



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**Crecimiento de plántulas de especies de la selva  
húmeda en función de hongos micorrizógenos  
arbusculares provenientes de parches de  
diferentes tamaños**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**BIÓLOGA**

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

**ALBA NELLY ZAMARRIPA NERI**



**DIRECTORA DE TESIS:**

**M. en C. Irene Sánchez Gallen**

**2012**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

## Hoja de datos del jurado

### 1. Datos del alumno

Zamarripa

Neri

Alba Nelly

57437697

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

097186997

### 2. Datos del tutor

M. en C.

Irene

Sánchez

Gallen

### 3. Datos del sinodal 1

Dr.

Francisco Javier

Álvarez

Sánchez

### 4. Datos del sinodal 2

Dra.

Ana

Elena

Mendoza

Ochoa

### 5. Datos del sinodal 3

Dra.

Mariana

Hernández

Apolinar

### 6. Datos del sinodal 4

Dra.

María del Rocío

Cruz

Ortega

### 7. Datos del trabajo escrito

Crecimiento de plántulas de especies de la selva húmeda en función de hongos micorrizógenos arbusculares provenientes de parches de diferentes tamaños.

127 p.

2012



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS  
Secretaría General  
División de Estudios Profesionales

Votos Aprobatorios

**DR. ISIDRO ÁVILA MARTÍNEZ**  
Director General  
Dirección General de Administración Escolar  
**Presente**

Por este medio hacemos de su conocimiento que hemos revisado el trabajo escrito titulado:

**Crecimiento de plántulas de especies de la selva húmeda en función de hongos micorrizógenos arbusculares  
provenientes de parches de diferentes tamaños**

realizado por **Zamarripa Neri Alba Nelly** con número de cuenta **0-9718699-7** quien ha decidido titularse mediante la opción de **tesis** en la licenciatura en **Biología**. Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Propietario      Dra. Ana Elena Mendoza Ochoa

Propietario      Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez

Propietario  
Tutora          M. en C. Irene Sánchez Gallen

Suplente          Dra. Mariana Hernández Apolinar

Suplente          Dra. María del Rocío Cruz Ortega

Atentamente,  
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"  
Ciudad Universitaria, D. F., a 27 de octubre de 2011  
EL JEFE DE LA DIVISIÓN DE ESTUDIOS PROFESIONALES

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ

Señor sinodal: antes de firmar este documento, solicite al estudiante que le muestre la versión digital de su trabajo y verifique que la misma incluya todas las observaciones y correcciones que usted hizo sobre el mismo.  
MAG/CZS/cigs

*Mioya Moto Su Mahikari Oomikami Sama* sinceramente muchas gracias

*A la memoria de mis padres,  
a quienes les debo todo lo que soy.*

A mis hermanos: Aram, Ignacio, Sara y Daniel.

A mis sobrinitos que me inspiran a tomar un segundo aire: mi Chofis Chofis, Diego y Mariel y los que se están incorporando a este mundo.

A mis tíos, primos y toda mi familia que de alguna manera u otra me apoyaron.

## **Agradecimientos**

A la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Facultad de Ciencias, por brindarme la oportunidad de estudiar en tan grandes instituciones.

A mi asesora la Dra. Irene Sánchez Gallen, por darme la dirección, apoyo, esfuerzo y consejos en la realización y conclusión de esta tesis. Gracias por estar siempre conmigo y mostrar la gran persona que eres. Gracias por soportarme y escucharme cuando más lo necesite, no hay palabras para expresar toda mi gratitud hacia ti.

Al Dr. Javier Álvarez Sánchez, por su apoyo y comentarios para la realización de esta tesis. Gracias por sus palabras y orientaciones, las recordaré para el resto de mi vida.

A mis sinodales: Dra. Ana Elena Mendoza, Dra. María del Rocío Cruz Ortega y Dra. Mariana Hernández Apolinar, por darme mucho de su tiempo y leer esta tesis, compartiendo sus conocimientos, comentarios y sugerencias.

Al Laboratorio de Ecología de Suelos por abrirme las puertas y pasar tiempos maravillosos, en las diferentes sedes que ha tenido.

A la Estación de Biología de Los Tuxtlas y a todo el personal que en ella labora ya que sin su apoyo esta investigación no hubiera sido posible. A Rosamond Coates, Jorge Perea. En especial a Braulio Gómez Chagala por facilitarme, en exceso, mi trabajo en campo. A Gil y Goyo por su disposición a trabajar. A las cocineras, Mila, Artemia y Doña Chica, quienes siempre me apoyaron en mis comidas “especiales”.

A Oswaldo Núñez por su ayuda en el trabajo de campo y laboratorio. Gracias por tú amistad y por tus palabras de aliento cuando me estaba desinflando, por compartir tus experiencias y ayudarme a entender a la Biología de otra manera.

Al Biól. Marco Antonio Romero por su apoyo en la adquisición de bibliografía y su ayuda en cualquier duda que tenía.

A la Dra. Guadalupe Barajas por su gran ayuda en la parte estadística, por compartir su tiempo y por las agradables conversaciones que tuvimos.

A Silvia Castillo, Yuriana Martínez, Patricia Guadarrama, Dulce María Moreno y Lizbeth Guzmán por su ayuda, amistad y palabras de aliento que hicieron más ameno el tiempo en el laboratorio.

Al proyecto de SEMARNAT-CONACyT-2002-c01-668 por el financiamiento y beca otorgados para la realización de este trabajo.

A Diego Olivera, Ernesto Delgadillo, Audra Patterson, Irene Sandoval, Eunice Juárez, Wendy Luna, Isela Jasso, Julio Romero Y José Manuel por su ayuda en el trabajo de campo y de laboratorio y sobre todo por su compañía y amistad.

A Aram Zamarripa Neri por su ayuda en los programas de cómputo, edición de imágenes y sobre todo por soportarme.

Un especial agradecimiento a Esthela Baltazar y Juan Carlos Peña por su apoyo, incluso hasta el último momento, para la realización de esta tesis.

A la nueva generación de compañeros del laboratorio por su ayuda y compañía: Néstor Chavarría, Andrea Ysunza, Carla Cruz, Christiane Pizarro, Ignacio Cuevas y Mónica.

A las personas que me acompañaron a medir a las pequeñas plantas: Irene Sandoval, Ignacio de la Rosa, Jazmín Ortigosa, Mariana Vázquez y Luz, espero no estar olvidando a alguien.

A todos mis profesores de la carrera, gracias porque de cada uno aprendí cosas muy valiosas que me enriquecieron mucho en conocimientos, pero sobre todo como ser humano.

A Iris Camacho y Mariana Vázquez por todo su apoyo y amistad incondicional en cada momento.

A todos mis compañeros de la carrera que aunque ya no los veo siempre los llevaré en mi corazón: Carlo Ríos Martínez, Amaranta Arellano, Jaime Becerra, Astrid González, Itzel Ramírez, Jazmín Ortigosa, Minerva Zaldívar, Edgardo. Y también de los que ya no recuerdo su nombre, pero recuerdo sus caras, pues fueron momentos breves que convivimos.

A mis inolvidables amigos de la prepa, que hasta el día de hoy se siguen preocupando por mí: Ivonne, Denisse, Raúl, Diego, Israel, Víctor, Elizabeth, Jazmín, David y Juan Pablo.

A todos mis grandes amigos de Mahikari, muy especialmente a: Mirellita, Fabis, Fátima, Valentina y Mónica.

A mis amiga-hermanas: Ceci Cruz y Joselyn Flores.

A todos los que tuvieron que ver, directa o indirectamente, con la realización y término de este trabajo.

## ÍNDICE

RESUMEN.....	1
I. INTRODUCCIÓN .....	3
I. 1. La micorriza y los hongos micorrizógenos arbusculares .....	6
I. 1. 2. Efectos de los HMA en las plantas.....	10
I. 1. 3. Otros aspectos ecológicos de la relación HMA-plantas.....	13
I. 2. Especies vegetales.....	15
I. 2. 1. Historia de vida de las plantas.....	16
I. 2. 2. Crecimiento en plantas.....	17
I. 2. 3. La etapa de plántula.....	18
I. 2. 4. Aspectos ecológicos del crecimiento y sus variables (o índices).....	19
II. ANTECEDENTES .....	25
II. 1. Crecimiento vegetal, hongos micorrizógenos arbusculares y fragmentación.....	28
III. OBJETIVOS E HIPÓTESIS .....	30
III. 1. Objetivo general .....	30
III. 2. Objetivos particulares .....	30
III. 3. Hipótesis .....	30
IV. ZONA DE ESTUDIO .....	32
IV. 1. 1. Clima .....	33
IV. 1. 2. El suelo.....	35
IV. 1. 3. La vegetación .....	36
IV. 2. Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBTLT).....	37
IV. 3. Fragmentos de selva .....	37
V. MÉTODOS.....	40
V. 1. ESPECIES DE ESTUDIO.....	40
V. 1. 1. Descripción de las especies demandantes de luz.....	40
V. 1. 2. Descripción de las especies tolerantes a la sombra .....	44
V. 2. TRABAJO EXPERIMENTAL.....	51
V. 2. 1. Diseño del experimento .....	56
V. 3. Análisis de datos .....	56
V. 3. 1. Análisis de crecimiento .....	56
V. 3. 2. Supervivencia .....	60
VI. RESULTADOS.....	61
VI. 1. Tasas relativas de crecimiento.....	61
VI. 1. 1. Tasa relativa de crecimiento en biomasa.....	63
VI. 1. 2. Tasa relativa de crecimiento en diámetro.....	65
VI. 1. 3. Tasa relativa de crecimiento en altura.....	65
VI. 1. 4. Tasa relativa de crecimiento en biomasa foliar.....	68
VI. 1. 5. Tasa relativa de crecimiento en área foliar.....	68
VI. 2. SLA, LAR, NAR y R/S.....	71
VI. 2. 1. Área foliar específica.....	73
VI. 2. 2. Proporción de área foliar .....	75
VI. 2. 3. Proporción de biomasa foliar .....	78

VI. 2. 4. Tasa de asimilación neta.....	81
VI. 2. 5. Coeficiente raíz-vástago.....	84
VI. 3. Concentración de carbono, fósforo y nitrógeno.....	85
VI. 3. 1. Concentración de carbono.....	85
VI. 3. 3. Concentración de nitrógeno.....	90
VI. 4. Supervivencia.....	94
VII. DISCUSIÓN.....	99
VIII. CONCLUSIONES.....	107
IX. LITERATURA CITADA.....	108

## **RESUMEN**

La selva de Los Tuxtlas en Veracruz está desapareciendo a un ritmo dramáticamente acelerado. La urgencia en reconstituir dichos ecosistemas degradados será cada vez más demandado, por lo cual, es necesario realizar trabajos de investigación en el campo de la restauración de selvas para dar posibles soluciones a dicha problemática. De esta manera, una de las opciones para restaurar las selvas degradadas es acelerar los procesos de regeneración que se dan de manera natural en dichos ecosistemas. Una de las posibles herramientas es la reforestación con especies vegetales nativas del lugar, asociadas con otros u otros organismos que ayuden en su establecimiento.

Por lo que respecta a las plantas es necesario profundizar en su conocimiento, así como evaluar su respuesta al interactuar en una asociación mutualista, como la que establecen con hongos micorrizógenos arbusculares (HMA), asociación que se ha reconocido benéfica. Sin embargo, en el trópico húmedo, los cambios de uso de suelo y la fragmentación han modificado esta relación, debido a que han generado cambios en la riqueza, diversidad y composición de la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA), por lo que es de esperarse que el inóculo proveniente de parches pequeños puede generar diferentes respuestas en las especies vegetales nativas de selva que aquel proveniente de fragmentos grandes y, en particular, estas diferencias estarán ligadas con la historia de vida de las especies vegetales. De esta forma, los fragmentos grandes con características más semejantes al continuo de selva tendrán HMA más afines a especies tolerantes a la sombra, mientras que los fragmentos pequeños, en contraste, con mayor disturbio presentarán una comunidad de HMA más complementaria a especies demandantes de luz.

El objetivo de este estudio fue analizar el crecimiento y la supervivencia de plántulas de especies arbóreas pertenecientes a “Los Tuxtlas”, Veracruz, creciendo en presencia de hongos micorrizógenos arbusculares, provenientes de parches de selva de tamaños contrastantes. Se trabajó en un invernadero con seis especies nativas, tres demandantes de luz (*Aspidosperma megalocarpon*, *Pleuranthodendron lindenii* y *Urera caracasana*) y tres tolerantes a la sombra (*Brosimum alicastrum*, *Pimenta dioica* y *Pseudolmedia oxyphyllaria*), se colectó suelo de fragmentos de selva, dos pequeños y dos grandes. Se germinaron semillas de las seis especies y después de tres meses se aplicaron los siguientes tratamientos: inóculo de fragmento pequeño (Fp), inóculo de fragmento grande grande (Fg) y sin HMA (M-). Se realizó una cosecha inicial y después de 390 días, una final. Se llevó a cabo un análisis de crecimiento clásico comparando entre especies y los tratamientos de micorrización.

Los resultados mostraron que *Aspidosperma megalocarpon* presentó mayor crecimiento y supervivencia con el inóculo de fragmentos pequeños. En contraparte, *Pimenta dioica* presentó mayor crecimiento y supervivencia con el inóculo de fragmentos grandes. *Pleuranthodendron lindenii*, *Urera caracasana*, *Brosimum alicastrum* y *Pseudolmedia oxyphyllaria* fueron favorecidas por el inóculo de cierto sitio más en algunas variables de crecimiento que en otras. Lo mismo sucedió con la supervivencia. Por lo tanto, se sugiere que, las especies de plántulas utilizadas en este trabajo serían útiles con fines de restauración de la selva de Los Tuxtlas.

## I. INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales son los más antiguos, diversos y ecológicamente más complejos de los ecosistemas en la Tierra, albergando quizá más de la mitad de las formas de vida que hay en el planeta (Dirzo y Raven, 2003). La destrucción de estos bosques, a causa de la deforestación, no sólo ha traído como consecuencia irreversibles daños en su biodiversidad y relaciones ecológicas, sino también graves consecuencias económicas y sociales (Laurance, 1999). Quizá el mayor impacto de la destrucción de los bosques tropicales, es la pérdida de los servicios ecosistémicos que ellos proveen (Kareiva y Marvier, 2007). Al igual que muchos bosques tropicales, la selva de Los Tuxtlas en Veracruz ha sido deforestada a un ritmo alarmante; Guevara *et al.* (2004) señala que en 1972 habían 97, 015 ha de selva húmeda y en el año 1993 sólo quedaban 54, 281 ha, quedando sólo un 56% de la cobertura forestal original.

La deforestación trae como consecuencia la formación de parches, islas o fragmentos, dando lugar a la fragmentación del bosque (Guevara *et al.*, 2004). La fragmentación de un paisaje es un proceso complejo que involucra la reducción y aislamiento de un área, lo cual produce cambios abióticos y bióticos en dicho sitio, y a su vez, estos cambios son influenciados por el tamaño, forma y posición en el paisaje de dichos fragmentos o parches (Saunders *et al.*, 1991). Además, con fundamento en la teoría de biogeografía de islas y de la dinámica de metapoblaciones, la fragmentación lleva a la reducción en área, lo cual conlleva un aumento en la tasa de extinción y una disminución de la tasa de colonización como consecuencia del aislamiento (MacArthur y Wilson, 1967; Hanski, 1999). Además de los cambios a nivel poblacional y de comunidad, también se han realizado varios estudios

en los que se ha encontrado que una reducción en el tamaño del fragmento, puede afectar negativamente las interacciones mutualistas de las plantas (Ouborg y van Treuren, 1995; Jennersten, 1988; Lienert, 2004).

Unas de las interacciones fundamentales para las especies vegetales son las micorrizas (relación entre hongos y plantas), debido a que pueden incrementar el desarrollo vegetal (Smith y Read, 2008; Varma, 2008). De todos los tipos de micorrizas, la que forman las plantas con los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) es la de mayor importancia relativa en las selvas húmedas debido a su ubicuidad (Janos, 1980; Siqueira *et al.*, 1998; Zangaro *et al.*, 2003). A diferencia de otros hongos micorrizógenos, los HMA son capaces de relacionarse con gran parte de las especies vegetales de dichas comunidades, sin embargo, su eficiencia puede ser diferente en cada especie; de hecho, la historia de vida de las plantas puede ser un factor importante en la efectividad de la relación mutualista (Kiers *et al.*, 2000). Varios estudios sostienen que, más que una especificidad existe una complementariedad funcional entre las plantas y los HMA (van der Heijden, 2002).

Por otra parte, los efectos de la fragmentación en las especies y comunidades de plantas han sido bastante estudiados (Eriksson *et al.*, 1995; Leach y Givnish, 1996; Debinski y Holt, 2000; Matthies *et al.*, 2004; Helm *et al.*, 2006); en contraste, hay pocos estudios que analicen cómo la fragmentación afecta a los HMA, en particular, en los bosques neotropicales (Mangan *et al.*, 2004). De hecho, algunos autores mencionan que las comunidades de esporas de HMA, capaces de colonizar nuevas plántulas, difieren dependiendo del tipo de sitio de donde provengan ya que la distribución de los HMA en el

tiempo y en el espacio no es azarosa, sino que va cambiando de acuerdo a las características físicas, biológicas y ecológicas de cada lugar (Johnson y Wedin, 1997; Allen *et al.*, 1998; Picone, 2000; Mangan *et al.*, 2004; Violi *et al.*, 2008).

Ante tales cambios ambientales provocados por la fragmentación, y retomando los conceptos anteriores de complementariedad funcional entre las especies vegetales y los HMA, se espera que las modificaciones ocurridas en la comunidad de plantas, repercutan en la comunidad de HMA y más aún, si se trata de fragmentos pequeños, donde las condiciones bióticas y abióticas originales del continuo no se mantienen y favorecen el establecimiento de especies vegetales exóticas y/o demandantes de luz y la pérdida de especies nativas y tolerantes a la sombra (Laurance *et al.*, 2001; Benítez-Malvido y Martínez-Ramos, 2003). Lo anterior implicará, según planteamos en nuestra hipótesis que, a largo plazo, ocurrirá un cambio en la comunidad de HMA de los fragmentos pequeños, donde los hongos que sean capaces de relacionarse más exitosamente con las nuevas especies colonizadoras persistirán sobre aquéllos que sean más afines a las especies nativas y tolerantes a la sombra.

Por lo anteriormente expuesto, se espera que haya diferencias entre un inóculo de HMA proveniente de un fragmento pequeño y uno proveniente de un fragmento grande, tales diferencias se podrán ver reflejadas en la supervivencia y crecimiento de plántulas con las que dichos hongos estén asociados.

Profundizar el conocimiento en las interacciones de plantas nativas de la selva de Los Tuxtlas con HMA, permitirá proponer a especies vegetales, asociadas con cierto tipo de hongos, para modelos de restauración en zonas deforestadas y poder acelerar los procesos de regeneración de un espacio de selva.

### **I. 1. La micorriza y los hongos micorrizógenos arbusculares**

La micorriza (gr. *mýke*, *mýketos*, hongo; *ríza*, raíz (Lexis-22, 1976)) es una asociación que se establece entre hongos del suelo y las raíces de las plantas con semilla, con los órganos subterráneos de gametofitos de muchas briofitas y pteridofitas, y con los esporofitos de la mayoría de las pteridofitas (Smith y Read, 2008). Esta relación desde el punto de vista ecológico se define como mutualista<sup>1</sup>, debido a que a pesar de los costos que implica estar juntas, para ambas especies, los beneficios son mayores para ambas, de tal forma que el balance beneficio-costo neto es positivo a nivel poblacional, a lo largo del tiempo pero, al igual que otras interacciones, el desenlace también dependerá de las condiciones ambientales prevalecientes (Johnson *et al.*, 1997; Begon *et al.*, 2006).

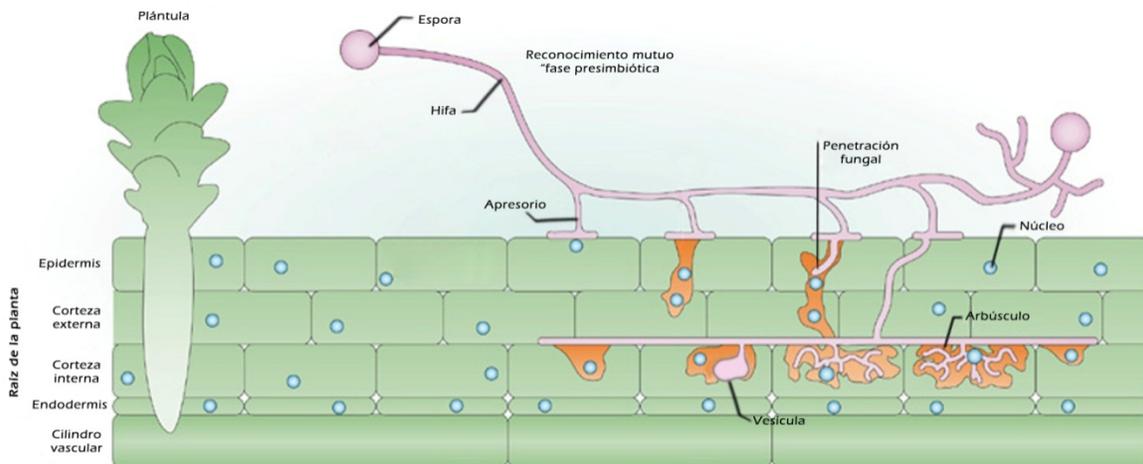
De todos los tipos de micorrizas descritos, la micorriza arbuscular es la que tiene una distribución más amplia (Malloch *et al.*, 1980), al estar presente en más del 80% de todas las plantas terrestres evaluadas. En este tipo de asociación, se incluyen especies vegetales de gran importancia para la agricultura y horticultura, y especies en ambientes naturales (Smith y Read, 1997). Wang y Qiu (2006) sugieren que esta asociación es el tipo ancestral

---

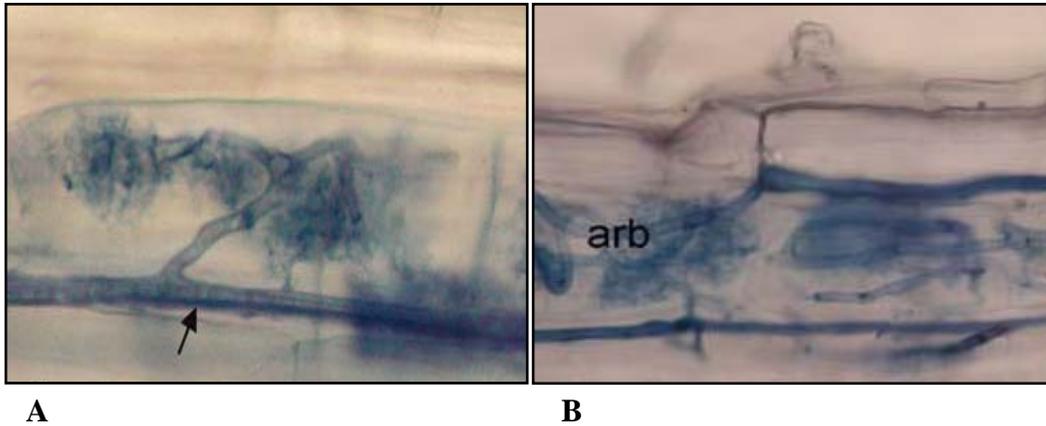
<sup>1</sup> Se denomina mutualismo a las relaciones en que ambas partes pueden beneficiarse de la asociación, sin embargo, hasta el momento sigue un debate en lo que significa “beneficio” (Jones y Smith, 2004).

de las micorrizas, ya que se presenta desde los primeros linajes de las briofitas y en la mayoría de las plantas terrestres. A los hongos que forman este tipo de micorriza se les denomina hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) y se encuentran dentro del phylum Glomeromycota (Schüßler *et al.*, 2001).

