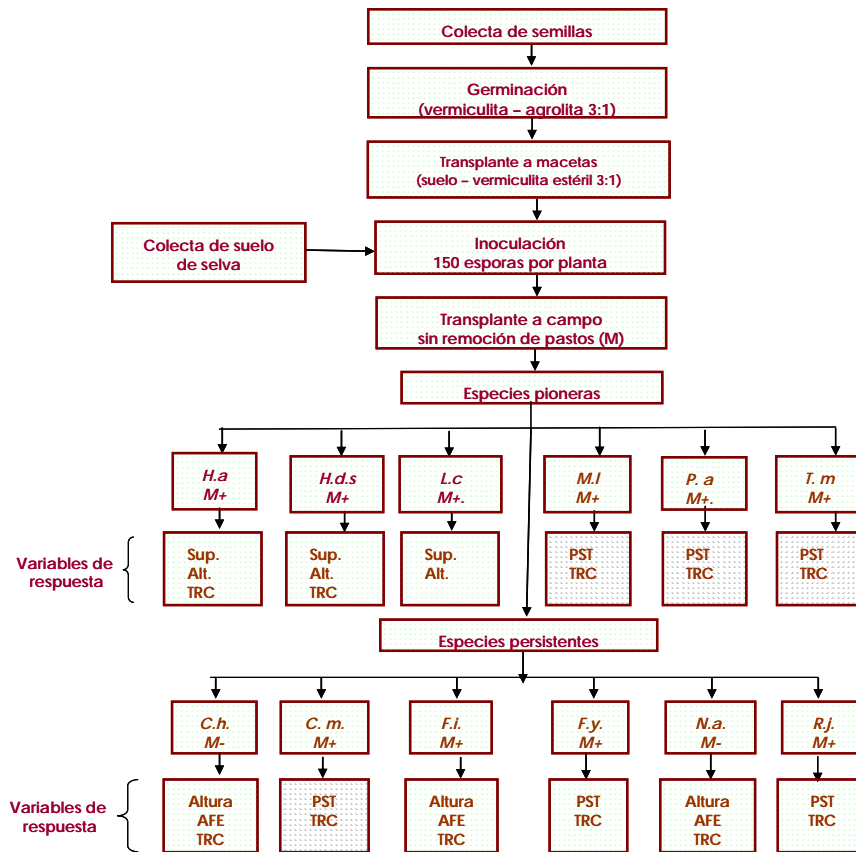


Figura 30. Modelo general para la restauración ecológica (modificado de Castillo, 2003).



M+ = Con inóculo

M- = Sin inóculo

Especies pioneras

H.a = *Heliocarpus appendiculatus* Q
H.d = *Heliocarpus donnell-smithii* Q
L.c = *Lonchocarpus cruentus* Q
M.l = *Myriocarpa longipes* A
P.a = *Piper auritum* A
T.m = *Trichospermum mexicanum* A

Especies persistentes

C.h = *Cocoloba hondurensis* P
C.m = *Cordia megalantha* A
F.i = *Ficus insipida* P
F.y = *Ficus yoopenensis* A
N.a = *Nectandra ambigens* P
R.j = *Rollinia jimenezii* A

Alt = Altura
AFE = Área foliar específica
PST = Peso seco total
Sup = Supervivencia
TRC = Tasa relativa de crecimiento

A = Álvarez-Sánchez *et al.*, (datos no publicados)
M = Meli (2004)
P = Peña (2005)
Q = Especies utilizadas en este estudio

Figura 31. Diagrama de flujo de la intervención técnica para la restauración de Los Tuxtlas. Las letras mayúsculas señaladas al final de cada especie, indican que se propone utilizarlas de acuerdo a los autores señalados.

