



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**Efecto de los hongos micorrizógenos  
arbusculares sobre el crecimiento y  
potencial osmótico de dos especies  
arbóreas tropicales**

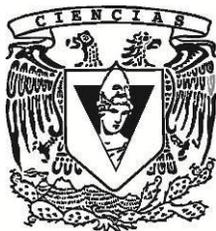
**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**BIÓLOGO**

**P R E S E N T A:**

**NÉSTOR CHAVARRÍA RODRÍGUEZ**



**DIRECTOR DE TESIS:  
Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez**

**2012**



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.

# ÍNDICE

<b>1. Resumen</b> .....	<b>1</b>
<b>2. Introducción</b> .....	<b>3</b>
2.1 Selva húmeda .....	3
2.2 Rizósfera .....	4
2.3 Micorriza .....	6
2.4 Hongos Micorrizógenos Arbusculares .....	7
2.2 HMA y relaciones hídricas .....	8
<b>3. Antecedentes</b> .....	<b>10</b>
3.1 HMA en las selvas húmedas.....	10
<b>4. Objetivos</b> .....	<b>12</b>
4.1 Objetivo general .....	12
4.1 Objetivos particulares .....	12
<b>5. Hipótesis</b> .....	<b>13</b>
<b>6. Método</b> .....	<b>14</b>
6.1 Zona de estudio .....	14
6.2 Especies .....	16
6.3 Germinación .....	18
6.4 Trasplante a maceta e inoculación .....	19
6.5 Trasplante a campo y descripción de sitios .....	19
6.6 Diseño experimental .....	20
6.7 Variables.....	20

6.8 Potencial osmótico .....	22
6.9 Análisis de datos .....	23
<b>7. Resultados .....</b>	<b>24</b>
7.1 Supervivencia .....	24
7.2 Altura .....	24
7.3 Tasa Relativa de Crecimiento en altura .....	27
7.4 Diámetro .....	30
7.5 Peso Seco Total .....	33
7.6 Tasa Relativa de Crecimiento en biomasa .....	35
7.7 Cociente Raíz/Vástago .....	36
7.8 Proporción de Área Foliar .....	37
7.9 Área Foliar Específica .....	38
7.10 Tasa de Asimilación Neta .....	39
7.11 Potencial Osmótico .....	40
<b>8. Discusión.....</b>	<b>42</b>
8.1 Supervivencia y crecimiento vegetal.....	42
8.1 Estado hídrico de las plantas.....	45
<b>9. Conclusiones.....</b>	<b>47</b>
<b>10. Literatura citada.....</b>	<b>48</b>

## 1. RESUMEN

El estudio de la influencia de los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) sobre la planta hospedera frecuentemente se ha dirigido en esta asociación mutualista hacia observar los beneficios para el hospedero en términos de los incrementos en el crecimiento (altura y producción de biomasa), así como en la supervivencia. Sin embargo, aún son pocos los estudios que se han centrado en registrar el desempeño del hospedero con base en variables de respuesta ecofisiológicas, como el potencial osmótico foliar, enfoque principal del presente trabajo y que explica las demandas hídricas de las plantas en condiciones de estrés. Para esto se consideraron dos especies arbóreas con historias de vida contrastantes de una selva húmeda de Los Tuxtlas, Veracruz: *Poulsenia armata* (tolerante a la sombra) y *Trema micrantha* (demandante de luz). Se trasplantaron a dos sitios, también contrastantes, selva no perturbada y potrero, con 30 plántulas por tratamiento y por sitio, con un total de 240 plántulas. Los tratamientos fueron: a) inóculo nativo de la selva (M+) y b) sin inóculo (M-). Se realizaron muestreos cada dos meses, a partir de agosto de 2010. Se cosecharon cinco réplicas por tratamiento por sitio, analizándose la supervivencia, altura al meristemo, diámetro del tallo, potencial osmótico, peso seco total (PST), tasa relativa de crecimiento en altura y biomasa (TRC), cociente raíz/vástago (R/V), proporción de área foliar (PAF), área foliar específica (AFE), y tasa de asimilación neta (TAN). Los resultados mostraron una respuesta positiva a la inoculación (M+) en el potencial osmótico en las plantas dentro del potrero, presentando en promedio valores menos negativos ( $F_{1,64} = 15.102$ ;  $p < 0.01$ ), sin observarse diferencias entre especies. En cuanto al crecimiento en altura de las plantas en este sitio, los valores más elevados se observaron en el tratamiento M+ en *T. micrantha* ( $F_{1,580} = 29.08$ ;  $p < 0.01$ ); asimismo, en la parcela de selva, *P. armata* M- en promedio presentó valores mayores en altura ( $F_{1,320} = 22$ ;  $p < 0.01$ ). Este comportamiento se observó también para la TRC en ambos sitios. *T. micrantha* no sobrevivió en la selva bajo dosel. El ANOVA para diámetro del tallo mostró diferencias significativas en ambos sitios, siendo *T. micrantha* M+ (en potrero) el tratamiento con mayores valores ( $F_{1,580} = 8.25$ ;  $p < 0.01$ ) y en selva *P. armata* M+ ( $F_{1,320} = 7.25$ ;  $p < 0.01$ ). En cuanto al PST y TRC en biomasa dentro del potrero, no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos pero sí entre especies,

siendo mayor para *T. micrantha*. Las diferencias significativas registradas para el cociente R/V fueron para *P. armata* en potrero ( $F_{1,64} = 23.91$ ;  $p < 0.01$ ). En este mismo sitio, las plantas con PAF mayores en promedio ( $F_{1,76} = 13$ ;  $p < 0.01$ ) fueron de *T. micrantha*, sin importar el factor inóculo inicial. Por último, los valores de TAN mayores se encontraron en el potrero para *T. micrantha* ( $F_{1,16} = 15.27$ ;  $p < 0.01$ ), sin encontrarse diferencias para el tratamiento de inoculación. Los resultados muestran que la inoculación con HMA mejora el estado hídrico de las plantas, confiriéndoles un mejor estado hídrico y desarrollo, lo cual tiene repercusiones en el aumento de la probabilidad de su establecimiento.

## **2. INTRODUCCIÓN**

### **2.1 Selva húmeda**

La selva húmeda es uno de los principales tipos de vegetación del planeta (Richards, 1996). Es un bioma altamente higrófilo y esencialmente ecuatorial. Fisonómicamente, presenta características propias como un dosel cerrado, árboles de 25 m de altura o más con hojas perennes, y abundancia de trepadoras leñosas de tallo grueso, arbustos, herbáceas y epífitas (Turner, 2001).

El número de especies arbóreas reportadas en este tipo de vegetación es mayor que en cualquier otro; se presenta mayor diversidad de especies herbáceas (30%), seguida de las trepadoras (19%), arbustos (18%), árboles (17%) y por último las epífitas (16%) (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997). Existen dos grandes grupos de especies arbóreas clasificados ecológicamente de acuerdo a sus historias de vida: las tolerantes a la sombra y las demandantes de luz (Martínez-Ramos, 1985). Las demandantes de luz también llamadas pioneras, completan su ciclo de vida únicamente en claros, desarrollándose en estos sitios desde semilla, donde germinarán estimuladas por las condiciones de alta luminosidad y altas temperaturas. Asimismo presentan una mayor velocidad de crecimiento en comparación con las especies tolerantes a la sombra (Martínez-Ramos, 1994). Éstas tienen un ciclo de vida largo, permanecen en la selva como plantas maduras por largos periodos de tiempo y pueden alcanzar el dosel más alto dentro de la comunidad vegetal. Estas presentan también menores tasas de crecimiento y, por lo general, son de dimensiones grandes; asimismo, germinan de forma rápida bajo condiciones de sombra (Martínez-Ramos, 1994).

La importancia de este tipo de ecosistemas se enmarca desde el ámbito ecológico, hasta el socioeconómico, ya que las selvas húmedas contienen el 50% de todas las especies conocidas (Myers, 1984) A pesar de esto, se presentan altas tasas de deforestación y sólo ocupan el 50% del área que cubrían en 1830 (Whitmore, 1998).

## 2.2 Rizósfera

La rizósfera es la zona límite entre las raíces y el suelo circundante (Hawkes *et al.*, 2007). (Fig. 1); la influencia de su actividad se extiende más allá de la propia rizósfera, manifestándose a través del paisaje, del tiempo y de los patrones de desarrollo del suelo, determinando la estructura de la comunidad vegetal considerando su composición en nutrientes y los organismos que en ella habitan que son, de manera general, poblaciones desde arqueas, bacterias y protistas, hasta de hongos y animales. La naturaleza del intercambio y transformación que realiza esta biota de los recursos como el carbono orgánico, los nutrientes minerales y el agua, determina el patrón del flujo de energía, la estructura de la comunidad y las propiedades de los ecosistemas en general (Hawkes *et al.*, 2007).

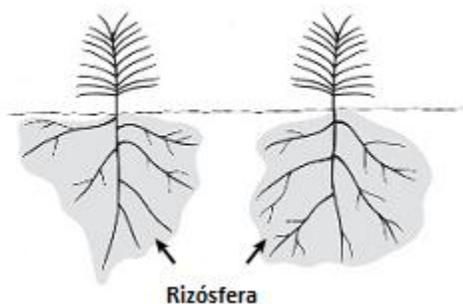


Fig. 1. Zona de contacto entre las raíces y el suelo identificada como “rizósfera”. Nótese que es una zona acotada y no un estrato completo en el suelo (modificado de Johnson y Gehring, 2007).

La influencia de la rizósfera en el ciclo de los nutrientes se da a través de un conjunto de interacciones entre las plantas y los organismos del suelo (Cheng *et al.*, 2003). Las secreciones de la raíz y la deposición de tejido muerto representan una importante fuente de carbono en el suelo (Kuzyakov y Domanski, 2000), lo que promueve la actividad microbiana y estimula la descomposición (Kuzyakov, 2010). Junto con el nitrógeno liberado de la materia orgánica, y el proveniente de las bacterias fijadoras que habitan los nódulos de las raíces y las de vida libre, estos factores contribuyen también a la acumulación de nitrógeno en la rizósfera (Frache *et al.*, 2009). Las secreciones ácidas de las raíces y microorganismos de la rizósfera pueden solubilizar iones de nutrientes de las

partículas del suelo (Landeweert *et al.*, 2001), incluyendo el fósforo (Jones, 1998). La proliferación de las raíces y los microorganismos asociados a través del suelo influyen en las propiedades físicas e hidrológicas del suelo, así como en la disponibilidad de recursos (Hinsinger *et al.*, 2009). De esta manera, el balance de la absorción competitiva de nutrientes solubles por las plantas y microorganismos frente a su liberación por descomposición, solubilización y excreciones de plantas y microorganismos, determinará la concentración de nutrientes solubles en la rizósfera (Priha y Smolander, 2003).

Las especies vegetales son importantes en la determinación de la estructura de la rizósfera incluyendo las comunidades bacterianas y fúngicas que la habitan (Stephan *et al.*, 2000), ya que componen la parte basal de las redes tróficas tan complejas que ocurren en esta zona. Moore *et al.* (2007) sugieren que la estructura fundamental de estas redes, con múltiples canales a través de los cuales la energía fluye hacia los niveles tróficos más altos; estos canales son los que mantienen su estabilidad, y pueden modificar en diferentes escalas de tiempo los patrones ecológicos y los procesos evolutivos de la comunidad. Es la estructura de la comunidad en general y no la especificidad de los miembros de la misma, lo que es relevante para la absorción de energía, función y estabilidad del ecosistema (de Ruiter *et al.*, 2005). Identificando estos patrones de flujo de energía en la rizósfera, se sugiere que los cambios en su arquitectura o alteraciones en las tasas de transferencias de nutrientes, alteran los procesos clave que impulsan el desarrollo y permanencia del ecosistema (de Ruiter *et al.*, 2005).

Cantidades significativas de productos fotosintéticos de las plantas son dirigidos hacia las raíces para su crecimiento, el cual provee una base de carbono para las especies del suelo. La rizósfera se caracteriza por un rápido y prolífico crecimiento de raíces secundarias; es el sitio de renovación de células radiculares, muerte de las raíces y exudación de compuestos de carbono químicamente simples. La magnitud y dinámica de la rizósfera se ve afectada de manera distinta por los componentes de las plantas que se encuentran en su superficie, y difiere con el tipo de especies vegetales y el ecosistema. Por ejemplo, en pastizales, el cociente raíz/vástago (R/V) es aproximadamente 1:1, lo cual contrasta marcadamente con las selvas, donde la mayoría de los fotosintatos son asignados a la parte del vástago (Jackson *et al.*, 1996).

### 2.3 Micorriza

La micorriza es una relación simbiótica mutualista entre plantas y hongos del *Phylum* Glomeromycota y algunos pertenecientes al *Phylum* Basidiomycota; estos hongos favorecen la absorción de agua y nutrientes, como fósforo y nitrógeno a la planta hospedera. En contraparte, más del 20% del carbono fijado por la planta es transferido al hongo o endófito (Parniske, 2008).

Se han reportado efectos importantes sobre las plantas atribuidos a la presencia de las micorrizas, de manera particular en el crecimiento y supervivencia de plántulas (Lu y Koide, 1994; Siqueira *et al.*, 1998; Clark y Clair, 2011), en la recuperación de especies después de una perturbación (Janos, 1996), así como en la reducción de la intensidad de competencia y recuperación de la diversidad de especies por transferencia de carbono o nutrientes entre las plantas conectadas a la red micelial (Chigineva *et al.*, 2011). Asimismo se reducen las pérdidas de nutrientes de los ecosistemas a través de su almacenamiento en biomasa viva y, por ende, pueden aumentar la productividad, estabilidad y mantenimiento de los ecosistemas (Simard *et al.*, 2002).

Los hongos micorrizógenos participan también en la descomposición de la materia orgánica del suelo mediante la liberación de enzimas; también las hifas fúngicas contribuyen a la formación del suelo, con la creación y estabilización de agregados, ya que intervienen en el entrelazamiento de las partículas del suelo para formar macroagregados (Johnson *et al.*, 2006), lo cual se ha asociado a la producción de una glicoproteína llamada glomalina (Miller y Jastrow, 2000). Esto es importante debido a que la estructura del suelo está relacionada con su fertilidad, contenido de agua, penetración de las raíces y con la erosión potencial que pudiera presentar (Miller y Jastrow, 2000).

## 2.4 Hongos micorrizógenos arbusculares

La micorriza arbuscular representa la interacción más común de las asociaciones micorrízicas y se estima que más del 80% de las plantas terrestres forman este tipo de asociación (Mohammadi *et al.*, 2008). La micorriza arbuscular (MA) tiene tres componentes importantes: la propia raíz, las estructuras del hongo dentro y entre las células de la raíz, y el micelio extrarradical en el suelo (Smith y Read, 2008). Así los Hongos Micorrizógenos Arbusculares (HMA) desempeñan un papel importante en la nutrición de las plantas, ya que son capaces de absorber nutrientes del suelo y translocarlos a la planta hospedera, principalmente fósforo y zinc. Mediante el micelio extrarradical exploran el suelo y proporcionan una superficie extensa para absorber nutrientes y agua (Bedini, 2007); a partir de la función mecánica del micelio de capilaridad. Se ha encontrado que las plantas colonizadas por los HMA incrementan su tasa de supervivencia después de ser trasplantadas debido a que mejora la nutrición y aumenta la tolerancia a diferentes tipos de estrés, como salinidad, estrés hídrico o presencia de metales pesados (Porrás-Soriano *et al.*, 2009). Además, se ha observado que proporcionan protección contra fitopatógenos, debido a cambios estructurales y fisiológicos en la parte radical (Newsham, *et al.*, 1995) así como por la ocupación de espacios en las raíces colonizadas por los HMA (Parkash, 2008).

Por otro lado, se ha demostrado en experimentos en mesocosmos que la composición de la comunidad de HMA puede determinar potencialmente la estructura de la comunidad vegetal debido a que las especies de HMA establecen una complementariedad funcional con grupos grupos de plantas de manera distinta (van der Heijden *et al.*, 1998), influyendo también en su productividad (Klironomos, 2002; van der Heijden *et al.*, 2006).

## 2.5 HMA y relaciones hídricas planta-hongo-suelo

El crecimiento vegetal es afectado por cuatro factores físicos (impedancia mecánica, agua, aireación y temperatura); el agua se considera de los más importantes (Kirkham, 1973). La cantidad de agua disponible influye en la mayoría de los procesos fisiológicos de las plantas, como la fotosíntesis, la formación de compuestos químicos, la división y elongación celular, el transporte de nutrientes esenciales y la termorregulación foliar. Tales procesos pueden afectar el crecimiento de las plantas dependiendo de su estado hídrico (Taiz y Zeiger, 2006). Para conocer cuantitativamente cómo es dicho estado, se utiliza el potencial hídrico ( $\Psi$ ). Este concepto derivado del campo de la termodinámica, indica el estado energético del agua y por lo tanto, su disponibilidad para cumplir las demandas evapotranspirativas que impone el ambiente a las plantas; en otras palabras, el  $\Psi$  representa la energía necesaria para separar la unidad de peso, de masa o de volumen de agua de la matriz del suelo (expresada en unidades de presión; Mega Pascales, MPa) y, en otros términos, la capacidad de un sistema de ceder o no agua. Por definición, en las plantas siempre tiene valores negativos: los valores más bajos (o más negativos), en términos prácticos, indican que el estado hídrico tiene menos posibilidad de ceder agua y por ello más la demanda (Taiz y Zeiger, 2006).