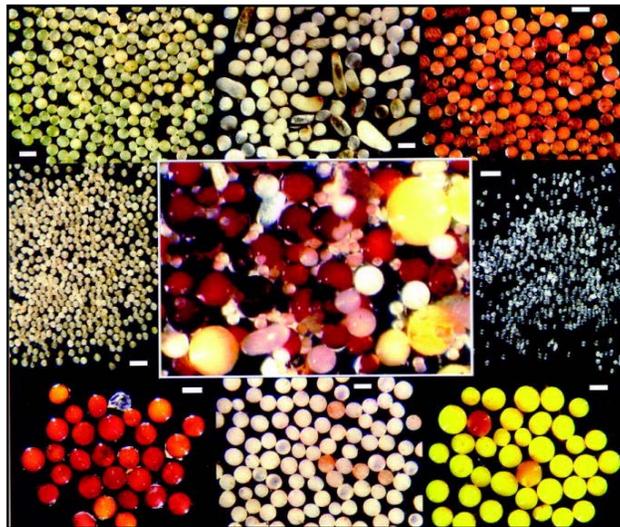
El nombre “arbuscular” se refiere a los arbusculos –“pequeños árboles”–, que son estructuras fúngicas características de los HMA, que se presentan en el interior de las células corticales de las raíces de las plantas y en algunos micotalos cuya función principal es la del intercambio de nutrientes y agua –del hongo a la planta– y de carbohidratos –de la planta al hongo– (Smith y Read, 2008) (Fig. I.1.1 y I.2.2).



**Figura I.1.1.** La micorriza arbuscular y sus estructuras características (tomada y modificada de Parniske, 2008; edición de imagen por Aram Zamarripa).



**Fig. I.1.2.** Estructuras fúngicas observadas en raíces micorrizadas. **A** Hifa intercelular con arbusculo (flecha) de la especie *Glomus intraradices* en la corteza de la raíz de *Solanum lycopersicum* L. **B** Arbusculo (arb) formado por *G. caledonium* en la corteza de las raíces de *S. lycopersicum* (imágenes tomadas de Dickson *et al.*, 2007).



**Fig. I.1.3.** Esporas de HMA de un sitio agrícola abandonado. La foto central muestra esporas de nueve especies y alrededor se muestran las nueve especies, empezando por la esquina superior derecha en orden de las manecillas del reloj, *Scutellospora calospora*, *S. pellucida*, *S. heterogama*, *Archaeospora trappei*, *Gigaspora gigantea*, *Gi. rosea*, *Acaulospora colossica*, y *Ac. morrowiae*. Barra de escala = 200  $\mu$ m (imagen tomada de Bever *et al.*, 2001).

La micorriza arbuscular tiene tres importantes componentes, la raíz, la estructura fúngica dentro y entre las células de la raíz y un micelio (grupo de hifas) extrarradical en el suelo, el cual llega a ser muy extenso. Presentan esporas (Fig. I.2.2) que son sólo estructuras de resistencia ya que en este grupo de hongos no se conoce la reproducción sexual. Pocos hongos forman esporocarpos –conjunto de esporas– (Giovannetti, 2008; Goltapeh *et al.*, 2008).

Las esporas de HMA germinan en el suelo y al contacto con una raíz forman el apresorio que es la estructura que permite penetrar las células corticales de la planta hospedera sin modificar la estructura radical (Redecker, 2008); las hifas invaginan el plasmalema de cada célula de la corteza radical y la penetran o producen un arbúsculo (Fig. I.2.1). Algunos géneros de HMA forman estructuras de almacenamiento dentro de las células corticales llamadas vesículas, las cuales contienen abundantes lípidos (Allen, 1991; Smith y Read, 2008).

Las plantas presentan niveles variables de micorrización y, en términos de su dependencia a la asociación, se clasifican como obligadas, facultativamente micorrízicas o no-micorrízicas (Janos, 1980; Brundrett, 2002). Sin embargo, las diversas investigaciones que se han realizado demuestran que éstos son los extremos de respuesta a los HMA. A este respecto, cabe señalar que dependiendo de la identidad de cada individuo involucrado en la relación y de las condiciones ambientales, la simbiosis puede ir desde un mutualismo hasta un parasitismo (Johnson *et al.*, 1997). En contraparte, en dichos estudios se ha demostrado que todos los HMA son ecológicamente simbioses obligados, ya que son incapaces de

vivir sin estar asociados a una planta porque de ésta obtienen la mayoría de su carbono, en forma de carbohidratos simples, derivados de la fotosíntesis del hospedero (Smith y Read, 1997) y un microhábitat donde estar (Azcón-Aguilar *et al.*, 1999).

### I. 1. 2. Efectos de los HMA en las plantas

Los HMA son importantes para la mayoría de las plantas hospederas ya que pueden tener efectos positivos en la adecuación de las plantas (Hart y Klironomos, 2002). Este hecho se ha demostrado en una amplia variedad de especies vegetales, en las cuales se incluyen muchas plantas cultivables y de ambientes naturales (Smith y Read, 2008). Dentro de estos efectos se consideran el incremento en biomasa de raíces y tallos e incremento en la concentración de varios minerales en el tejido (Baylis, 1959; Daft y Nicolson, 1969, 1972; Newsham *et al.*, 1995), estimulación de la producción de flores, frutos y polen en algunas especies (Daft y Okusanya, 1973), aumento en la producción de citoquininas en las hojas y raíces de las plantas, lo que lleva a un incremento en la captación de fósforo (Allen *et al.*, 1980a). Los HMA incrementan la transpiración al 100% en algunas especies de pastos (Allen, 1982). También se ha encontrado que los HMA elevan la conductancia en los estomas (Allen y Boosalis, 1983), especialmente en periodos donde en el suelo el potencial del agua es bajo (Allen y Allen, 1986). Los hongos pueden incrementar la producción de ácido giberélico y disminuir la del ácido abscísico, en las hojas de las plantas (Allen *et al.*, 1980b). Además, los HMA incrementan la resistencia a patógenos y disminuyen las enfermedades en las plantas (Newsham *et al.*, 1995).

Las raíces micorrizadas son más eficientes en la adquisición de nutrientes que las raíces no colonizadas, tanto en invernadero como en campo (Jakobsen, 1986, 1987; Dunne y Fitter, 1989; Merryweather y Fitter, 1995a, 1995b), esto se debe a que el micelio fúngico puede absorber nutrimentos más allá de una zona en donde los nutrientes están agotados y donde las mismas raíces no acceden, ya sea por una corta longitud o porque la raíz no puede entrar dentro de los pequeños poros del suelo. Los nutrientes son transportados más rápidamente a través de la hifa y liberados dentro de la raíz para ser utilizados por la planta (Smith y Read, 2008). De esta manera, el mejor desempeño de las plantas se debe a una mayor absorción de minerales poco móviles en el suelo, como fósforo (Mosse, 1973; Amaya-Carpio *et al.*, 2009), potasio (Gupta *et al.*, 2002), zinc (Swaminathan y Verma, 1979; Cavagnaro, 2008), cobre (Ross y Harper 1970); así como a su intervención en los procesos de fijación de nitrógeno (Requena *et al.*, 2001; Ruiz-Lozano *et al.*, 2001; Leigh *et al.*, 2009). Es de hacerse notar que la colonización por HMA y los efectos de éstos en el crecimiento de las plantas son mayores en suelos con baja concentración de nutrimentos (Baylis, 1959; Daft y Nicolson, 1969; Hayman y Mosse, 1971).

La relación entre la colonización de HMA y la absorción del fósforo ha sido la más investigada, dado que este nutriente es requerido por ambos simbioses en relativamente grandes cantidades, llegando a ser en las plantas alrededor del 0.2 %, de la biomasa seca total. El fósforo es un componente de moléculas clave como ácidos nucleicos, fosfolípidos y ATP, y a falta de este nutriente las plantas no podrían crecer. Después del nitrógeno, el fósforo es el segundo macronutriente limitante para el crecimiento de las plantas (Schachtman *et al.*, 1998).

La cantidad de fósforo total en el suelo puede ser alta, sin embargo, la mayoría de las veces está en formas no disponibles o fuera de la rizósfera. El fósforo es químicamente muy reactivo, siendo rápidamente fijado como fosfato de fierro, de calcio o aluminio – estos minerales varían en su solubilidad y tienden a transformarse de poco solubles a insolubles con el paso del tiempo –, por consiguiente, es el más inmóvil, inaccesible y poco disponible de todos los nutrimentos (Holford, 1997).

La colonización por HMA mejora la absorción de fósforo, siempre y cuando, el fósforo exista en su estado disponible y en concentraciones bajas a intermedias, dando como resultado que se quite el estrés por ese nutriente y en consecuencia el crecimiento de la planta se incrementa. Pero cuando las concentraciones de fósforo son altas las plantas no micorrizadas superan en crecimiento a aquéllas que presentan colonización (Johnson *et al.*, 1997); en estos casos, las raíces micorrizadas continúan funcionando como órganos eficientes en la absorción de nutrimentos, sin embargo, la proporción de raíz:tallo se reduce. Es decir, las plantas asignan menor proporción de la biomasa total a las raíces y las plantas acumulan fósforo en grandes cantidades (Smith y Gianinazzi-Pearson, 1988). Además, la absorción de nutrimentos, por parte del hongo, continúa pero no se presenta una respuesta de crecimiento positiva porque otros factores, como la tasa de adquisición de carbono vía fotosíntesis, limita la tasa de crecimiento (Son y Smith, 1988).

Los HMA son capaces de relacionarse con gran parte de las especies vegetales (Janos, 1980) y están presentes en una amplia variedad de hábitats (Brundrett, 1991). Sin embargo, se ha comprobado que los HMA tienen distintos efectos sobre el crecimiento de las

especies vegetales dependiendo de la historia de vida de éstas (Kiers *et al.*, 2000); incluso, algunos estudios demuestran que las comunidades de HMA están constituidas por una mezcla de especies funcionalmente distintas (van der Heijden *et al.*, 1998a, 1998b). Estas comunidades pueden ser diferentes en sitios muy cercanos y cada especie de HMA puede mostrar diferentes afinidades y efectos sobre la adecuación de cada especie vegetal con la que se asocie (Sanders y Fitter, 1992; Sanders y Koide, 1994; van der Heijden *et al.*, 1998a; Kiers *et al.*, 2000) y todas estas respuestas vegetales pueden ser tan contrastantes que pueden variar de un parasitismo a un mutualismo (Johnson *et al.*, 1997).

Por todo lo anterior, puede ser que exista una especificidad en la interacción micorrízica, la cual Sanders (2002) considera que se da cuando una especie, o genotipo de un hongo micorrízico, forma una relación con una especie o genotipo de planta en un ecosistema natural particular.

### I. 1. 3. Otros aspectos ecológicos de la relación HMA-plantas

Además del papel que tienen los HMA en la adecuación individual de las especies vegetales, también intervienen en otros niveles de organización ecológicos, llegando a influir en la función de los ecosistemas (Hart y Klironomos, 2002). Para empezar, en las selvas húmedas se ha planteado que aquellas especies vegetales sucesionalmente tardías son obligadas de la presencia de los HMA, llegando a germinar sólo cuando la semilla es colonizada por estos hongos (Janos, 1980), sin embargo, otros autores han demostrado que

es al contrario, siendo más responsivas a la colonización por HMA, las especies sucesionalmente clasificadas como demandantes de luz (Siqueira y Saggin-Júnior, 2001).

Por otra parte, en sistemas naturales o en experimentos de invernadero se ha observado que existe una relación bidireccional entre hongos y plantas, debido a que las comunidades de HMA están compuestas de una mezcla de especies que funcionan de diferente forma y que cada individuo puede tener un espectro de efectos sobre la planta hospedera (van der Heijden *et al.*, 1998a).

Lo anterior se fundamenta, en que se ha encontrado una gran cantidad de divergencia genética en los HMA (Clapp *et al.*, 2002). Esto puede sugerir un potencial en la diversidad funcional. De hecho, ha sido demostrado que el grado de variabilidad de respuestas en el crecimiento de individuos de *Plantago lanceolata*, resultado de ser inoculados con esporas de un aislado de una sola especie de HMA, es similar a la variabilidad que se encuentra cuando se inoculan con distintas especies de hongos a esa misma especie vegetal (Hart y Klironomos, 2002). Además, Klironomos *et al.* (2000) encontraron que los HMA varían en la morfología de sus hifas intra y extrarradicales, así como en sus efectos en la nutrición y crecimiento de plantas, e influyen en la susceptibilidad de éstas de ser infectadas por otros hongos que no sean micorrízicos. También encontró dos grupos de hongos con funciones diferentes: los que mejoran la captación de fósforo y los que protegen de parásitos y patógenos a las plantas.

El hecho de que los HMA difieran en su función, y que las plantas respondan de manera diferente a estos hongos, connota un beneficio a los sistemas con alta riqueza de HMA, es decir, entre más especies de HMA mayor número de funciones cumplidas y más posibilidad de que se desarrollen relaciones benéficas con las plantas (Hart y Klironomos, 2002). Por lo anterior, varios autores mencionan que las modificaciones en la composición de la comunidad de HMA pueden conducir a cambios en la estructura y composición de una comunidad de plantas (van der Heijden *et al.*, 1998a; Burrows y Pflieger, 2002; Hedlund *et al.*, 2003; Landis *et al.*, 2004). Por el contrario, otros autores mencionan que la distribución de especies de HMA puede variar de acuerdo a la composición de especies de plantas en un sitio en particular (Johnson *et al.*, 1992; Dahlberg y Stenlid, 1994; Bever *et al.*, 1996,1997; Helgason *et al.*, 1998; Johnson *et al.* 2005).

Por lo tanto, cualquier alteración o modificación del ambiente por debajo del suelo puede verse reflejada en la parte epigea y viceversa. A través de esto, los HMA pueden ser importantes en determinar la composición y funcionamiento de una comunidad de plantas (Hart y Klironomos, 2002). En consecuencia, la modificación de la comunidad de HMA podría afectar la sucesión, restauración o reforestación de la comunidad de plantas (Janos, 1980, 1988; van der Heijden *et al.*, 1998b).

## **I. 2. Especies vegetales**

Las especies de plantas estudiadas en este trabajo pertenecen a las angiospermas. El cuerpo de las angiospermas, al igual que otras plantas vasculares, suele estar organizado en un sistema radical (raíces) y un sistema aéreo (tallo, hojas, flores y frutos) (Solomon *et al.*,

2001). En la parte aérea, las hojas capturan la luz del sol y absorben el CO<sub>2</sub> atmosférico necesarios para la fotosíntesis – proceso a través del cual las plantas sintetizan carbohidratos– y los tallos, que además de sostener las hojas, tienen en su interior el xilema, conductos por donde se transporta el agua y los minerales disueltos de las raíces a las hojas y demás estructuras, y el floema, conductos por los que se transportan los carbohidratos que provienen de las hojas, hacia las raíces y otras partes de la planta. En el suelo, las raíces absorben agua y sales minerales disueltas, como nitratos, fosfatos y sulfatos, necesarios para la síntesis de importantes moléculas orgánicas (Salisbury y Ross, 1994; Bazzaz y Grace, 1997; Taiz y Zeiger, 2002)

### I. 2. 1. Historia de vida de las plantas

Una historia de vida se define como “el conjunto de eventos demográficos que ocurren a lo largo del ciclo de vida de un organismo y que determinan su capacidad para dejar descendientes” (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995). La historia de vida está determinada básicamente por tres componentes, la supervivencia, el crecimiento y la fecundidad, los cuales han evolucionado de manera interrelacionada y se expresan como caracteres adaptativos de los organismos, en respuesta a las presiones de selección ejercidas por el ambiente (Stearns, 1992).

En el caso de las plantas, las historias de vida se pueden clasificar en función de su papel en la regeneración natural de un ambiente y de acuerdo a sus requerimientos lumínicos. Dependiendo de los autores pueden variar, pero básicamente siempre se mencionan dos

grandes grupos, las demandantes de luz y las tolerantes a la sombra, como los polos de un gradiente. En el primer caso, son especies que requieren de luz durante todo su ciclo de vida y tienen tasas relativas de crecimiento mayores que las tolerantes a la sombra, generalmente están más asociadas a las fases iniciales de colonización de claros. Las especies tolerantes a la sombra pueden germinar bajo la sombra y mantener su estado de plántula por varios años, por lo que sus tasas relativas de crecimiento son menores que las demandantes de luz, no obstante, llegan a vivir por más años y alcanzan alturas que pueden superar, en algunas ocasiones, el dosel (Martínez-Ramos, 1994).

### I. 2. 2. Crecimiento en plantas

El crecimiento, de manera simplificada, se refiere al cambio en tamaño, el cual es medido en función de la biomasa, volumen, longitud o área de un organismo (Lambers *et al.*, 1998). Sin embargo, el crecimiento de las plantas es un fenómeno complejo que depende de las características fisiológicas propias de cada individuo como la capacidad fotosintética, la capacidad de adquisición y el transporte de nutrientes y agua, la respiración, la asignación de recursos y la etapa fenológica. Además, también depende de la disponibilidad de recursos como luz, nutrimentos y agua, y de las interacciones bióticas (Lambers *et al.*, 1998; Sinha, 2004; Schulze *et al.*, 2005).

Las características morfológicas y fisiológicas de las plantas (tasas relativas de crecimiento en diámetro del tallo, altura o biomasa, área foliar, por mencionar algunas) contribuyen a la persistencia de las plantas en su hábitat. El contar con información morfofuncional de las plantas nos ayuda a entender más sobre su comportamiento, necesidades y

relaciones con otros organismos de su misma o diferente especie, lo que finalmente aporta un conocimiento valioso para entender la dinámica de los bosques (Saldaña-Acosta, 2008).

### I. 2. 3. La etapa de plántula

En el ciclo de vida de las plantas, después del proceso de germinación, se da la etapa de plántula (Leck *et al.*, 2008). La etapa de plántula empieza cuando la radícula emerge desde la cubierta de la semilla, pero su punto final no se puede definir claramente ya que se da a lo largo de un continuo en el crecimiento y es difícil de reconocer, además de que dicha definición depende del enfoque del investigador (Leck *et al.*, 2008). En la etapa de plántula se presenta una alta presión de selección (Álvarez-Clare y Kitajima, 2007). La probabilidad de una semilla de producir una planta, exitosamente establecida, es usualmente bastante pequeña y este éxito es crítico para cada especie porque es la base para el desarrollo y la sostenibilidad de las comunidades de plantas (Leck *et al.*, 2008).

Las plántulas son altamente vulnerables, debido a su pequeño tamaño y a sus bajos niveles de defensa tanto morfológicos como fisiológicos, resienten más el efecto de variados factores bióticos (competencia intra- e interespecífica, etc.) y abióticos (cantidad de luz, humedad ambiental, temperatura, disponibilidad de agua, suministro de nutrimentos, entre otros) que afectan, positiva o negativamente, su establecimiento y crecimiento (Leck *et al.*, 2008). Aunado a lo anterior, pueden llegar a presentarse eventos estocásticos que aumenten la presión de selección sobre las plántulas. Colectivamente todos ellos

contribuyen a la importancia de la etapa de plántula como un umbral limitante (*sensu* Harper, 1977) en la historia de vida de una especie (Leck *et al.*, 2008).

Dada la vulnerabilidad de las plántulas, la presencia de los HMA favorecerá el establecimiento, crecimiento y supervivencia de las plántulas, como ha sido demostrado en varios estudios (Hayman y Mosse, 1971; Kiers *et al.*, 2000; van der Heijden, 2004; Zangaro *et al.*, 2005). Sin embargo, como se planteó anteriormente, cada especie vegetal responderá de manera específica, dependiendo de los HMA con los que sea inoculada (van der Heijden, 2002).

#### I. 2. 4. Aspectos ecológicos del crecimiento y sus variables (o índices)

El crecimiento y la supervivencia de las plantas depende de cómo se asignan los recursos a raíz, tallo y hojas; su estudio es de gran importancia en el análisis del crecimiento (Saldaña-Acosta, 2008). Por otra parte, el análisis de crecimiento es usado para evaluar el desempeño de las plantas, en función del ambiente donde se desarrollan (Poorter, 2001).

La tasa relativa de crecimiento (en inglés, RGR, relative growth rate) ha sido uno de los índices más ampliamente utilizados por los ecólogos para estudiar el crecimiento (Hunt y Cornelissen, 1997). La RGR se puede descomponer en un componente morfológico, la proporción de área foliar (en inglés, LAR, leaf area ratio) que se refiere al área foliar por unidad de biomasa total en un momento dado y en un componente fisiológico, la tasa de

asimilación neta (en inglés, NAR, net assimilation rate) que describe el incremento neto, en biomasa, por unidad de área foliar en un intervalo de tiempo (Poorter, 2001) (ver sección de Materiales y métodos para fórmulas).

La RGR varía grandemente entre especies vegetales (Poorter y Remkes, 1990), altas RGRs confieren una ventaja ecológica ya que estas especies pueden ocupar aceleradamente un espacio (Grime y Hunt 1975), a diferencia de aquéllas con RGRs bajas que promueven la persistencia en un sitio por más tiempo. Una alta RGR puede facilitar el completar el ciclo de vida de una planta, especialmente en las especies que se desarrollan en ambientes con alto grado de disturbio (“ruderales”, de acuerdo a Grime 1970??) (Poorter y Remkes, 1990).

Las características foliares (tamaño y grosor) son de gran importancia en la asimilación de carbono, las relaciones hídricas y el balance de energía del individuo (Ackerly *et al.*, 2002). El índice de área foliar específica (specific leaf area, SLA, por sus siglas en inglés), variable que corresponde a la superficie foliar por unidad de biomasa de hojas, es un atributo crucial que permite evaluar esto (Wright *et al.*, 2004, 2005).

El SLA es una característica determinante en la etapa de plántula y en las tasas de crecimiento. La relación del SLA con el crecimiento se explica a partir del área foliar, ya que a mayor SLA, mayor será el área de captación de luz y CO<sub>2</sub> por unidad de biomasa foliar (Lambers y Poorter, 1992). Además, el SLA es considerado un factor clave para explicar las diferencias en crecimiento entre especies (Poorter y van der Werf, 1998). La

mayoría de los estudios al respecto señalan que las especies demandantes de luz son muy plásticas para esta variable. Las especies tolerantes a la sombra es probable que no presenten una respuesta tan plástica, debido a que áreas foliares específicas grandes incrementan la posibilidad de ser consumidas por herbívoros y la pérdida de material foliar es difícil de reemplazar en ambientes limitados de luz (Kitajima 1996; Walters y Reich, 1999). Sin embargo, los resultados sobre las especies tolerantes a la sombra son contradictorios, por lo que no es fácil hacer generalizaciones en este caso (Saldaña-Acosta *et al.*, 2008a).

Es importante hacer notar que las características foliares presentan un espectro muy amplio de variación (Wright *et al.*, 2004). Por ejemplo, desde especies que poseen hojas con mayor SLA (menor inversión en biomasa por área), con altas tasas fotosintéticas y de respiración, menos longevas y con altas concentraciones de nutrientes, hasta especies con un SLA menor, con hojas que tienden a ser más gruesas y, por lo tanto, son menos atractivas a los herbívoros (Lambers *et al.*, 1998), también son más longevas, acumulan mayor cantidad de biomasa y son capaces de capturar mayor cantidad de luz durante su vida, aunque tienen un área foliar menor (Williams-Linera, 2000; Valladares *et al.*, 2002; Saldaña-Acosta, 2008).

Las especies tolerantes a la sombra poseen hojas delgadas (mayor SLA) y una rápida producción de hojas nuevas durante los estadios tempranos de su vida mientras que las demandantes de luz tienen hojas más gruesas y menor SLA (Reich *et al.*, 1992, 2003; Saldaña-Acosta *et al.*, 2008a). No obstante, hay evidencias que refutan la idea generalizada

de que las especies tolerantes producen siempre hojas con mayor SLA que las especies demandantes. De hecho, las especies tolerantes a la sombra también pueden tener hojas con menor SLA que las especies demandantes de luz (Veneklass y Poorter, 1998; Reich *et al.*, 2003). Por otro lado, se ha encontrado que el SLA disminuye conforme disminuye la humedad y la disponibilidad de recursos (Givnish, 1988) y este atributo funcional está correlacionado negativamente con la longevidad de las hojas y sus tasas de asimilación (Reich *et al.*, 1997). Estas diferencias dependen de las características morfológicas y fisiológicas de las especies, de la etapa de desarrollo de la planta y de sus respuestas fenotípicas al ambiente (Reich *et al.*, 1998; Sack y Grubb, 2002; Niinemets, 2006; Saldaña-Acosta *et al.*, 2008a).