12. Conclusiones

- La inoculación con HMA favorece la supervivencia de *H. donnell-smithii* durante los primeros seis meses después del transplante.
- Las dos especies de *Heliocarpus* presentan un mayor crecimiento si se les planta en zonas abiertas.
- Se recomienda inocular con HMA, ya que favorece la supervivencia de *H. donnell-smithii* durante los primeros 6 meses y el crecimiento de *H. appendiculatus*.
- *L. cruentus* presentó una supervivencia de 80 % en promedio, por lo que se recomienda en los proyectos de restauración.
- Los porcentajes de colonización por HMA fueron bajos, aún así, la inoculación favoreció el crecimiento y la supervivencia.
- Es importante plantar especies pioneras, seguidas por especie persistentes para garantizar el éxito de la restauración de ecosistemas tropicales.
- Es necesario hacer más estudios con diferentes especies tropicales, principalmente con alguna utilidad económica, tanto pioneras como persistentes para poder hacer un diagnóstico eficaz y utilizar esa información en la solución de problemas de restauración de las selvas.

13. Literatura citada

- Ackerly, D.D., Bazzaaz, F.A. 1995. Leaf dynamics, self-shading and carbon gain in seedlings of a tropical pioneer tree. *Oecologia*. 101: 289-298
- Allen, B.E., Allen, M.F., Egerton-Warburton, L., Corkidi, L., Gómez-Pompa, A. 2003. Impacts of early and late seral mycorrhizae during restoration in seasonal tropical forest, México. *Ecological Application* 13: 1701-1717.
- Allen, M.F., Allen, B.E., Gómez-Pompa, A. 2005. Effects of Mycorrhizae and Nontarget Organisms on Restoration of a Seasonal Tropical Forest in Quintana Roo, Mexico: Factors Limiting Tree Establishment. *Restoration Ecology*. 13 (2): 325-333.
- Allsopp, N., Stock, W.D. 1994. VA mycorrhizal infection in relation to edaphic characteristics and disturbance regime in three lowland plant communities in the south-western Cape, South Africa. *Journal of Ecology* 82: 271-279.
- Álvarez-Sánchez, J., Naranjo, E. (eds.).2003. *Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México*. Instituto de Ecología, A.C., Instituto de Biología, Facultad de ciencias, UNAM. México.
- Arriaga, M., Cervantes, G.V., Vargas-Mena, 1994.A. *Manual de reforestación con especies nativas: Colecta y preservación de semillas, propagación y manejo de plantas*. SEDESOL, Instituto Nacional de Ecología, UNAM, Facultad de Ciencias. México, D. F.
- Baylis, G.T.S. 1975. The magnolioid mycorrhiza and mycotrophy in root systems derived from it. En: F.E. Sanders, B. Mosse and P.B. Tinker (eds), *Endomycorrhizas*. Academic Press. New York. pp. 373-389.
- Begon, M., Harper, J.L., Townsend, C.P. 2001. *Ecology: Individuals, populations and communities*. Segunda edición, Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- Bloom, A.J., Chapin III, F.S., Mooney, H.A. 1985. Resource limitation in plants - an economic analogy. *Annual review of ecology and systematics*. 16: 363-392.
- Bongers, F., Popma, J., Meave del castillo, J. Carabias, J. 1998. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, México. En: Bongers, F. y Popma, J. (editores). *Trees and gaps in a mexican tropical rain forest*. pp. 15-40.