El valor total del  $\Psi$  en una muestra de tejido, está compuesto básicamente por dos componentes:

$$\Psi = \Psi_{\pi} + \Psi_p$$

El potencial osmótico ( $\Psi_{\pi}$ ) es la medida de la concentración de solutos de una solución; un valor menor indica alta concentración de solutos en la solución. Si en una solución hay cualquier cantidad de solutos, su  $\Psi_{\pi}$  será negativo ( $\Psi_{\pi}$  del agua destilada pura es igual a 0); al determinar el potencial osmótico foliar, se mide la cantidad de solutos presentes en las células y, por lo tanto, la cantidad de agua libre en las mismas, lo cual indica entonces que el  $\Psi_{\pi}$  del citoplasma, del flujo a través del xilema o del agua en el suelo es siempre negativo. El potencial de turgencia (también llamado potencial de presión,  $\Psi_p$ ) representa la presión hidrostática;  $\Psi_p$  es positivo en los tejidos turgentes vivos. Este valor puede disminuir a cero si el tejido se deshidrata lo suficiente y toma valores negativos en el

xilema de las plantas que se encuentran transpirando (la presión negativa es también llamada tensión). Se requieren membranas intactas limitadas por las paredes celulares para desarrollar valores de turgencia positivos. Los valores de potencial hídrico en hojas transpirando usualmente se encuentra entre -0.5 y -3.0 MPa (Jones, 1992).

En el suelo, el  $\Psi$  total está definido como  $\Psi_m + \Psi_\pi$ : potencial mátrico más potencial osmótico. El potencial mátrico describe la fuerza con la cual las partículas del suelo retienen el agua. Como el  $\Psi_\pi$ , el  $\Psi_m$  valores bajos (más negativos) de  $\Psi_m$  significa que el suelo es más seco (Augé, 2001). El potencial hídrico es alto en el suelo húmedo y decrece de manera continua hacia la atmósfera debido a la actividad de transpiración de la planta. El potencial hídrico de los tejidos vegetales determina el grado de estrés hídrico que la planta puede tolerar sin un decremento serio en la estabilidad de los tejidos. Las plantas que habitan ambientes secos, tienden a poseer una gran concentración de solutos en los tejidos, lo que permite extraer agua del suelo bajo situaciones de bajo potencial hídrico (Barbour *et al.*, 1987).

Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) pueden modificar el balance hídrico de las plantas hospederas bajo un régimen de buena humedad del suelo o en condiciones de sequía (Augé, 2001). Esta relación mutualista con frecuencia deriva en alteración de las tasas del movimiento de agua dentro, fuera y a través de las plantas hospederas, con efectos considerables en la hidratación de los tejidos y en la fisiología foliar (Smith y Read, 1997) Este proceso ocurre porque los HMA pueden afectar las ramificaciones de las raíces, así como su diámetro (Kothari *et al.*, 1990) modificando así la densidad de estructuras que tienen la acción de capilares para absorber de manera más eficiente el agua de las partículas del suelo (Hetrick, *et al.*, 1991).

### 3. ANTECEDENTES

#### **HMA en las selvas húmedas**

La efectividad de los HMA, además de evaluar aspectos fisiológicos que se relacionan directamente con el estado nutricional del hospedero y la provisión de resistencia contra patógenos (Newsham, *et al.*, 1995), se ha comprobado mediante estudios que evidencian la influencia de los HMA sobre algunos mecanismos fisiológicos de las plantas relacionados con su estado hídrico como son: el potencial hídrico, la acumulación de solutos (Porcel & Ruiz-Lozano, 2004), y el ajuste osmótico (Kubikova *et al.*, 2001; Wu & Xia, 2006), mostrando en todos los casos respuestas positivas en plantas inoculadas. Cabe mencionar que la mayoría de los trabajos que relacionan la influencia de los HMA con características fisiológicas de las plantas como el potencial osmótico y en general las relaciones hídricas, se han estudiado bajo condiciones de invernadero y particularmente en especies herbáceas, por lo que la relevancia del presente trabajo en este rubro es destacable por tratarse de condiciones de campo y de especies arbóreas.

Cerca del 43% de los suelos del trópico presenta problemas de deficiencias de nutrimentos para las plantas (N, P, K, Ca, Zn, B), toxicidad (Al, Mn) y una alta capacidad de fijación de fósforo (a pH < 5.3 y > 7,5) (Sánchez y Salinas, 1981), por lo cual la relación micorrízica es muy relevante para las plantas en estos ambientes. En los ecosistemas tropicales la MA es más conspicua (Álvarez-Sánchez y Peña, 2009) y uno de los factores que afectan la respuesta a la asociación es la historia de vida de las plantas hospederas (Guadarrama *et al.* 1998). Estudios recientes han demostrado una mayor respuesta a la colonización por HMA en plantas demandantes de luz que aquellas que se encuentran en las últimas etapas sucesionales (tolerantes a la sombra) (Kiers *et al.*, 2000; Sánchez-Gallén y Guadarrama, 2000; Zangaro *et al.*, 2000).

Fischer *et al.* (1994) reportan que la micorriza arbuscular es la asociación más abundante en los ecosistemas tropicales y se ha observado en cerca del 80% de las especies. En el caso de los ecosistemas tropicales de México, existen numerosos proyectos de investigación en relación con los HMA en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz. La diversidad y abundancia de esporas de HMA se ha comparado espacial y temporalmente, mostrando que en temporadas

secas se observan mayor riqueza de especies que durante la temporada de lluvias, diferencias que no son significativas en sitios perturbados comparándolos con aquellos conservados (Guadarrama y Álvarez-Sánchez, 1999).

Se ha estudiado también el efecto de los HMA en el establecimiento, crecimiento y supervivencia de plántulas de especies demandantes de luz en sitios deforestados, observándose que la respuesta a la micorrización es resultado de los rasgos de historia de vida de las plantas así como de las condiciones microambientales (Quiroz, 2006). Otro estudio que comparó la colonización en *Astrocaryum mexicanum* en diferentes microambientes, reportó mayor porcentaje de colonización por vesículas en claros que en dosel cerrado, dónde se observaron más arbusculos (Núñez-Castillo y Álvarez-Sánchez, 2003).

Estudios con especies demandantes de luz (*Heliocarpus appendiculatus*) y tolerantes a la sombra (*Nectandra ambigens*) muestran respuestas distintas a los HMA; mientras que las plantas demandantes de luz presentan mayores valores de las variables, debido a la inoculación con HMA, las especies tolerantes a la sombra presentaron valores menores (Guadarrama *et al.*, 1998, 2004; Sánchez-Gallén y Guadarrama, 2000).

Sánchez-Gallén (1999) documentó que los HMA parecen tener un papel secundario en el crecimiento de las plántulas tolerantes y no es muy claro en las demandantes, mostrando entonces que el factor determinante en el crecimiento y supervivencia de las plántulas de *Stemmadenia donnell-smithii* y *Poulsenia armata* (tolerantes a la sombra), y *Nectandra ambigens* (demandante) es la luz, lo cual se relaciona directamente con su respectiva historia de vida. De igual manera, Peña (2005) reportó que especies tolerantes a la sombra (*Coccoloba hondurensis*, *Ficus insipida*) presentan valores menores en altura, peso seco total y tasa relativa de crecimiento en peso, concluyendo que esto fue reflejo de la poca respuesta a la inoculación con HMA al comprarlas con las plantas control y no encontrar diferencias estadísticamente significativas.

A pesar de estos avances obtenidos en los trabajos enfocados a entender la interacción planta-hongo, no se han llevado a cabo estudios para determinar si existe algún efecto de

los HMA en las características fisiológicas de plantas tropicales creciendo en condiciones de campo. Por lo anterior, se plantearon dos preguntas para esta investigación:

¿La presencia de HMA modifica significativamente el potencial osmótico de especies arbóreas tropicales? ¿El efecto está relacionado con los atributos de historia de vida de la planta?

## **4. OBJETIVOS**

### **4.1 Objetivo general**

Determinar el efecto de los HMA sobre el desempeño de *Poulsenia armata* (tolerante) y *Trema micrantha* (demandante), en ambientes diferentes (selva y potrero).

### **4.2 Objetivos particulares**

- Registrar la supervivencia de plantas micorrizadas y no micorrizadas de *Poulsenia armata* y *Trema micrantha* en selva y potrero.
- Determinar el efecto de los HMA en el crecimiento de las plantas hospederas
- Caracterizar el estado hídrico de las plantas bajo los diferentes tratamientos a partir de registros del potencial osmótico foliar ( $\Psi_{\pi}$ ).

## 5. HIPÓTESIS

En numerosos estudios se ha observado que la inoculación con HMA favorece la supervivencia y crecimiento de algunas especies, lo que se relaciona directamente con su historia de vida (Sánchez-Gallén, 1999) siendo aquellas caracterizadas como demandantes de luz, las que se ven favorecidas, por lo que un factor determinante para el desarrollo de las plantas será la intensidad de luz recibida. De igual modo se ha demostrado que además de las variables ligadas al crecimiento y desarrollo de las plantas, los HMA modifican otras características fisiológicas de sus hospederos como el potencial osmótico y la apertura estomática (Wu y Xia, 2006). Por lo tanto:

- a) La especie demandante de luz (*Trema micrantha*) presentará valores mayores de altura en potrero debido a la mayor radiación solar, no habrá un efecto de la inoculación micorrícica y no se encontrarán diferencias significativas entre las plantas inoculadas y las control.
- b) *Poulsenia armata* como especie tolerante a la sombra, mostrará mayor crecimiento en selva debido a que este tipo de plantas cuentan con alta plasticidad fenotípica y logran establecerse bajo condiciones de baja luminosidad.
- c) Ambas especies presentarán un mayor potencial osmótico asociado a la presencia de los HMA debido a que el micelio fungirá como mediador entre la matriz suelo-raíz, para suplir sus requerimientos hídricos.

## 6. MÉTODO

### 6.1 Zona de estudio

El presente trabajo se realizó en la región de Los Tuxtlas, en la porción sureste del estado de Veracruz dentro de la llanura costera del Golfo de México (Fig. 1) ( $94^{\circ}42'$ - $95^{\circ}27'$  longitud oeste y  $18^{\circ}10'$ - $18^{\circ}45'$  latitud norte). La mayor parte de la región está por debajo de los 200 m s.n.m. (Guevara et al., 2004) y alcanza hasta 1,700 m s.n.m. en sus zonas más altas (Soto y Gama, 1997). Este sitio se encuentra enclavado en la zona norte de la Reserva de la Biósfera de Los Tuxtlas, la cual cuenta con una extensión total de 155,122 ha (CONANP, 2006). Dentro de la misma se localiza la Estación de Biología Tropical (EBT) Los Tuxtlas del Instituto de Biología, de la UNAM, la cual cubre una superficie total de 644 hectáreas, localizadas al oriente del Volcán de San Martín Tuxtla (<http://www.ibiologia.unam.mx/tuxtlas/localizacion/frame.htm>) (Fig. 2), y está rodeada por potreros. El potrero donde se montó el experimento está ubicado a un costado del límite norte de la estación.

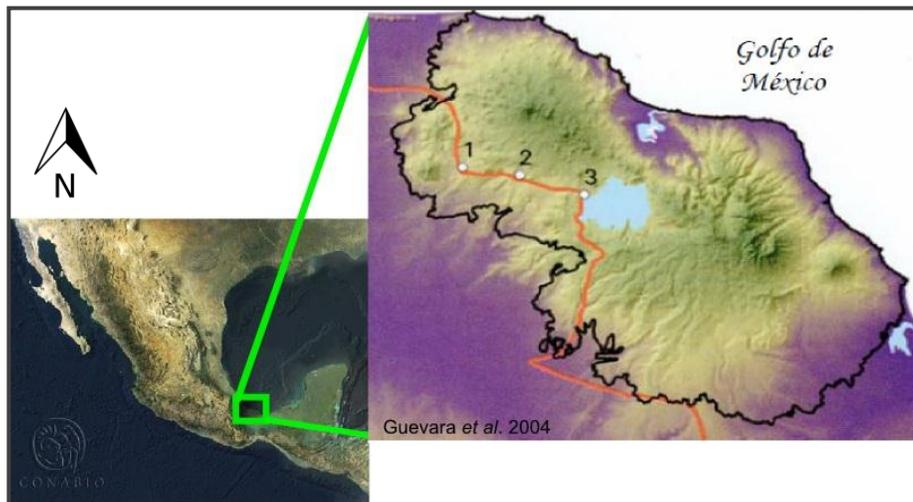
El tipo de vegetación de la zona se conoce como selva húmeda, bosque tropical perennifolio (Rzedowski, 1978) o como selva alta perennifolia (Miranda y Hernández-X, 1963). Según Ibarra y Sinaca (1997), se han identificado 943 especies, 545 géneros en 137 familias vegetales, por lo que se considera como un sitio con inmensa riqueza biológica en la región.

En la región se presentan dos tipos de clima de acuerdo a la clasificación de Köppen (modificada por García, 1964): cálido A y semicálido A(C), con subtipos cálido-húmedo Af(m) en las partes más altas de la sierra; otro subtipo es el Am en las partes más bajas (Soto y Gama, 1997). La precipitación promedio anual registrada por la estación meteorológica ubicada en la EBT en un periodo de 1996 a 2008 es de 4,084 mm ( $\pm 172$ ), con valores menores de precipitación entre los meses de febrero y mayo. La temperatura media anual en ese lapso de tiempo fue de  $24.98^{\circ}\text{C}$  ( $\pm 0.21$ ) (Sánchez, 2011).

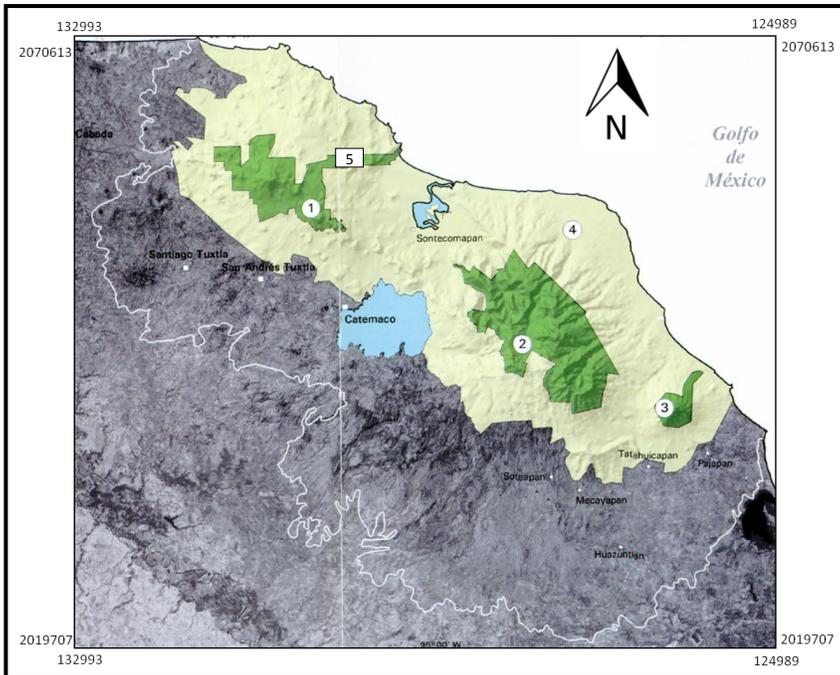
Se han identificado nueve grupos de suelos en la zona, siendo el Andosol el que predomina. Los otros grupos presentes son Cambisoles, Regosoles, Lixisoles, Gelysoles, Luvisoles, Acrisoles, Feozems y Vertisoles. Los Andosoles presentan una textura franco arenosa, y

están ubicados en la parte más alta de la estación (Sommer-Cervantes *et al.*, 2003). El rango de pH es de 4.1 a 6.1 y la Capacidad de Intercambio Catiónico del horizonte A se encuentra entre 18.8 y 46.9 meq 100 g<sup>-1</sup> de suelo. Los suelos presentan altas concentraciones de aluminio en forma intercambiable, así como de calcio y a lofanos, además de nitrógeno y fósforo total (Flores-Delgadillo *et al.*, 1999), mientras que es reducida la concentración de fósforo asimilable para las plantas –de 10 a 20 ppm- (Sommer-Cervantes *et al.*, 2003).