La altura máxima (*A*<sub>max</sub>) es una variable vinculada a estrategias que garanticen la ganancia de carbono a través de la intercepción de más luz, por ejemplo, crecimiento lento en los niveles de poca luz frente al crecimiento rápido en condiciones de un claro (Falster y Westoby, 2005). El crecimiento vertical de las plantas en los claros es una característica fundamental para su supervivencia y es la única manera de que los juveniles alcancen el dosel antes de que la entrada de luz disminuya (Takahashi *et al.*, 2001; Poorter *et al.*, 2005). Asimismo, varios estudios apoyan la idea de que el crecimiento en altura está relacionado positivamente con el área foliar (Sterck *et al.*, 1999; Poorter, 2001), de tal forma que a mayor área foliar, mayor altura. Además, se ha reportado que la *A*<sub>max</sub> es un atributo que está asociado con el vigor competitivo, la fecundidad y con el tiempo que tienen para crecer entre dos disturbios subsecuentes (Westoby *et al.*, 2002), así como con las estrategias para asegurar la ganancia de carbono a través de la captura de luz (Givnish, 1995; Falster y

Westoby, 2005; Saldaña-Acosta, 2008b), lo que la hace una variable importante a considerar en los estudios de crecimiento vegetal.

Otro componente importante para medir el crecimiento en las plantas es la proporción raíz:vástago (definida como la biomasa de raíces en relación a la biomasa del vástago, R:V). Esta variable muestra cómo se da la distribución de biomasa en la raíz en comparación con la asignación a la parte aérea. Desde una perspectiva fisiológica, la proporción R:V ha sido interpretada como el reflejo de la asignación de fotosintatos que hace una planta a sus distintos órganos, de arriba y abajo del suelo, más específicamente, proporciona información de la cantidad neta de carbono que asigna a las distintas estructuras (Titlyanova *et al.*, 1999).

Por otra parte, desde un punto de vista ecológico la proporción R:V refleja una respuesta acumulativa de las plantas a los factores bióticos (características propias de cada especie, estrategias de regeneración, competencia intra- e interespecífica) y abióticos (cantidad y calidad de la luz, disponibilidad de nutrientes, temperatura, precipitación, humedad del ambiente, textura del suelo) a los que se enfrenta (Mokany *et al.*, 2006). Por ejemplo: Ericsson (1995) realizó un estudio en el que resultó que plántulas de *Betula pendula*, creciendo en concentraciones bajas de nitrógeno, fósforo y azufre, asignaron mayor biomasa a raíces; por otra parte, cuando tienen mayor cantidad de almidón en los tejidos, pero concentraciones bajas de CO<sub>2</sub> asignaron menor biomasa a raíces. Otro estudio mostró que la competencia intraespecífica, por abajo del suelo, entre plántulas de *Glycine max*, promueve una mayor asignación de biomasa a raíces (Gersani *et al.*, 2001).

Otro aspecto importante de la proporción R:V es que cambia con la ontogenia (Gedroc *et al.*, 1996; Bazzaz y Grace, 1997), lo que refleja el cambio de prioridades de un organismo durante el curso de su desarrollo (Harper y Ogden, 1970).

La proporción R:V es consistente con la teoría de asignación óptima, la cual propone que las plantas deben asignar más recursos hacia los órganos que capturan los recursos más limitantes y menos recursos a órganos involucrados en obtener recursos no limitantes (Bloom *et al.*, 1985). Por ejemplo, en suelos con baja concentración de nutrientes, las plantas deben asignar más biomasa a raíces, o si el recurso limitante es la luz, la planta asignará más biomasa a tallo.

## II. ANTECEDENTES

Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) tienen una distribución en la mayor parte del mundo (Smith y Read, 1998), y en las selvas húmedas es el principal tipo de micorriza presente en las raíces de las plantas (Janos, 1980). Janos (1980) sugirió que los HMA son esenciales para el crecimiento de las plantas nativas de Costa Rica, sobre todo para las especies de bosque maduro. Sin embargo, otros estudios señalan que las especies sucesionalmente tempranas también requieren de la colonización de HMA para un mayor crecimiento y supervivencia (Zangaro *et al.*, 2003).

En la selva húmeda de Los Tuxtlas, México se han encontrado especies vegetales con distinta historia de vida colonizadas por HMA (Sánchez-Gallen y Guadarrama, 2003). Ello ha conducido a la realización de diversos experimentos, tanto en invernadero como en campo, para evaluar el efecto de los HMA en el desempeño de diversas especies vegetales nativas de la selva, pertenecientes tanto a los estados maduros como a los de las primeras fases de la sucesión secundaria, con el fin de explorar a estos hongos como herramientas para la restauración de la selva húmeda.

Sánchez-Gallen (1999) analizó el efecto conjunto que tienen dos factores abióticos, luz y nutrientes, y un factor biótico, los HMA, en el crecimiento y supervivencia de plántulas de tres especies, en condiciones de invernadero. Las especies fueron: *Stemmadenia donnell-smithii* –demandante de luz –, *Poulsenia armata* y *Nectandra ambigens* –tolerantes a la sombra–. Los resultados mostraron que *Stemmadenia*, a bajas intensidades lumínicas,

presentó mayor biomasa total y mayor área foliar en presencia de HMA. Además, a altas intensidades lumínicas presentó mayor supervivencia en presencia de hongos, ya fuese con o sin aporte de nutrimentos. *Poulsenia* presentó mayor ganancia de peso seco en presencia de HMA, tanto en presencia de altas intensidades lumínicas y con adición de nutrimentos, como en baja cantidad de luz y sin adición de fertilizante; además de tener una mayor supervivencia al crecer con HMA. *Nectandra*, en condiciones de altas intensidades lumínicas, presentó la mayor RGR y asignó más biomasa a raíces en presencia de HMA. En este estudio se concluyó que la luz es el factor principal que determina el crecimiento de estas plántulas, sin embargo los HMA sí incrementan el crecimiento y supervivencia de las plántulas bajo condiciones de umbría.

Por otro lado, Guadarrama *et al.* (2004) evaluaron el efecto de la competencia entre una especie pionera temprana (*Heliocarpus appendiculatus*) y una pionera tardía (*Stemmadenia donnell-smithii*) en presencia y ausencia de HMA, en condiciones de invernadero. Los resultados mostraron que *Heliocarpus* presenta mayor crecimiento sin HMA, sin embargo la presencia de HMA mejora la supervivencia en ausencia de competencia. *Stemmadenia* mostró mayor crecimiento y supervivencia bajo condiciones de competencia interespecífica y con HMA.

Olivera (2005) también analizó el efecto de los HMA en el crecimiento de plántulas de siete especies arbóreas de Los Tuxtlas, en condiciones de invernadero. Él utilizó tres factores: a) especie, b) micorrización (HMA provenientes de suelo de selva y de pastizal) y c) sustrato (suelo proveniente de estos dos mismos sitios). Las especies utilizadas fueron

cuatro demandantes de luz, *Heliocarpus appendiculatus*, *Myriocarpa longipes*, *Piper auritum* y *Trichospermum mexicanum* y tres tolerantes a la sombra, *Cordia megalantha*, *Ficus yoponensis* y *Rollinia jimenezii*. Los resultados mostraron que *Heliocarpus* presentó los mayores valores en biomasa de hojas, área foliar y área foliar específica en presencia de HMA. *Rollinia* obtuvo mayor biomasa seca de hojas, raíz, tallo y total, creciendo con HMA. Las demás especies presentaron mayor crecimiento sin HMA.

Los estudios de crecimiento en campo con especies nativas de la selva de Los Tuxtlas, tanto demandantes de luz como tolerantes a la sombra y trasplantadas a potrero, por un lado han apuntado hacia un bajo crecimiento de aquellos individuos tolerantes a la sombra inoculados previamente con HMA, pero con una supervivencia más alta (Peña-Becerril, 2005). Mientras que en especies demandantes de luz, se han encontrado respuestas positivas tanto en crecimiento como en supervivencia inoculadas previamente con HMA (Quiroz-Ayala, 2006).

Otro estudio permitió comparar el comportamiento de una especie demandante de luz (*Piper auritum*) y otra tolerante a la sombra (*Rollinia jimenezii*) en invernadero y campo. Los resultados mostraron que, los HMA favorecieron el crecimiento de *Piper*, en invernadero y en campo, y beneficiaron la supervivencia de ambas especies (Álvarez-Sánchez *et al.*, 2007).

Por su parte, Patterson (2007) estudió el comportamiento de plántulas de *Pleuranthodendron lindenii*—demandante de luz— y *Pimenta dioica* —tolerante a la sombra—,

trasplantadas a la zona de contacto entre potrero y fragmento pequeño e inoculadas previamente con HMA provenientes de fragmentos pequeños y grandes, y obtuvo, en ambas especies, una respuesta positiva en algunas variables de crecimiento y en la supervivencia ante la inoculación previa de HMA. Lo cual podría indicar que bajo condiciones de campo, la presencia de HMA, sin importar su origen, estimula el desarrollo y crecimiento de las especies.

En resumen, los estudios anteriores han demostrado beneficios de los HMA en el crecimiento y supervivencia de especies nativas de la selva de Los Tuxtlas, independientemente de su historia de vida.

## **II. 1. Crecimiento vegetal, hongos micorrizógenos arbusculares y fragmentación**

Por otra parte, si consideramos que la fragmentación cambia las condiciones ambientales de un sitio y retomando los conceptos anteriores de interrelación estrecha entre comunidades epigeas e hipogeas, podemos esperar que las modificaciones ocurridas en la parte aérea; en especial en la comunidad de plantas, repercutan en la comunidad de HMA y más aún, si se trata de fragmentos pequeños, donde las condiciones bióticas y abióticas originales del continuo no se mantienen y favorecen el establecimiento de especies vegetales exóticas y/o demandantes de luz y la pérdida de especies tolerantes a la sombra.

Lo anterior, llevará a largo plazo a un cambio en la comunidad de HMA de los fragmentos pequeños, donde los hongos que sean capaces de relacionarse más exitosamente con las nuevas especies colonizadoras persistirán sobre aquéllos que sean más afines a las

especies tolerantes a la sombra quienes, a lo largo del tiempo, tenderán a disminuir sus abundancias y a desaparecer en este tipo de fragmentos. Tales diferencias en la comunidad de HMA podrán verse reflejadas en el desempeño de las plantas a las que estén asociadas. De esta manera, el propósito de este trabajo fue evaluar el crecimiento y supervivencia de seis especies de plántulas, nativas de la selva de Los Tuxtlas, Veracruz, bajo tres tratamientos, sin inóculo, con HMA provenientes de fragmentos pequeños y con HMA de fragmentos grandes, en condiciones de invernadero, con el fin de profundizar en el conocimiento de las interacciones de plantas con HMA bajo condiciones de fragmentación, lo que contribuirá a la elaboración de modelos más precisos de restauración en zonas deforestadas y, así, poder acelerar los procesos de regeneración de la selva de Los Tuxtlas.

### **III. OBJETIVOS E HIPÓTESIS**

#### **III. 1. Objetivo general**

Analizar el crecimiento y la supervivencia de plántulas de especies arbóreas, con distintas historias de vida, nativas de la selva húmeda de Los Tuxtlas, Veracruz, en función de la inoculación con hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) provenientes de fragmentos pequeños y grandes de selva.

#### **III. 2. Objetivos particulares**

1. Evaluar las respuestas ecofisiológicas, en términos de crecimiento y supervivencia, de plántulas de seis especies arbóreas, tres demandantes de luz y tres tolerantes a la sombra, a la inoculación con consorcios de HMA provenientes de fragmentos pequeños y grandes de selva.
2. Analizar las diferencias en el contenido de nutrientes de estas mismas seis especies, inoculadas con HMA provenientes de fragmentos pequeños y grandes de selva.

#### **III. 3. Hipótesis**

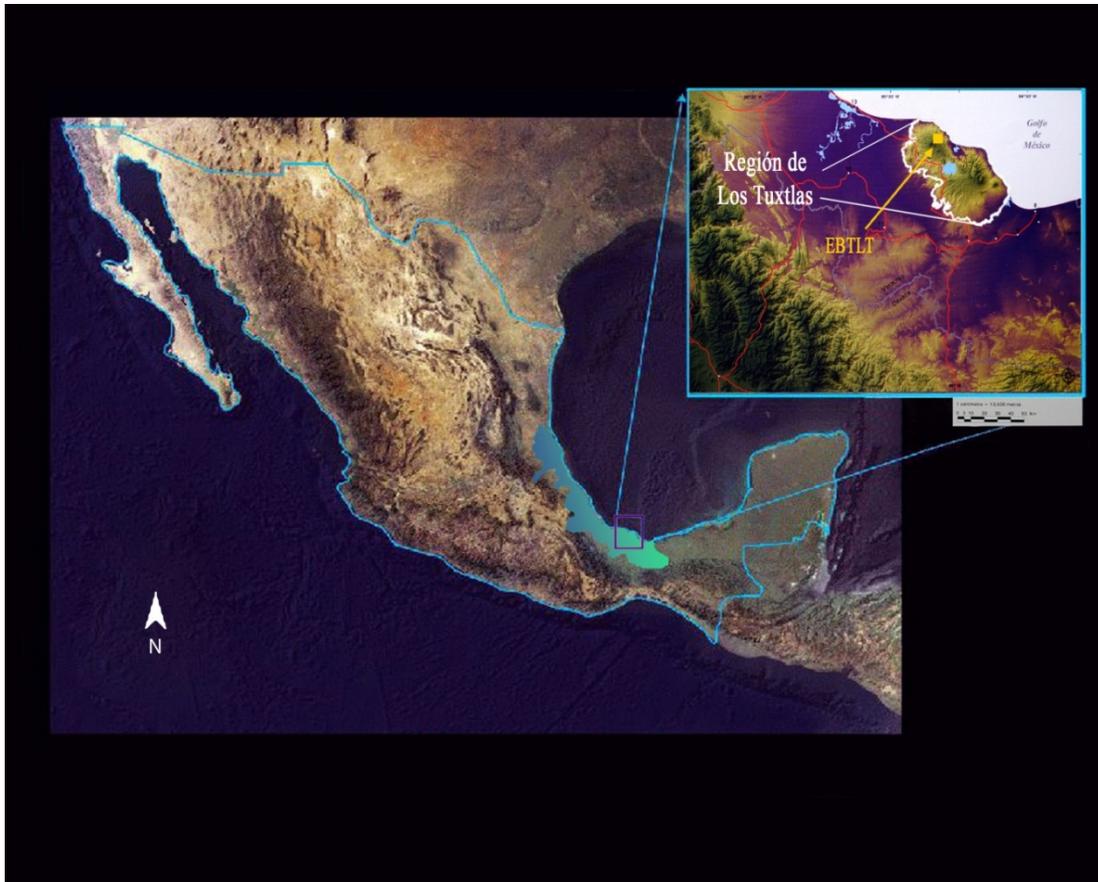
Dado que las respuestas de las plantas a la presencia de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) está determinada por su historia de vida y la especie de HMA, el crecimiento y la supervivencia de las especies tolerantes a la sombra (TS) –persistentes– serán mayores al inocularlas con HMA provenientes de fragmentos grandes de selva,

debido a que estos últimos presentan características ambientales semejantes a las de la selva conservada, están menos perturbados y presentan una mayor riqueza vegetal, además de que las especies de HMA serán más afines a las especies TS. En contraste, las plantas persistentes que sean inoculadas con HMA de fragmentos de selva pequeños con características ambientales más divergentes – con mayor disturbio, menor riqueza y HMA menos afines a las especies TS– tendrán un crecimiento y supervivencia menor. Por otro lado, se espera que las especies demandantes de luz (DL) –pioneras– se comporten de manera inversa, es decir, tendrán un mayor crecimiento y supervivencia con HMA provenientes de fragmentos pequeños que con aquellos provenientes de un fragmento grande.

#### **IV. ZONA DE ESTUDIO**

El presente estudio se llevó a cabo en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBTLT), ubicada en la región de Los Tuxtlas (Fig. IV.1).

La región de Los Tuxtlas es un área de enorme importancia biogeográfica y ecológica, ya que en ésta confluyen una gran riqueza de fauna y flora austral, boreal y endémica (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997). Asimismo, ésta representa el límite norte de la selva húmeda en América (Dirzo y Miranda, 1992) y ha proporcionado y proporciona varios servicios ecosistémicos a las comunidades aledañas (Laborde, 2004). Se localiza en la planicie costera del Golfo de México, al sur del estado de Veracruz, entre los 18°05' y 18°45' norte y los 94°35' y 95°30' oeste, abarcando una superficie de 80 km de largo y 50 km en su parte más ancha, ocupando un área cercana a 3,300 km<sup>2</sup> (Guevara *et al.*, 2004). La región presenta un relieve de origen volcánico, constituido por el macizo de San Andrés o de Los Tuxtlas, debido a ello se le llega a nombrar “Sierra de Los Tuxtlas” y se encuentra relativamente aislada de la Faja Volcánica Transmexicana (Martín-Del Pozzo, 1997).



**Figura IV.1.** Mapa de los Estados Unidos Mexicanos, donde se señala la región de Los Tuxtlas, en la parte sureste del estado de Veracruz (EBTLT, Estación de Biología Los Tuxtlas) (tomado y modificado de la página <http://www3.inecol.edu.mx/csmbgbd/index.php/productos-de-trabajo/34-mapas>, consultada el 29 de junio del 2011. Edición de imagen por Aram Zamarripa).

#### IV. 1. 1. Clima

El clima en la región de Los Tuxtlas está influenciado por varios factores como: la forma del terreno determinada por la presencia de una sierra, la altitud, la exposición y la posición de los lugares con respecto a los vientos húmedos provenientes del Golfo de México,

además, el comportamiento del sistema de vientos y la presencia de perturbaciones atmosféricas (Soto y Gama, 1997).

La condición que predomina en la mayor parte de la región es una temperatura media anual entre 24 y 26 °C. La temperatura máxima extrema puede ser mayor de 36 °C hasta menor de 30 °C y la temperatura mínima extrema puede ser menor a 10 °C hasta más de 16 °C, dependiendo de la altitud. La temperatura más alta se registra generalmente en el mes de mayo, que es el mes con la precipitación relativamente menor. Con respecto a la precipitación total anual, puede variar entre 1200 y 4000 mm, con una sequía intraestival, generalmente presente en el mes de agosto. La mayor concentración de lluvia ocurre durante el verano. Esta región se ve afectada por la presencia de dos tipos de perturbaciones atmosféricas, los ciclones tropicales y los “nortes” (Soto y Gama, 1997).

En la región de Los Tuxtlas –tomando en cuenta cómo se distribuye la precipitación– se presentan cinco subtipos del clima cálido A y uno del semicálido A(C) que corresponden tanto a húmedos como a subhúmedos. El clima más húmedo Af(m) se localiza al este de la sierra. Al oeste, y en las partes más bajas, el gradiente disminuye y se presenta el clima Am. Al sur y suroeste se van presentando los subtipos climáticos en forma decreciente de humedad. De los climas subhúmedos se presenta el Aw2, Aw1 y el Aw0. En las partes altas de la sierra se presenta el subtipo semicálido (A)C(fm), en y el subtipo templado C(fm) se encuentra exclusivamente en la cima del volcán San Martín Tuxtla y de la Sierra de Santa Marta, por arriba de los 1500 m de altitud (Soto y Gama, 1997).

#### IV. 1. 2. El suelo

En Los Tuxtlas hay una gran variedad de tipos de suelo, los cuales han sido resultado de distintos factores como la alta diversidad geomorfológica, el origen volcánico de la región, la edad de los materiales geológicos, el clima y los tipos de vegetación (Campos, 2004). El sustrato de la Sierra consiste principalmente de basalto y andesitas mezclado con cenizas volcánicas, y éstos al ser sometidos a las condiciones de ambientes tropicales han dado resultado a horizontes poco desarrollados que varían en el contenido de materia orgánica (Campos, 2004).

En la Sierra, de acuerdo a la cartografía del INEGI, se presentan 18 tipos de suelo de nueve grupos; por su extensión, los grupos más importantes son: los luvisoles y acrisoles con 34.2% de la superficie de la sierra, los andosoles con 21%, los feozems con 18% y vertisoles con 13% (Campos, 2004). Al sur y sureste del volcán Santa Marta predominan los suelos de textura arcillosa, seguidos de los de textura franco-arcillo-arenosa, franco-arcillosa y franca. Y al norte, noreste y noroeste de este mismo volcán dominan los suelos con textura franco-arcillosa-limosa, seguidos de los de textura franco-limosa. Los colores del suelo son rojo, rojo amarillento, pardo, pardo oscuro, pardo amarillento y pardo grisáceo (Campos, 2004).

Los valores de pH se encuentran en un intervalo de 3.6 a 6.9, siendo el más común el pH de 4.5 a 5.3. El contenido de carbono orgánico presentó valores menores de 2 %, que es el más común, hasta valores de 6%. Esto se debe a que las condiciones de la región, en

general, son de alta temperatura y bajo déficit de humedad, lo que favorece un rápido reciclaje de materia orgánica. Además, es importante considerar que el uso agropecuario predomina en la mayoría de los suelos de Los Tuxtlas, lo que provoca que el contenido de materia orgánica sea aún menor (Campos, 2004).

En lo que respecta a las bases intercambiables ( $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ) el 38.1% de los horizontes presenta valores inferiores a  $3 \text{ cmol kg}^{-1}$ , los cuales reflejan concentraciones muy bajas. Valores mayores de  $15 \text{ cmol kg}^{-1}$  se presentan en terrenos de uso agrícola intensivo, lo que revela la aplicación de insumos que traen como efecto el aumento de cationes en el suelo (Campos, 2004).

#### IV. 1. 3. La vegetación

La flora de la región de Los Tuxtlas, en general, pertenece al Reino Biogeográfico Neotropical, en especial, a la Región Caribeña y a la Provincia de la Costa del Golfo de México (Rzedowski, 1978). Se reporta la existencia de 2,573 especies y 58 familias de dicotiledóneas; 611 especies y 29 familias de gimnospermas y 172 especies y 20 familias de pteridofitas (Instituto de Ecología, A.C., 1998 en Castillo-Campos y Laborde, 2004). Es una de las cinco áreas con mayor endemismo de árboles en México (Wendt, 1993). La forma de crecimiento más común son las hierbas con 1,761 especies, posteriormente los árboles con 674 especies, arbustos con 568 especies y, por último, bejucos y lianas con 353 especies (Castillo-Campos y Laborde, 2004).

#### **IV. 2. Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBTLT)**

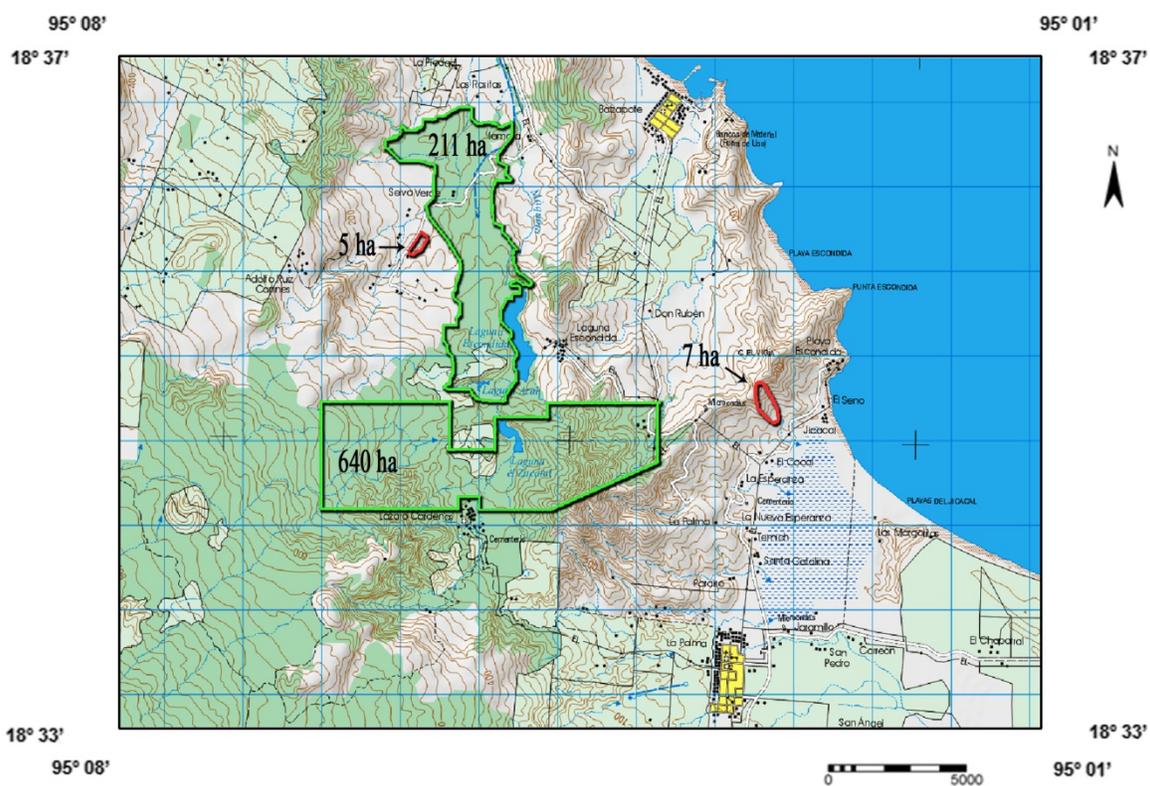
La estación se encuentra entre los 95°04' y 95°09' longitud oeste y entre los 18°34' y 18°36' latitud norte, ocupa un área de 640 ha. Está localizada en la vertiente del volcán San Martín Tuxtla, abarca un terreno inclinado con una altitud que varía de los 150 m a los 650 m (Dirzo *et al.*, 1997). Se encuentra cubierta, principalmente, por selva alta perennifolia Miranda y Hernández-X. (1963), o bosque tropical perennifolio dentro de la clasificación de Rzedowski (1978), sobre suelos profundos; a los alrededores se encuentra vegetación ruderal, pastizales y acahuales y sólo al oeste limita con selva que se extiende hacia el volcán San Martín (Ibarra-Manríquez y Sinaca-Colín, 1987; Dirzo *et al.*, 1997; Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997). Presenta un clima Af(m)w''(i')g. La precipitación total promedio es de 4,084 mm, la temperatura media anual promedio es de 25°C, la temperatura máxima promedio anual es de 28.19 °C y la mínima promedio anual es de 21.78 °C (datos de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, 1996-2008).