- Brooks, T.M., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Da Fonseca, G.A.B., Rylands, A.B., Konstant, W.R., Flick, P., Pilgrim, J., Oldfield, S., Magin, G., Hilton-Taylor, C. 2002. Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology* 16 (4): 909-923.
- Camargo-Ricalde, S.L. 2002. Dispersal, distribution and establishment of arbuscular mycorrhizal fungi: a review. *Boletín Sociedad Botánica de México*. 71: 33-44.
- Campos, A. 1998. El suelo. En: Guevara, S.S., Laborde, D.J., Sánchez-Ríos, G. (eds). LOS TUXTLAS El paisaje de la sierra. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz, México. pp. 181.
- Carey, P., Fitter, A., Watkinson, A.. 1992. A field study using the fungicide benomyl to investigate the effect of mycorrhizal fungi on plant fitness. *Oecologia* 90(4): 550-555.
- Carpenter, F.L., Nichols, J.D., Pratt, R.T., Young, K.C. 2004. Methods of facilitating reforestation of tropical degraded land with the native timber tree, *Terminalia amazonia*. *Forest Ecology and Management*. 202: 281-291.
- Castillo, A. 2003. Comunicación para el manejo de ecosistemas. *Tópicos en Educación Ambiental* 3: 58-71
- Castillo-Campos, G., Laborde, D.J. La Vegetación. En: Guevara, S.S., Laborde, D. J., Sánchez-Ríos, G. 2004. (eds). LOS TUXTLAS El paisaje de la sierra. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz, México. Pp. 231-241.
- Cuenca, G., de Andrade, Z. y Escalante, G. 1998. Arbuscular mycorrhizae in the rehabilitation of fragile degraded tropical lands. *Biol. Fertil. Soils*. 26: 107-111.
- Challenger, A. 1998. utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. CONABIO. México. Pp. 295-359. En: Ricaño, R. A.2003. Estudio ecofisiológico de las primeras etapas del establecimiento de dos especies de *Heliocarpus*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Clark, D.A., Clark, D.B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs*. 62: 315-344.
- Dalling, J.W., Winter, K.B., Hubbell, S.P. 2004. Variation in growth responses of Neotropical pioneers to simulated forest gaps. *Functional Ecology*. 18: 725-736.
- Daniels, H.B.A., Skipper H.D. 1982. Methods for the recovery and quantitative estimation of propagules from soil. En: Schenck, N.C. (editor). *Methods and*

- principles of mycorrhiza research. American Society for Phytopathology, St. Paul, Minn, pp. 29-37.
- Davies Jr., F.T., Potter, J.R., Linderman, R.G. 1992. Mycorrhiza and repeated drought exposure affect drought resistance and extraradical hyphae development of pepper plants independent of plant size and nutrient content. *Journal of Plant Physiology*. 139: 289-294.
- Didham, R.K., Lawton, J.H. 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica*. 31: 17-30.
- Dirzo, R. 1991. Rescate y restauración ecológica de la selva de Los Tuxtlas. *Ciencia y desarrollo*. 97: 33-45.
- Ehrenfeld, J.G. 2000. Defining the limits of restoration: the need for realistic goals. *Restoration Ecology*, 8: 2-9.
- Duponnois, R., Plenchette, C., Bâ, A.M. 2001. Growth stimulation of seventeen fallow leguminous plants inoculated with *Glomus aggregatum* in Senegal. *European Journal of Soil Biology* 37: 181-186.
- Eriksson, A. 2001. Arbuscular mycorrhiza in relation to management history, soil nutrients and plant species diversity. *Plant Ecology*. 155: 129-137.
- Faber B.A., Zasoski, R.J., Munns, D.N., Shackel, K. 1991. A method for measuring Hyphal nutrient and water uptake mycorrhizal plants. *Canadian Journal of Botany*. 69: 87-94.
- Fahring, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 487-515.
- Fisher, L. 1995. Global solutions, local realities: the Tropical Forestry Action Plan. *Management of tropical forests*. pp. 307-318
- Fitter, A.H., Garbaye, J. 1994. Interactions between mycorrhizal fungi and other soil organisms. *Plant and Soil* 159: 123-132.
- Flores, C., Cuenca, G. 2004. Growth and mycorrhizal dependency of the pioneer species and pollenectarizing *oyedaea verbesinoides*, asteraceae | [Crecimiento y dependencia micorrízica de la especie pionera y polenectarífera *oyedaea verbesinoides* (Tara Amarilla), asteraceae]. *Interciencia*. 29: 632-637.