Actualmente, las condiciones del paisaje de la Reserva de Los Tuxtlas muestran el resultado de años de manejo, caracterizado por fragmentos de selva, acahuales, zonas agrícolas y potreros. Guevara *et al.* (2004), reportan que entre la década de 1930 a 1940, la extensión original de la selva de Los Tuxtlas era de 250,000 ha. Para 1972 existían 97,015 ha. De acuerdo a estos autores, en 1993, quedaban sólo 54,281 ha, lo que equivale al 21% del total original.



**Fig 1. Ubicación de la región de Los Tuxtlas. 1. Santiago Tuxtla. 2. San Andrés Tuxtla. 3. Catemaco. (Tomado de Guevara *et al.* 2004 )**



**Fig. 2. Zonas núcleo de la Reserva de la Biósfera “Los Tuxtlas” (Tomado de Guevara *et al.* 2004; escala 1:250,000). 1. Volcán San Martín Tuxtla. 2. Volcán Santa Marta. 3. San Martín Pajapan. 4. Zona de amortiguamiento. 5. Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” de la UNAM.**

## 6.2 Especies

*Poulsenia armata* (Miq.) Standl. Moraceae (Foto 1)

Esta especie se encuentra en la vertiente de la región de Los Tuxtlas, Veracruz hasta el noreste de Chiapas, en la zona Lacandona, y en la vertiente del Pacífico desde la parte central de la costa de Oaxaca hasta Chiapas. Forma parte de selvas altas o medianas perennifolias y subperennifolias en zonas con clima Af o Am muy húmedo, y crece sobre suelos derivados de material volcánico (Los Tuxtlas y costa de Oaxaca) o bien derivados de material que varía de calizo a metamórfico (norte de Chiapas y zona Lacandona); su amplitud altitudinal va desde el nivel del mar hasta 300-500 ms.n.m. Está asociada con especies como *Brosimum alicastrum*, *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Guatteria anómala*, y

*Terminalia amazonia* (Pennington y Sarukhán, 1998). Está clasificada como tolerante a la sombra, debido a que son capaces de permanecer en la sombra hasta una edad avanzada (Martínez-Ramos, 1994).

Esta especie se distingue de otras neotropicales de la familia *Moraceae* por la presencia de espinas en estípulas, ramas y hojas (Aide y Rivera, 1998). En Panamá, *P. armata* produce flores y frutos durante todo el año (Croat, 1978) y las semillas son dispersadas por los murciélagos.

Martínez-Ramos (1985) determinó cualitativamente que esta especie presenta intensidad media de colonización por HMA. OJO!!!! POR SUPUESTO QUE ESTO NO LO DIJO MIGUEL!!!



**Foto 1.** *P. armata* en selva.

*Trema micrantha* (L.) Blume      Ulmaceae (Foto 2)

Esta especie tiene distribución muy amplia en el país. En la vertiente del Golfo se presenta desde el sur de Tamaulipas hasta Yucatán y Quintana Roo, en la vertiente del Pacífico desde Sonora y Sinaloa hasta Chiapas. Se encuentra en altitudes muy variables, desde 1500 m hasta el nivel del mar.

Es un árbol monoico de 4 a 15 m de altura y de 10 a 30 cm de diámetro, fuste recto a levemente tortuoso con las ramas horizontales y copa abierta y estratificada. La corteza es de color oscuro grisáceo a pardo, lisa a ligeramente fisurada, con abundantes lenticelas transversales, protuberantes, suberificadas. El grosor total de la corteza varía de 6 a 12 mm (Niembro, 1986). Está clasificada como especie de vegetación secundaria, como demandante de luz y pionera de vida corta (Rozendaal *et al.*, 2006). Es un elemento muy abundante de fases secundarias de diversas selvas. No presenta afinidad definida hacia algún tipo de suelo; se desarrolla mejor en zonas húmedas (Pennington y Sarukhán, 1998). Se conoce comúnmente en la región de Los Tuxtlas como capulín.



**Foto 2.** *T. micrantha* en potrero

### **6.3 Germinación**

La colecta de semillas (*T. micrantha* y *P. armata*) se realizó a finales de agosto de 2009. Posteriormente, se desinfectaron con una solución de hipoclorito de sodio y se pusieron bajo abundante agua corriente. El siguiente paso consistió en depositar las semillas en

charolas de plástico con suelo de selva de sitios conservados, previamente esterilizado y se colocaron en el invernadero de la EBT.

El sustrato utilizado para colocar las plántulas una vez germinadas consistió de una mezcla de suelo de selva estéril y arena gruesa en una proporción 3:1. La esterilización del suelo de selva se hizo en autoclave durante una hora a 100 °C, proceso que se repitió a las 24 horas.

#### **6.4 Trasplante a maceta e inoculación**

Una vez germinadas las plántulas, se seleccionaron aleatoriamente 180 de cada especie y se trasplantaron a bolsas de plástico negro de 2 kg de capacidad, agregando aproximadamente 1.5 kg de sustrato estéril de suelo de selva-arena en una proporción 3:1. Se seleccionaron aleatoriamente 90 plántulas y se agregaron al suelo y junto a la raíz 100 g de inóculo (esporas más raíces) propagado en invernadero con plantas trampa y suelo provenientes de la selva. La determinación de la cantidad de esporas usadas para la inoculación se llevó a cabo a partir de la revisión de muestras del interior de selva tratadas bajo la técnica de extracción por tamizado en húmedo y decantación (Gerdemann y Nicholson, 1963) y centrifugación en gradiente de sacarosa (Daniels y Skipper, 1982).

Las plantas se inocularon en el mes de marzo de 2010 y se mantuvieron en invernadero hasta el mes de agosto del mismo año, momento en que se llevó a cabo el trasplante a campo ya que hasta ese momento se tenía certeza de que la temporada de lluvias había iniciado.

#### **6.5 Trasplante a campo y descripción de sitios**

El trasplante en las dos parcelas experimentales (selva y potrero) se llevó a cabo a finales del mes de agosto de 2010. Cada parcela contó con un área de 10×14 m. La disposición de las plantas en cada una de las parcelas siguió el patrón de tres-bolillo entre líneas, considerando una distancia de 1 m de separación entre ellas.

La parcela establecida en el potrero se cercó dos meses antes de iniciar el trasplante debido a la presencia de ganado vacuno en el terreno. Los potreros en la zona cuentan con dos variedades principales de pastos para alimento del ganado: pasto estrella (*Cynodon plectostachium*) y pasto insurgente (*Brachiaria brizantha*). Se manejó esta parcela mediante “chapeo” para evitar que el crecimiento de estos pastos y otras herbáceas cubrieran las plantas transplantadas.

La parcela de selva no tuvo ningún cercado ni manejo especial. Las especies que predominan dentro de esta parcela son *N. ambigens*, *A. mexicanum*, *P. armata*, *Chamaedorea metallica* y *Bactris gasipaes*.

## **6.6 Diseño experimental**

El experimento consistió en dos sitios (selva y potrero), con dos especies cada uno y dos tratamientos por especie (presencia y ausencia HMA), con 30 réplicas por tratamiento, dando un total de 240 plántulas. Las cosechas de plantas se realizaron mensualmente durante 8 meses.

## **6.7 Variables**

Las mediciones periódicas del total de plantas en cada sitio fueron: crecimiento del tallo a la altura del meristemo apical y diámetro del tallo en su base, además de área foliar, peso de hojas, tallo y raíz.

Las cosechas y mediciones se realizaron cada dos meses, siendo la primera cosecha el mismo tiempo del trasplante a campo (finales de agosto 2010) y las sucesivas en octubre y diciembre de ese año y las posteriores en 2011 (febrero y abril).

En cada cosecha, llevada a cabo cada dos meses, se recolectaron cinco plantas por tratamiento por especie, además de una inicial, intermedia y final en invernadero; con estas muestras se obtuvo el peso seco en una balanza analítica, de las hojas, tallo y raíz después de colocarlas en un horno a 70°C hasta obtener el peso seco constante.

La medición de área foliar se realizó a cada individuo cosechado, utilizando el software Adobe Photoshop CS3 Extended Versión 10.0.1.

Con los datos de peso seco y área foliar de la cosecha inicial (agosto 2010) y final (abril 2011), se calcularon: peso seco total, cociente raíz/vástago, tasas relativas de crecimiento en altura y biomasa, área foliar total, área foliar específica, proporción de área foliar y tasa de asimilación neta de acuerdo a Hunt (1982):

- Peso seco total (PST)

$$PST = PSh + PSt + PSr$$

Donde PSh: peso seco de hojas (g), PSt: peso seco del tallo, PSr: peso seco de raíz.

- Cociente raíz/vástago (R/V)

$$R/V = PSr / PSv$$

Dónde: PSr: peso seco de la raíz; PSv: peso seco de vástago (tallo y hojas).

- Tasa relativa de crecimiento en peso seco (TRC<sub>b</sub>)

$$TRC_b = \frac{\ln PST_{t_2} - \ln PST_{t_1}}{t_2 - t_1}$$

En la cual,  $PST_{t_1}$ : peso seco total en gramos al tiempo inicial y  $PST_{t_2}$  corresponde a peso seco total final.  $t_1$  y  $t_2$  son el tiempo transcurrido (en días) desde el inicio hasta el final de la medición.

- Tasa relativa de crecimiento en altura (TRC<sub>a</sub>)

$$TRC_a = \frac{\ln alt_{t_2} - \ln alt_{t_1}}{t_2 - t_1}$$

Donde  $alt_{t_1}$  es altura inicial en centímetros (cm) y  $alt_{t_2}$ : altura final.  $t_1$  es tiempo inicial en días y  $t_2$  es tiempo final.

- Proporción de área foliar (PAF)

$$PAF = AF/PST$$

Donde AF es el área foliar (cm<sup>2</sup>) y PST es el peso seco total (g).

- Área foliar específica (AFE)

$$AFE = AF/PSh$$

Donde AF es el área foliar y PSh es el valor del peso seco de las hojas.

- Tasa de asimilación neta (TAN)

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

En donde  $PST_{t_1}$  equivale a peso seco total inicial y  $PST_{t_2}$  es peso seco final (g);  $t_1$  y  $t_2$  corresponde a tiempo inicial y final, respectivamente (días).  $AF_{t_1}$  y  $AF_{t_2}$  se refieren a área foliar inicial y final en cm<sup>2</sup>.

## 6.8 Potencial Osmótico

Las mediciones de potencial osmótico se realizaron previo al amanecer (5:00 – 6:00 h) cada dos meses iniciando en agosto 2010. Se utilizó material vegetal fresco (hojas) de cinco plantas por tratamiento por especie, colocándolas en agujas de insulina y congelándolas de manera inmediata aproximadamente a -10 °C; posteriormente se obtuvo en laboratorio una gota de savia para la determinación de su potencial osmótico mediante un microvoltímetro Wescor HRT-33 en cámaras psicrométricas C-52.

## 6.9 Análisis de datos

Para determinar si hubo diferencias en la supervivencia, se utilizó una prueba de Peto y Peto de Logrank (Pyke y Thompson, 1986) (Valores de  $\chi^2= 3.84$  con  $gl = 1$ ,  $p =0.05$ ).

Para determinar si existían diferencias significativas entre los tratamientos, se aplicó un análisis de varianza (ANOVA) paramétrico, tomando como factores el tiempo, el sitio (selva o potrero), y el tratamiento con inóculo (M+) o sin él (M-). Cuando se presentaron diferencias significativas debidas a un factor o a la interacción de factores, se aplicó un análisis de Tukey para muestras iguales, con el fin de identificar cuál o cuáles tratamientos eran diferentes.

Para estos análisis, se utilizó el programa STATISTICA 8.0. Los datos se transformaron con logaritmo natural, para que presentaran distribución normal, a excepción del potencial osmótico.

## 7. RESULTADOS

### 7.1 Supervivencia

#### Invernadero

En el invernadero que funcionó como sitio control, la supervivencia fue del 100% para todos los tratamientos al final del experimento.

#### Potrero

En el potrero, la supervivencia de *Poulsenia armata* y *Trema micrantha* al final del experimento fue del 18%, sin encontrarse diferencias significativas entre los tratamientos ( $\chi^2$ Calculada = 0.102, gl = 1, p =0.05 para *P. armata*;  $\chi^2$ Calculada = 0.27, gl = 1, p =0.05 en *T. micrantha*).

#### Selva

El 18% de las plantas de *Poulsenia armata* sobrevivieron en la selva. La prueba de Peto & Peto indicó que no hay diferencias significativas entre tratamientos. En el caso de *Trema micrantha*, la supervivencia al final del experimento y a partir del segundo mes de montado el experimento fue nula ( $\chi^2$ Calculada = 0.022, gl = 1, p =0.05 para *P. armata*).

### 7.2 Altura

#### Invernadero

Las diferencias significativas en este sitio control se presentaron únicamente para el factor especie ( $F_{1,236} = 296.51$ ;  $p < 0.01$ ). *Trema micrantha* tuvo en promedio mayor altura que *Poulsenia armata* (Fig. 3) y no se presentaron diferencias entre los tratamientos.

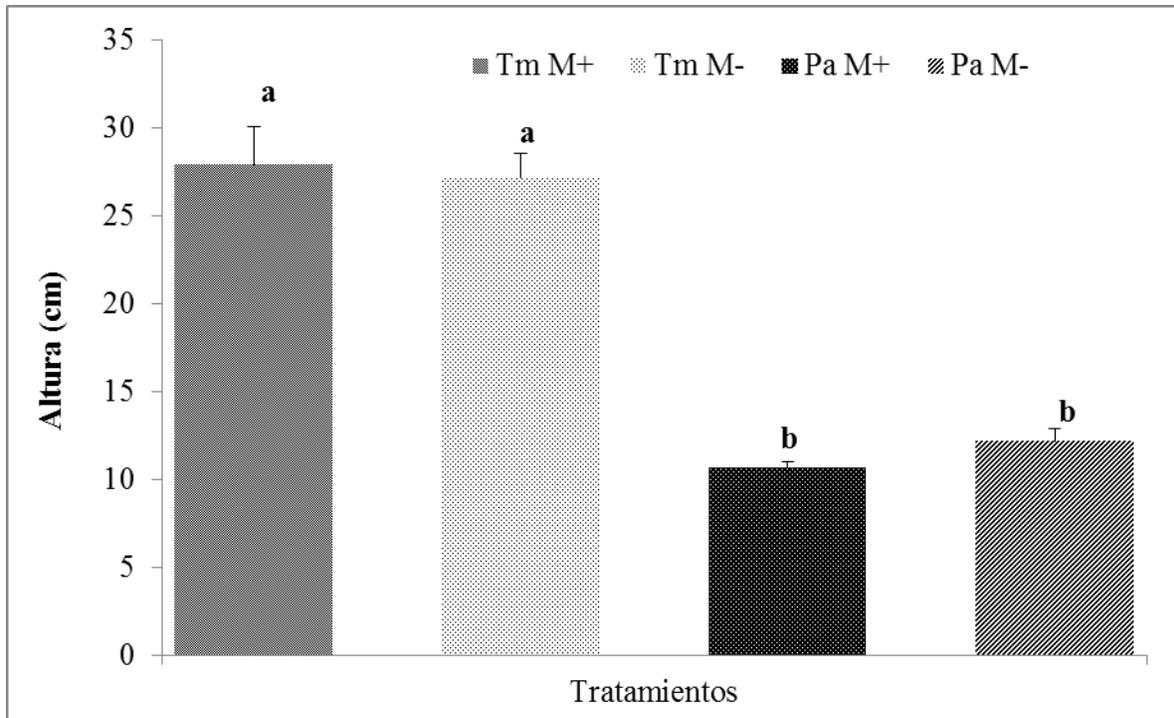


Fig. 3. Altura al meristemo promedio (+1 e.e.) para las plantas en el invernadero. Las leyendas indican los tratamientos (M-, sin inóculo y M+, inoculadas previas al trasplante) para *Trema micrantha* (Tm) y *Pulsenia armata* (Pa). Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba de Tukey  $p \leq 0.01$ ).

### Potrero

La altura que presentaron las plantas en potrero mostraron diferencias significativas en la interacción Especie-HMA (Fig. 4), así los valores más altos fueron para *Trema micrantha* con inóculo (M+) ( $F_{1, 580} = 29.08$ ;  $p < 0.01$ ). En contraste *Poulsenia armata* presentó un comportamiento distinto al tener mayor crecimiento las plantas que no se inocularon ( $F_{1, 298} = 17.19$ ;  $p < 0.01$ ) (Fig. 4).