#### **IV. 3. Fragmentos de selva**

Colectamos suelo del interior de dos fragmentos grandes (211 y 640 ha) y dos pequeños (3 y 7 ha) de selva alta perennifolia, los cuales se localizan dentro de la Reserva de los Tuxtlas hacia el noreste de Catemaco (Figura IV.2). Los fragmentos grandes se consideraron como sitios poco perturbados, ya que al tener mayor área, el efecto de borde no impacta tanto como en los fragmentos chicos. Particularmente, el fragmento de 640 ha corresponde a los terrenos de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, área que nunca ha sido manejada, ni talada. Los fragmentos pequeños fueron sitios con un mayor grado de

perturbación, por su menor área. Todos los fragmentos están rodeados por potreros para ganado vacuno.

Además de las diferencias en superficie, los fragmentos se diferenciaron en número y abundancia de especies vegetales y de los HMA presentes en el inóculo que se usó en este experimento (Cuadro IV.1).



**Figura IV.2.** Localización de los fragmentos de selva dentro del área de la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas (modificado de la carta topográfica de INEGI, clave e15 a63; La Nueva Victoria escala 1:50 000). Edición de imagen por Aram Zamarripa.

**Cuadro IV.1.** Características de los distintos fragmentos, de los que se obtuvo el inóculo micorrízico (Sánchez-Gallen, 2011.\*; Luna, 2009\*\*).

Fragmentos de selva	Superficie (ha)	Localización*		Riqueza vegetal*		Suelo*		Caracterización del inóculo de HMA**	
		Latitud N	Longitud O	No. de especies del dosel	Especies más abundantes	pH (+1E.E.)	Fósforo disponible (+1E.E.) (ppm)	No. de especies totales	No. de especies exclusivas
Chicos	5	18°35'12.44'' y 18°35'13.71''	95°03'36.31'' y 95°03'32.92''	87	<i>Piper sanctum</i> , <i>Myriocarpa longipes</i> y <i>Omphalea oleifera</i>	5.8 (± 0.0)	6.1 (± 1.45)	11  (> abundancia de <i>Glomus tenebrosum</i> )	4
	7	18°30'21.03'' y 18°36'12.37''	95°06'42.09'' y 95°06'1.13''	93	<i>Trophis mexicana</i> , <i>Eupatorium galeottii</i> y <i>Ficus yoponensis</i>	6.1 (± 0.06)	11.7 (± 1.74)		
Grandes	211	18°35'54.34'' y 18°36'8.38''	95°05'41.54'' y 95°05'30.52''	87	<i>Astrocaryum mexicanum</i> y <i>Coccoloba hondurensis</i>	6 (± 0.10)	12 (± 2.5)	15  (> abundancia de <i>Acaulospora scrobiculata</i> )	8
	640	18°34'46.56'' y 18°35'14.28''	95°07'06.43'' y 95°04'31.14''	81	<i>Astrocaryum mexicanum</i> , <i>Chamaedorea alternans</i> y <i>Poulsenia armata</i>	5.8 (± 0.06)	23 (± 9)		

## V. MÉTODOS

### V. 1. ESPECIES DE ESTUDIO

En el presente estudio se trabajó con seis especies arbóreas de la selva de Los Tuxtlas, tres demandantes de luz (DL) –*Pleuranthodendron lindenii* (Turcz.) Sleumer, *Urera caracasana* Griseb. y *Aspidosperma megalocarpon* Müll.Arg., y tres tolerantes a la sombra (TS) –*Brosimum alicastrum* Sw., *Pimenta dioica* L., *Pseudolmedia oxyphyllaria* Donn.Sm.–. En lo sucesivo me referiré a éstas por sus nombres genéricos.

#### V. 1. 1. Descripción de las especies demandantes de luz

##### ***Aspidosperma megalocarpon* Müll.Arg.**

*Aspidosperma* pertenece a la familia Apocynaceae (Pennington y Sarukhán, 2005). Los nombres comunes más usados son: pelmax (península de Yucatán); bayalté (tzeltal, zona lacandona, Chiapas) y volador (centro de Veracruz) (Pennington y Sarukhán, 2005). *Aspidosperma* es un árbol monopódico de hasta 40 m de altura y hasta 80 cm de diámetro a la altura del pecho (d.a.p.), de tronco muy recto y ramas horizontales o ascendentes situadas muy arriba del tronco dejando un fuste limpio; copa redondeada o piramidal. Su corteza externa puede ir de lisa a ligeramente fisurada en pequeñas piezas cuadradas, gris parduzca; la interna es de color crema amarillento, granulosa, con abundante exudado blanco. Las ramas jóvenes son, a veces, ligeramente fisuradas, de color amarillo grisáceo a pardo, con lenticelas redondas, protuberantes y pálidas. Las yemas foliares van de 2 a 3 mm de largo, agudas, desnudas, grises, con abundante pubescencia aracnoide muy corta y blanca.

Estípulas ausentes. Hojas alternas, simples; láminas de 7.5 x 2.5 a 14 x 5.8 cm, oblongas, oblongo-lanceoladas o elípticas, con el margen entero, ápice agudo, base aguda a redondeada a veces ligeramente decurrente; verde oscuras, haz brillante, envés verde grisáceo, con algunos pelos cortos en la nervadura cerca de la base, en el envés; pecíolos de 8 a 15 mm de largo, glabros. Los árboles de esta especie cambian todo su follaje al florecer, entre abril y mayo. Presenta flores en panículas amplias axilares o laterales, de 2 a 3 cm de largo, pubescentes, fragantes, actinomorfas y florecen de abril a septiembre. Sus frutos son folículos germinados, de 12 x 10 cm, aplastados que contienen semillas orbiculares papiráceas, de 7 cm de diámetro (Pennington y Sarukhán, 2005).

En la República Mexicana, se distribuye en la vertiente del Golfo de México desde el centro de Veracruz hasta Campeche y Quintana Roo; en la vertiente del Pacífico, de Guerrero a Chiapas. Se encuentra en selvas altas perennifolias y subperennifolias, medianas subperennifolias y subcaducifolias, en suelos de origen calizo, ígneo o metamórfico. Se relaciona con *Brosimum alicastrum*, *Carpodiptera ameliae*, *Bucida buceras* y *Manilkara zapota* (Pennington y Sarukhán, 2005).

*Aspidosperma* se utiliza para la producción de chapa o para madera aserrada y especialmente para la fabricación de durmientes; sus características de aserrado y secado son buenas, pero se raja fácilmente con los clavos. Un uso futuro adecuado para la madera de esta especie sería la fabricación de chapa para madera terciada y duelas (Pennington y Sarukhán, 2005).

***Pleuranthodendron lindenii* (Turcz.) Sleumer**

*Pleuranthodendron* perteneciente a la familia Tiliaceae (Pennington y Sarukhán, 2005). Su sinonimia es *Hasseltia lindenni* Turcz. Se le conoce como golondrina (Oaxaca); pochitaquillo (Oaxaca, Veracruz); polocastle, palo de maíz (San Luis Potosí); maicillo (Puebla) o cachóngara, catarrita (Veracruz) (Pennington y Sarukhán, 2005).

*Pleuranthodendron* es un árbol de hasta 15 m de alto y de hasta 20 cm de d.a.p., con fuste irregular, ramas dispersas y copa densa. Corteza externa parda grisácea, que se descama en pequeñas piezas irregulares que descubren una superficie parda. Corteza interna de color crema rosado pálido. Las ramas jóvenes son morenas, lisas, de sección redonda, con algunas lenticelas pálidas, glabras o con escasos pelos diminutos. Yemas foliares de 2 a 3 mm de largo, desnudas, con pelos diminutos, estípulas ausentes. Hojas dispuestas en espiral, simples; láminas de 6.5 x 3 a 12 x 4.6 cm, elípticas u obovadas, con el borde aserrado; haz verde oscuro, envés más pálido, con tres nervios prominentes desde la base; peciolos de 1 a 2.7 cm de largo, con 2 ó 3 glándulas redondas prominentes en la superficie superior a la inserción de la lámina. Las flores están dispuestas en panículas terminales piramidales, de 8 a 12 cm de largo, finamente pubescentes; flores actinomorfas, con 4 sépalos y 4 pétalos de color blanco cremoso. Florece de abril a mayo. Los frutos son bayas globosas de 8 mm de diámetro de color crema rosado; contienen una sola semilla redonda de 5 a 6 mm de diámetro, carnosa y verde, con olor a cacahuate. Maduran de junio a septiembre. Es una especie perennifolia (Pennington y Sarukhán, 2005).

*Pleuranthodendron* forma parte de selvas altas o medianas perennifolias o subperennifolias, en Querétaro, San Luis Potosí, Puebla, Veracruz, y Chiapas. Frecuente en la vegetación secundaria en la selva de Los Tuxtlas, crece principalmente asociada a claros. No se conocen usos para esta especie (Pennington y Sarukhán, 2005).

***Urera caracasana* Griseb.**

*Urera* pertenece a la familia Urticaceae. Los nombres comunes son: chichicaste (Chiapas), chichicastli (Oaxaca), chichicazlillo (Oaxaca), mal hombre (Veracruz), mala mujer (Morelos), ortiga, ortiga de caballo (Yucatán), quemador (Sinaloa) y tachinole (Durango) (Martínez-Ramos, 1994).

*Urera* es un arbusto o árbol pequeño de 2 a 5 m de alto, algunas veces hasta 10 m de alto. Hojas simples, alternas, grandes, de 7 a 20 cm de largo; con estípulas; limbo ovado-redondeado o elíptico, ápice acuminado; base cordada u obtusa pubescente; margen dentado; cistolitos prominentes que le dan una apariencia rugosa al haz; envés con pelos en la nervadura; venación muy marcada en el envés y deprimida en el haz. Yema terminal blanco pelosa y exudado transparente, con ligero olor a mentol. Las hojas presentan hidátodos. Flor estaminada blanca, la pistilada verde, ambas pequeñas, en panículas o cimas axilares. El fruto es una drupa agrupada en racimo, carnoso, roja al madurar. La época de floración es de mayo a julio, la fructificación de noviembre a febrero. Es una especie dioica (Ibarra-Manríquez y Sinaca-Colín, 1996).

*Urera* se distribuye en Durango, Sinaloa, Veracruz, Morelos, Oaxaca y Chiapas (Martínez-Ramos, 1994). Es de rápido crecimiento, siempre verde, pionero, coloniza claros en el bosque tropical de Los Tuxtlas (Orozco-Segovia *et al.*, 1987).

Las hojas son utilizadas de manera medicinal (Dorado y De La Maza, 1998) y, en algunas partes de Latinoamérica, también se usan como alimento para animales (Rosales-Méndez, s.f. en <http://www.fao.org/ag/aGa/AGAP/FRG/Agrofor1/Rosales9.htm>).

#### V. 1. 2. Descripción de las especies tolerantes a la sombra

##### ***Brosimum alicastrum Sw.***

*Brosimum* pertenece a la familia Moraceae. Los nombres comunes más frecuentemente utilizados son: ramón (Oaxaca, Campeche, Yucatán, Quintana Roo); ojite (norte de Puebla, Tamaulipas, San Luis Potosí, Veracruz, Oaxaca); ojoche (Oaxaca, sur de Veracruz) y ox (Yucatán, Tabasco) (Pennington y Sarukhán, 2005).

*Brosimum* llega a alcanzar hasta 40 m de altura y 1.5 m de d.a.p., tronco derecho con contrafuertes grandes y bien formados, ramas ascendentes y luego colgantes, copa piramidal y densa. Su corteza externa es escamosa – a veces lisa– en piezas grandes y cuadradas, de color gris claro a gris pardo con tonos amarillos. Su corteza interna es color crema amarillenta, fibrosa a granulosa, con abundante exudado lechoso. Sus ramas jóvenes, a veces de sección transversal ligeramente ovalada, con cicatrices de estípulas caídas, verde-grisáceas, glabras. Las yemas foliares son de hasta 1 cm de largo, agudas, cada una

cubierta por una estípula muy aguda, verde, glabra, caediza, que deja una cicatriz anular. Las hojas son simples, con disposición alterna; láminas ovado-lanceoladas a elípticas; haz verde oscuro y brillantes, envés verde grisáceo, blanquecino y áspero por la presencia de numerosas escamas blancas entre el tejido de las nervaduras, glabras en ambas superficies. En las plántulas, la lámina de las hojas mide de 10 a 15 cm de largo, mientras que en los árboles adultos de 18 a 25 cm; frecuentemente presenta en el haz agallas en forma de dedos de guante de unos 3 a 4 mm de largo, amarillentos (Pennington y Sarukhán, 2005).

*Brosimum* es una especie caducifolia, en Los Tuxtlas recambia sus hojas durante la época de secas —marzo a abril— (Rodríguez-Velázquez *et al.*, 1997). Especie monoica o dioica. Las flores masculinas tienen sépalos inconspicuos y están arregladas en cabezuelas estaminadas que miden de 11-25 mm de largo y de 8-13 mm de ancho, las cabezuelas son esféricas tienen color blanco y son caedizas. Las flores femeninas están arregladas en cabezuelas de forma esférica que miden de 5 a 7 mm de largo, son de color verde amarillento y no son caedizas. Su floración ocurre de enero a junio. El fruto es una drupa carnosa, que mide de 16 a 22 mm de largo y de 16 a 18 mm de ancho. Cuando el fruto es inmaduro tiene un color verde amarillento y es rojo cuando madura, adquiriendo el pericarpio un sabor dulce. Cada fruto contiene una semilla grande —a veces dos o tres—, de color pardo y testa papirácea, que mide de 9 a 13 mm de largo y de 16 a 22 mm de ancho (Rodríguez-Velázquez *et al.*, 1997). Maduran de marzo a mayo (Pennington y Sarukhán, 2005).

Al caer la semilla al suelo, las plántulas emergen en un periodo menor de un mes, llegando a tener alturas de 20 a 30 cm. La germinación es de tipo hipogea (Rodríguez-Velázquez *et al.*, 1997). Como plántula puede alcanzar hasta 306 días de vida, fecha a partir de la cual se observa una alta mortalidad (Careaga, 1989), hecho que puede estar relacionado con el agotamiento de las reservas maternas en la semilla (Rodríguez-Velázquez *et al.*, 1997). Asimismo, se ha reportado una baja capacidad fotosintética a incrementos en energía lumínica, ya que cuando cambia de un ambiente de sombra a uno de sol, el incremento en crecimiento es marginal. Al parecer es una especie tolerante a la sombra. Bajo los árboles masculinos se ha registrado una elevada diversidad de plántulas. Estos datos sugieren que *Brosimum* favorece la regeneración de otras especies (Rodríguez-Velázquez *et al.*, 1997).

*Brosimum* es una especie dominante de las selvas de México. Se presenta en el Golfo de México desde el sur de Tamaulipas hasta Quintana Roo, a lo largo de la Sierra Madre Oriental y la Sierra de Chiapas hasta una altitud de 600 m y en la planicie costera del Golfo hasta la península de Yucatán; y desde Sinaloa hasta Chiapas en las costas del Pacífico, tanto en las laderas y barrancas de la Sierra Madre Occidental, hasta 400 u 800 m, como en la planicie costera. En el Golfo tiene preferencia por los cerros de topografía cárstica de origen calizo. Es dominante en las selvas altas perennifolias, medianas, subperennifolias y subcaducifolias, asociada principalmente con *Aphananthe monoica*, *Bursera simaruba*, *Manilkara zapota* y *Carpodiptera ameliae* (Pennington y Sarukhán, 2005). En Los Tuxtlas, es un árbol que constituye parte del dosel superior de la selva, es una especie poco

abundante, con menos de 40 árboles con un d.a.p. > 1 m por hectárea (Rodríguez-Velázquez *et al.*, 1997).

Tiene gran variedad de usos. Su madera presenta una flexibilidad ideal para la ebanistería y la carpintería. Las semillas, con un alto contenido de proteínas, y su exudado blanco son empleados para controlar el asma y la bronquitis. Las semillas también son utilizadas para elaborar bebidas. El fruto y el follaje se emplean para alimentar al ganado. Los frutos, hojas y látex son usados farmacéuticamente como lactógeno que estimula la producción de leche tanto en humanos, como en ganado (Rodríguez-Velázquez *et al.*, 1997; Pennington y Sarukhán, 2005).

### ***Pimenta dioica* (L.) Merr.**

*Pimenta dioica* pertenece a la familia Myrtaceae. Los nombres más comunes en su zona de distribución son, pimienta y pimienta de Tabasco (Pennington y Sarukhán, 2005).

Es un árbol de hasta 20 m de altura y de 20 a 50 cm de d.a.p., presenta un tronco derecho, ligeramente acanalado, ramas ascendentes, copa irregular y densa. Su corteza externa es lisa que se desprende en escamas muy delgadas y alargadas, pardo verdosas o amarillentas con manchas moreno rojizas. La corteza interna es de color crema amarillento o rosado, quebradiza, de sabor amargo y olor muy fragante. Sus ramas jóvenes son de sección transversal cuadrada, verde grisáceas a verde oscuras, sin lenticelas, con finas pubescencias que se tornan glabras a mayor edad. Las yemas foliares miden de 3 a 7 mm, agudas, desnudas, de color pardo amarillento o verdoso, finamente pubescentes. No

presenta estípulas. Las hojas son decusadas, simples; láminas de 6 x 2.5 a 21 x 7 cm, elípticas u oblongas, con el margen entero, ápice agudo o redondeado, base aguda a obtusa; haz verde oscuro y brillante, envés verde pálido o amarillento, glabras en ambas superficies; la lámina presenta numerosos puntos glandulosos transparentes; las hojas despiden un fuerte olor agradable y suave que perdura aún después de que se secan. Los árboles son perennifolios y generalmente, dioicos. Las flores se presentan en panículas axilares de 6 a 12 cm de largo, con las ramas cimosas, finamente pubescentes, fragantes; con cuatro pétalos blancos de 2 a 2.5 mm de largo, insertos en el cuello del tubo del cáliz y alternos respecto a los sépalos. Florece de marzo a mayo. Bayas de 10 x 5 mm, aproximadamente, aplanadas en el ápice, verrugosas, con el cáliz persistente; contienen una o dos semillas pequeñas; todo el fruto despide un fuerte olor fragante. Maduran de junio a octubre (Pennington y Sarukhán, 2005).

El área de distribución de *Pimenta* es centroamericana y caribeña. En la República Mexicana se encuentra en Puebla, Hidalgo, Veracruz, Chiapas, Campeche, Quintana Roo, Tabasco y Oaxaca; formando parte del estrato medio e inferior de selvas altas y medianas perennifolias y subperennifolias. Es muy común en selvas donde habita *Brosimum alicastrum*, *Aphananthe monoica*, *Carpodiptera ameliae* y *Manilkara zapota* en suelos derivados de areniscas calcáreas en el norte de Veracruz y Puebla y en selvas donde se encuentra *Terminalia amazonia*, *Guatteria anomala*, *Dialium guianense* y *Calophyllum brasiliense* en suelos arcillosos derivados de margas calcáreas en el norte de Chiapas. Puede localizarse en altitudes desde el nivel del mar hasta los 350 ó 450 m, sin embargo, en cultivos puede desarrollarse a altitudes mayores (Pennington y Sarukhán, 2005).

Entre sus usos, lo más comercial, es el fruto, que una vez seco se vende como especia para condimentar alimentos. Su madera se emplea localmente para construcciones rurales (Pennington y Sarukhán, 2005).

### ***Pseudolmedia oxyphyllaria* Donn.Sm**

*Pseudolmedia oxyphyllaria* pertenece a la familia Moraceae. Los nombres comunes más utilizados son: mamba (norte de Chiapas, Tabasco, Campeche, Quintana Roo), ojoche colorado y ramón colorado (norte de Puebla y Veracruz) (Pennington y Sarukhán, 2005).

En Los Tuxtlas puede alcanzar alturas de hasta 25 m y un fuste, sin contrafuertes, que no rebasa 70 cm de d.a.p. (Martínez-Ramos *et al.*, 1997). Ramas ascendentes y luego colgantes, copa redondeada, densa. Su corteza externa va de lisa a ligeramente escamosa en pequeños pedazos de color café pálido o café grisáceo. La corteza interna es de color crema rosado o rojizo, granulosa y quebradiza, dulce, con exudado de color crema parduzco, ligeramente pegajoso. Las ramas jóvenes presentan cicatrices de hojas y estípulas caídas, son de color de pardo grisáceas a moreno rojizas, glabras, pubescentes cuando jóvenes, con lenticelas pequeñas, protuberantes y pardas. Yemas foliares de 6 a 15 mm de largo, agudas, verde grisáceas, cubiertas de pelos simples sedosos. Tiene dos estípulas de 6 a 13 mm de largo, agudas, pubescentes, caedizas. Las hojas son alternas simples, de 5.5 a 15 cm de largo y 1.5 a 6 cm de ancho, ovado elípticas o elíptico lanceoladas, con el margen entero, con la base redondeada y el ápice cuspidado; verde amarillento a verde oscuro y el haz brillante, envés verde pálido o grisáceo, glabras en ambas superficies; nervación central amarillenta o rojiza y prominente en el envés; ligeramente coriáceas; peciolo de 2 a 5 mm,

glabros o pubescentes. Los individuos no reproductivos (incluyendo plántulas) presentan yemas terminales cónicas, agudas, verdes grisáceas, cubiertas de pelos simples sedosos, que miden de 6 a 15 mm de largo. Los árboles son perennifolios (Martínez-Ramos *et al.*, 1997; Pennington y Sarukhán, 2005).

Es una especie dioica (Martínez-Ramos *et al.*, 1997). Las flores de los árboles masculinos se encuentran en cabezuelas de 5 a 10 mm de largo, verdes, aplanadas, sésiles, frecuentemente solitarias y situadas en las axilas de las hojas. Las flores de los árboles femeninos están solitarias o agrupadas en las axilas de las hojas, son sésiles y se encuentran rodeadas de numerosas brácteas ovadas verdosas (Martínez-Ramos *et al.*, 1997). Florece de enero a abril (Pennington y Sarukhán, 2005). Las flores no producen néctar ni fragancias. El fruto es una baya de color naranja o rojo, elipsoide de 1.2 a 1.8 cm de largo y de 1 a 1.6 cm de ancho, la cual tiene una semilla café pálido; sabor y olor dulce (Martínez-Ramos *et al.*, 1997).

*Pseudolmedia* presenta recambio de hojas, casi total, en sitios con mucha luz y en condiciones de umbría, las hojas llegan a vivir por lo menos tres años. La caída de hojas puede ocurrir en cualquier momento del año, pero este fenómeno es frecuente en abril y un mínimo en agosto. Las hojas en el suelo se descomponen a tasas muy lentas. El tamaño de las semillas afecta a la altura, el área foliar y la supervivencia. Las semillas presentan germinación hipogea. Las plántulas crecen dos veces más rápido en los claros de la selva que en la sombra, aunque su respuesta fisiológica a los aumentos de luz es limitada. Varias

características ecofisiológicas y morfológicas de las plantas de *Pseudolmedia* sugieren un alto nivel de tolerancia a la sombra (Martínez-Ramos *et al.*, 1997).