- Flores-Delgadillo, L., Sommer-Cervantes, I., Alcalá-Martínez, J.R., Álvarez-Sánchez, J. 1999. Estudio morfogenético de algunos suelos de la región de los Tuxtlas, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 16: 81-88.
- Fox, B.J., Taylor, J.E., Fox, M.D., Williams, C. 1997. Vegetation changes across edges of rainforest remnants. *Biological Conservation*. 82: 1-13.
- GEA (Grupo de Estudios Ambientales A.C.). 1993. El proceso de evaluación rural participativa: una propuesta metodológica. Programa de Manejo Participativo de Recursos Naturales. Cuaderno No. 1. México D.F. En: Castillo, A. Comunicación para el manejo de ecosistemas. *Tópicos en Educación Ambiental* 3: 58-71
- Granados, S.D., López, R.G. 2000. Sucesión ecológica. Dinámica del ecosistema. Universidad Autónoma Chapingo. pp. 105-112.
- Grau, H.R. 2004. Landscape context and local-scale environment influence regeneration of pioneer tree species in treefall gaps. *Biotropica*. 36: 52-59.
- Gehring, C.A. 2003. Growth responses to arbuscular mycorrhizae by rain forest seedlings vary with light intensity and tree species. *Plant Ecology* 167: 127-139.
- Gehring, C.A. 2004. Seed reserves and light intensity affect the growth and mycorrhiza development of the seedlings of an Australian rain-forest tree. *Journal of Tropical Ecology* 20: 345-349.
- Guadarrama, P. y Álvarez-Sánchez, F. J. 1999. Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different environments in a tropical rain forest, Veracruz, México. *Mycorrhiza*, 8: 267-270.
- Guadarrama, P., Álvarez-Sánchez, F.J., Briones, O. 2004. Seedling growth of two pioneer tropical tree species in competition: The role of arbuscular mycorrhizae. *Euphytica*, 138: 1-9.
- Guadarrama, P., Álvarez-Sánchez, F. J., Estrada-Torres, A. 2004. Phosphorus dependence in seedling of a tropical pioneer tree: the role of arbuscular mycorrhizae. *Journal of Plant Nutrition*, 27: 1-16.
- Guevara, S.J., Laborde, D., Liesenfeld, Barrera, O. 1997. Historia natural de los potreros de los Tuxtlas, Veracruz. En: Soriano González, F., Dirzo, R., Vogt, R. (eds) "Historia natural de los Tuxtlas". CONABIO, Instituto de Biología, Centro de Ecología, UNAM, México.

- Guevara, S.S., Laborde, D.J., Sánchez-Ríos, G. 2004. (eds). LOS TUXTLAS El paisaje de la sierra. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz, México.
- Guevara, S., Purata, S.E., Van Der Maarel, E. 1986. The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. *Vegetatio*. 66: 77-84.
- Harley, J. L. y Smith, S.E. 1984. Mycorrhizal symbiosis. 2ª impresión. Academic Press, Londres, Gran Bretaña. pp. 4-33.
- Higgs, E.S. 1997. What is Good Ecological Restoration?. *Conservation Biology*. 11: 338-348.
- Huante, P., Rincón, E., Acosta, I. 1995. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. *Functional Ecology*. 9: 849-858.
- Huante, P., Rincón, S., Chapin III, F.S. 1998. Foraging for nutrients, responses to changes in light, and competition in tropical deciduous tree seedlings. *Oecologia*. 117: 209-216.
- Hobbs, R.J. 2005. The future of restoration ecology: Challenges and opportunities. *Restoration Ecology*. 13: 239-241.
- Holling, C.S. (Editor). 1978. Adaptive Environmental Assessment and Management. Wiley, London.
- Hubbell, S.P., Foster, R.B. 1987. La estructura espacial a gran escala de un bosque neotropical. *Revista de Biología Tropical*. 35: 7-22.
- Hughes, R.F., Kauffman, V., Jaramillo, V. 2000. Ecosystem-scale impacts of deforestation and land use in a humid tropical region of Mexico. *Ecological Applications* 10 (2): 515-527.
- Hunt, R. 1982. Plant Growth Curves. The Functional Approach to Plant Growth Analysis. Edward Arnold, London.
- Husband R., Allen, H.E., Young, W.J.P. 2002. Temporal variation in the arbuscular mycorrhizal communities colonizing seedlings in a tropical forest. *FEMS Microbiology Ecology*. 42: 131-136.
- Ibarra, G. 1985. estudios preliminares de la flora leñosa de la estación biológica tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis Biólogo. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Janos, D.P. 1980. Mycorrhiza influence tropical sucesion. *Biotropica*. 12: 56-64.