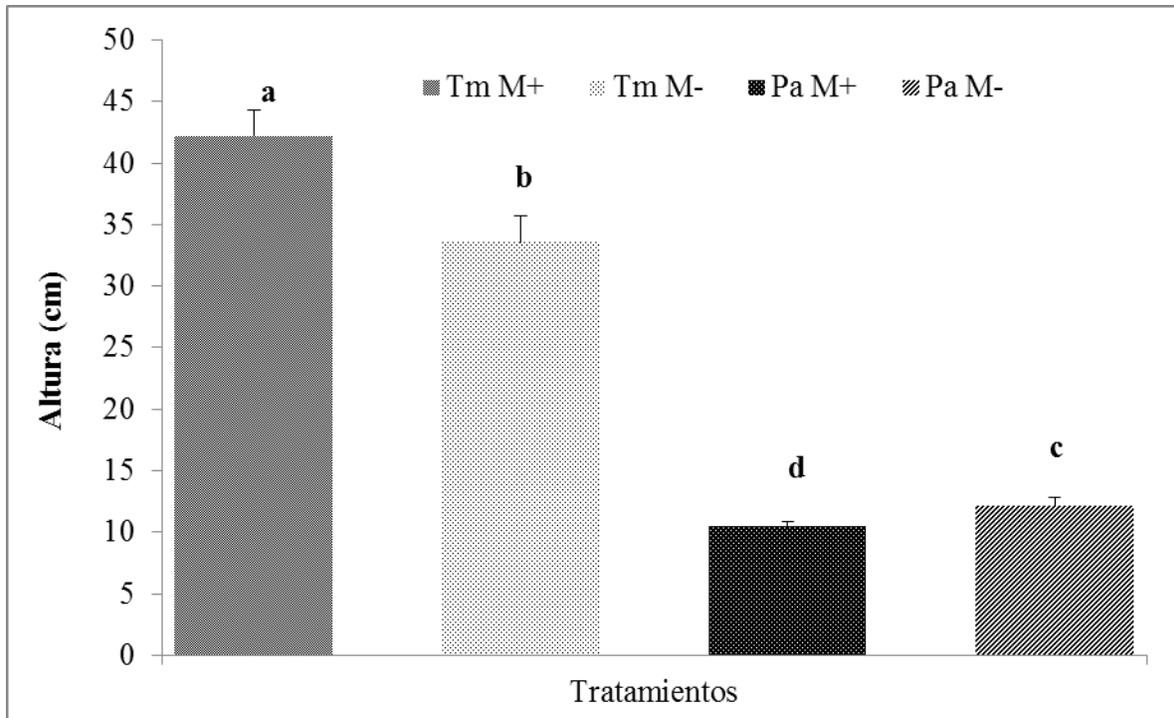


Fig. 4. Altura promedio (+ 1 e.e.) de *Trema micrantha* (Tm) y *Poulsenia armata* (Pa) en potrero bajo los dos tratamientos (M-, control y M+, con inóculo). Letras indican diferencias significativas (prueba de Tukey  $p \leq 0.01$ ).

## Selva

Sobrevivieron únicamente los individuos de *Poulsenia armata*, los cuales fueron afectados por el tratamiento ( $F_{1,320} = 22$ ;  $p < 0.01$ ), observándose los menores valores en el tratamiento M+ (Fig. 5).

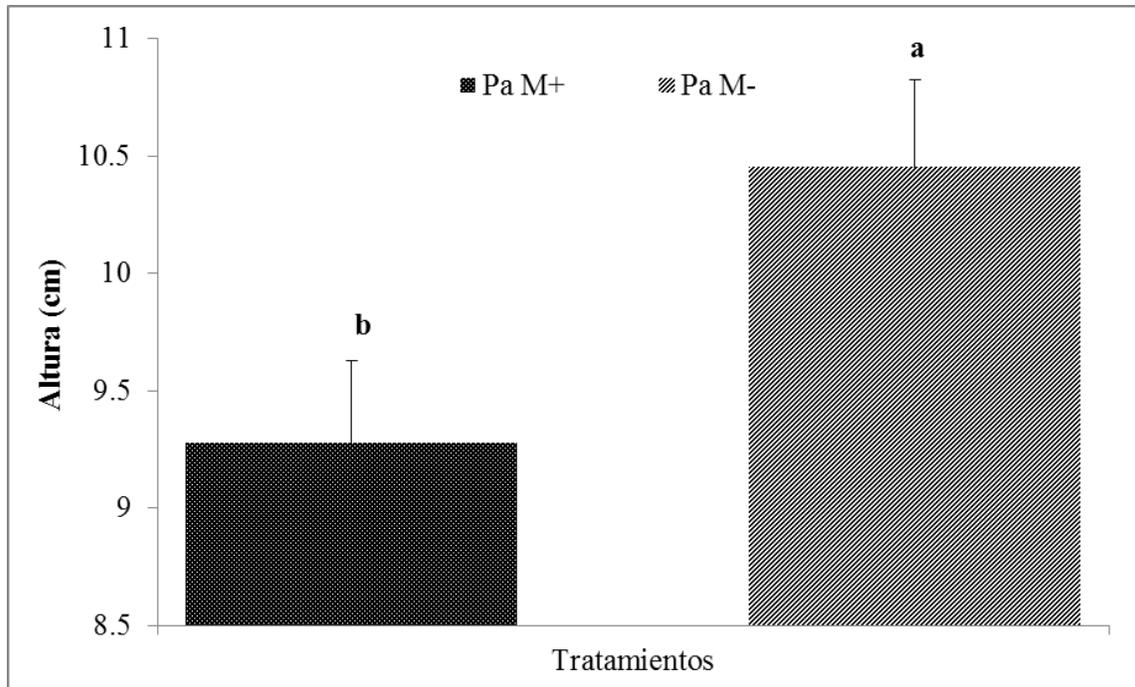


Fig. 5. Altura promedio (+1 e.e.) de *Poulsenia armata* (Pa) en la selva, con los tratamientos sin inóculo (M-) y con inóculo (M+). Letras indican diferencias significativas (prueba de Tukey  $p \leq 0.01$ ).

### 7.3 Tasa Relativa de Crecimiento en Altura (TRCa)

#### Invernadero

En el invernadero, *Trema micrantha* con inóculo (M+) fue el tratamiento significativamente con mayor tasa relativa de crecimiento en altura (Fig. 6) ( $F_{1,56} = 41.24$ ;  $p < 0.01$ ).

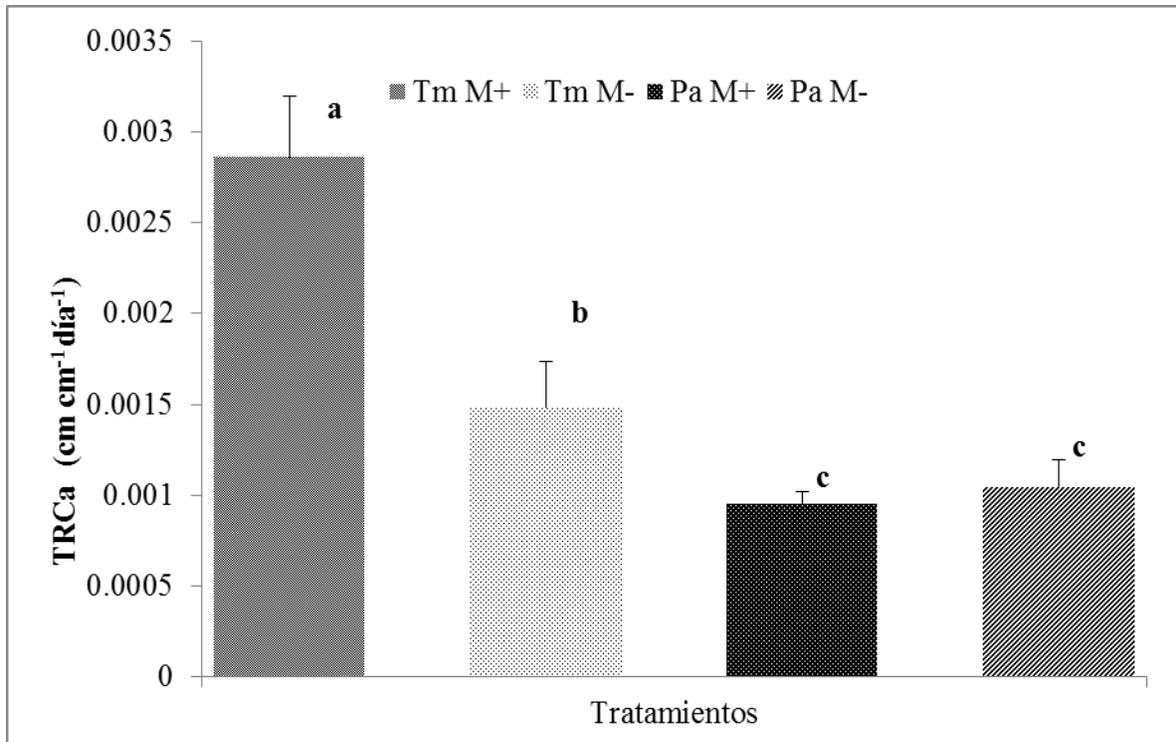


Fig. 6. Tasa Relativa de Crecimiento en Altura para *Trema micrantha* (Tm) y *Poulsonia armata* (Pa). Tratamientos M+ y M- indican con y sin inóculo, respectivamente. Letras indican diferencias significativas (prueba de Tukey  $p \leq 0.01$ ).

### Potrero

La especie que presentó mayor TRC en altura fue *Trema micrantha* en el tratamiento M+ ( $F_{1,116} = 35.72$ ;  $p < 0.01$ ) (Fig. 7). *Poulsonia armata* mostró un comportamiento distinto al tener menor tasa relativa de crecimiento en el tratamiento M+ ( $F_{1,116} = 48.27$ ;  $p < 0.01$ ) (Fig. 7).

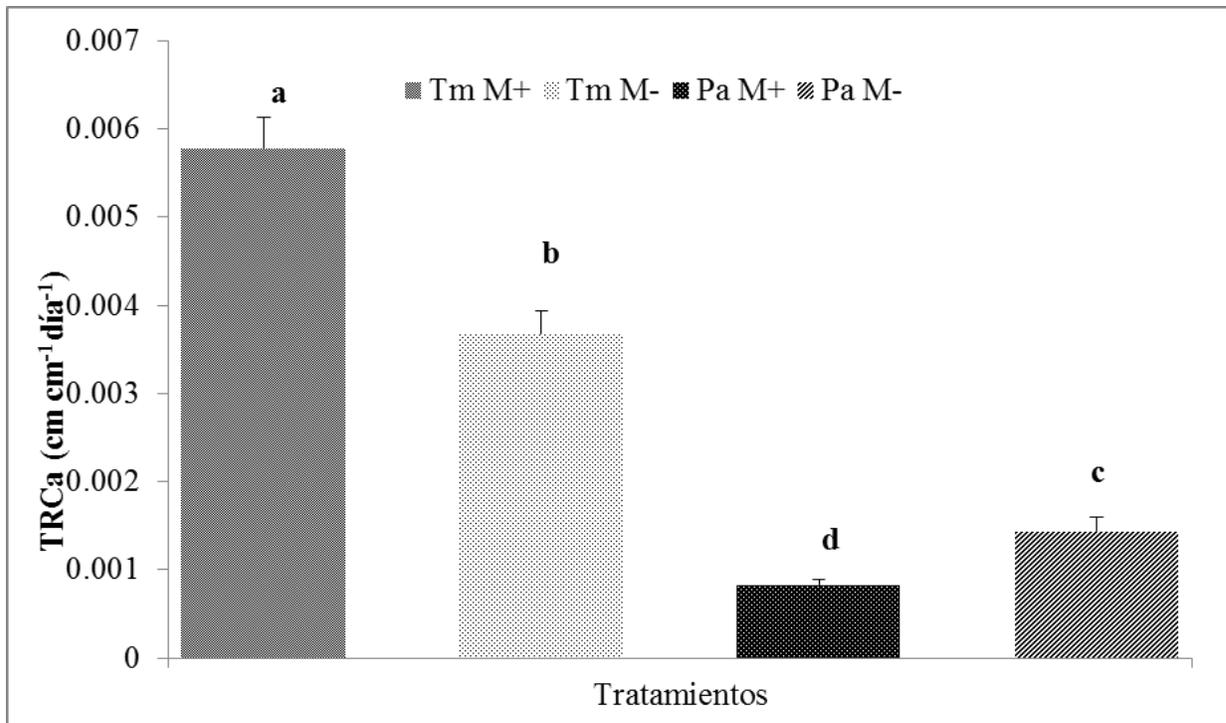


Fig. 7. Tasa Relativa de Crecimiento en Altura (+1 e.e.) para los tratamientos *Trema micrantha* (Tm), *Poulsenia armata* (Pa) con (M+) y sin inóculo (M-). Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba de Tukey  $p \leq 0.01$ ).

## Selva

*Poulsenia armata* presentó una menor tasa relativa de crecimiento en altura en el tratamiento con HMA ( $F_{1,64} = 7.12$ ;  $p < 0.01$ ); las tasas relativas de crecimiento en este sitio fueron negativas (Fig. 8).

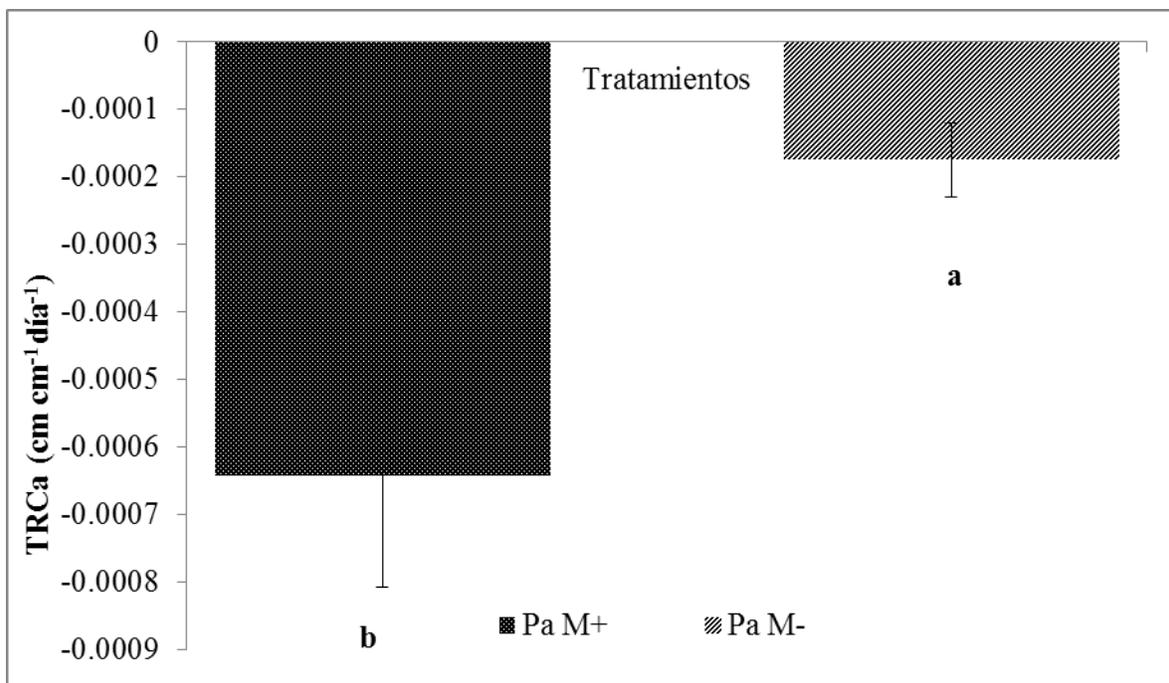


Fig. 8. Tasa Relativa de Crecimiento en Altura ( $\pm 1$  e.e.) para los tratamientos *Poulsenia armata* (Pa) con (M+) y sin inóculo (M-). Letras diferentes indican diferencias significativas (prueba de Tukey  $p \leq 0.01$ ).

## 7.4 Diámetro

### Invernadero

*Poulsenia armata* tuvo diámetros significativamente mayores en el tratamiento M- ( $F_{1,224} = 4.19$ ;  $p < 0.05$ ) (Fig. 9). *T. micrantha* no presentó diferencias significativas entre tratamientos.