*Pseudolmedia* se distribuye en la vertiente del Golfo de México desde el norte de Puebla y Veracruz hasta la selva Lacandona en Chiapas y en el sur y este de Campeche. Se encuentra, a veces abundantemente, en selvas altas o medianas, perennifolias y subperennifolias. En suelos de origen volcánico se encuentra asociada a especies tales como *Ulmus mexicana* y diversas lauráceas; en suelos de origen calizo se encuentra junto con *Manilkara zapota*, *Brosimum alicastrum*, *Guatteria anomala*, *Dialium guianense* y *Terminalia amazonia* (Pennington y Sarukhán, 2005). En Los Tuxtlas es una especie abundante (Martínez-Ramos *et al.*, 1997).

Los árboles de *Pseudolmedia* son de los recursos naturales más usados en la región de Los Tuxtlas, teniendo características adecuadas para la construcción de casas, así como para fabricar mangos de herramientas y durmientes. Además, su fruto de sabor agradable, es comestible y uno de los más apreciados en la zona (Martínez-Ramos *et al.*, 1997; Pennington y Sarukhán, 2005).

## **V. 2. TRABAJO EXPERIMENTAL**

Este estudio fue realizado de marzo de 2005 a abril de 2006 en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz. Previo al inicio del experimento, en diciembre del 2004 fueron colectados frutos

de las seis especies nativas de la selva de Los Tuxtlas anteriormente mencionadas, *Aspidosperma*, *Pleuranthodendron*, *Urera*, *Brosimum*, *Pimenta* y *Pseudolmedia*.

En el laboratorio de la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas (EBTLT), de los frutos colectados fueron extraídas las semillas luego, fueron lavadas con agua corriente y sumergidas en una solución de cloro al 3% para desinfectarlas. Las semillas fueron sembradas en charolas que contenían una mezcla de suelo –proveniente de la selva– y arena, ambos estériles (1:1). La arena y el suelo fueron esterilizados en autoclave, dos veces, con un intervalo de 24 horas entre cada esterilización, a una temperatura de 90°C, sin presión. Todas las charolas fueron colocadas en el exclusorio de la EBTLT.

Posteriormente, en el mes de marzo de 2005, fue colectado suelo de la misma selva, el cual fue utilizado como **inóculo** para las plántulas. El suelo fue tomado de la zona interna y más conservada de cuatro fragmentos de selva, dos de tamaño pequeño (5 y 7 ha) y dos de tamaño grande (211 y 640 ha) (Fig. IV.2). Se establecieron 25 puntos diferentes de muestreo, en un recorrido de una sola dirección, cada dos metros. Las muestras de suelo fueron tomadas en los primeros 20 cm de profundidad retirando previamente la hojarasca, donde comúnmente se encuentra la mayor parte de raíces colonizadas por hongos micorrizógenos arbusculares (HMA), además de micelio y esporas, ya en el laboratorio de la EBTLT se mezcló el suelo proveniente de los dos fragmentos pequeños por un lado y de los grandes por el otro. Se eliminaron rocas y pedazos de troncos grandes. Al analizar el inóculo se registraron 11 especies de HMA, con abundancia de *Glomus tenebrosum* y cuatro especies exclusivas; mientras que para los fragmentos grandes se registraron 15

especies de HMA, con abundancia de *Acaulospora scrobiculata*, con ocho especies exclusivas (Cuadro IV.1; Luna, 2009).

En marzo de 2005, se seleccionaron aleatoriamente 96 plántulas con tres meses de crecimiento por cada especie y se trasplantaron a bolsas de plástico negro de 15x25 cm con capacidad de 2 kg, perforadas en la parte inferior, para permitir el drenaje del agua. Las bolsas fueron llenadas a  $\frac{3}{4}$  de su capacidad con una mezcla 3:1 de suelo y arena (esterilizados con el mismo método antes mencionado). Una plántula fue sembrada en cada bolsa con la mezcla de suelo:arena y alrededor de ella fue colocado el **inóculo**, que consistió en 50 g del suelo fresco perteneciente a fragmentos grandes o pequeños. Las bolsas fueron etiquetadas por especie e inóculo (tratamiento).

En el exclusorio de la EBTLT, las plántulas ya sembradas en las bolsas, fueron colocadas al azar sobre tres mesas de un metro de altura, usando una mesa por cada tratamiento, para asegurar que no hubiese contaminación entre ellas. Ya que en el exclusorio las condiciones de iluminación no eran homogéneas, el conjunto de plántulas con el mismo tipo de inóculo fueron rotadas cada mes con el objeto de que todas las plántulas recibieran la misma cantidad de luz. La temperatura y humedad no fueron controladas, estuvieron acordes con aquellas condiciones fuera del exclusorio.

Posteriormente, cada mes, las plántulas fueron medidas, registrando altura –medida verticalmente desde el suelo hasta el ápice del tallo– y diámetro del tallo –medido a un

centímetro de distancia del suelo—. Igualmente, la supervivencia fue registrada contando el número de plántulas que continuaban vivas en cada mes, por especie por tratamiento.

### **Cosecha inicial**

Diez plántulas adicionales fueron cosechadas y medidas para registrar su altura y diámetro del tallo. Cada individuo fue seccionado en hojas (con peciolo), tallo y raíz. Las muestras fueron trasladadas a la Facultad de Ciencias (FC) de la UNAM en la Ciudad de México. Con el objetivo de que las hojas de las plántulas no se secaran y disminuyera su área foliar al transportarlas, previo al traslado las muestras fueron procesadas de la siguiente manera: el tallo y la raíz fueron colocados en bolsas de estraza y secados durante 48 horas en horno a 80°C. Las hojas fueron colocadas en periódico, acomodadas de manera que no se doblarán, ni se encimaran entre sí, manteniéndose separadas y claramente identificado el individuo al que pertenecían. Se colocaba una hoja de periódico y encima todas las hojas de un individuo, se cubrían con otro periódico y se colocaba otra hoja de periódico y se repetía el procedimiento hasta completar cinco capas de periódico con hojas. Este grupo de periódico con hojas, se sumergía en una mezcla de etanol-agua 1:1, hasta humedecerlas completamente. Estas capas de periódico fueron embolsadas para mantenerlas húmedas y evitar que las hojas se. A las hojas se les midió el área foliar, con un medidor modelo AM300 de la marca ADC, BioScientific Ltd. Posteriormente, las hojas se secaron durante 48 horas en horno a 80°C. La biomasa seca de hojas, tallos y raíces fue obtenida en una balanza analítica *PRECISION advanced*, OHAUS. Los datos obtenidos de este

procedimiento fueron utilizados para analizarlos y considerarlos como «cosecha inicial» o «tiempo 0».

El experimento duró 390 días (abril 2006), momento en el cual se cosecharon todas las plántulas restantes, se secaron y seccionaron de la misma forma que la cosecha inicial, estos datos corresponden a la «cosecha final».

La concentración de carbono, fósforo y nitrógeno en las plántulas de las seis especies fue analizada sólo para la cosecha final, para lo cual se seleccionaron tres individuos al azar de cada especie por tratamiento. Los análisis se realizaron en el Laboratorio de Fertilidad de suelos del Colegio de Postgraduados, Montecillos y de acuerdo a los procedimientos que ahí se manejan (Etchevers, 1992). El carbono total se analizó mediante digestión seca a 900°C en el autodeterminador automático de carbono, TOC SSM 5000A Shimadzu. El fósforo por solubilización mediante digestión húmeda con mezcla ácida nítrico-perclórica 1:2 a 210°C y determinación colorimétrica con el complejo amarillo de vanadato. El nitrógeno mediante digestión húmeda con ácido sulfúrico, método Kjeldahl.

Finalmente, para corroborar que la presencia o ausencia de micorrización se seleccionaron al azar dos plantas de cada especie por cada tratamiento. Sus raíces fueron lavadas en agua corriente y se tiñeron con la técnica de Phillips y Hayman (1970) modificada por Hernández-Cuevas *et al.* (2008). Posteriormente, se montaron en laminillas y se revisaron en microscopio óptico modelo CH2 marca Olympus.

### V. 2. 1. Diseño del experimento

Las plántulas fueron sometidas a tres tratamientos: **M-** (plántulas sin inóculo), **Fp** (plántulas con inóculo proveniente de fragmentos pequeños) y **Fg** (plántulas con inóculo proveniente de fragmentos grandes). El total de 576 plántulas correspondió a seis grupos de 96 plántulas por especie que, a su vez, fueron subdivididos en tres grupos de 32 individuos, cada uno, para aplicar los tres tratamientos. Sin embargo, al final del experimento hubo algunas combinaciones especie × tratamiento que tuvieron una gran pérdida de individuos y no se alcanzó a tener los 32 individuos previamente inoculados. Cada plántula fue tomada como una unidad experimental.

## **V. 3. Análisis de datos**

### V. 3. 1. Análisis de crecimiento

Fue realizado un análisis de crecimiento clásico, en el cual fueron considerados los datos de la cosecha inicial y final para estimar el crecimiento de las plántulas en términos de: altura, diámetro, biomasa seca – total y por estructura (raíz, tallo y hojas) – y área foliar. Las variables de respuesta<sup>2</sup> a analizar fueron las que usualmente se tratan en este tipo de estudios (Hunt, 1982):

**MSH** = masa seca de hojas (g)

---

<sup>2</sup> Para las variables RGR, SLA, LAR, NAR y R/S, se decidió utilizar las siglas en inglés, debido a que la mayoría de las publicaciones de estos temas están en dicho idioma. Entre paréntesis aparecen las unidades de medición utilizadas.

**MST** = masa seca de tallo (g)

**MSR** = masa seca de raíces (g)

**MSTotal** = masa seca total (g)

$$MSTotal = MSH + MST + MSR$$

**AF** = área foliar (cm<sup>2</sup>)

**RGR<sub>biomasa</sub>** = Tasa relativa de crecimiento en biomasa (g g<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>)

**RGR<sub>altura</sub>** = Tasa relativa de crecimiento en altura (cm cm<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>)

**RGR<sub>diámetro</sub>** = Tasa relativa de crecimiento en diámetro (mm mm<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>)

**RGR<sub>biomasa foliar</sub>** = Tasa relativa de crecimiento en biomasa foliar (g g<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>)

**RGR<sub>área foliar</sub>** = Tasa relativa de crecimiento en área foliar (cm<sup>2</sup> cm<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup>)

$$RGR = \frac{(\ln X_{t_1} - \ln X_{t_0})}{t_1 - t_0}$$

donde  $\ln X_{t_1}$  es el logaritmo natural de  $X$  (**MSTotal**, altura, diámetro, **MSH** o **AF**) en el tiempo  $t_1$  y  $\ln X_{t_0}$  es el logaritmo natural de  $X$  en el tiempo  $t_0$  (tiempo inicial).  $t_1$  y  $t_0$  es el tiempo final (el número de días transcurridos desde que inició el experimento) e inicial, respectivamente.

**SLA** = área foliar específica (cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup>)

$$SLA = AF / MSH$$

**LAR** = proporción de área foliar (cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup>)

$$LAR = AF / MSTotal$$

**LBR** = proporción de biomasa foliar (g g<sup>-1</sup>)

$$LBR = MSH / MSTotal$$

**NAR** = tasa de asimilación neta ( $\text{g cm}^{-2} \text{d}^{-1}$ )

$$NAR = \left( \frac{MSTotal_{t_1} - MSTotal_{t_0}}{t_1 - t_0} \right) \left( \frac{\log AF_{t_1} - \log AF_{t_0}}{t_1 - t_0} \right)$$

donde  $MSTotal_{t_1}$  es la masa seca total en el tiempo  $t_1$  (tiempo final) y  $MSTotal_{t_0}$  es la masa seca total en el tiempo  $t_0$  (tiempo inicial);  $\log AF_{t_1}$  y  $\log AF_{t_0}$  es el logaritmo del área foliar en el  $t_1$  (tiempo final) y en el  $t_0$  (tiempo inicial), respectivamente;  $AF_{t_1}$  y  $AF_{t_0}$  es el área foliar en el  $t_1$  (tiempo final) y en el  $t_0$  (tiempo inicial).

**R/S** = coeficiente raíz-vástago ( $\text{g g}^{-1}$ )

$$R/V = MSR / (MSH + MSTotal)$$

Los datos fueron analizados para cada variable de respuesta, los factores de variación fueron: especie, tratamiento y la interacción especie×tratamiento.

Los datos fueron cotejados para comprobar que tuvieran una distribución normal y homogeneidad de varianzas, en el caso de las variables que no cubrieran los mencionados requisitos, se transformaron. De esta manera, los valores de RGR biomasa, RGR diámetro, SLA, NAR, R/S y concentración de fósforo, fueron transformados mediante logaritmo natural. Los valores de RGR altura y LBR fueron transformados con arcoseno. Los valores de RGR área foliar fueron transformados con raíz cuadrada. Y finalmente, los valores de concentración de nitrógeno fueron transformados con el inverso.

Se realizó un análisis de varianza (ANDeVA) factorial de dos vías con el fin de comparar las medias. Este análisis se aplicó en las tasas relativas de crecimiento (RGRs) de biomasa, diámetro, altura y biomasa foliar. Posteriormente, donde hubo diferencias significativas se aplicó un análisis de Tukey, con el fin de discernir cuál o cuáles eran los niveles diferentes (Montgomery, 1991). No fue realizado un análisis de covarianza en las RGRs ya que esta es una variable de respuesta que controla, por sí sola, la variabilidad en el tamaño inicial de las plántulas.

Por otra parte, fue realizado un análisis de covarianza (ANCOVA) para SLA, LAR, LBR y R/S, en el que fueron considerados como covariables, sus respectivos datos iniciales ( $t_0$ ), y de esta manera evitar que la variabilidad en el tamaño inicial de las plántulas, afectara el análisis estadístico.

Las concentraciones de fósforo y nitrógeno fueron analizados con un ANDeVA de dos vías. La concentración de carbono fue evaluada con un análisis no paramétrico, debido a que los datos, a pesar de ser transformados, no tuvieron una distribución normal, ni homogeneidad de varianzas.

El paquete estadístico utilizado para todos los análisis fue Statistica 6.0 (StatSoft Inc. 2001).

### V. 3. 2. Supervivencia

La supervivencia de las seis especies por cada tratamiento se analizó con la prueba de Peto y Peto (Pyke y Thompson, 1986). Lo que permitió comparar el comportamiento de la supervivencia a lo largo del tiempo de la interacción especie×tratamiento mediante una **prueba de Ji cuadrada ( $\chi^2$ )**.

## VI. RESULTADOS

### VI. 1. Tasas relativas de crecimiento

Los resultados a continuación se describen de manera global y posteriormente en las subsecciones se presentan mayores detalles.

En general, los resultados mostraron que la tasa relativa de crecimiento (RGR) por especie fue significativamente diferente en términos de biomasa total, diámetro, altura, biomasa foliar y área foliar. A excepción de la RGR biomasa foliar también se determinaron diferencias para el factor tratamiento (Cuadro VI. 1).

Con respecto al factor especie, los análisis de Tukey indicaron que de manera global *Urera* tuvo el mayor crecimiento relativo en biomasa, diámetro y altura, con respecto a las demás especies (Cuadro VI. 1). Asimismo, cabe señalar que para estas variables los tamaños menores correspondieron a *Brosimum* (biomasa y diámetro), a *Aspidosperma* en altura. Por otra parte, *Pimenta* presentó el mayor crecimiento relativo en biomasa foliar y *Brosimum* el menor. Finalmente, *Pleuranthodendron* presentó el mayor crecimiento relativo en área foliar y *Pimenta* el menor (Cuadro VI. 1).

**Cuadro VI.1.** Resultados del análisis de varianza para las tasas relativas de crecimiento (RGRs). A, *Aspidosperma megalocarpon*; Pl, *Pleuranthodendron lindenii*; U, *Urera caracasana*; Br, *Brosimum alicastrum*; Pd, *Pimenta dioica* y So, *Pseudolmedia oxyphyllaria*. M-, sin inóculo; Fp, inóculo proveniente de fragmentos pequeños de selva y Fg, inóculo proveniente de fragmentos grandes de selva. sp = especie, trat = tratamiento. Los niveles de significancia son: n.s. = no significativo, \* =  $p \leq 0.05$ , \*\* =  $p \leq 0.01$  y \*\*\* =  $p \leq 0.001$ . <sup>ln</sup> = datos transformados con logaritmo natural, <sup>raíz</sup> = datos transformados con raíz cuadrada, <sup>arc</sup> = datos transformados con arcoseno.

Variable	Fuente de variación	Grados de libertad	F	p	Nivel con mayor media	Nivel con menor media
<b>RGR biomasa</b> <sup>ln</sup>	sp	5	121.3	***	U	Br
	trat	2	4.3	*	Fp	Fg
	sp × trat	10	1.0	n.s.		
<b>RGR diámetro</b> <sup>ln</sup>	sp	5	14.829	***	U	Br
	trat	2	12.868	***	Fg	M-
	sp × trat	10	1.436	n.s.		
<b>RGR altura</b> <sup>arc</sup>	sp	5	76.280	***	U	A
	trat	2	5.532	**	Fg	M-
	sp × trat	10	2.148	*	U × Fp	A × Fg
<b>RGR biomasa foliar</b>	sp	5	41.707	***	Pd	Br
	trat	2	1.328	n.s.		
	sp × trat	10	0.763	n.s.		
<b>RGR área foliar</b> <sup>raíz</sup>	sp	5	24.610	***	Pl	Pd
	trat	2	6.612	**	Fp	Fg
	sp × trat	10	3.426	***	So × Fp	Pd × Fp

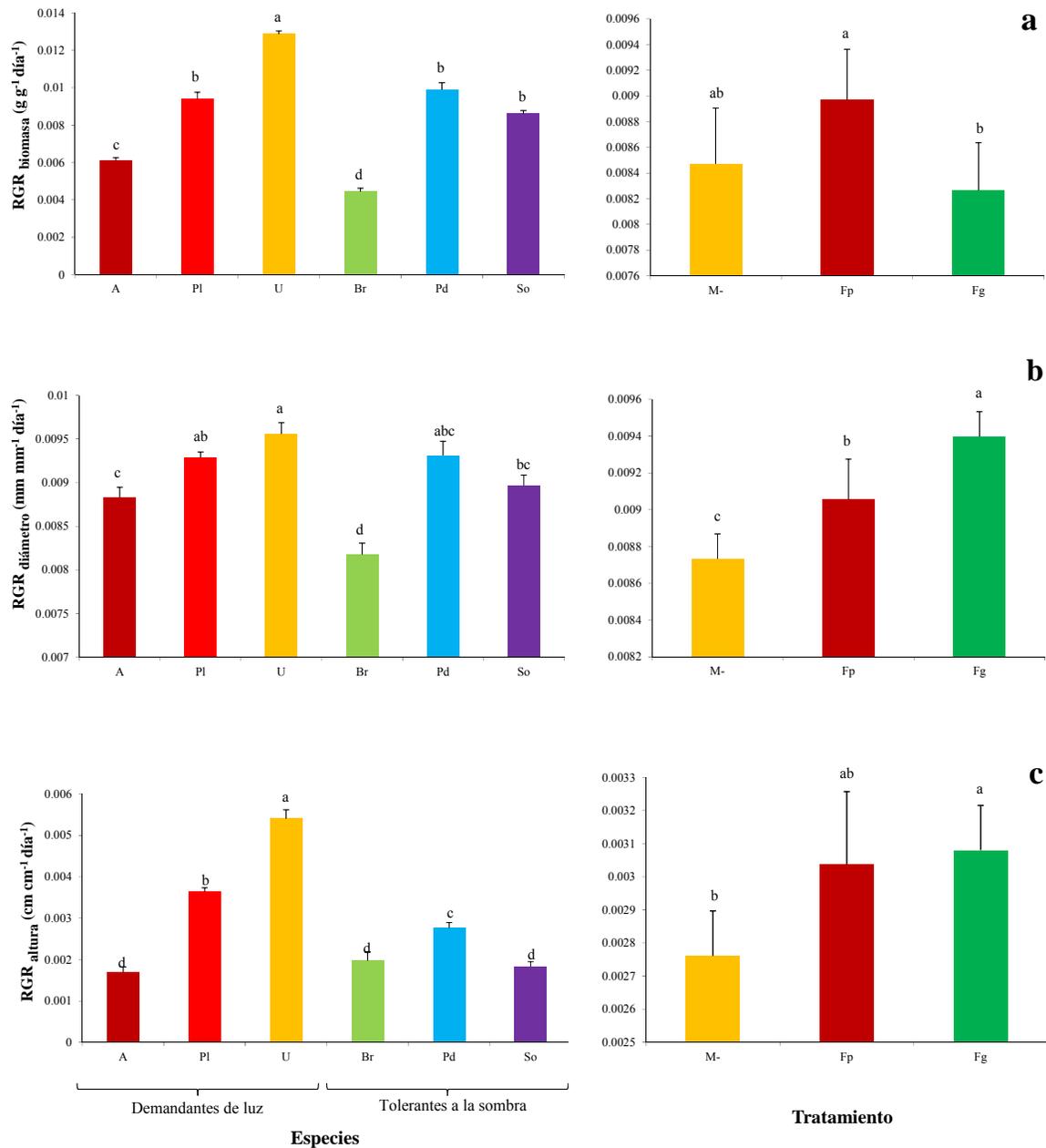
En términos del tratamiento, las comparaciones de medias mostraron que globalmente las plántulas tienden a tener una RGR de diámetro y de altura mayor en el tratamiento con inóculo procedente de fragmentos grandes de selva. Por otro lado, en las variables RGR de biomasa y de área foliar, las plántulas presentaron el mayor crecimiento en el tratamiento con el inóculo de fragmentos pequeños (Cuadro VI. 1).

Cabe mencionar que la interacción especie×tratamiento fue estadísticamente significativa en los casos de la RGR para la altura y el área foliar. En el primer caso fue *Urera* y en el segundo caso *Pseudolmedia*, las que presentaron el mayor crecimiento en el tratamiento con inóculo del fragmento pequeño. En contraparte, *Aspidosperma* con el inóculo del fragmento grande y *Pimenta* con inóculo del fragmento pequeño, presentaron la menor RGR en las mismas variables (Cuadro VI. 1).

#### VI. 1. 1. Tasa relativa de crecimiento en biomasa

Los factores especie y tratamiento generaron diferencias significativas con respecto a la tasa relativa de crecimiento en biomasa, sin embargo, la interacción (especie × tratamiento) no fue significativa (Cuadro VI. 1).

Como se mencionó, *Urera* presentó el mayor crecimiento relativo en biomasa, con respecto a las demás cinco especies, y *Brosimum* el menor. Cabe señalar que *Pleuranthodendron*, *Pimenta* y *Pseudolmedia*, la primera demandante de luz y las dos últimas tolerantes a la sombra, presentaron valores iguales significativamente (Fig. VI.1).



**Fig. VI.1.** Tasa relativa de crecimiento (RGR) ( $\bar{x} \pm 1$  E.E.) en biomasa (a), diámetro (b) y altura (c) para los factores especie y tratamiento. A, *Aspidosperma megalocarpon*; Pl, *Pleuranthodendron lindenii*; U, *Urera caracasana*; Br, *Brosimum alicastrum*; Pd, *Pimenta dioica* y So, *Pseudolmedia oxyphyllaria*. M-, sin inóculo; Fp, con inóculo proveniente de fragmentos pequeños de selva y Fg, inóculo proveniente de fragmentos grandes de selva. Las letras encima de las barras indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey ( $p \leq 0.05$ ).

Por otra parte, las seis especies en promedio presentaron mayor crecimiento relativo en biomasa con el inóculo de fragmentos pequeños, en segundo lugar sin inóculo y el menor crecimiento con el inóculo de fragmentos grandes (Fig. VI.1).

#### VI. 1. 2. Tasa relativa de crecimiento en diámetro

Los factores especie y tratamiento generaron diferencias significativas con respecto a la tasa relativa de crecimiento en diámetro, sin embargo, la interacción (especie  $\times$  tratamiento) no fue significativa (Cuadro VI.1).

De igual manera, que en la  $RGR_{\text{biomasa}}$ , *Urera* presentó el mayor crecimiento relativo en diámetro, con respecto a las demás cinco especies y *Brosimum* el menor (Fig. VI.1).