- Jasper, D.A., Abbott, L.K., Robson, A.D. 1991. The effect of soil disturbance on vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soils from different vegetation types. *New Phytologist*. 118: 471-476.
- Johnson, N., Cabarle, B. 1993. Surviving the cut. En: World resources institute (ed.). *Surviving the cut: natural forest management in the humid tropics*: 71 p.
- Kiers, E.T., Lovelock, C.E., Krueger, E.L., Herre, E.A. 2000. Differential effects of tropical arbuscular mycorrhizal fungal inocula on root colonization and tree seedling growth: implications for tropical forest diversity. *Ecology Letters*, 3: 106-113.
- Kitajima, K. and Fenner, M. 2000. Seedling regeneration ecology. Pp. 331-360. In: Fenner, M. (ed.) *Seeds: Ecology of Regeneration in Plant Communities*. 2nd ed. CAB International, Wallingford.
- Loik, M.E., Holl, K.D. 1999. Photosynthetic responses to light for rainforest seedlings planted in abandoned pasture, Costa Rica. *Restoration Ecology*. 8: 382-391.
- Lovelock, C.E., Andersen, K., Morton, J.B. 2003. Arbuscular mycorrhizal communities in tropical forest are affected by host tree species and environment. *Oecologia*, 135: 268-279.
- Lovera, M., Cuenca, G. 1996. Arbuscular mycorrhizal infection in Cyperaceae and Gramineae from natural, disturbed and restored savannas in La Gran Sabana, Venezuela. *Mycorrhiza*. 6: 111-118.
- Ludwig, J., Wiens, J., Tongway, D.J. 2000. A scaling rule for landscape patches and how it applies to conserving soil resources in Savannas. *Ecosystems* 3 (1): 84-97.
- Manjunath, A., Habte, M. 1991. Relationship between mycorrhizal dependency and rate variables associated with P uptake, utilization and growth. *Communications in Soil Science & Plant Analysis* 22: 1423-1437.
- Martínez-Garza, C., Howe, H.F. 2003. Restoring tropical diversity: beating the time tax on species loss. *Journal of Applied Ecology*. 40: 423-429.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: Gómez-Pompa, A., Amo, R.S. (editores). *Investigaciones sobre la regeneración de las selvas altas en Veracruz, México*. Instituto Nacional De Investigaciones Sobre Recursos Bióticos Xalapa, Veracruz, México. Alhambra Mexicana. Volumen II. México. pp. 191-239.

- Masera, O.M., Ordoñez, R., Dirzo, R. 1997. Carbon Emissions from Mexican forests: Current situation and long term scenarios. *Climatic Change*. 35: 265-295.
- Meli, P. 2004. Recolonización de potreros abandonados. Un caso de estudio de restauración en la selva de los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de maestría (restauración ecológica). Instituto de Ecología, UNAM.
- Miranda, F., Hernández, -X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 29: 20-179.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: Implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10 (2): 58-62.
- Núñez-Castillo, O., Álvarez-Sánchez, F.J. 2003. Arbuscular mycorrhizae of the palm *Astrocaryum mexicanum* in disturbed and undisturbed stands of a Mexican tropical forest. *Mycorrhiza*. 13: 271-276.
- Núñez-Farfán, J. 1985. Aspectos ecológicos de especies pioneras en la selva húmeda. Tesis Biólogo. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Núñez-Farfán, J., Dirzo, R. 1997. *Heliocarpus appendiculatus* (Jonote). En: González, E. Dirzo, R., Voght, R. (eds). *Historia Natural de los Tuxtlas*. UNAM. México. pp. 119-122.
- Onguene, N.A.a., Kuyper, T.W.b. 2005. Growth response of three native timber species to soils with different arbuscular mycorrhizal inoculum potentials in South Cameroon: Indigenous inoculum and effect of addition of grass inoculum. *Forest Ecology and Management*. 210: 283-290.
- Penington, T.D., Sarukhán, J. 1998. Árboles tropicales de México: manual para la identificación de las principales especies. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ecología. Fondo de Cultura Económica. México. pp. 180-181.
- Peña, B.J.C. 2005. Efecto de los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en el crecimiento y supervivencia de plántulas de especies persistentes en el borde de una selva tropical húmeda. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Phillips, J.M., Hayman, D.S. 1970. Improved procedures for clearing roots staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Trans Br Mycol Soc* 55: 159-161.
- Peterson, R.L., Piche, Y., Plenchette, C. 1984. Mycorrhizae and their potential use in the agricultural and forestry industries. *Biotechnology Advances* 2: 101-120.