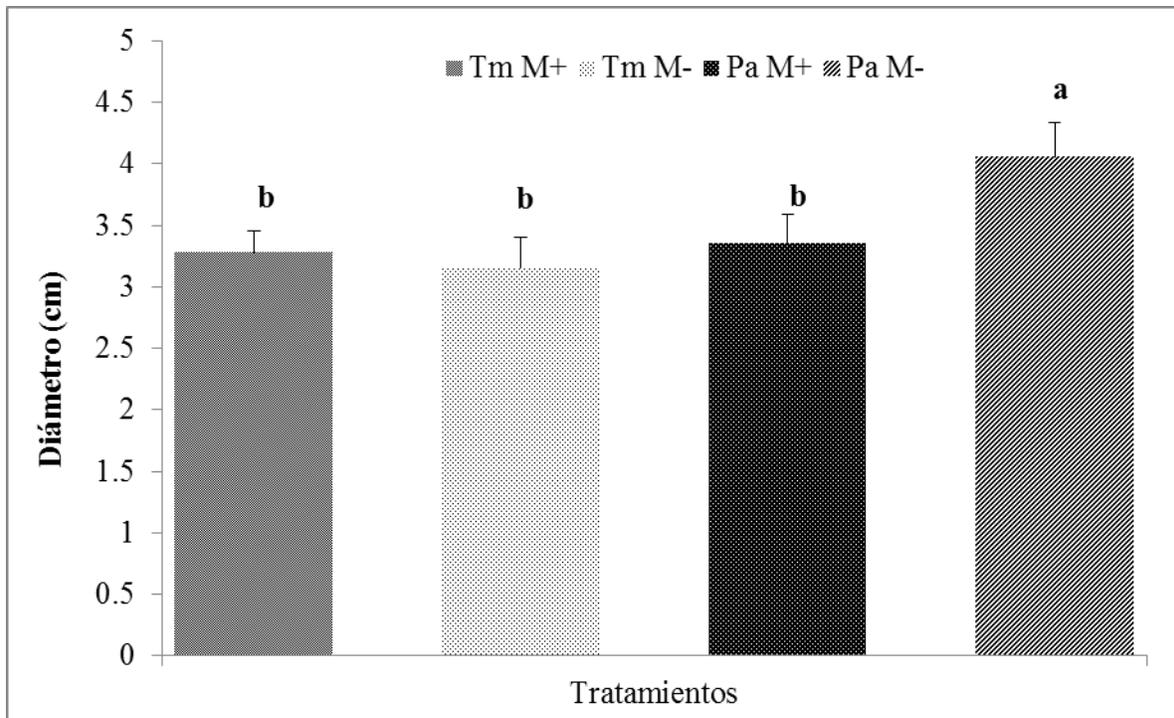


Fig. 9. Diámetro del tallo promedio (+1 e.e.) para las plantas ubicadas en el invernadero. Las leyendas indican los tratamientos (M-, sin inóculo y M+, inoculadas) para *Trema micrantha* (Tm) y *Poulsenia armata* (Pa). Letras indican diferencias significativas (prueba de Tukey  $p \leq 0.01$ ).

### Potrero

El diámetro de las plantas de *T. micrantha* en potrero tuvo valores significativamente mayores para el tratamiento con inóculo (M+) ( $F_{1,580} = 8.25$ ;  $p < 0.01$ ) (Fig. 10). *Poulsenia armata* presentó un comportamiento distinto en esta variable, ya que los individuos que se inocularon mostraron en promedio valores menores de diámetro del tallo (Fig. 10).

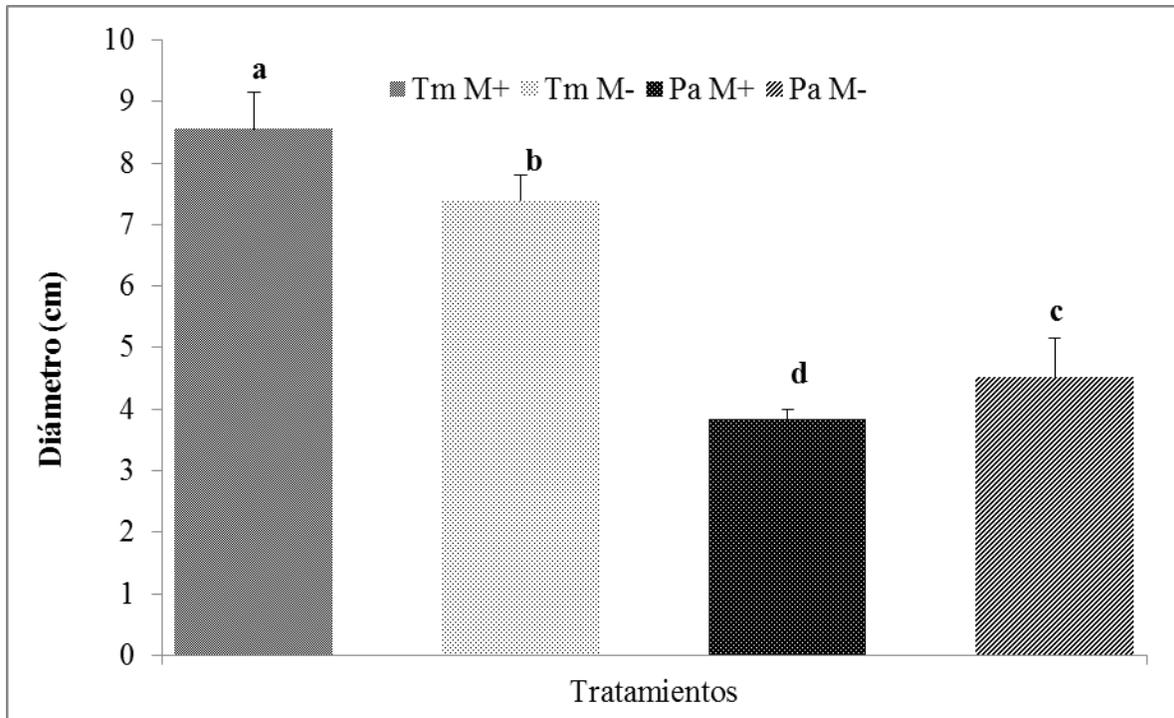


Fig. 10. Diámetro del tallo promedio (+1 e.e.) para las plantas en el potrero. Las leyendas indican los tratamientos (M-, sin inóculo y M+, inoculadas previas al trasplante) para las dos especies *Trema micrantha* (Tm) y *Poulsenia armata* (Pa).

Letras indican diferencias significativas (prueba de Tukey  $p \leq 0.01$ ).

### Selva

El diámetro de las plantas en selva mostró diferencias significativas ( $F_{1,320} = 7.25$ ;  $p < 0.01$ ) entre tratamientos, siendo las plantas de *Poulsenia armata* inoculadas con HMA las que mostraron en promedio un diámetro mayor del tallo (Fig. 11).

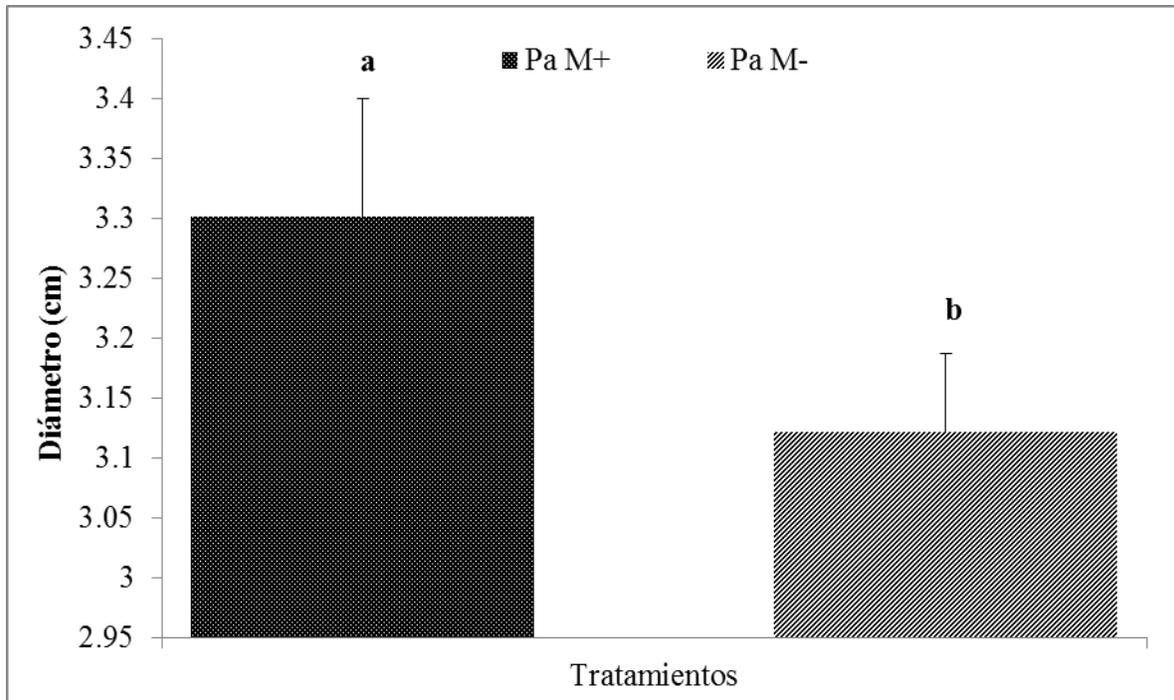


Fig. 11. Diámetro promedio (+1 e.e.) de *Poulsenia armata* (Pa) en selva, con los tratamientos sin inóculo (M-) y con inóculo (M+). Letras indican diferencias significativas (prueba de Tukey  $p \leq 0.01$ ).

## 7.5 Peso Seco Total (PST)

### Invernadero

No se encontraron diferencias significativas para peso seco total entre las especies ( $F_{1,36}=0.007$ ;  $p>0.05$ ) ni entre los tratamientos con y sin micorriza ( $F_{1,36}=0.465$ ;  $p>0.05$ ) dentro del invernadero.

## Potrero

El peso seco total presentó diferencias significativas únicamente en el factor especie ( $F_{1,64} = 85.15$ ;  $p < 0.01$ ), mostrando que *Trema micrantha* desarrolló mayor biomasa en ambos tratamientos (Fig. 12).

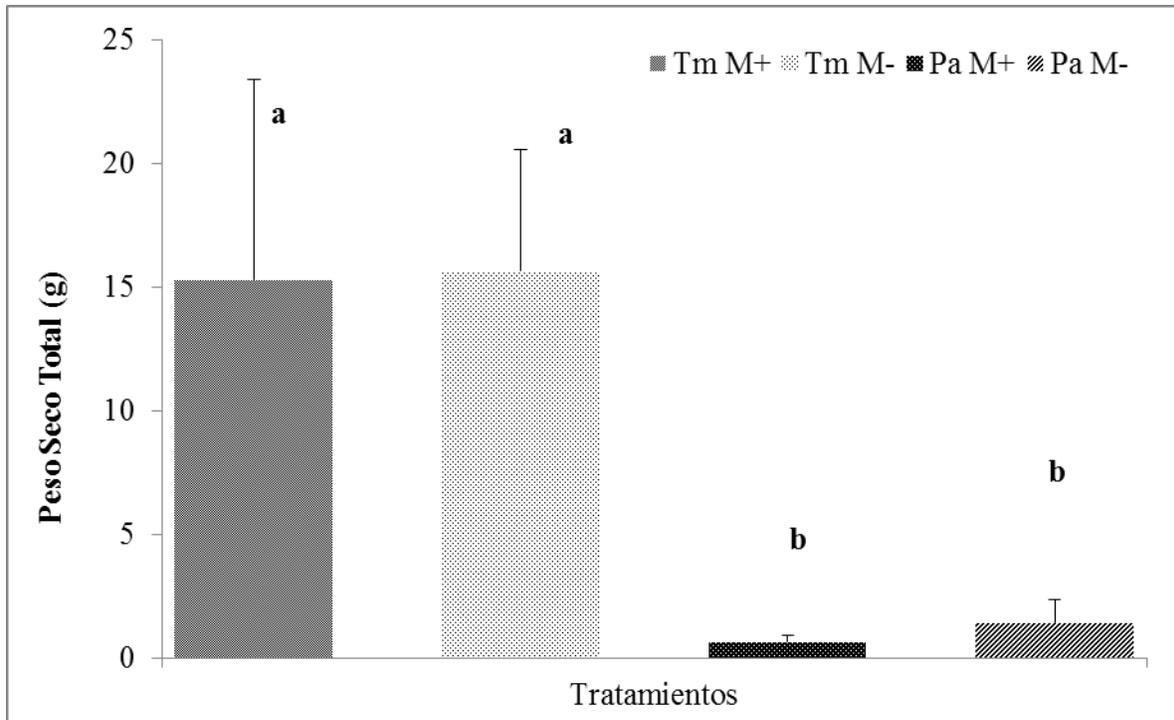


Fig. 12. Peso Seco Total (+1 e.e) de *Trema micrantha* (Tm) y *Poulsonia armata* (Pa) en potrero, con los tratamientos sin inóculo (M-) y con inóculo (M+). Letras indican diferencias significativas (prueba de Tukey  $p \leq 0.01$ ).

## Selva

Las plantas de *Poulsonia armata* en selva no mostraron diferencias en peso seco total ( $F_{1,38} = 0.105$ ;  $p > 0.05$ ).

## 7.6 Tasa relativa de crecimiento en biomasa (TRCb)

### Invernadero

No se encontraron diferencias significativas en la tasa relativa de crecimiento en biomasa entre las especies ( $F_{1,16}=0.6$ ;  $p>0.05$ ) ni entre los tratamientos ( $F_{1,16}=0.0007$ ;  $p>0.05$ ).

### Potrero

La tasa relativa de crecimiento en biomasa de las plantas en potrero mostró diferencias significativas únicamente en el factor especie ( $F_{1,16} = 9.9$ ;  $p<0.01$ ), indicando que *Poulsenia armata* presentó mayores valores (Fig. 13).

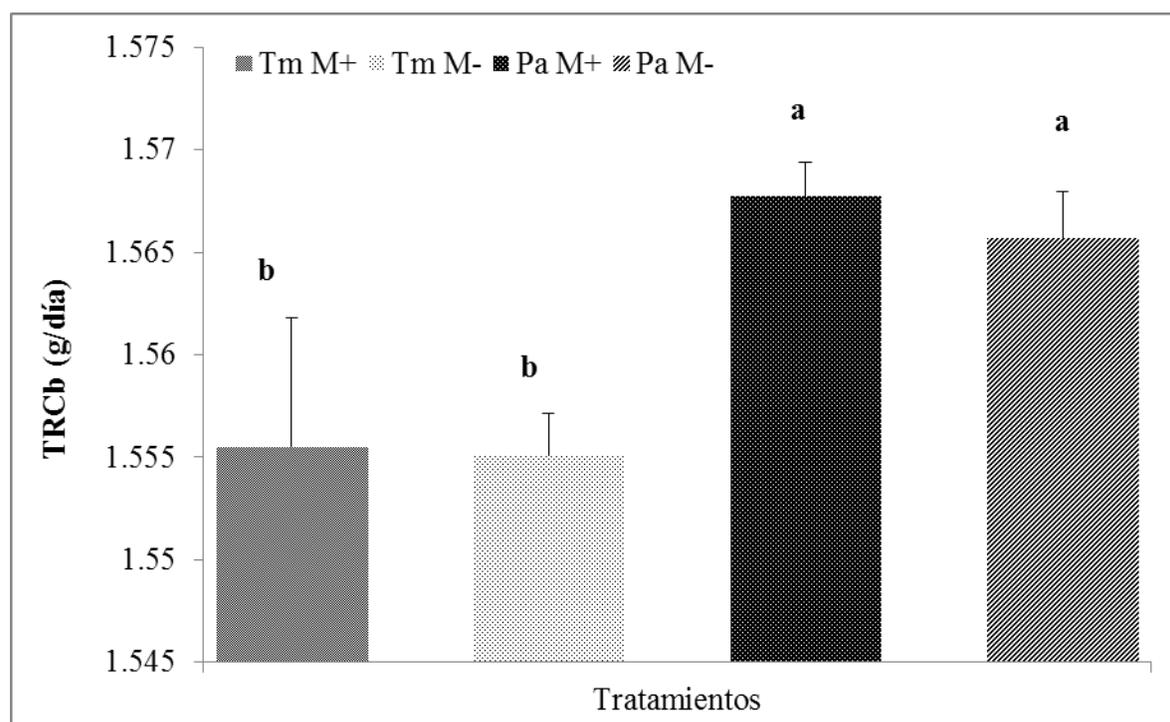


Fig. 13. Tasa Relativa de Crecimiento en Biomasa ((+1 e.e.) para *Trema micrantha* (Tm) y *Poulsenia armata* (Pa) en potrero. Tratamientos M+ y M- indican con y sin inóculo, respectivamente. Letras indican diferencias significativas (prueba de Tukey  $p \leq 0.01$ ).

Selva

El ANOVA para *Poulsenia armata* en esta variable no indicó diferencias significativas ( $F_{1,8}=0$ ;  $p>0.05$ ).

### **7.7 Cociente Raíz/Vástago (R/V)**

Invernadero

El cociente R/V de las plantas de *Poulsenia armata* y *Trema micrantha* no mostró diferencias significativas para ninguno de los tratamientos ( $F_{1,36}=0.05$ ;  $p>0.05$ ) ni entre especies ( $F_{1,36}=0.008$ ;  $p>0.05$ ).

Potrero

En cuanto al cociente de biomasa Raíz/Vástago en potrero, las plantas presentaron diferencias en el factor especie. *Poulsenia armata* mostró el mayor valor para este cociente en ambos tratamientos ( $F_{1,64} = 23.91$ ;  $p<0.01$ ) (Fig. 14).