Por otra parte, las seis especies, en promedio, presentaron mayor crecimiento relativo en diámetro con el inóculo de fragmentos grandes, en segundo lugar con el inóculo de fragmentos pequeños y el menor crecimiento fue sin inóculo (Fig. VI.1).

#### VI. 1. 3. Tasa relativa de crecimiento en altura

Los factores especie, tratamiento y la interacción (especie  $\times$  tratamiento) fueron significativos en la tasa relativa de crecimiento en altura (Cuadro VI.1).

*Urera* presentó el mayor crecimiento relativo en altura, con respecto a las demás cinco especies, y *Aspidosperma* presentó el menor. Asimismo, cabe señalar *Brosimum* y

*Pseudolmedia*, ambas tolerantes a la sombra, presentaron valores en crecimiento iguales significativamente a los de *Aspidosperma*, demandante de luz (Fig. VI.1).

Por otro lado, las seis especies en promedio presentaron mayor crecimiento relativo en altura con el inóculo de fragmentos grandes, en segundo lugar con el inóculo de fragmentos pequeños y el menor crecimiento fue sin inóculo (Fig. VI.1).

En lo que se refiere al factor especie  $\times$  tratamiento, *Urera*, en relación a todas las especies, presentó el mayor crecimiento relativo en altura con inóculo de fragmentos pequeños y *Aspidosperma* el menor crecimiento con inóculo de fragmentos grandes (Cuadro VI.2). Cabe mencionar que, *Aspidosperma*, *Urera* (demandantes de luz) y *Pseudolmedia* (tolerante a la sombra) presentaron mayor crecimiento relativo en altura con el inóculo de fragmentos pequeños. Por el contrario, *Brosimum*, *Pimenta* (tolerantes a la sombra) y *Pleuranthodendron* (demandante de luz) presentaron mayor crecimiento en altura con inóculo de fragmentos grandes (Cuadro VI.2).

**Cuadro. VI.2.** Tasa relativa de crecimiento en altura ( $RGR_{\text{altura}}$ ) ( $\bar{x} \pm 1 \text{ E.E.}$ ). En esta variable el efecto especie  $\times$  tratamiento fue significativo;  $F(10, 244) = 2.148$ ,  $p = 0.0217$ . M-, sin inóculo; Fp, inóculo proveniente de fragmentos pequeños de selva, Fg, inóculo proveniente de fragmentos grandes de selva; N, número de plántulas. Los números en rojo corresponden a los valores promedio mayores y los de color azul a los menores.

Especies		Tratamiento	N	$RGR_{\text{altura}}$ ( $\text{cm cm}^{-1} \text{ día}^{-1}$ ) $\pm 1\text{E.E.}$
<b>Demandantes de luz</b>	<i>Aspidosperma</i>	M-	9	0.00152 $\pm$ 0.00030
		Fp	16	0.00202 $\pm$ 0.00022
		Fg	11	0.00137 $\pm$ 0.00027
	<i>Pleuranthodendron</i>	M-	28	0.00330 $\pm$ 0.00017
		Fp	12	0.00334 $\pm$ 0.00026
		Fg	31	0.00406 $\pm$ 0.00016
	<i>Urera</i>	M-	11	0.00462 $\pm$ 0.00027
		Fp	12	0.00638 $\pm$ 0.00026
		Fg	10	0.00509 $\pm$ 0.00028
<b>Tolerantes a la sombra</b>	<i>Brosimum</i>	M-	12	0.00174 $\pm$ 0.00026
		Fp	12	0.00189 $\pm$ 0.00026
		Fg	11	0.00228 $\pm$ 0.00028
	<i>Pimenta</i>	M-	18	0.00278 $\pm$ 0.00021
		Fp	15	0.00265 $\pm$ 0.00023
		Fg	21	0.00284 $\pm$ 0.00019
	<i>Pseudolmedia</i>	M-	11	0.00161 $\pm$ 0.00027
		Fp	8	0.00206 $\pm$ 0.00032
		Fg	15	0.00187 $\pm$ 0.00023

#### VI. 1. 4. Tasa relativa de crecimiento en biomasa foliar

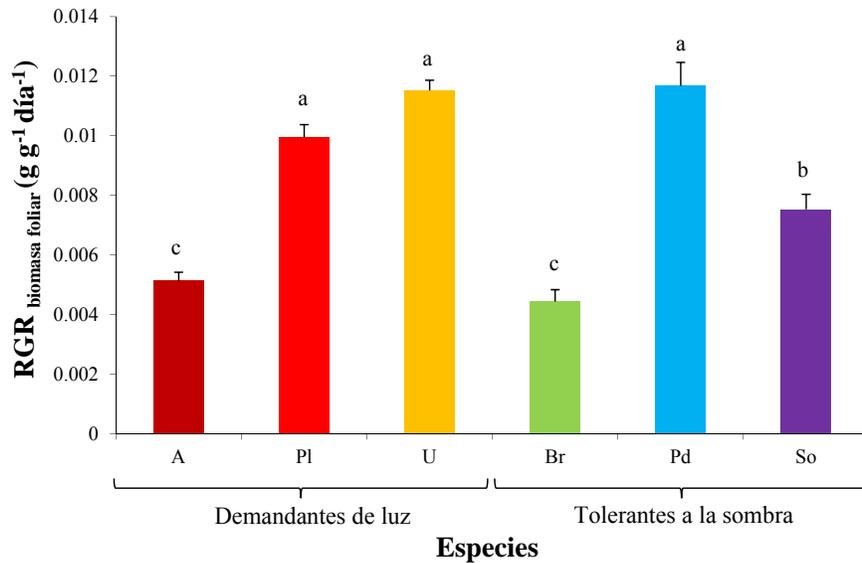
El factor especie generó diferencias significativas con respecto a la tasa relativa de crecimiento en biomasa foliar, sin embargo, el factor tratamiento y la interacción (especie × tratamiento) no fueron significativas (Cuadro VI.1).

*Urera* presentó el mayor crecimiento relativo en biomasa foliar, con respecto a las demás cinco especies. Cabe señalar que el crecimiento de *Urera* fue igual significativamente al de *Pleuranthodendron* y *Pimenta*, las dos primeras especies demandantes de luz y la última tolerante a la sombra (Fig. VI.2). En contraparte, *Aspidosperma* (demandante de luz) y *Brosimum* (tolerante a la sombra) presentaron los valores menores (Fig. VI.2).

#### VI. 1. 5. Tasa relativa de crecimiento en área foliar

Los factores especie, tratamiento y la interacción (especie × tratamiento) fueron significativos en la tasa relativa de crecimiento en área foliar (Cuadro VI.1).

La especie *Pleuranthodendron* presentó el mayor crecimiento relativo en área foliar, con respecto a las demás cinco especies. Asimismo, cabe señalar que *Brosimum* y *Pimenta*, ambas tolerantes a la sombra, presentaron los valores más bajos en crecimiento de biomasa foliar (Fig. VI.3).

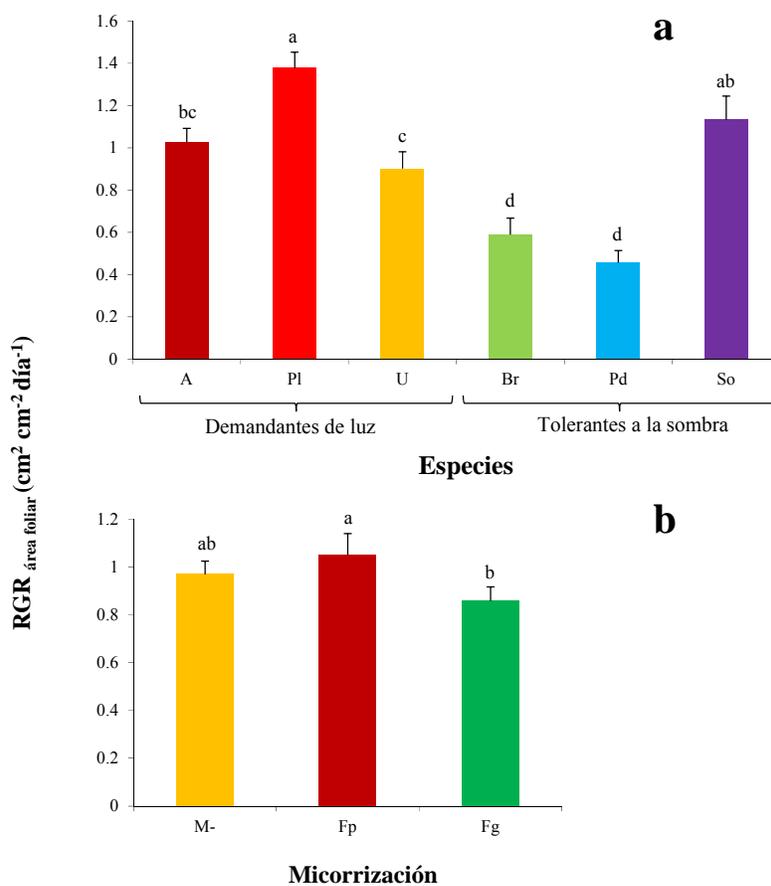


**Fig. VI.2.** Tasa relativa de crecimiento en biomasa foliar ( $RGR_{\text{biomasa foliar}}$ ) para el factor especie ( $\bar{x} + 1$  E.E.). A, *Aspidosperma megalocarpon*; Pl, *Pleuranthodendron lindenii*; U, *Urera caracasana*; Br, *Brosimum alicastrum*; Pd, *Pimenta dioica* y So, *Pseudolmedia oxyphyllaria*. Las letras diferentes encima de las barras indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey ( $p \leq 0.05$ ).

Por otro lado, las seis especies en promedio presentaron mayor crecimiento relativo en área foliar con el inóculo de fragmentos pequeños, en segundo lugar sin inóculo y el menor crecimiento fue con inóculo de fragmentos grandes (Fig. VI.3).

En la interacción especie  $\times$  tratamiento, con respecto a todas las especies, *Pseudolmedia* presentó el mayor crecimiento relativo en área foliar con el inóculo de fragmentos pequeños y *Pimenta* el menor crecimiento, con el mismo inóculo (Cuadro VI.3). Cabe mencionar que, cinco de las seis especies presentaron mayor crecimiento relativo en área foliar con inóculo de fragmentos pequeños, excepto por *Pimenta* que presentó mayor

crecimiento sin inóculo. Tres especies *Aspidosperma*, *Urera* (demandantes de luz) y *Pseudolmedia* (tolerante a la sombra), presentaron un patrón de mayor crecimiento relativo en área foliar con inóculo de fragmentos pequeños y menor crecimiento con inóculo de fragmentos grandes (Cuadro VI.3).



**Fig. VI.3.** Tasa relativa de crecimiento en área foliar ( $RGR_{\text{área foliar}}$ ) para los factores especie (a) y tratamiento (b) ( $\bar{x} \pm 1$  E.E.). A, *Aspidosperma megalocarpon*; Pl, *Pleuranthodendron lindenii*; U, *Urera caracasana*; Br, *Brosimum alicastrum*; Pd, *Pimenta dioica* y So, *Pseudolmedia oxyphyllaria*. M-, sin inóculo; Fp, inóculo proveniente de fragmentos pequeños de selva y Fg, inóculo proveniente de fragmentos grandes de selva. Las letras diferentes encima de las barras indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey ( $p \leq 0.05$ ).

**Cuadro. VI.3.** Tasa relativa de crecimiento en área foliar ( $RGR_{\text{área foliar}}$ ) ( $\bar{x} \pm 1 \text{ E.E.}$ ). En esta variable el efecto especie  $\times$  tratamiento fue significativo;  $F_{10, 230} = 3.426$ ,  $p = 0.00033$ . M-, sin inóculo; Fp, inóculo proveniente de fragmentos pequeños de selva; Fg, inóculo proveniente de fragmentos grandes de selva; N, número total de plántulas. Los números en rojo corresponden a los valores promedio mayores y los de color azul a los menores.

		Especies	Tratamiento	N	$RGR_{\text{área foliar}}$ ( $\text{cm cm}^{-1} \text{ día}^{-1}$ ) $\pm 1\text{E.E.}$
<b>Demandantes de luz</b>	<i>Aspidosperma</i>	M-		10	0.935 $\pm$ 0.153
		Fp		15	1.233 $\pm$ 0.125
		Fg		10	0.808 $\pm$ 0.153
	<i>Pleuranthodendron</i>	M-		24	1.235 $\pm$ 0.099
		Fp		13	1.633 $\pm$ 0.134
		Fg		30	1.380 $\pm$ 0.088
	<i>Urera</i>	M-		11	0.938 $\pm$ 0.146
		Fp		12	1.104 $\pm$ 0.140
		Fg		10	0.620 $\pm$ 0.153
<b>Tolerantes a la sombra</b>	<i>Brosimum</i>	M-		12	0.538 $\pm$ 0.140
		Fp		10	0.643 $\pm$ 0.153
		Fg		12	0.596 $\pm$ 0.140
	<i>Pimenta</i>	M-		12	0.821 $\pm$ 0.140
		Fp		50	0.252 $\pm$ 0.125
		Fg		20	0.392 $\pm$ 0.108
	<i>Pseudolmedia</i>	M-		11	1.081 $\pm$ 0.146
		Fp		8	1.691 $\pm$ 0.171
		Fg		13	0.834 $\pm$ 0.134

## VI. 2. SLA, LAR, NAR y R/S<sup>3</sup>

Los resultados a continuación se describen de manera global y posteriormente en las subsecciones se presentan mayores detalles.

<sup>3</sup> SLA, área foliar específica; LAR, proporción de área foliar; LBR, proporción de biomasa foliar; NAR, tasa de asimilación neta y R/S, proporción de raíz/vástago.

En resumen, los análisis de covarianza realizados para las variables SLA, LAR, NAR y R/S mostraron diferencias significativas para el factor especie y el tratamiento pero no para la covariable, a excepción de SLA, donde no se encontraron diferencias significativas para el factor tratamiento. Por otro lado, las variables LAR, LBR y NAR respondieron significativamente a la interacción especie  $\times$  tratamiento (Cuadro VI.4).

Con respecto al factor especie, los análisis de Tukey indicaron que, de manera global, *Urera* presentó los valores mayores, con respecto a las demás cinco especies, en área foliar específica, tasa de asimilación neta y proporción raíz-vástago. Asimismo, *Pleuranthodendron* presentó los valores mayores en proporción de área foliar y proporción de biomasa foliar. Por el contrario, *Brosimum* presentó los valores menores, con respecto a las otras cinco especies, en proporción de área foliar y tasa de asimilación neta. *Pimenta*, *Urera* y *Pleuranthodendron* presentaron los valores menores en área foliar específica, proporción de biomasa foliar y proporción raíz-vástago, respectivamente (Cuadro VI.4).

En referencia al tratamiento, las comparaciones de medias con la prueba de Tukey, mostraron que globalmente las plántulas de las seis especies inoculadas con micorrizas del fragmento grande presentaron valores mayores en la tasa de asimilación neta y en la proporción raíz-vástago. Por otra parte, las seis especies presentaron valores mayores en proporción de área foliar y proporción de biomasa foliar cuando no son inoculadas con micorrizas. Cabe señalar que para estas últimas variables, las plantas presentaron los valores más bajos cuando fueron inoculadas con micorrizas de fragmentos grandes (Cuadro VI.4).

En la interacción especie  $\times$  tratamiento, los análisis de Tukey, mostraron que *Pleuranthodendron* presentó los valores mayores en la proporción de área y biomasa foliar, cuando no fue inoculada con micorrizas. Sin embargo, esta especie en el mismo tratamiento presentó la menor tasa de asimilación neta. Por otro lado, *Urera* sin inóculo de micorrizas presentó la mayor tasa de asimilación neta, pero los valores más bajos en la proporción de biomasa foliar (Cuadro VI.4).

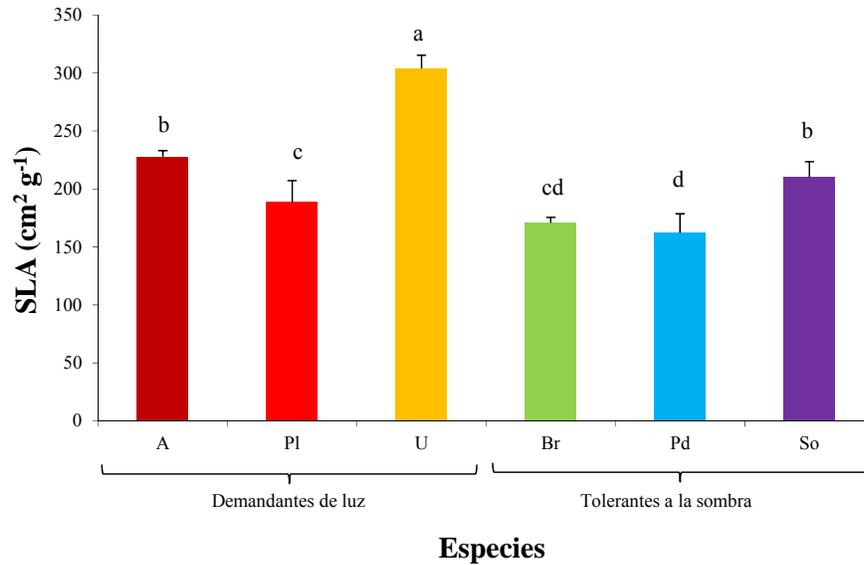
#### VI. 2. 1. Área foliar específica

El factor especie generó diferencias significativas con respecto al área foliar específica (SLA), sin embargo, el factor tratamiento y la interacción (especie  $\times$  tratamiento) no fueron significativas (Cuadro VI.4). El SLA corresponde a la superficie foliar por unidad de biomasa en hojas, por lo que a mayor SLA mayor área foliar y menor inversión en biomasa.

Los análisis de Tukey mostraron que *Urera* presentó la mayor área foliar específica, con respecto a las demás cinco especies. Asimismo, *Aspidosperma* (demandante de luz) y *Pseudolmedia* (tolerante a la sombra) presentaron valores altos e iguales significativamente. Por otro lado, *Pimenta* (tolerante a la sombra) presentó el valor menor en SLA (Fig. VI. 4).

**Cuadro VI.4.** Resultados del análisis de covarianza (ANCOVA) para el área foliar específica (SLA), proporción de área foliar (LAR), proporción de biomasa foliar (LBR), tasa de asimilación neta (NAR) y proporción de raíz/vástago (R/S). Pl, *Pleuranthodendron lindenii*; U, *Urera caracasana*; Br, *Brosimum alicastrum* y Pd, *Pimenta dioica*. M-, sin inóculo; Fp, inóculo proveniente de fragmentos pequeños de selva y Fg, inóculo proveniente de fragmentos grandes de selva. sp = especie, trat = tratamiento, sp × trat = interacción especie × tratamiento. Los niveles de significancia son: n.s. = no significativo, \* =  $p \leq 0.05$ , \*\* =  $p \leq 0.01$  y \*\*\* =  $p \leq 0.001$ . <sup>ln</sup> = datos transformados con logaritmo natural, <sup>arc</sup> = datos transformados con arcoseno.

Variable	Fuente de variación	Grados de libertad	F	p	Nivel con mayor media	Nivel con menor media
SLA <sup>ln</sup>	sp	5	53.437	***	U	Pd
	trat	2	0.709	n.s.		
	sp × trat	10	1.504	n.s.		
LAR	sp	5	14.127	***	Pl	Br
	trat	2	5.724	**	M-	Fg
	sp × trat	10	2.516	**	Pl × M-	A × Fg
LBR <sup>arc</sup>	sp	5	38.775	***	Pl	U
	trat	2	7.806	***	M-	Fg
	sp × trat	10	2.763	**	Pl × M-	U × M-
NAR <sup>ln</sup>	sp	5	35.6	***	U	Br
	trat	2	3.3	*	Fg	M-
	sp × trat	10	1.9	*	U × M-	Pl × M-
R/S <sup>arc</sup>	sp	5	18.659	***	U	Pl
	trat	2	5.123	**	Fg	M-
	sp × trat	10	1.751	n.s.		



**Fig. VI.4.** Área foliar específica (SLA) en las seis especies ( $\bar{x} \pm 1$  E.E.). A, *Aspidosperma megalocarpon*; Pl, *Pleuranthodendron lindenii*; U, *Urera caracasana*; Br, *Brosimum alicastrum*; Pd, *Pimenta dioica* y So, *Pseudolmedia oxyphyllaria*. Las letras diferentes encima de las barras indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey ( $p \leq 0.05$ ).

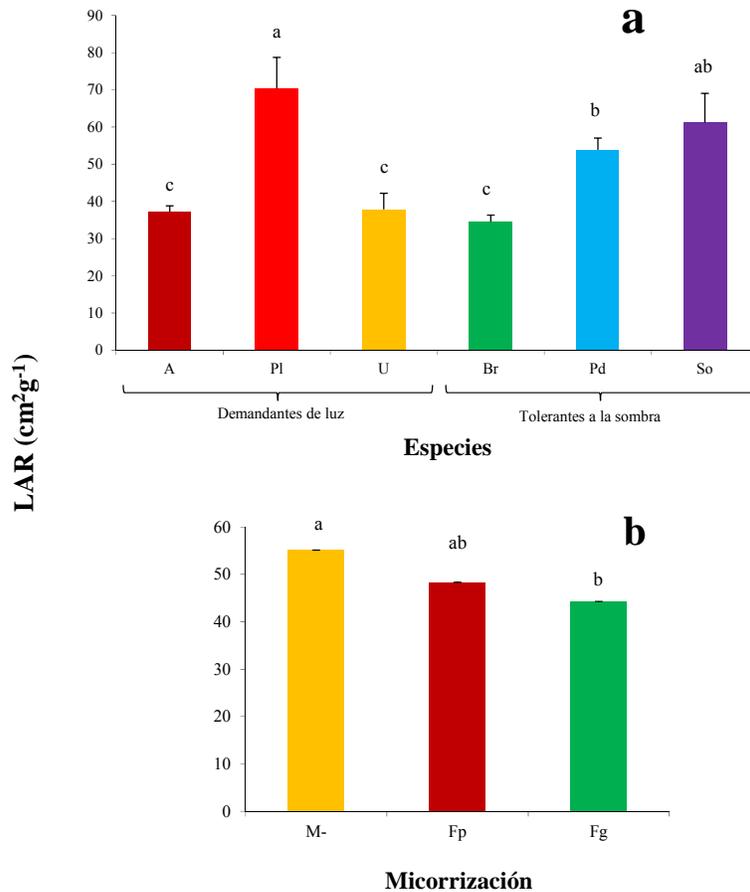
## VI. 2. 2. Proporción de área foliar

Los factores especie, tratamiento y la interacción (especie  $\times$  tratamiento) fueron significativos en la proporción de área foliar (LAR) (Cuadro VI.4). El LAR se refiere al área foliar por unidad de biomasa total por lo que, a mayor LAR mayor asignación de recursos al área foliar y menor inversión a la biomasa total.

Los análisis de Tukey, comparando las medias de las seis especies, indicaron que *Pleuranthodendron* (DL) presentó los valores más altos LAR. Por el contrario, *Aspidosperma* (DL), *Urera* y *Brosimum* (TS) presentaron los valores más bajos en LAR (Fig. VI.5).

Con respecto al factor tratamiento, las plántulas de las seis especies presentaron mayor LAR sin micorrizas. En contra parte, las plántulas presentaron menor LAR con inóculo del fragmento grande (Fig. VI.5.).

En la interacción especie  $\times$  tratamiento, en relación a todas las especies, *Pleuranthodendron* presentó el mayor LAR sin micorrizas y *Aspidosperma* el menor con inóculo de fragmentos grandes (Cuadro. VI.5). Es importante señalar que, tres de las seis especies, *Pleuranthodendron*, *Brosimum* y *Pimenta* (la primera demandante de luz, y las dos últimas tolerantes a la sombra) presentaron sus valores más altos de LAR al crecer sin inóculo (Cuadro. VI.5). *Pleuranthodendron* y *Brosimum* presentaron sus menores valores con inóculo de fragmentos pequeños. Por otra parte, *Aspidosperma* y *Pseudolmedia* tuvieron sus valores mayores al crecer con inóculo de fragmentos pequeños (Cuadro. VI.5).