- Pyke, D.A., Thompson, J.N. 1986. Statistical analysis of survival and renewal rate experiments. *Ecology*, 67: 240-245.
- Ramírez-Gerardo, M., Álvarez-Sánchez, J., Guadarrama, C.P., Sánchez-Gallén, I. 1997. Estudio de hongos micorrizógenos arbusculares bajo árboles remanentes en un pastizal tropical. *Boletín de la Sociedad Botánica México*, 61: 15-20.
- Requena, N., Pérez-Solís, E., Azcón-Aguilar, C., Jeffries, P., Barea, J-M. 2001. Management of indigenous plant-microbe symbioses aids restoration of desertified ecosystems. *Applied and Environmental Microbiology*. 67: 495-498.
- Ricaño, R.A. 2004. Estudio ecofisiológico de las primeras etapas del establecimiento de dos especies de *Heliocarpus*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Rico, B.M. 1972. estudio de la sucesión secundaria en la estación Biológica de los Tuxtlas. Tesis Biólogo. Facultad de Ciencias. UNAM. En: Ricaño, R.A. Estudio ecofisiológico de las primeras etapas del establecimiento de dos especies de *Heliocarpus*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Rincón, E., Huante, P. 1993. Growth responses of tropical deciduous tree seedlings to contrasting light conditions. *Trees*. 7:202-207.
- Rodríguez-Echeverría, S., Pérez-Fernández, M.A. 2005. Potential use of Iberian shrubby legumes and rhizobia inoculation in revegetation projects under acidic soil conditions. *Applied Soil Ecology* 29: 203-208.
- Rzedowski, J. 1994. Vegetación de México. Limusa, Noriega Editores, México. pp. 159.
- Sánchez-Gallén I., Guadarrama, P. 2000. Influencia de la micorriza arbuscular en el crecimiento de plántulas de la selva húmeda tropical de los Tuxtlas, Veracruz. En: Alarcón, A., Ferrera-Cerrato (editores). *Ecología, Fisiología y Biotecnología de la Micorriza Arbuscular*. IRENAT-Colegio de Postgraduados. Montecillo. Mundi Prensa. México. pp. 69-77.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J., Margules C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*. 5:18-32.
- Sauvé, L. 1999. La educación ambiental entre la modernidad y la posmodernidad: en busca de un marco de referencia educativo integrador. *Tópicos en Educación Ambiental* 1: 7-25. En: Castillo, A. *Comunicación para el manejo de ecosistemas*. *Tópicos en Educación Ambiental* 3: 58-71