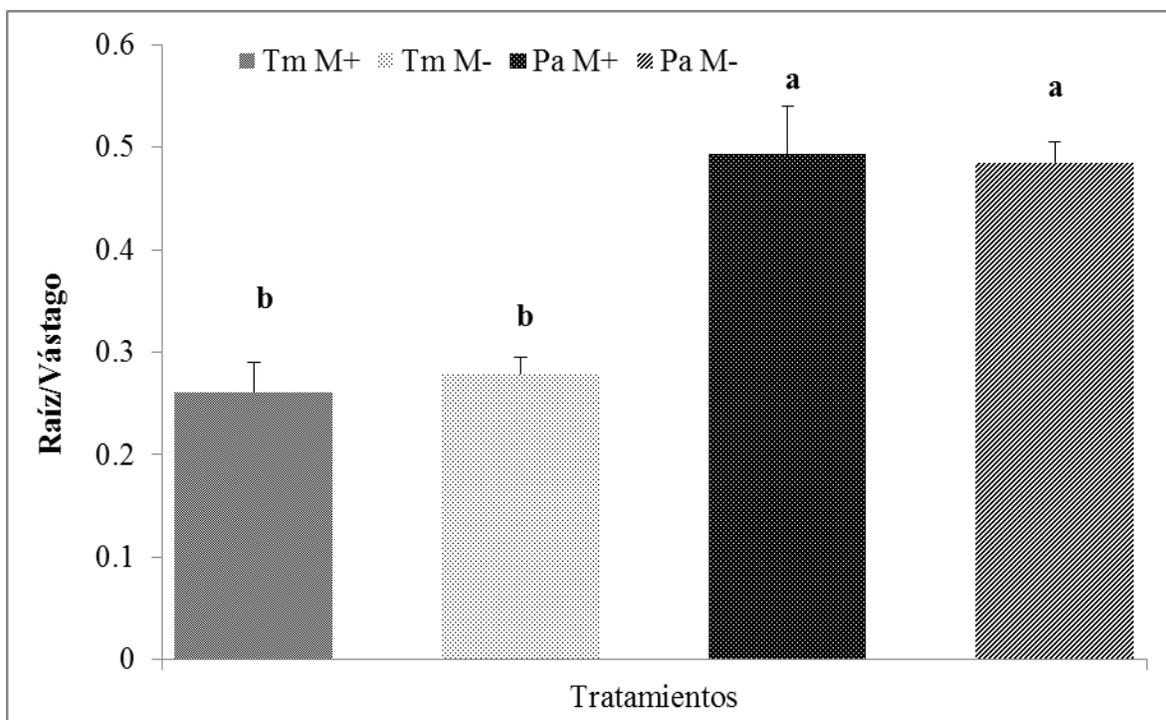


Fig. 14. Cociente R/V promedio (+1 e.e.) para *Trema micrantha* (Tm) y *Poulsenia armata* (Pa) en potrero. Tratamientos M+ y M- indican con y sin inóculo, respectivamente. Letras indican diferencias significativas (prueba de Tukey  $p \leq 0.01$ ).

#### Selva

No hubo diferencias entre tratamientos ( $F_{1,38}=0.116$ ;  $p>0.05$ ) para *Poulsenia armata*.

### 7.8 Proporción de Área foliar (PAF)

#### Invernadero

No se encontraron diferencias significativas entre tratamientos ( $F_{1,36}=0.723$ ;  $p>0.05$ ) en el invernadero, ni entre las especies ( $F_{1,36}=0.007$ ;  $p>0.05$ ).

## Potrero

El ANOVA indicó diferencias significativas únicamente para el factor especie ( $F_{1,76} = 13$ ;  $p < 0.01$ ), siendo *Trema micrantha* la de valor más alto en ambos tratamientos (Fig. 14).

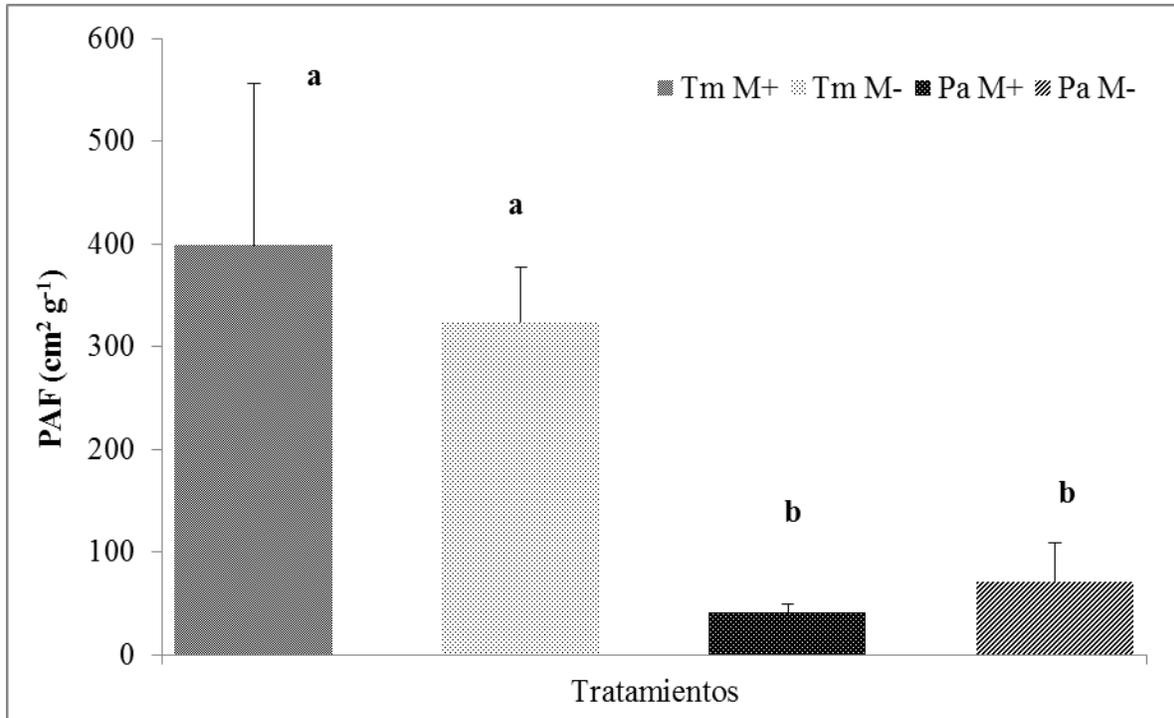


Fig. 14. Proporción de área foliar promedio (+1 e.e.) para *Trema micrantha* (Tm) y *Poulsenia armata* (Pa) en potrero. Tratamientos M+ y M- indican con y sin inóculo, respectivamente. Letras indican diferencias significativas (prueba de Tukey  $p \leq 0.01$ ).

## Selva

No hubo diferencias significativas para proporción de área foliar ( $F_{1,38}=0.089$ ;  $p > 0.05$ ).

### 7.9 Área foliar específica (AFE)

No se encontraron diferencias significativas en ninguno de los casos para esta variable. En invernadero, entre especies ( $F_{1,36}=2.32$ ;  $p > 0.05$ ) ni entre tratamiento micorrízico ( $F_{1,36}=2.82$ ;  $p > 0.05$ ), en potrero entre especies ( $F_{1,76}=3.23$ ;  $p > 0.05$ ) ni tratamientos ( $F_{1,76}=0.008$ ;  $p > 0.05$ ), tampoco en selva entre especies ( $F_{1,38}=2.07$ ;  $p > 0.05$ ).

## 7.10 Tasa de asimilación neta (TAN)

### Invernadero

No se encontraron diferencias significativas entre ninguno de los tratamientos con y sin micorriza ( $F_{1,16}=0.109$ ;  $p>0.05$ ) ni entre especies ( $F_{1,16}=1.12$ ;  $p>0.05$ ) para tasa de asimilación neta en invernadero.

### Potrero

Se encontraron diferencias significativas entre especies; mostrando que *Trema micrantha* tiene los valores más altos de tasa de asimilación neta ( $F_{1,16} = 15.27$ ;  $p<0.01$ ) (Fig. 15).

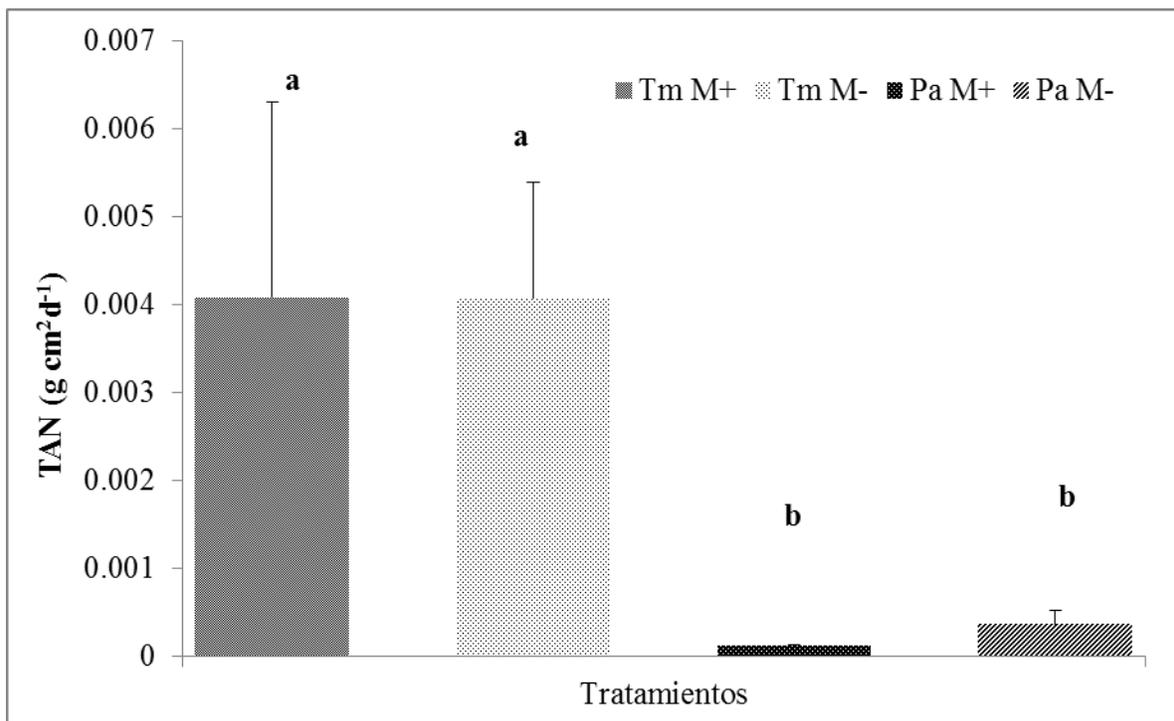


Fig. 15. Tasa de asimilación neta promedio (+1 e.e.) para *Trema micrantha* (Tm) y *Poulsonia armata* (Pa) en potrero. Tratamientos M+ y M- indican con y sin inóculo, respectivamente. Letras indican diferencias significativas (prueba de Tukey  $p \leq 0.01$ ).

Selva

El ANOVA no indicó diferencias significativas para *Poulsenia armata* bajo ningún tratamiento ( $F_{1,8}=0.347$ ;  $p>0.05$ ).

### 7.11 Potencial osmótico

Invernadero

Las plantas en invernadero presentaron diferencias estadísticamente significativas ( $F_{1,36} = 9.79$ ;  $p<0.01$ ) para los tratamientos con (M+) y sin (M-) inóculo, mostrando valores más negativos los individuos que no tenían inóculo; esto se observa en ambas especies (Fig. 16).

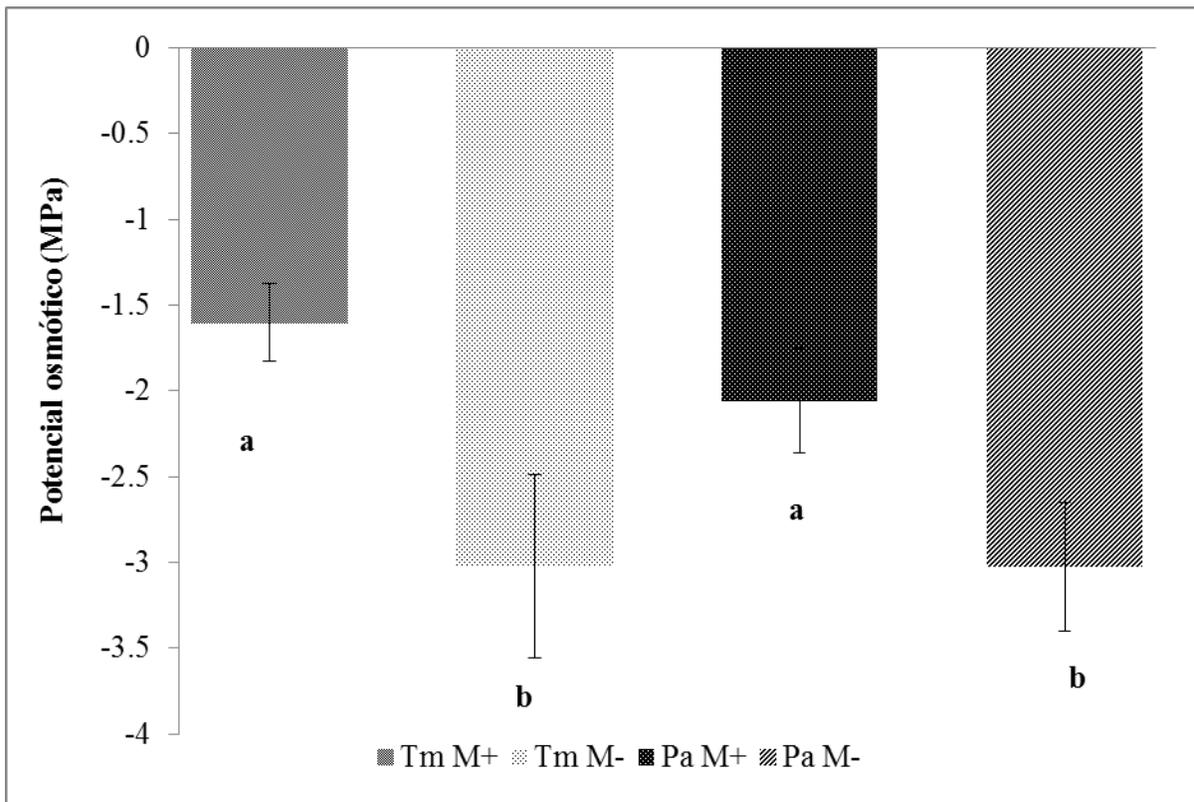


Fig. 16. Potencial osmótico promedio ( $\pm 1$  e.e.) para cada tratamiento dentro del invernadero. *Trema micrantha* (Tm) y *Poulsenia armata* (Pa) con (M+) y sin (M-) inóculo. Letras indican diferencias significativas (prueba de Tukey  $p \leq 0.01$ ).

## Potrero

El potencial osmótico de las plantas ubicadas en potrero presentó diferencias significativas ( $F_{1,64} = 15.102$ ;  $p < 0.01$ ); los mayores valores se obtuvieron en las muestras de plantas inoculadas con HMA, sin importar la especie (Fig. 17).