**Fig. VI.5.** Proporción de área foliar (LAR) en las seis especies (**a**) y en los tres tratamientos (**b**) ( $\bar{x} \pm 1$  E.E.). A, *Aspidosperma megalocarpon*; Pl, *Pleuranthodendron lindenii*; U, *Urera caracasana*; Br, *Brosimum alicastrum*; Pd, *Pimenta dioica* y So, *Pseudolmedia oxyphyllaria*. M-, sin inóculo; Fp, inóculo proveniente de fragmentos pequeños de selva y Fg, inóculo proveniente de fragmentos grandes de selva. Las letras encima de las barras indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey ( $p \leq 0.05$ ).

**Cuadro VI.5.** Proporción de área foliar (LAR). Los valores son los promedios de 10 plántulas  $\pm$  un error estándar. En esta variable la interacción especie  $\times$  tratamiento fue significativa;  $F_{10, 161} = 2.5163$ ,  $p = 0.00773$ . M-, sin inóculo; Fp, inóculo proveniente de fragmentos pequeños de selva y Fg, inóculo proveniente de fragmentos grandes de selva. Los números en rojo corresponden a los valores promedio mayores y los de color azul a los menores.

		<b>LAR</b>	
		<b>Especies</b>	<b>Tratamiento</b>
		<b>(cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup>) <math>\pm</math> 1E.E.</b>	
<b>Demandantes de luz</b>	<i>Aspidosperma</i>	M-	38.573 $\pm$ 5.798
		Fp	42.274 $\pm$ 5.798
		Fg	30.931 $\pm$ 5.798
	<i>Pleuranthodendron</i>	M-	91.124 $\pm$ 5.919
		Fp	59.157 $\pm$ 5.919
		Fg	60.920 $\pm$ 5.919
	<i>Urera</i>	M-	33.467 $\pm$ 5.624
		Fp	38.743 $\pm$ 5.624
		Fg	41.422 $\pm$ 5.624
<b>Tolerantes a la sombra</b>	<i>Brosimum</i>	M-	38.219 $\pm$ 5.770
		Fp	32.542 $\pm$ 5.770
		Fg	32.886 $\pm$ 5.770
	<i>Pimenta</i>	M-	68.159 $\pm$ 5.784
		Fp	49.546 $\pm$ 5.784
		Fg	43.883 $\pm$ 5.784
	<i>Pseudolmedia</i>	M-	61.026 $\pm$ 5.994
		Fp	67.122 $\pm$ 5.994
		Fg	55.383 $\pm$ 5.994

### VI. 2. 3. Proporción de biomasa foliar

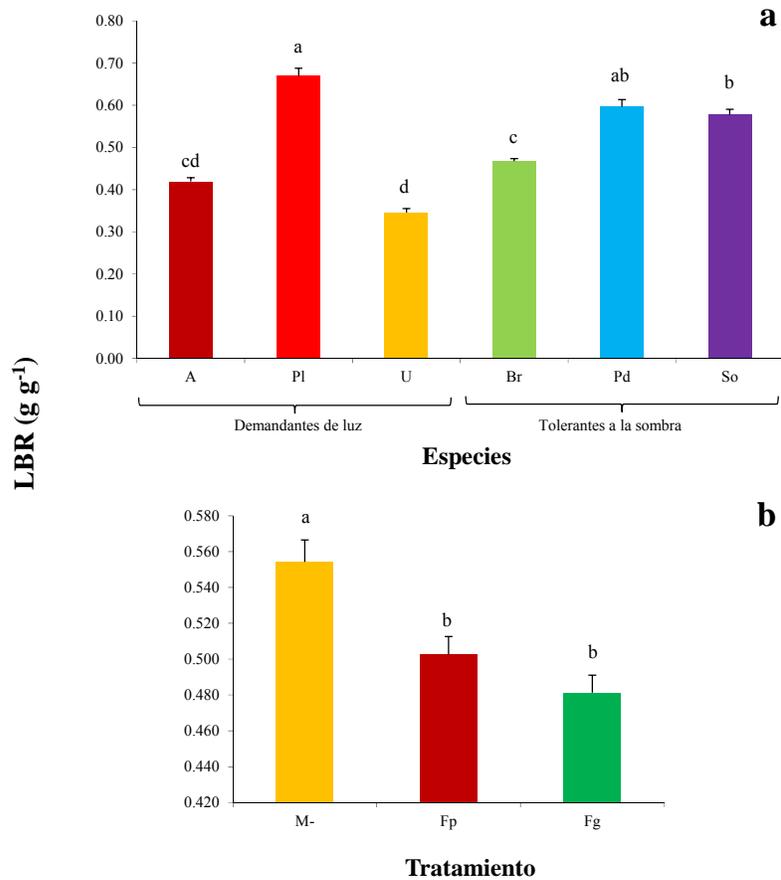
Los factores especie y tratamiento generaron diferencias significativas y la interacción (especie  $\times$  tratamiento) fue significativa en la proporción de biomasa foliar (LBR) (Cuadro VI.4). LBR se refiere a la biomasa de hojas por unidad de biomasa total, por lo que su relación es directamente proporcional a la biomasa de hojas, es decir, valores altos en

LBR, corresponden a una mayor asignación a biomasa de hojas y menor inversión a biomasa total.

En lo que respecta al factor especie, los análisis de Tukey indicaron que *Pleuranthodendron* presentó el mayor valor en LBR, con respecto a las demás cinco especies. Por el contrario, *Urera* presentó el valor menor (Fig. VI.6).

En términos del tratamiento, las seis especies presentaron mayor LBR en ausencia de micorrizas, en segundo lugar con inóculo ya sea de fragmentos pequeños o grandes (Fig. VI.6).

Para la interacción especie  $\times$  tratamiento, en relación a todas las especies, *Pleuranthodendron* presentó el mayor valor sin inóculo y *Urera* el menor, también sin inóculo (Cuadro. VI.6). Cabe señalar que, *Aspidosperma* y *Pleuranthodendron*, ambas demandantes de luz, mostraron un patrón en el cual presentaron su mayor valor en LBR en ausencia de micorrizas. Por el contrario, estas especies presentaron sus menores valores con el inóculo del fragmento grande. Asimismo, *Brosimum* y *Pimenta*, ambas tolerantes a la sombra, presentaron sus valores mayores en ausencia de inóculo; sin embargo, sus valores menores ocurrieron con inóculo de fragmentos pequeños. Por su parte, *Urera* presentó el valor más alto en LBR con inóculo de fragmentos grandes y su menor valor en ausencia de inóculo. Finalmente, *Pseudolmedia* presentó su valor mayor en LBR con inóculo de fragmentos pequeños y el menor con inóculo de fragmentos grandes (Cuadro. VI.6).



**Fig. VI.6.** Proporción de biomasa foliar (LBR) en las seis especies (**a**) y en los tres tratamientos de micorrización (**b**) ( $\bar{x} \pm 1$  E.E.). A, *Aspidosperma megalocarpon*; Pl, *Pleuranthodendron lindenii*; U, *Urera caracasana*; Br, *Brosimum alicastrum*; Pd, *Pimenta dioica* y So, *Pseudolmedia oxyphyllaria*. M-, sin inóculo; Fp, inóculo proveniente de fragmentos pequeños de selva y Fg, inóculo proveniente de fragmentos grandes de selva. Las letras diferentes encima de las barras indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey ( $p \leq 0.05$ ).

**Cuadro. VI.6.** Proporción de biomasa foliar (LBR). Los valores son los promedios de 10 plántulas  $\pm$  un error estándar. En esta variable el efecto especie  $\times$  tratamiento fue significativo;  $F_{10, 161} = 2.763$ ,  $p = 0.0036$ . M-, sin inóculo; Fp, inóculo proveniente de fragmentos pequeños de selva y Fg, inóculo proveniente de fragmentos grandes de selva. Los números en rojo corresponden a los valores promedio mayores y los de color azul a los menores.

		<b>LBR</b>	
		<b>Especies</b>	<b>Tratamiento</b>
		<b>(g g<sup>-1</sup>) <math>\pm</math> 1E.E.</b>	
<b>Demandantes de luz</b>	<i>Aspidosperma</i>	M-	0.452 $\pm$ 0.033
		Fp	0.444 $\pm$ 0.033
		Fg	0.364 $\pm$ 0.033
	<i>Pleuranthodendron</i>	M-	0.809 $\pm$ 0.033
		Fp	0.604 $\pm$ 0.033
		Fg	0.595 $\pm$ 0.033
	<i>Urera</i>	M-	0.330 $\pm$ 0.033
		Fp	0.348 $\pm$ 0.033
		Fg	0.360 $\pm$ 0.033
<b>Tolerantes a la sombra</b>	<i>Brosimum</i>	M-	0.502 $\pm$ 0.033
		Fp	0.448 $\pm$ 0.033
		Fg	0.452 $\pm$ 0.033
	<i>Pimenta</i>	M-	0.662 $\pm$ 0.034
		Fp	0.549 $\pm$ 0.034
		Fg	0.578 $\pm$ 0.034
	<i>Pseudolmedia</i>	M-	0.570 $\pm$ 0.035
		Fp	0.622 $\pm$ 0.035
		Fg	0.540 $\pm$ 0.035

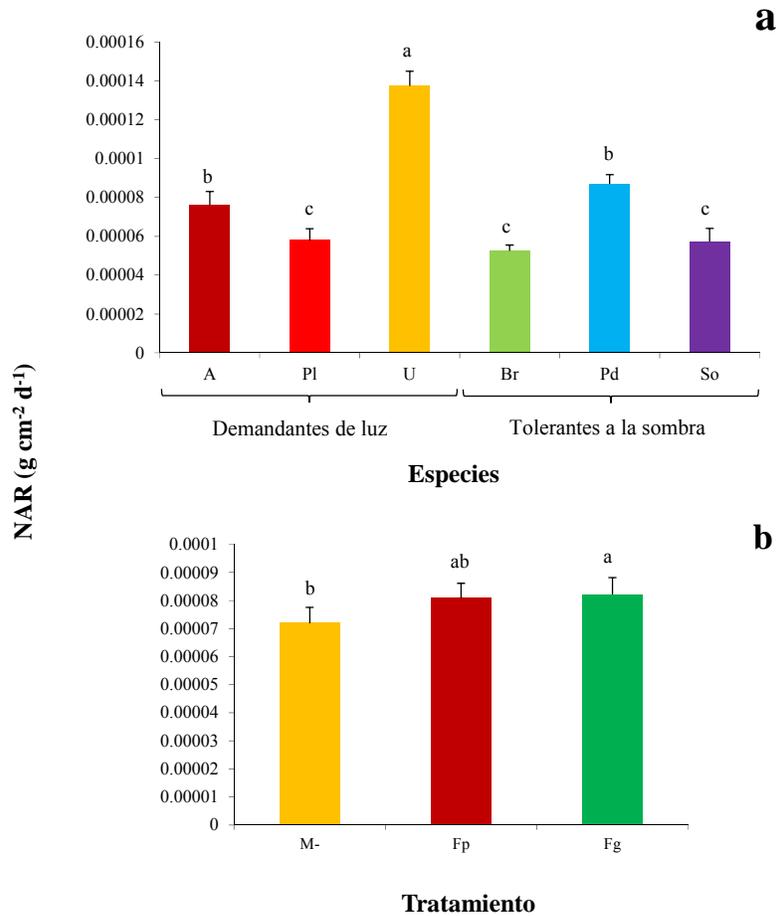
#### VI. 2. 4. Tasa de asimilación neta

Los factores especie y tratamiento generaron diferencias significativas y la interacción (especie  $\times$  tratamiento) fue significativa en la tasa de asimilación neta (NAR) (Cuadro VI.4). Cabe señalar que, la tasa de asimilación neta describe el incremento neto en biomasa por unidad de área foliar por un intervalo de tiempo.

Con respecto al factor especie, *Urera* fue quien presentó mayor NAR, con respecto a las otras cinco especies, distinguiéndose de las demás especies. Por el contrario, *Brosimum* presentó la menor tasa, con valores iguales significativamente a los de *Pseudolmedia* y *Pleuranthodendron*, siendo las dos primeras especies tolerantes a la sombra y la última demandante de luz (Fig. VI.7).

En lo que se refiere al tratamiento, las seis especies presentaron mayor NAR con el inóculo de fragmentos grandes, en segundo lugar con el inóculo de fragmentos pequeños y la menor tasa fue sin inóculo (Fig. VI.7).

En la interacción especie  $\times$  tratamiento, *Urera* presentó la mayor NAR sin inóculo y *Pleuranthodendron* la menor, también sin micorrizas (Cuadro. VI.7). Cabe señalar que, *Aspidosperma* y *Pimenta* presentaron una mayor NAR con inóculo de fragmentos grandes; por su parte, *Pleuranthodendron* y *Brosimum* presentaron una mayor NAR con inóculo de fragmentos pequeños. Sin embargo, las cuatro especies mostraron una menor NAR sin inóculo. Por otro lado, *Urera* y *Pseudolmedia* presentaron mayor tasa de asimilación neta en ausencia de inóculo (Cuadro. VI.7).



**Fig. VI.7.** Tasa de asimilación neta (NAR) en las seis especies (**a**) y en los tres tratamientos (**b**) ( $\bar{x} \pm 1$  E.E.). A, *Aspidosperma megalocarpon*; Pl, *Pleuranthodendron lindenii*; U, *Urera caracasana*; Br, *Brosimum alicastrum*; Pd, *Pimenta dioica* y So, *Pseudolmedia oxyphyllaria*. M-, sin inóculo; Fp, inóculo proveniente de fragmentos pequeños de selva y Fg, inóculo proveniente de fragmentos grandes de selva. Las letras diferentes encima de las barras indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey ( $p \leq 0.05$ ).

**Cuadro. VI.7.** Tasa de asimilación neta (NAR). Los valores son el promedio de 10 plántulas  $\pm$  un error estándar. En esta variable el efecto especie  $\times$  tratamiento fue significativo;  $F_{10, 159} = 1.9$ ,  $p = 0.0489$ . M-, sin inóculo; Fp, inóculo proveniente de fragmentos pequeños de selva y Fg, inóculo proveniente de fragmentos grandes de selva. Los números en rojo corresponden a los valores promedio mayores y los de color azul a los menores.

		<b>NAR</b>	
	<b>Especies</b>	<b>Tratamiento</b>	<b>(g cm<sup>-2</sup> g<sup>-1</sup>) <math>\pm</math> 1E.E.</b>
<b>Demandantes de luz</b>	<i>Aspidosperma</i>	M-	0.000066 $\pm$ 0.000011
		Fp	0.000071 $\pm$ 0.000071
		Fg	0.000091 $\pm$ 0.000091
	<i>Pleuranthodendron</i>	M-	0.000039 $\pm$ 0.000010
		Fp	0.000075 $\pm$ 0.000010
		Fg	0.000061 $\pm$ 0.000010
	<i>Urera</i>	M-	0.000146 $\pm$ 0.000010
		Fp	0.000137 $\pm$ 0.000010
		Fg	0.000130 $\pm$ 0.000010
<b>Tolerantes a la sombra</b>	<i>Brosimum</i>	M-	0.000050 $\pm$ 0.000010
		Fp	0.000056 $\pm$ 0.000010
		Fg	0.000052 $\pm$ 0.000010
	<i>Pimenta</i>	M-	0.000068 $\pm$ 0.000010
		Fp	0.000090 $\pm$ 0.000010
		Fg	0.000103 $\pm$ 0.000010
	<i>Pseudolmedia</i>	M-	0.000063 $\pm$ 0.000010
		Fp	0.000051 $\pm$ 0.000011
		Fg	0.000057 $\pm$ 0.000010

#### VI. 2. 5. Coeficiente raíz-vástago

Los factores especie y tratamiento generaron diferencias significativas en el coeficiente raíz-vástago, sin embargo, la interacción (especie  $\times$  tratamiento) no fue significativa (Cuadro VI.4).

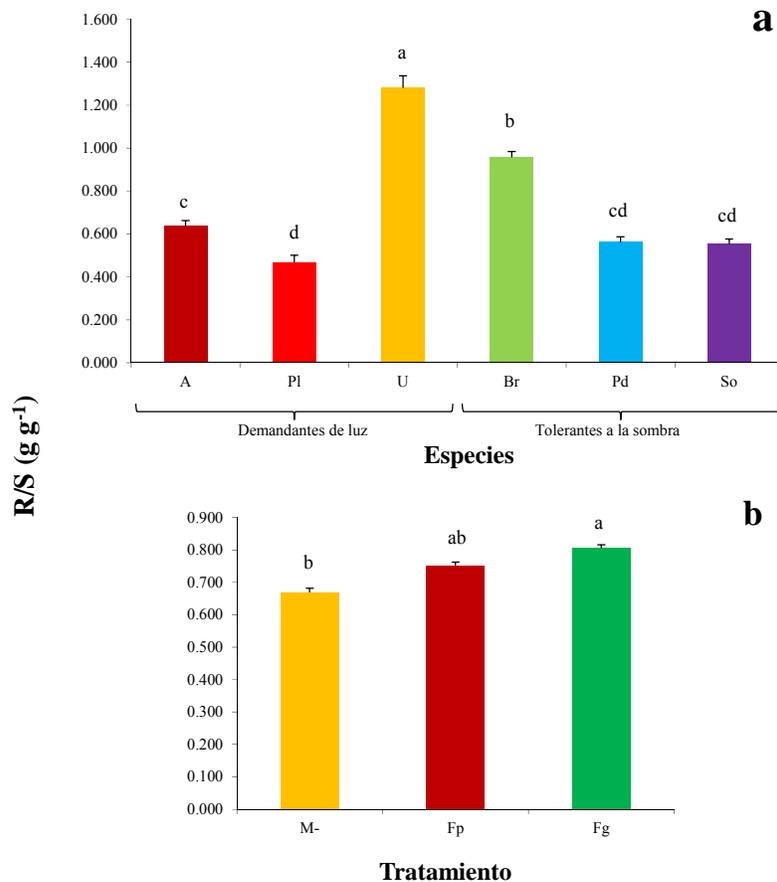
En lo que se refiere al factor especie, *Urera* presentó el valor mayor en la proporción raíz-vástago, con respecto a las demás especies. Es decir, esta especie fue la que más biomasa asignó a raíz, con respecto al vástago; lo triple de biomasa que asignó *Pleuranthodendron* a sus raíces. Cabe mencionar que, esta última especie fue la que tuvo el menor valor en la proporción raíz-vástago. Asimismo, *Pimenta* y *Pseudolmedia* presentaron valores iguales significativamente a los de *Pleuranthodendron* (Fig. VI.8).

Con respecto al factor tratamiento, las plántulas de las seis especies presentaron un mayor coeficiente raíz-vástago con el inóculo de fragmentos grandes, en segundo lugar con el inóculo de fragmentos pequeños y el menor fue sin inóculo (Fig. VI.8).

### **VI. 3. Concentración de carbono, fósforo y nitrógeno**

#### VI. 3. 1. Concentración de carbono

La concentración de carbono fue examinada con un análisis de varianza no paramétrica (AndeVA de Friedman), con la cual se mostró que los factores especie y tratamiento generaron diferencias significativas en dicha variable. Respecto al factor especie, *Pleuranthodendron* presentó el valor mayor de concentración de carbono en su biomasa total, con respecto a las demás especies y *Urera* presentó la menor (Cuadro VI.8, Fig. VI.9).

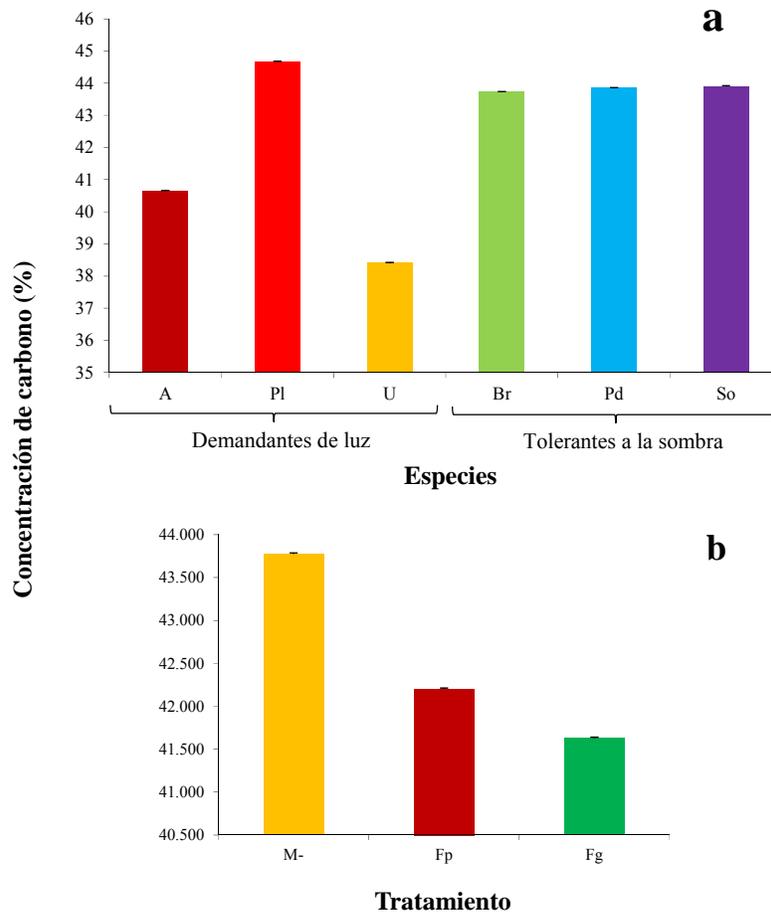


**Fig. VI.8.** Proporción raíz-vástago (R/S) en las seis especies (**a**) y en los tres tratamientos (**b**) ( $\bar{x} \pm 1$  E.E.). A, *Aspidosperma megalocarpon*; Pl, *Pleuranthodendron lindenii*; U, *Urera caracasana*; Br, *Brosimum alicastrum*; Pd, *Pimenta dioica* y So, *Pseudolmedia oxyphyllaria*. M-, sin inóculo; Fp, inóculo proveniente de fragmentos pequeños de selva y Fg, inóculo proveniente de fragmentos grandes de selva. Las letras diferentes encima de las barras indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey ( $p \leq 0.05$ ).

En lo que respecta al tratamiento, las plántulas de las seis especies presentaron mayor concentración de carbono sin inóculo, en segundo lugar con el inóculo del fragmento pequeño y la menor concentración fue con inóculo del fragmento grande (Fig. VI.9).

**Cuadro VI.8.** Resultados del análisis de varianza (ANdeVA) para la concentración de carbono, fósforo y nitrógeno en la biomasa total de las seis especies. Pl, *Pleuranthodendron lindenii*; U, *Urera caracasana*; Br, *Brosimum alicastrum* y Pd, *Pimenta dioica*. M-, sin inóculo; Fp, inóculo proveniente de fragmentos pequeños de selva y Fg, inóculo proveniente de fragmentos grandes de selva. sp = especie, trat = tratamiento, sp × trat = especie × tratamiento. Los niveles de significancia son: n.s. = no significativo, \* =  $p \leq 0.05$ , \*\* =  $p \leq 0.01$  y \*\*\* =  $p \leq 0.001$ . <sup>ln</sup> = datos transformados con logaritmo natural, <sup>inv</sup> = datos transformados con el inverso. *i* = para esta variable fue realizada un ANdeVA de Friedman y coeficiente de concordancia de Kendall.

Variable	Fuente de variación	Grados de libertad	Valor de la prueba	p	Nivel con mayor media	Nivel con menor media
Concentración de carbono <sup>i</sup>	sp	5	$\chi^2 = 12.655$	*	Pl	U
	trat	2	$\chi^2 = 6.167$	*	M-	Fg
	sp × trat		No aplica			
Concentración de fósforo <sup>ln</sup>	sp	5	F = 25.205	***	U	Br
	trat	2	F = 2.550	n.s.		
	sp × trat	10	F = 2.495	*	U × M-	Br × Fp
Concentración de nitrógeno <sup>inv</sup>	sp	5	F = 2.900	*	Pd	Pl
	trat	2	F = 3.008	n.s.		
	sp × trat	10	F = 1.465	n.s.		



**Fig. VI.9.** Concentración de carbono en la biomasa total de las seis especies,  $\chi^2_{6,5} = 12.655$ ,  $P = 0.02683$  (a) y en los tres tratamientos  $\chi^2_{12, 2} = 6.167$ ,  $P = 0.04581$  (b) ( $\bar{x} \pm 1$  E.E.). A, *Aspidosperma megalocarpon*; Pl, *Pleuranthodendron lindenii*; U, *Urera caracasana*; Br, *Brosimum alicastrum*; Pd, *Pimenta dioica* y So, *Pseudolmedia oxyphyllaria*. M-, sin inóculo; Fp, inóculo proveniente de fragmentos pequeños de selva y Fg, inóculo proveniente de fragmentos grandes de selva.