- SER (Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group). 2004. The SER Primer on Ecological Restoration. (www.ser.org)
- Siqueira, J.O., Carneiro, M.A.C., Curi, N., da Silva, R.S.C., Davide, A.C. 1998. Mycorrhizal colonization and mycotrophic growth of native woody species as related to successional groups in Southeastern Brazil. *Forest Ecology and Management*, 107: 241-252.
- Siqueira, J.O., Saggin-Júnior, O.J. 2001. Dependency on arbuscular mycorrhizal fungi and responsiveness of some Brazilian native woody species. *Mycorrhiza*, 11: 245-255.
- Skoglund, J. 1992. The role of seed banks in vegetation dynamics and restoration of dry tropical ecosystems. *Journal of Vegetation Science*. 3: 357-360.
- Smith, E.S., Read, D.J. 1997. *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press. San Diego.
- Soto, M., Gama L. 1997. Climas. En: González, S.E., Dirzo, R. y Vogt R.C. (editores). *Historia natural de Los Tuxtlas*. UNAM-CONABIO, México, D.F., pp. 7-23.
- Stegemann, J. Timm, C., Küppers, M. 1999. Simulation of photosynthetic plasticity in response to highly fluctuating light: An empirical model integrating dynamic photosynthetic induction and capacity. *Trees-Structure and Function*. 14: 145-160.
- Suding, K.N., Gross, K.L., Houseman, G.R. 2004. Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 46-53.
- Tlusty, B., Grossman, J.M., Graham, P.H. 2004. Selection of rhizobia for prairie legumes used in restoration and reconstruction programs in Minnesota. *Canadian Journal of Microbiology*. 50: 977-983.
- Toledo, V.M. 2004. La ecología rural. *Ciencia y Desarrollo*. 30: 36-43. En: Castillo, A. *Comunicación para el manejo de ecosistemas. Tópicos en Educación Ambiental* 3: 58-71.
- Vázquez-Yanes, C.A., Orozco-Segovia, A. 1982. Seed germination of a tropical rain forest pioneer tree (*Heliocarpus donnell-smithii*) in response to diurnal fluctuation of temperature. *Physiol. Plant*. 56: 295-298. En: Ricaño, R.A. *Estudio ecofisiológico de las primeras etapas del establecimiento de dos especies de Heliocarpus*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Vázquez-Yanes, C., A. Batis. 1996. la restauración de la vegetación, árboles exóticos vs árboles nativos. *Revista ciencias*, núm. 43. En: Ricaño, R. A. *Estudio*

- ecofisiológico de las primeras etapas del establecimiento de dos especies de *Heliocarpus*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Wang, B. –Y.a., Feng, Y. –L.a b. 2005. Effects of growth light intensities on photosynthesis in seedlings of two tropical rain forest species. *Acta Ecologica Sinica* .25: 23-30.
- Withbeck, J.L. 2001. Effects of light environment on vesicular-arbuscular mycorrhiza development in *Inga leiocalycina*, a tropical wet forest tree. *Biotropica*. 33: 303-311.
- Witmore, T. C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. En: Laurance, W. F. y Bierregaard, R. O. Jr. (editores). *Tropical forest remnants. Ecology, management and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Estados Unidos. pp. 3-12.
- Withmore, T.C., J.A. 1992. Deforestation and species extinction in tropical moist forests *Tropical deforestation and species extinction*. pp. 1-14.
- Zangaro, W., Bononi, V.L., Trufen, S.B. 2000. Mycorrhizal dependency, inoculum potential and habitat preference of native woody species in South Brazil. *Journal of Tropical Ecology*. 16: 603-622.
- Zar, J.H. 1999. *Bioestatistical Analysis*. Prentice Hall, London, UK, 663 pp.

Apéndice 1. Resultados de las diferentes variables para las tres especies en selva.

Ambiente	Selva									
Especie	<i>Heliocarpus appendiculatus</i>			<i>Heliocarpus donnell-smithii</i>			<i>Lonchocarpus cruentus</i>			
Variable/Tratamiento	E	ER	M-	E	ER	M-	E	ER	M-	
Supervivencia (total/ %)	2 / 5	1 / 2.5	3 / 7.5	4 / 10	2 / 5	2 / 5	31 / 77.5	34 / 85	32 / 80	
Altura (cm)	45.5	22.5	53.12	18.5	13.5	111.5	33,39	34,84	30,86	
Diámetro a la altura del pecho (cm)	0.83	0.78	0.56	0.18	0.25	1.31	0.58	0.52	0.45	
PST (g)	17.09	0.74	1.07	0.38	0.09	9.88	5.27	4.75	2.56	
R/V	0.83	1.03	0.47	0.80	0.86	0.57	1.01	1.15	1.41	
ÁF (cm ²)	3635.49	179.74	169.5	94.36	53.25	1788.3 9	269.44	266.87	389.33	
PAF (cm ² g ⁻¹)	216.44	240.29	267.58	.055	.055	.054	94.25	106.26	90.62	
ÁFE (cm ² g ⁻¹)	354.14	340.41	84.07	20.44	-1.66	3.25	269.44	266.87	389.33	
TAN (gcm ² día ⁻¹)	-2485.03	-2,00	-2.30	-1.69	-0.73	-59.42	-3126.45	-5000.53	-2106.33	
TRC (gg ⁻¹ día ⁻¹)	0.0034	0.0061	0.0089	-0.0025	-0.0043	0.0041	1.0777	1.0674	1.5573	
Colonización micorrízica (%) a los 120 días	Total	1.83	6.04	3.62	0	1.78	6.68	2.78	7.23	6.01
	Hifas	1.83	6.04	2.57	0	1.33	5.45	2.55	6.17	5.3
	Vesículas	0	0	1.05	0	0	1.23	0.23	0.83	0.55
	Ovillos	0	0	0	0	0.45	0	0	0.23	0.16
Colonización micorrízica (%) a los 240 días	Total	0	27.5	17.01	36.19	8.92	18.79	22.15	13.81	20.11
	Hifas	0	27.5	13.06	10.34	8.92	16.65	15.55	8.41	11.93
	Vesículas	0	0	3.48	5.17	0	1.67	6.16	4.75	8.03
	Ovillos	0	0	0.49	20.68	0	0.47	0.44	0.12	0.15