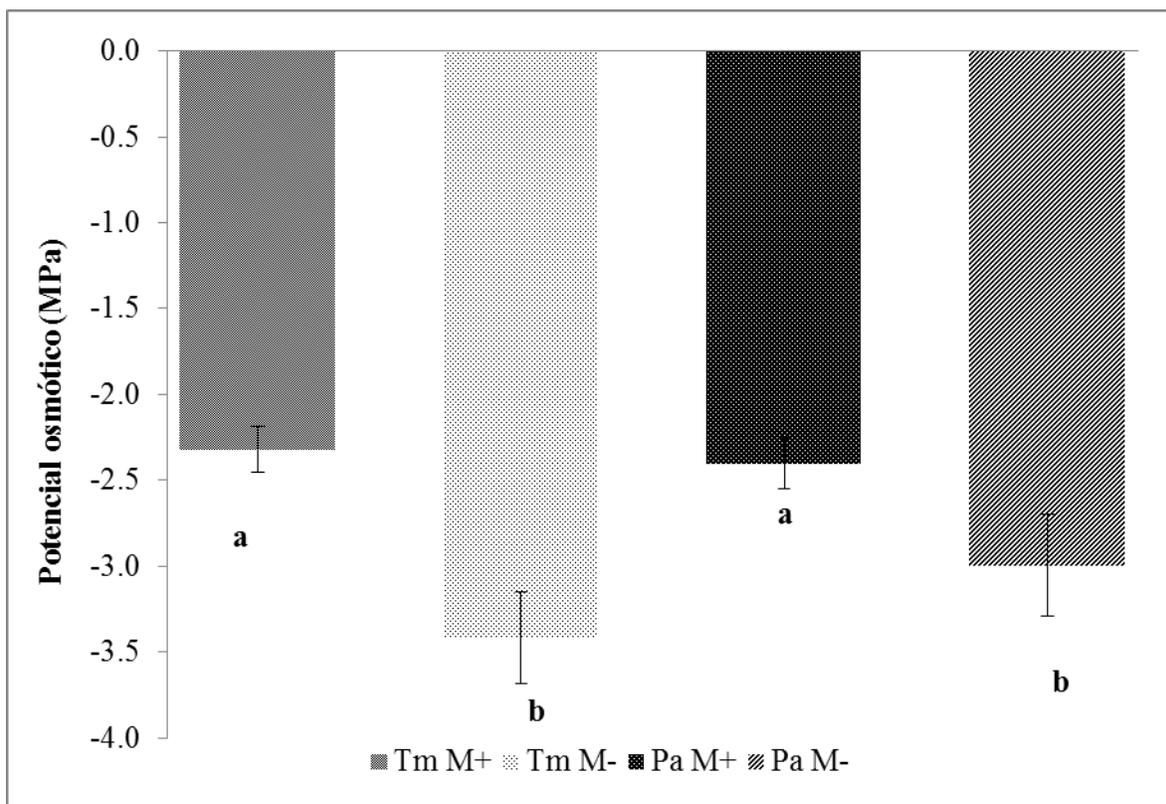


Fig. 17. Potencial osmótico promedio ( $\pm 1$  e.e.) para cada tratamiento dentro de potrero. *Trema micrantha* (Tm) y *Poulsenia armata* (Pa) con (M+) y sin (M-) inóculo. Letras indican diferencias significativas (prueba de Tukey  $p \leq 0.01$ ).

## Selva

Las plantas ubicadas en selva de *Poulsenia armata* no mostraron diferencias significativas con el factor micorrización para potencial osmótico ( $F_{1,32}=3.51$ ;  $p > 0.05$ ).

## 8. DISCUSIÓN

Las respuestas ecofisiológicas de las plantas que se presentan en la sección de resultados se basan en un análisis de la colonización intrarradical y en la respuesta de los hongos formadores de micorrizas, realizado por Serrano (2012); trabajo que se desarrolló de manera paralela a este estudio y que complementa la parte de la respuesta funcional de los HMA con las mismas especies y plantas que se utilizaron en este trabajo.

### 8.1 Supervivencia y Crecimiento Vegetal

La diferencia observada en términos de la supervivencia para ambas especies únicamente se presentó en la selva, donde *T. micrantha* no sobrevivió a partir del segundo mes de iniciado el experimento, lo cual confirma que esta especie, como demandante de luz con altas tasas de fotosíntesis (Núñez-Farfán y Dirzo, 1997), no tiene la capacidad de mantener sus funciones vitales en condiciones de baja radiación solar, explicado por los bajos niveles de plasticidad fenotípica. La plasticidad fenotípica debe optimizar el funcionamiento de la planta en un ambiente determinado; Rozendaal *et al.* (2006) encontraron que las especies pioneras de vida corta, como en este caso lo es *T. micrantha*, presentan baja plasticidad ante la falta de radiación solar, lo cual concuerda con lo encontrado en la selva para esta especie. Especies con crecimiento lento (como *P. armata*) tienen la capacidad de resistir los cambios ambientales, al contrario de las especies de crecimiento rápido que no son tan resistentes ante condiciones adversas (Grime *et al.*, 1986) como lo demostró *T. micrantha* en condiciones de selva, debido a su baja plasticidad. Las plantas de lento crecimiento son más eficientes en la utilización de recursos, explicado a partir de la asignación de los mismos hacia las partes hipógeas, utilizadas para la exploración en búsqueda de nutrimentos y por lo tanto resultan mejores competidoras que las plantas demandantes de luz, las cuales destinan la mayor parte de los fotosintatos a la parte del vástago (Marshall y Porter, 1991). El factor determinante para explicar en invernadero la variación observada en altura fue la especie, lo cual se liga directamente con la historia de vida de las plantas y la capacidad de la especie demandante de luz de asimilar de manera más rápida los compuestos carbonados que fotosintetiza (Fig. 3). En el potrero *T. micrantha* respondió

positivamente a la inoculación con HMA, mostrando en promedio mayores valores en altura y TRCa, lo que se contrapone a la hipótesis inicial planteada y que descarta la respuesta a la asociación micorrícica, otorgándole un papel secundario después de la respuesta a la luz como asevera Sánchez-Gallén (1999). El efecto de los HMA en la especie tolerante a la sombra *P. armata* se considera negativo, debido a que el tratamiento con inóculo presentó valores menores en altura y TRCa con respecto a las plantas control, tanto en potrero como en selva; en este último ambiente, las plántulas mostraron poco o nulo crecimiento, lo cual concuerda con lo reportado por Kitajima (1994) y Álvarez-Sánchez *et al.* (2007) sobre especies tolerantes a la sombra que pueden presentar tasas de crecimiento muy bajas o incluso negativas como en este caso, debido a un decrecimiento por deficiencias hídricas (constreñimiento) (Fig. 8).

El diámetro de las plantas en potrero presentó el mismo patrón que la altura, con valores mayores en *T. micrantha* en el tratamiento con inóculo y menores en *P. armata* inoculadas (Fig. 10). *P. armata* sin inóculo en invernadero, fue el único tratamiento que varió significativamente (Fig. 9), teniendo en promedio valores mayores para esta variable a diferencia de las plantas de esta especie inoculadas. En la selva, esta especie muestra un patrón distinto al presentar valores mayores de diámetro del tallo el tratamiento con inóculo en contraste con las que no se inocularon que tuvieron menor grosor del tallo, debido tal vez a la redistribución de los recursos mediados por el flujo de agua a partir de la presencia de los HMA, ya que en condiciones de estrés hídrico, como en el caso de potrero e invernadero y sin inóculo, se pueden presentar deformaciones en el tallo, generando compresiones del mismo (Valladares, 2004), lo cual se observó en este experimento.

De manera general, se puede considerar que la especie que mejor respondió al tratamiento con HMA para las variables analizadas fue *T. micrantha*, teniendo efectos positivos en su crecimiento. Se ha reportado que esto puede deberse a que los hongos que se asocian específicamente con las plantas que son tolerantes a la sombra, caso contrario al de *Trema*, y que tienen bajas tasas fotosintéticas, no logran cubrir su requerimiento de carbono y las

altas demandas de estos compuestos de sus huéspedes fúngicos (Harley y Smith, 1983), por lo que las plantas de *P. armata* que se inocularon tuvieron una menor altura y TRCa.

Zangaro *et al.* (2000), Siqueira y Saggin-Júnior (2001) y Peña (2005), reportan que la baja respuesta a la inoculación con HMA que presentan las especies tolerantes a la sombra se debe a que la mayoría de las especies que se desarrollan en condiciones microbambientales de etapas sucesionales tardías, pudiesen tener bajas tasas de absorción de nutrimentos debido a su lento crecimiento; de igual modo, Lovelock *et al.* (2003) reportan que una baja incidencia lumínica promueve la disminución de la producción de fotosintatos que no se asignan a mantener la asociación micorrízica.

El factor micorrización no favoreció la producción de biomasa; únicamente se diferenció en el factor especie. *Trema micrantha* desarrolló mayor biomasa dentro de potrero, justo como lo planteamos en la hipótesis inicial. Las otras variables que mostraron diferencias significativas fueron la Tasa de Asimilación Neta y la Proporción de Área Foliar; teniendo el mismo patrón que la acumulación de biomasa en la parte epígea; esta misma especie, en el potrero, es la que tuvo los mayores valores sin importar el factor inoculación. *T. micrantha* es sumamente eficiente en términos de las características peso-superficie de sus hojas y la capacidad para incorporar los compuestos carbonados a su biomasa (Morrison y Reeke, 1995), lo cual es consistente con sus altas tasas de crecimiento. Se ha reportado que esto confiere una ventaja ecológica para alcanzar mayor tamaño en menos tiempo, lo cual le permite captar más recursos y obtener mayor capacidad competitiva en un medio donde se presentan condiciones favorables, no siendo así en un ambiente adverso con condiciones estresantes (sequía, altas o bajas temperaturas, escasez de nutrientes, salinidad, etc.) donde el éxito en su desempeño radica en tener capacidad de tolerancia al estrés, lo que implica un costo energético que supone menor crecimiento a cambio de una mayor probabilidad de supervivencia (Villar *et al.*, 2004).

La proporción raíz/vástago en ambas especies fue menor a la unidad (Fig. 14), lo cual indica de manera general una mayor asignación de biomasa a la parte de las estructuras epigeas de la planta; dicho comportamiento se presenta en ambientes donde el crecimiento

no está limitado por recursos del suelo (Fitter y Hay, 1987). El suelo en Los Tuxtlas puede presentar problemas de disponibilidad de nutrientes debido a su acidez (Sommer-Cervantes *et al.*, 2003), por lo que podemos atribuir este desarrollo de la parte epigea a las altas tasas fotosintéticas mostradas en potrero, donde la disponibilidad de luz es mayor. Las diferencias entre las especies fueron estadísticamente distintas, por lo que *T. micrantha* como demandante de luz asignó mayor biomasa a la parte aérea que al sistema radicular (Rincón y Huante, 1993; Kitajima, 1994; Gehring, 2003). Por otro lado, *P. armata* con menores valores de este cociente, asigna mayor biomasa a la parte radicular. Se ha reportado que especies leñosas con mayor biomasa en raíz, muestran un crecimiento más lento, lo cual significa para la planta tener algunas ventajas, como mayor superficie de absorción y mayor supervivencia en hábitats donde los recursos son limitantes, en cambio, especies con mayor asignación de biomasa en hojas, que consecuentemente conlleva a tener una mayor capacidad de captación de luz y CO<sub>2</sub>, tendrá como resultado mayor crecimiento (Castro-Diez, 2002) y será más vulnerable a herbívoros y patógenos debido a que sus tejidos son de menor densidad (Kitajima y Fenner, 2000). Esta información concuerda con los resultados de este estudio en cuanto a asignación de recursos y biomasa, no obstante no se corresponde con los datos de supervivencia, donde se muestra que no hay ninguna diferencia para esta variable entre las especies estudiadas.

## **8.2 Estado hídrico de las plantas**

Las condiciones en el potrero relacionadas con la alta exposición a la radiación solar y la consecuente elevación en la temperatura ambiental, imponen un entorno que genera un estrés hídrico mayor para las plantas. Las modificaciones observadas entre los tratamientos en el potencial osmótico de las plantas son un reflejo directo del incremento en el contenido neto de solutos en las células vegetales, definido como ajuste osmótico (Jones, 1992). Este flujo es independiente de los cambios en la concentración de iones como resultado de la entrada y salida de agua. La mayor parte de este ajuste se explica por el incremento de la concentración de una variedad de solutos, dentro de los cuales se incluyen azúcares, iones inorgánicos (especialmente K<sup>+</sup>), ácidos orgánicos y aminoácidos (Taiz y Zeiger, 2006).

Las diferencias observadas para el potencial osmótico foliar en cuanto al factor micorrización en el potrero indican una respuesta favorable a la inoculación, respuesta similar observada en el invernadero; así, se registraron valores de potencial osmótico mayores (menos negativos) para ambas especies (Fig. 16 y 17). Sabiendo que el potencial osmótico es un indicador del estado hídrico de las plantas que mostraron valores mayores, se puede inferir que mayor será la disponibilidad de agua con la que cuenta para llevar a cabo sus funciones fisiológicas de manera adecuada (Kozłowski y Pallardy, 1997; Lambers *et al.*, 1998; Pallardy, 2008).

En estas condiciones de mayor estrés hídrico, se observó una ventaja en cuanto a la absorción de agua, atribuible a que las plantas inoculadas con HMA, cuentan con mayor superficie de absorción (Augé, 2001; Flores, 2010), con lo cual se acepta la hipótesis que planteamos al inicio del experimento, en la que se propone que existe una mejoría en el estado hídrico de las plantas para ambas especies.

En ambientes donde el agua no es un factor limitante, no se encuentran diferencias en el potencial osmótico foliar entre plantas inoculadas y sin inóculo (Augé *et al.* 1992; Bryla y Duniway, 1997), lo cual nos permite suponer que solamente en condiciones estresantes, la asociación micorrícica tiene repercusiones en términos de responder a esta condición ambiental, hecho que se corrobora al no encontrar diferencias significativas en selva y sí en potrero.

Estos resultados se suman a la lista de trabajos que demuestran que la inoculación con HMA puede tener implicaciones benéficas en torno a su utilización como una herramienta en la restauración de sitios alterados (Pouyú-Rojas y Siqueira, 2000; Allen *et al.*, 2003; Álvarez-Sánchez *et al.*, 2007), debido a que las plantas micorrizadas tendrían ventajas con respecto a las plantas no inoculadas, en específico al tener una capacidad mayor de absorber de manera más eficiente el agua del suelo en situaciones de estrés hídrico.

Finalmente, se recomienda realizar más estudios ecofisiológicos para determinar la conveniencia de emplear especies arbóreas tratadas con inóculo nativo HMA en programas

de restauración de sitios alterados, haciendo seguimiento a largas escalas espaciales y temporales para abarcar diferentes estadios de desarrollo de las plantas de interés para la zona de estudio.

## 9. CONCLUSIONES

- *Trema micrantha* respondió de manera positiva al tratamiento con HMA teniendo mayor crecimiento en altura y TRCa.
- *Poulsenia armata* no respondió en las variables de crecimiento ante la presencia del inóculo micorrízico.
- La inoculación con HMA mejora el estado hídrico de ambas especies en condiciones de baja disponibilidad de agua para la planta.
- A pesar de que la micorrización previa al trasplante no repercutió de manera benéfica en cuanto a la supervivencia de las especies, se propone inocular especies arbóreas para proyectos de recuperación y restauración de zonas perturbadas con inóculo nativo, tanto para especies demandantes de luz con altas tasas de crecimiento como *T. micrantha*, lo que promovería el establecimiento de otras especies durante la regeneración como el caso de *P. armata*, especie que logró sobrevivir de manera constante a lo largo del experimento y cuya condición hídrica mejoró con el tratamiento con HMA en potrero.

## 10. LITERATURA CITADA

- AIDE T. M. y E. Rivera. 1998. Geographic patterns of genetic diversity in *Poulsenia armata* (Moraceae): implications for the theory of Pleistocene refugia and the importance of riparian forest. *Journal of Biogeography*. 25:695- 705.
- ALLEN E.B., M.F. Allen, L. Egerton-Warburton, L. Corkidi y A. Gómez-Pompa. 2003. Impacts of early- and late-seral mycorrhizae during restoration in seasonal tropical forest, Mexico. *Ecological Applications*. 13:1701-1717.
- ÁLVAREZ-SÁNCHEZ J., P. Guadarrama, I. Sánchez-Gallén y D. Olivera. 2007. Restauración de ambientes deteriorados derivados de la selva tropical húmeda: el uso de los hongos micorrizógenos arbusculares. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80 (Suplemento): 59-68.
- ÁLVAREZ-SÁNCHEZ J. y J.C. Peña. 2009. La micorriza arbuscular como una herramienta en la restauración ecológica. En: J. Álvarez (ed.). *Ecología de micorrizas arbusculares y restauración de ecosistemas*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. pp: 12.
- AUGÉ R. M. 2001. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza*. 11:3-42.
- AUGÉ R. M., Stodola A. J., Brown M. S. y Bethlenfalvay G. J. 1992. Stomatal response of mycorrhizal cowpea and soybean to short-term osmotic stress. *New Phytologist*. 120:117-125.
- BARBOUR M., J. Burk y W. Pitts. 1987. *Terrestrial Plant Ecology*. 2nd Ed. The Benjamin/Cumming. California. USA. 634 p.
- BEDINI S., L. Avio, E. Argese, y M. Giovannetti. 2007 Effects of long-term land use on arbuscular mycorrhizal fungi and glomalin-related soil protein *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 120:463-466.
- BRYLA D.R. y Duniway J.M. 1997. Growth, phosphorus uptake, and water relations of safflower and wheat infected with an arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytologist*. 136:581-590.
- CAMPOS C. A. 2004. El suelo. En: Guevara S. S., Laborde D. Javier y Sánchez-Ríos G. (eds.). *Los Tuxtlas, el paisaje de la sierra*. Instituto de Ecología, A.C., México. pp. 181-193.
- CASTRO-DIEZ P. 2002. Factores que limitan el crecimiento de la vegetación leñosa mediterránea. Respuestas de las plantas: de órgano a comunidad. En: J. Charco (Ed.). *La regeneración natural del bosque mediterráneo en la península ibérica*. ARBA-Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España. pp. 47-58.

CHENG W., D.W. Johnson, y S. Fu. 2003. Rhizosphere effects on decomposition: controls of plant species, phenology, and fertilization. *Soil Science Society of America Journal*. 67:1418-1427.

CHIGINOVA I., A.V. Aleksandrova, S. Marhan, E. Kandeler y A.V. Tiunov. 2011. The importance of mycelial connection at the soil-litter interface for nutrient translocation, enzyme activity and litter decomposition. *Applied Soil Ecology*. 51:35-41.

CLARK A. L. y B. St. Clair. 2011. Mycorrhizas and secondary succession in aspen-conifer forest: Light limitation differentially affects a dominant early and late successional species. *Forest Ecology and Management*. 262:203-207.

CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2006. Programa de conservación y manejo Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas, México. México, D.F. pp. 27, 165.

DE RUITER P. C., V. Wolters, J. C. Moore y K. O. Winemiller. 2005. Food web ecology: Playing Jenga and beyond. *Science*. 309:68-71.

GUADARRAMA P. y F.J. Álvarez-Sánchez. 1999. Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different environments in a tropical rain forest, Veracruz, Mexico. *Mycorrhiza*. 8:267-270.

GUEVARA S., J. Laborde-Dovalí y G. Sánchez-Ríos. 2004. La deforestación. En: Guevara S., J. Laborde-Dovalí y G. Sánchez-Ríos (Eds.). *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*. Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea, Xalapa, Ver. pp. 85-134.

FISCHER R. C., D. Janos, D. Perry, R. Linderman & P. So. 1994. Mycorrhiza inoculum potentials in tropical secondary succession. *Biotropica*. 26:369-377.

FITTER A.H. Y R.K.M. Hay. 1987. *Environmental physiology of plants*. Academic Press. Londres. pp. 423.

FLORES Rentería D. 2010. Efecto de los hongos ectomicorrizógenos en las condiciones ecofisiológicas de plántulas de *Pinus hartwegii* Lindl. y *Abies religiosa* (Kunth Schltdl. Et Cham.): un enfoque para el análisis de la restauración de ambientes deteriorados en la Cuenca del Río Magdalena, D.F. Tesis de Maestría (Maestría en Ciencias Biológicas). Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 20.

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

FRANCHE C., K. Lindstrom y C. Elmerich. 2009. Nitrogen-fixing bacteria associated with leguminous and non-leguminous plants. *Plant and Soil*. 321: 35-59.

- GEHRING C. A. 2003. Growth responses to arbuscular mycorrhizae by rain forest seedlings vary with intensity and tree species. *Plant Ecology*. 167:127-139.
- GRIME J.P., J.E. Crack y E. Rincón. 1986. The ecological significance of plasticity. En: Jennings D.H. & A.J. Trewavas. Eds. *Plasticity in plants*. pp. 5-29. *Symposia of the Society for Experimental Biology No. 40*. The company of Biologists, Cambridge.
- HAWKES V. C., K. M. De Angelis y M. K. Firestone. 2007. Root Interactions with Soil Microbial Communities and Processes. En: Cardon G. Z. & J. L. Whitbeck. (Ed.). 2007. *The Rhizosphere. An Ecological Perspective*. Elsevier Academic Press. UK. pp: 1.
- Hetrick BAD, Wilson GWT, Leslie JF. 1991. Root architecture of warm and cool season grasses: relationship to mycorrhizal dependence. *Canadian Journal of Botany*. 69:112–118
- HINSINGER P., A. G. Bengough, D. Vetterlein y I. M. Young. 2009. Rhizosphere: biophysics, biogeochemistry and ecological relevance. *Plant and Soil*. 321: 117-152.
- IBARRA-MANRÍQUEZ G. y S. Sinaca. 1997. Fanerógamas. En: González E., R. Dirzo & R. Vogt (eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Instituto de Biología e Instituto de Ecología, UNAM. México pp. 165.
- JACKSON RB, J Canadell, JR Ehleringer, HA Mooney, OE Sala, ED Schulze. 1996. A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia* 108:389-411
- JANOS D. P. 1996. Mycorrhizas, sucession and the rehabilitation of deforested lands in the humid tropics. En: Frankland J. C., N. Magan y G. M. Gadd. (Eds.). *Fungi and environmental change*. Cambridge University Press. U. K. pp. 129-162.
- JOHNSON N. C., J. D. Hoeksema, J. D. Bever, V. B. Chaudhary, C. A. Gehring, J. N. Klironomos, R. Koide, R. M. Miller, J. Moore y P. Moutoglis. 2006. From Lilliput to Brobdingnag: Extending models of mycorrhizal function across scales. *BioScience*. 56:889-900.
- JONES H. G. 1992. *Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology*. 2<sup>nd</sup> ed. Cambridge University Press. Cambridge, UK. pp. 72-105, 270-276.
- JONES D. L. 1998. Organic acids in the rhizosphere: a critical review. *Plant and Soil*. 205: 25-44.
- KIRKHAM D. 1973. Soil physics and soil fertility. *Bulletin des Recherches Agronomiques de Gembloux Faculté des Sciences Agronomiques de l'État (new series)*. 8:60-88.

KITAJIMA K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*. 98:419-428.

KITAJIMA K. y M. Fenner. 2000. Ecology of seedling regeneration. En: Fenner M. ed. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. 2a ed. CAB Publishing, Londres. pp. 331-359.

KLIRONOMOS, JN; McCune, J; Hart, M; Neville, J. 2002. The influence of arbuscular mycorrhizae on the relationship between plant diversity and productivity. *Ecology Letters*. 3: 137-141.

KOIDE, R.T. y R.P. Schreiner. 1992. Regulation of the vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 43:557-581.

KOTHARI SK, Marschner H, George E. 1990. Effect of VA mycorrhizal fungi and rhizosphere microorganisms on root and shoot morphology, growth and water relations in maize. *New Phytologist*. 116:303-311

KOZLOWSKI T. y S. Pallardy. 1997. *Physiology of woody plants*. 2<sup>nd</sup> ed. Elsevier Academic Press. pp. 411.

KUBIKOVA E., Moore J.L., Ownlew B.H., Mullen M.D., Augé R.M. 2001. Mycorrhizal impact on osmotic adjustment in *Ocimum basilicum* during a lethal drying episode. *Journal of Plant Physiology*. 158: 1227-1230.

KUZYAKOV Y, y G. Domanski. 2000. Carbon input by plants into the soil. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. 163: 421-431.

KUZYAKOV Y. 2010. Priming effects: interactions between living and dead organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*. 42: 1363-1371.

LAMBERS H. S. C. y T. Pons. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer. pp. 540.

LANDEWEERT R., E. Hoffiand, R. Finlay y T. Kuyper. 2001. Linking plants to rocks. Ectomycorrhizal fungi mobilize nutrients from minerals. *Trends in Ecology & Evolution*. 16: 248-254.

LOVELOCK C.E., K. Andersen y J.B. Morton. 2003. Arbuscular mycorrhizal communities in tropical forest are affected by host tree species and environment. *Oecologia*. 135:268-279.

LU X. y R. T. Koide. 1994. Effects of mycorrhizal infection on components of plant growth and reproduction. *New Phytologist*. 128: 211-218.

MARSHALL B. y J.R. Porter. 1991. Concepts of nutritional and environmental interactions determining plant productivity. En: Plant growth: interactions with nutrition and environment. Porter J.R. & D.W. Lawlor (Eds.). Cambridge University Press. N.Y.

MARTÍNEZ-RAMOS M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: Gómez-Pompa A. & R. S. Amo. (eds.). Investigaciones sobre la regeneración de las selvas altas en Veracruz, México. Instituto Nacional de Investigadores sobre Recursos Bióticos, Xalapa, Veracruz, México. Alhambra Mexicana. Vol. II. México. pp. 191-239.

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

MILLER R. M. y J. D. Jastrow. 2000. Mycorrhizal fungi influence soil structure. En: Kapulnik Y. & D. Douds, (Eds.) Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function. Kluwer Academic Publishers, London. pp. 3–18.

MIRANDA, F. y Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Boletín de la Sociedad Botánica de México. 29: 20-179.

MOHAMMADI, E., Y. Rezaee, R. Prasad y A. Varma. 2008. Mycorrhizal fungi: what we know and what should we know? En: A. Varma. (Ed.). 2008. Mycorrhiza. Genetics and molecular biology, eco-function, biotechnology, eco-physiology, structure and systematic. 3<sup>rd</sup> Edition. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Berlin, pp: 3.

MOORE J. C., K. McCann y P. C. de Ruiter. 2007. Soil Rhizosphere Food Webs, Their Stability, and Implications for Soil Processes in Ecosystems. En: Cardon G. Z. & J. L. Whitbeck. (Ed.). 2007. The Rhizosphere. An Ecological Perspective. Elsevier Academic Press. pp. 101

MORRISON D. y E. Reeke. 1995. Pattern of defoliation and its effect photosynthesis capacity on *Oenothera blennis*. Journal of Ecology 83:759-767.

MYERS, N. 1984. The primary source: tropical forests and our future. Norton, Nueva York. 399 p.

NEWSHAM K.K, Fitter AH, Watkinson AR. 1995. Arbuscular mycorrhiza protect an annual grass from root pathogenic fungi in the field. Journal of Ecology 83: 991–1000.

NIEMBRO R. A. 1986. Árboles y arbustos útiles de México. Naturales e introducidos. Universidad Autónoma de Chapingo. México. pp. 206.

NÚÑEZ-CASTILLO O. y F. J. Álvarez-Sánchez. 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. y R. Dirzo. 1997. *Heliocarpus appendiculatus* (jonote). En: Historia natural de Los Tuxtlas. González S. E., R. Dirzo & R. C. Vogt (eds.). UNAM, México D.F. pp. 119-122.
- PARKASH B. D., P-O. Lundquist, S. Alström. 2008 Arbuscular mycorrhizal fungal spore-associated bacteria affect mycorrhizal colonization, plant growth and potato pathogens Original Research Article *Soil Biology and Biochemistry*. 40:2494-2501
- PARNISKE M. 2008. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nature Reviews Microbiology*. 6:763-775.
- PALLARDY G. S. 2008. *Physiology of woody plants*. 3rd ed. Elsevier Academic Press. UK. pp. 355-365.
- PENNINGTON T. D. y J. Sarukhán. 1998. Árboles tropicales de México: manual para la identificación de las principales especies. Universidad Nacional Autónoma de México. Fondo de Cultura Económica. México.
- PEÑA Becerril. 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 (Maestría en Ciencias Biológicas). Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- PORCEL R. y J. M. Ruiz-Lozano. 2004. Arbuscular mycorrhizal influence on leaf potencial, solute accumulation, and oxidative stress in soybean plants subjected to drought stress. *Journal of Experimental Botany*. 403:1743-1750.
- POUYÚ-ROJAS E. y J.O Siqueira. 2000. Micorriza arbuscular e fertilização do solo no desenvolvimento pós-transplante de mudas de sete espécies florestais, *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. 35:103-114.
- PORRAS-SORIANO A., M.L. Soriano-Martín, A. Porras-Piedra & R. Azcón. 2009. Arbuscular mycorrhizal fungi increased growth, nutrient uptake and tolerance to salinity in olive trees under nursery conditions. *Journal of Plant Physiology*. 166:1350-1359
- PRIHA O., y A. Smolander. 2003. Short-term uptake of N into soil microbes and seedlings of pine, spruce and birch in potted soils. *Biology and Fertility of Soils*. 37: 324-327.
- PYKE D. A. y J. N. Thompson. 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecology*. 67:240-245.
- QUIROZ Ayala A.M. 2006. Restauración de sistemas tropicales deteriorados con especies pioneras derivados de una selva húmeda: la influencia de las micorrizas arbusculares. Tesis de Maestría (Maestría en Ciencias Biológicas). Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 1

RAMOS Z. J. y P. Guadarrama. 2004. Los Hongos Micorrizógenos Arbusculares en la restauración de comunidades tropicales. *Universidad y Ciencia*. Número especial I:59-65.

RICHARDS P. W. 1996. *The tropical rain forest*. Second edition. Cambridge University Press, Cambridge.

RINCÓN E. y P. Huante. 1993. Growth responses of tropical deciduous tree seedlings to contrasting light conditions. *Trees*. 7:202-207.

ROZENDAAL D. M. A., V. H. Hurtado & L. Poorter. 2006. Plasticity in leaf traits of 38 tree species in response to light; relationships with demand and adult stature. *Functional Ecology*. 20:207-216.

RUIZ-LOZANO J. M. and R. Aroca. 2010. Host response to osmotic stresses: stomatal behaviour and water use efficiency of arbuscular mycorrhizal plants. En: Koltai H. & Y. Kapulnik (editors). *Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function*. 2nd ed. Springer. pp. 239.

RZEDOWSKI, J. 1994. *Vegetación de México*. Limusa, Noriega Editores, México. pp. 159.

SÁNCHEZ GALLEN I. 1999. Efecto de la luz, de la micorrización y de los nutrientes en el crecimiento de plántulas de especies arbóreas con historias de vida contrastantes en una selva húmeda tropical. Tesis de Maestría (Ecología y Ciencias Ambientales). Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.

SÁNCHEZ GALLEN I. 2011. Análisis de la comunidad de plántulas, en relación con la de hongos micorrizógenos arbusculares, en fragmentos de vegetación remanente de una selva húmeda. Tesis de Doctorado en Ciencias. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.

SÁNCHEZ P.A. y J.G. Salinas. 1981. Low-input technology for managing oxisols and ultisols in tropical America. *Advances in Agronomy*. 34:279-406.

SERRANO Ysunza. A. A. 2012. Análisis de la colonización y producción de la micorriza arbuscular en dos especies de árboles en una selva húmeda. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.

SIQUEIRA J. O., M. A. Carneiro, N. Curi, R. S. C. da Silva & A. C. Davide. 1998. Mycorrhizal colonization and mycotrophic growth of native woody species as related to successional groups in Southeastern Brazil. *Forest Ecology and Management*. 107:241-252.

SIQUEIRA J.O. y O.J. Saggin-Júnior. 2001. Dependency on arbuscular mycorrhizal fungi and responsiveness of some Brazilian native woody species. *Mycorrhiza*. 11:245-255.

SMITH S. y D. Read. 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*. 3<sup>rd</sup> Edition. Academic Press. New York. pp: 13, 155-159.

SIMARD S. W., D. Durall y M. Jones. 2002. Carbon and nutrient fluxes within and between mycorrhizal plants. En: *Mycorrhizal ecology*. *Ecol. Stud.* 157:33-74.

SOMMER-CERVANTES I., L. Flores-Delgadillo y M. Gutiérrez-Ruiz. 2003. Caracterización de los suelos de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. En: Álvarez-Sánchez. J. y E. Naranjo (eds.). *Ecología del Suelo en la Selva Tropical Húmeda de México*. Fac. de Ciencias e Instituto de Biología, UNAM. Instituto de Ecología, A.C. México, D.F. pp. 17-67.

SOTO M. y L. Gama. 1997. Climas. En: González S.E., R. Dirzo y R. C. Vogt (eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, Instituto de Biología e Instituto de Ecología, UNAM. México. pp. 7-24.

STEPHAN A., A. H. Meyer y B. Schmid. 2000. Plant diversity affects culturable soil bacteria in experimental grassland communities. *Journal of Ecology*. 88:988-998.

TAIZ L. y E. Zeiger. 2006. *Plant Physiology*. 3<sup>rd</sup> Ed. Sinauer Associates, Inc. Massachusetts. USA. pp. 596-683.

TURNER I. M. 2001. *The ecology of trees in the tropical rain forest*. Cambridge University Press. Reino Unido. pp. 69-101, 180-226.

VALLADARES F. 2004. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A. Madrid. pp. 13-25.

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

VAN DER HEIJDEN, M.G.A., R. Streitwolf-Engel, R. Riedl, S. Siegrist, A. Neudecker, K. Ineichen, T. Boller, A. Wiemken y I. R. Sanders. 2006. The mycorrhizal contribution to plant productivity, plant nutrition and soil structure in experimental grassland. *New Phytologist*. 172: 739–752.

VARELA L. y D. Trejo. 2001. Los hongos micorrizógenos arbusculares como componentes de la biodiversidad del suelo en México. *Acta zoológica mexicana*. 1:39-51

VILLAR R., J. Ruiz-Robledo, J. L. Quero, H. Poorter, F. Villadares y T. Magaña. 2004. Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas.

En: Valladares F. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A. Madrid. pp. 191-227.

WHITMORE, T. C. 1998. An introduction to tropical rainforest. 2<sup>nd</sup> ed. Oxford University Press. UK.

WU Q.-S. y R.-X. Xia. 2006. Arbuscular mycorrhizal fungi influence growth, osmotic adjustment and photosynthesis of citrus under well-watered and water stress conditions. *Journal of Plant Physiology*. 163:417-425.

ZANGARO W., V. L. R. Bononi y S. B. Trufen. 2000. Mycorrhizal dependency, inoculum potential and habitat preference of native woody species in Sout Brazil. *Journal of tropical Ecology*. 16:603-622.