PST= Peso seco total

R/V = Raíz/Vástago

AF = Área foliar

PAF= Proporción de área foliar

ÁFE= Área foliar específica

TAN= Tasa de asimilación neta

TRC= Tasa relativa de crecimiento

Apéndice 2. Resultados de las diferentes variables para las tres especies en potrero

Ambiente		Potrero								
Especie		<i>Heliocarpus appendiculatus</i>			<i>Heliocarpus donnell-smithii</i>			<i>Lonchocarpus cruentus</i>		
Variable/Tratamiento		E	ER	M-	E	ER	M-	E	ER	M-
Supervivencia (total/ %)		14 / 70	11 / 55	12 / 60	10 / 50	5 / 25	9 / 45	19 / 95	18 / 90	18 / 90
Altura (cm)		192.68	189.38	153.09	180.11	130.06	158.24	100.1	111.27	114.81
Diámetro a la altura del pecho (cm)		2.97	3.26	2.04	2.64	1.85	2.48	1.50	1.55	1.87
PST (g)		149.86	155.39	83.52	79.09	39.74	104.84	84.90	69.07	82.38
R/V		0.33	0.38	0.37	0.33	0.38	0.32	1.64	0.81	0.82
ÁF (cm ²)		20062.06	23292.82	9675.93	10747.13	7198.22	18843.16	242.91	281.28	199.89
PAF (cm ² g ⁻¹)		158.59	173.90	136.60	148.69	189.13	235.85	144.69	160.94	130.30
ÁFE (cm ² g ⁻¹)		255.53	265.86	207.49	-176.04	2.58	2.80	242.91	281.28	199.89
TAN (gcm ² día ⁻¹)		-8311.45	-1522.14	-42.74	-228.97	-228.90	-19.85	-49781.40	-76868.52	-82690.98
TRC (gg ⁻¹ día ⁻¹)		0.0107	0.0130	0.0119	0.0001	0.0039	0.0001	0.9716	1.1251	0.7574
Colonización micorrízica (%) a los 120 días	Total	4.46	2.83	2.08	1.07	10	0.92	1.75	4.98	0.66
	Hifas	4.03	2.83	2.08	0.74	10	0.92	1.46	4.43	0.33
	Vesículas	0.43	0	0	0.33	0	0	0.29	0	0
	Ovillos	0	0	0	0	0	0	0	0.55	0.33
Colonización micorrízica (%) a los 240 días	Total	20.48	24.41	9.84	15.80	14.25	13.01	14.89	5.98	11.95
	Hifas	19.22	22.37	9.09	12.79	13.70	13.01	6.16	4.75	8.03
	Vesículas	1.26	2.04	0.75	2.77	0.17	0	8.35	0.91	3.71
	Ovillos	0	0	0	0.24	0.38	0	0.38	0.32	0.21

PST= Peso seco total

R/V = Raíz/Vástago

AF = Área foliar

PAF= Proporción de área foliar

ÁFE= Área foliar específica

TAN= Tasa de asimilación neta

TRC= Tasa relativa de crecimiento