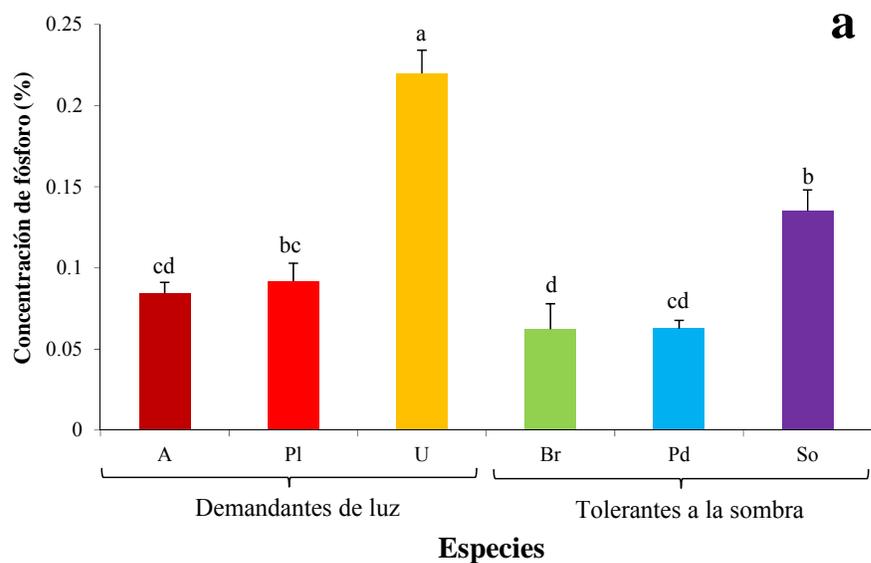
### VI. 3. 2. Concentración de fósforo

La concentración de fósforo respondió significativamente al factor especie y a la interacción especie  $\times$  tratamiento (Cuadro VI.8).

Con respecto al factor especie, de acuerdo a la prueba de Tukey, *Urera* fue la especie con mayor concentración de fósforo en su biomasa, en comparación con las demás seis especies, distinguiéndose de todas ellas, ya que presenta un valor 3.5 veces mayor que *Brosimum* (especie con la menor concentración de carbono, Fig. VI.10). Cabe señalar que *Aspidosperma* y *Pimenta* presentaron valores iguales significativamente (Fig. VI.10).

Con respecto a la interacción especie×tratamiento, *Urera*, en relación a todas las especies, presentó la mayor concentración de fósforo en ausencia de micorrizas y *Brosimum* presentó la menor con el inóculo del fragmento grande (Cuadro VI. 9). Cabe señalar que, *Pimenta* y *Pseudolmedia*, ambas tolerantes a la sombra, presentaron su mayor concentración de fósforo con inóculo del fragmento grande y su menor concentración fue sin inóculo. Por otra parte, *Aspidosperma* fue la única especie que presentó una mayor concentración de fósforo con inóculo de fragmento pequeño (Cuadro VI. 9).

Cabe mencionar que, *Pleuranthodendron*, *Urera* y *Brosimum*, las dos primeras demandantes de luz y la última tolerante a la sombra, tuvieron un patrón de mayor concentración de fósforo sin inóculo y una menor concentración con inóculo del fragmento grande (Cuadro VI. 9). Sin embargo, *Brosimum* también presentó menor concentración de fósforo con inóculo del fragmento pequeño, es decir, en presencia de micorrizas esta especie presenta menor concentración de dicho nutrimento (Cuadro VI. 9).



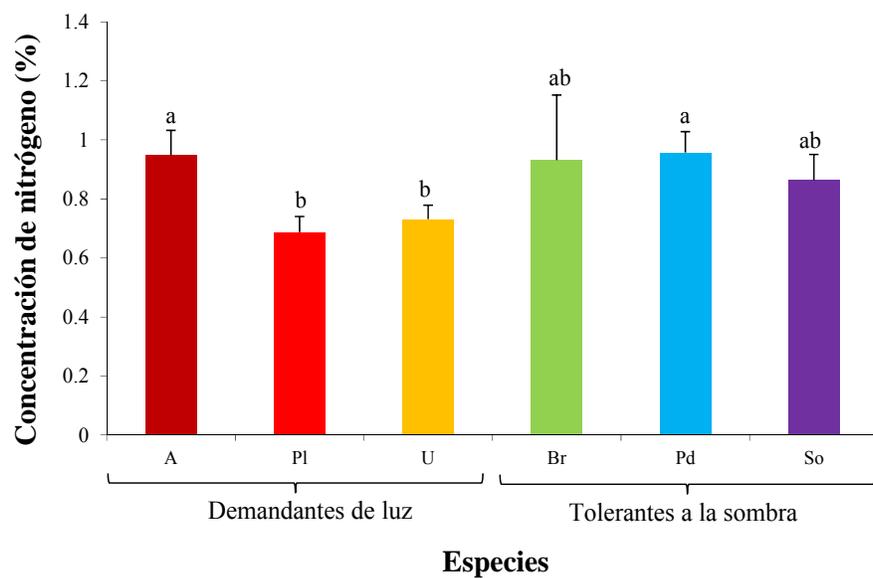
**Fig. VI.10.** Concentración de fósforo en la biomasa total de las seis especies ( $\bar{x} \pm 1$  E.E.). A, *Aspidosperma megalocarpon*; Pl, *Pleuranthodendron lindenii*; U, *Urera caracasana*; Br, *Brosimum alicastrum*; Pd, *Pimenta dioica* y So, *Pseudolmedia oxyphyllaria*. Las letras diferentes encima de las barras indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey ( $p \leq 0.05$ ).

### VI. 3. 3. Concentración de nitrógeno

La concentración de nitrógeno respondió significativamente al factor especie (Cuadro VI. 8). En este caso, *Pimenta* fue la especie con la mayor concentración de nitrógeno, en relación a las demás especies; sin embargo, los valores de esta especie fueron iguales significativamente a los de *Aspidosperma*. Por el contrario, *Pleuranthodendron* y *Urera* presentaron la menor concentración de nitrógeno (Fig. VI.11).

**Cuadro VI. 9.** Concentración de fósforo en la biomasa total de las seis especies. La interacción especie  $\times$  tratamiento fue significativa;  $F_{10,18} = 2.495$ ,  $p = 0.0439$ . M-, sin inóculo; Fp, inóculo proveniente de fragmentos pequeños de selva; Fg, inóculo proveniente de fragmentos grandes de selva. Los números en rojo corresponden a los valores promedio mayores y los de color azul a los menores.

		<b>P</b>	
	<b>Especies</b>	<b>Tratamiento</b>	<b>(%) <math>\pm</math> 1E.E.</b>
<b>Demandantes de luz</b>	<i>Aspidosperma</i>	M-	0.077 $\pm$ 0.018
		Fp	0.090 $\pm$ 0.018
		Fg	0.086 $\pm$ 0.018
	<i>Pleuranthodendron</i>	M-	0.102 $\pm$ 0.018
		Fp	0.100 $\pm$ 0.018
		Fg	0.073 $\pm$ 0.018
	<i>Urera</i>	M-	0.252 $\pm$ 0.018
		Fp	0.213 $\pm$ 0.018
		Fg	0.195 $\pm$ 0.018
<b>Tolerantes a la sombra</b>	<i>Brosimum</i>	M-	0.111 $\pm$ 0.018
		Fp	0.038 $\pm$ 0.018
		Fg	0.038 $\pm$ 0.018
	<i>Pimenta</i>	M-	0.055 $\pm$ 0.018
		Fp	0.060 $\pm$ 0.018
		Fg	0.073 $\pm$ 0.018
	<i>Pseudolmedia</i>	M-	0.131 $\pm$ 0.018
		Fp	0.132 $\pm$ 0.018
		Fg	0.142 $\pm$ 0.018



**Fig. VI.11.** Concentración de nitrógeno en la biomasa total de las seis especies ( $\bar{x} \pm 1$  E.E.). A, *Aspidosperma megalocarpon*; Pl, *Pleuranthodendron lindenii*; U, *Urera caracasana*; Br, *Brosimum alicastrum*; Pd, *Pimenta dioica* y So, *Pseudolmedia oxyphyllaria*. Las letras diferentes encima de las barras indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey ( $p \leq 0.05$ ).

**Cuadro VI. 10.** Resumen de resultados de las diferentes variables de respuesta en las seis especies, en donde se destaca el comportamiento de *Urera*, la cual presenta los valores promedio mayores en ocho de las 12 variables analizadas. En contraste, *Brosimum* presenta los valores más bajos en ocho de las 12 variables. Las letras corresponden a las comparaciones de medias, de acuerdo a la prueba de Tukey, donde la letra “a” corresponde a la media de valor mayor, disminuyendo de manera consecutiva a través de “b”, “c” y “d”. > indica la media de valor mayor y < la media de valor menor.

Especie	RGR biomasa	RGR diámetro	RGR altura	RGR biomasa foliar	RGR área foliar	SLA	LAR	LBR	NAR	R/S	[ P ]	[ N ]
<i>Aspidosperma</i>	c	c	d	c <	bc	b	c <	cd	b	c	cd	a >
<i>Pleuranthodendron</i>	b	ab	b	a >	a >	c	a >	a >	c <	d <	bc	b <
<i>Urera</i>	a >	a >	a >	a >	c	a >	c <	d <	a >	a >	a >	b <
<i>Brosimum</i>	d <	d <	d <	c <	d <	cd	c <	c	c <	b	d <	ab
<i>Pimenta</i>	b	abc	c	a >	d <	d <	b	ab	b	cd	cd	a >
<i>Pseudolmedia</i>	b	bc	d <	b	ab	b	ab	b	c <	cd	b	ab

**Cuadro VI. 11.** Resumen de resultados de los tres tratamientos en las diferentes variables de respuesta, en donde se destaca el tratamiento Fg, el cual presenta más valores promedio altos, en comparación con los otros dos tratamientos. Por el contrario, el tratamiento M- presenta más valores promedio menores. Las letras corresponden a las comparaciones de medias, de acuerdo a la prueba de Tukey, donde la letra “a” corresponde a la media de valor mayor, disminuyendo de manera consecutiva a través de “b” y “c”, > indica la media de valor mayor y < la media de valor menor.

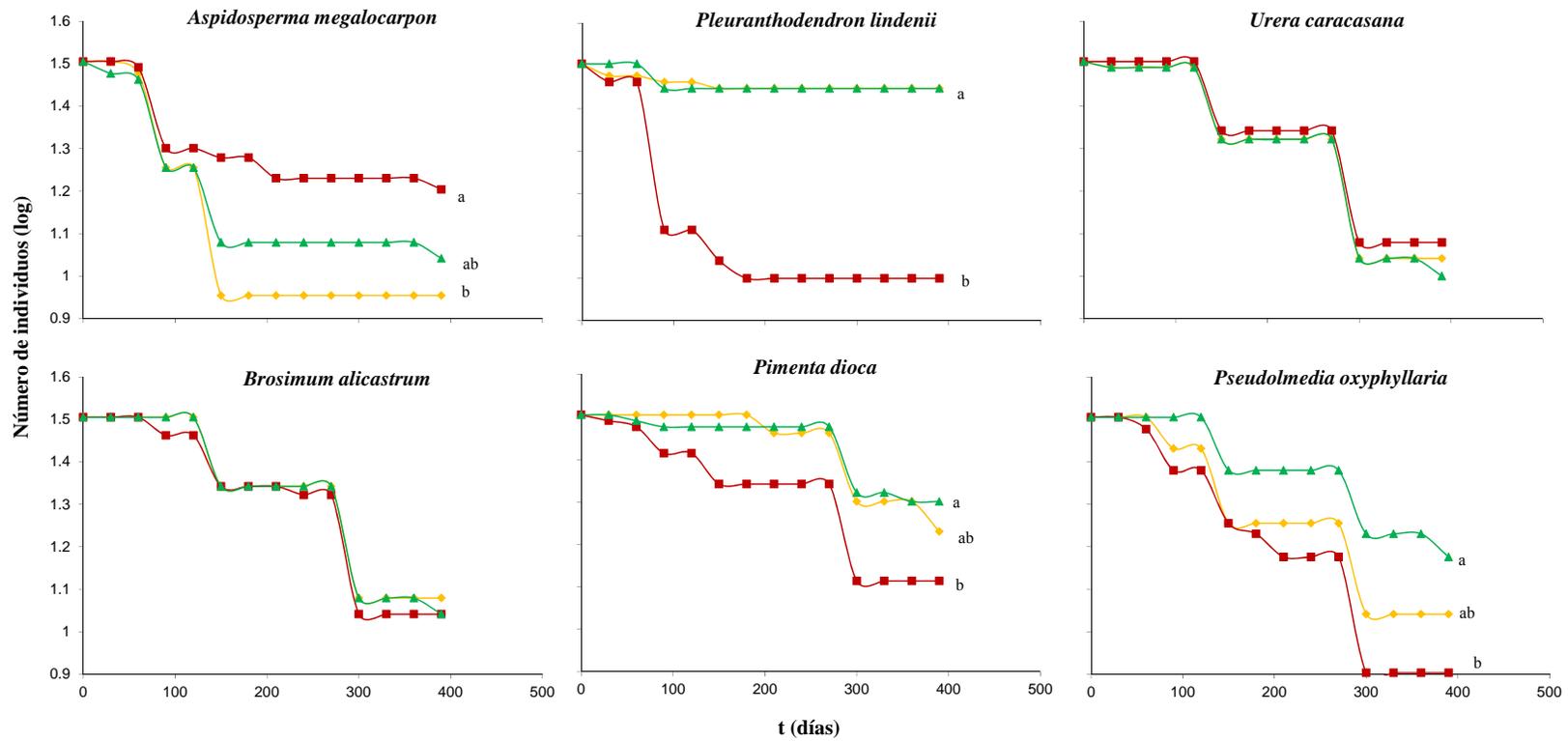
Variable de respuesta	Tratamiento		
	M-	Fp	Fg
RGR biomasa	ab	a >	b <
RGR diámetro	c <	b	a >
RGR altura	b <	ab	a >
RGR biomasa foliar	> 0.05	> 0.05	> 0.05
RGR área foliar	ab	a >	b <
SLA	> 0.05	> 0.05	> 0.05
LAR	a >	ab	b <
LBR	a >	b <	b <
NAR	b <	ab	a >
R/S	b <	ab	a >
[ P ]	> 0.05	> 0.05	> 0.05
[ N ]	> 0.05	> 0.05	> 0.05

#### VI. 4. Supervivencia

En resumen, la supervivencia a lo largo del tiempo tuvo grandes variaciones entre especies y en la mayoría de éstas se perdió menos o la mitad de los individuos que originalmente se plantaron al inicio del experimento. La supervivencia de las especies demandantes de luz, en general, no fue favorecida por la presencia de un tipo de tratamiento en particular (Fig.VI.12; Cuadro VI.10). *Aspidosperma* presentó mayor supervivencia con inóculo de fragmentos pequeños y su menor supervivencia fue sin inóculo. Por su parte,

*Pleuranthodendron* presentó una alta supervivencia con el inóculo de fragmento grande y sin inóculo, pero fue significativamente desfavorecida por la presencia de los HMA provenientes de fragmentos pequeños. *Urera* tuvo la misma tendencia de supervivencia en los tres tratamientos (Fig.VI.12; Cuadro VI.12).

En cambio, las especies tolerantes a la sombra mostraron una tendencia a sobrevivir más con el inóculo procedente de fragmentos grandes y menor supervivencia con el inóculo proveniente de fragmentos pequeños, excepto por *Brosimum* que muestra un comportamiento semejante a *Urera*, dado que su supervivencia fue independiente del inóculo (Fig.VI.12; Cuadro VI.12).



**Fig. VI.12.** Supervivencia a través del tiempo (390 días en total) para las seis especies. ◆ M-, sin inóculo; ■ Fp, inóculo proveniente de fragmentos pequeños y ▲ Fg, inóculo proveniente de fragmentos grandes. Las letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Peto y Peto (Pyke y Thompson, 1986).

**Cuadro VI.12.** Valores de  $\chi^2$  en la prueba de Peto y Peto de Logrank para analizar la supervivencia de las seis especies en los tres niveles del factor tratamiento. Valores significativos marcados en rojo (\*:  $p = 0.05$ ; \*\*:  $p = 0.01$ ). M-, sin inóculo; Fp, inóculo proveniente de fragmentos pequeños de selva y Fg, inóculo proveniente de fragmentos grandes de selva.

Grupo ecológico	Especies	Comparación de la supervivencia entre los niveles del factor tratamiento (valores de $\chi^2$ )		
			M-	Fp
Demandantes de luz	<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	Fp	8.720**	
		Fg	4.597*	0.625
	<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	Fp	4.636*	
		Fg	0.257	2.788
	<i>Urera caracasana</i>	Fp	1.032	
		Fg	1.05	3.201
Tolerantes a la sombra	<i>Brosimum alicastrum</i>	Fp	4.378*	
		Fg	0	4.378*
	<i>Pimenta dioica</i>	Fp	0.191	
		Fg	4.379*	5.599*
	<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	Fp	0.491	
		Fg	2.616	5.063*

**Cuadro VI.13.** Valores promedio más un error estándar para las seis variables donde la interacción especie×tratamiento fue significativa. \* Tratamiento en el cual las plantas presentaron una tendencia a una mayor supervivencia. Los números en rojo corresponden a los valores promedio mayores y los de color azul a los menores. M-, sin inóculo; Fp, inóculo proveniente de fragmentos pequeños de selva y Fg, inóculo proveniente de fragmentos grandes de selva.  $RGR_{\text{altura}}$  = tasa relativa de crecimiento en altura;  $RGR_{\text{área foliar}}$  = tasa relativa de crecimiento en área foliar; LAR = proporción de área foliar; LBR = proporción de biomasa foliar; NAR= tasa de asimilación neta; P = concentración de fósforo.

	Especies	Tratamiento	RGR altura (cm cm <sup>-1</sup> día <sup>-1</sup> )	RGRárea foliar (cm cm <sup>-1</sup> día <sup>-1</sup> )	LAR (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	LBR (g g <sup>-1</sup> )	NAR (g cm <sup>-2</sup> g <sup>-1</sup> )	P (%)	Supervivencia*
Demandantes de luz	<i>Aspidosperma</i>	M-	0.00152 ± 0.00030	0.935 ± 0.153	38.573 ± 5.798	0.452 ± 0.033	0.000066 ± 0.000011	0.077 ± 0.018	Fp
		Fp	0.00202 ± 0.00022	1.233 ± 0.125	42.274 ± 5.798	0.444 ± 0.033	0.000071 ± 0.000071	0.090 ± 0.018	
		Fg	0.00137 ± 0.00027	0.808 ± 0.153	30.931 ± 5.798	0.364 ± 0.033	0.000091 ± 0.000091	0.086 ± 0.018	
	<i>Pleuranthodendron</i>	M-	0.00330 ± 0.00017	1.235 ± 0.099	91.124 ± 5.919	0.809 ± 0.033	0.000039 ± 0.000010	0.102 ± 0.018	M- y Mg
		Fp	0.00334 ± 0.00026	1.633 ± 0.134	59.157 ± 5.919	0.604 ± 0.033	0.000075 ± 0.000010	0.100 ± 0.018	
		Fg	0.00406 ± 0.00016	1.380 ± 0.088	60.920 ± 5.919	0.595 ± 0.033	0.000061 ± 0.000010	0.073 ± 0.018	
	<i>Urera</i>	M-	0.00462 ± 0.00027	0.938 ± 0.146	33.467 ± 5.624	0.330 ± 0.033	0.000146 ± 0.000010	0.252 ± 0.018	No hay diferencias significativas
		Fp	0.00638 ± 0.00026	1.104 ± 0.140	38.743 ± 5.624	0.348 ± 0.033	0.000137 ± 0.000010	0.213 ± 0.018	
		Fg	0.00509 ± 0.00028	0.620 ± 0.153	41.422 ± 5.624	0.360 ± 0.033	0.000130 ± 0.000010	0.195 ± 0.018	
Tolerantes a la sombra	<i>Brosimum</i>	M-	0.00174 ± 0.00026	0.538 ± 0.140	38.219 ± 5.770	0.502 ± 0.033	0.000050 ± 0.000010	0.111 ± 0.018	No hay diferencias significativas
		Fp	0.00189 ± 0.00026	0.643 ± 0.153	32.542 ± 5.770	0.448 ± 0.033	0.000056 ± 0.000010	0.038 ± 0.018	
		Fg	0.00228 ± 0.00028	0.596 ± 0.140	32.886 ± 5.770	0.452 ± 0.033	0.000052 ± 0.000010	0.038 ± 0.018	
	<i>Pimenta</i>	M-	0.00278 ± 0.00021	0.821 ± 0.140	68.159 ± 5.784	0.662 ± 0.034	0.000068 ± 0.000010	0.055 ± 0.018	Fg
		Fp	0.00265 ± 0.00023	0.252 ± 0.125	49.546 ± 5.784	0.549 ± 0.034	0.000090 ± 0.000010	0.060 ± 0.018	
		Fg	0.00284 ± 0.00019	0.392 ± 0.108	43.883 ± 5.784	0.578 ± 0.034	0.000103 ± 0.000010	0.073 ± 0.018	
	<i>Pseudolmedia</i>	M-	0.00161 ± 0.00027	1.081 ± 0.146	61.026 ± 5.994	0.570 ± 0.035	0.000063 ± 0.000010	0.131 ± 0.018	Fg
		Fp	0.00206 ± 0.00032	1.691 ± 0.171	67.122 ± 5.994	0.622 ± 0.035	0.000051 ± 0.000011	0.132 ± 0.018	
		Fg	0.00187 ± 0.00023	0.834 ± 0.134	55.383 ± 5.994	0.540 ± 0.035	0.000057 ± 0.000010	0.142 ± 0.018	

## VII. DISCUSIÓN

La hipótesis planteada en este trabajo fue que el crecimiento y supervivencia de plántulas de especies de la selva húmeda de Los Tuxtlas dependerá del grupo de historia de vida al que pertenecen y del origen del inóculo de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA). Es decir, el crecimiento y supervivencia de las especies demandantes de luz sería mayor con la inoculación de HMA provenientes de fragmentos pequeños de selva. En contraste, se esperaba que este mismo grupo de plantas inoculadas con HMA de fragmentos grandes tuvieran un crecimiento y supervivencia menor. Por otro lado, se esperaba que las especies tolerantes a la sombra se comportaran de manera inversa, es decir, las especies tolerantes tendrían un mayor crecimiento y supervivencia con HMA provenientes de fragmentos grandes, que con los de fragmentos pequeños. Los resultados mostraron que el comportamiento de las especies vegetales se ajustó parcialmente a nuestra hipótesis, ya que las especies demandantes de luz, fueron beneficiadas en algunas características de crecimiento y supervivencia tanto por el inóculo de fragmentos grandes como por el de fragmentos pequeños. De igual manera, las especies tolerantes a la sombra presentaron dicho comportamiento con ambos inóculos.

En lo que respecta a las demandantes de luz, *Aspidosperma* fue la que tuvo respuestas más positivas con el inóculo de fragmentos pequeños, que con los otros dos tratamientos, ya que presentó mayor crecimiento relativo en altura y área foliar, mayor concentración de fósforo y una tendencia a sobrevivir más. Las plantas que presentan una alta tasa de crecimiento y mayor asignación de recursos a hojas, indica que crecen en suelos fértiles

(Lambers *et al.*, 1998; Poorter y Nagel, 2000), sin embargo, hay que considerar que el suelo en el que fueron sembradas las plántulas provenía de la selva de Los Tuxtlas, el cual es un suelo con bajo contenido de macronutrientes y fósforo (Flores-Delgadillo *et al.*, 1999). Lo que sugiere que los HMA de fragmentos pequeños proporcionaron a las plántulas de *Aspidosperma*, los nutrimentos necesarios para su crecimiento. Además, esto se reflejó en su tendencia a sobrevivir más. Cabe señalar que *Aspidosperma*, con el inóculo de fragmentos grandes, presentó una alta eficiencia fotosintética, ya que tuvo mayor incorporación de biomasa por unida de área foliar. Todo esto indica que las micorrizas benefician a esta especie, pero los beneficios son específicos y dependientes del origen del inóculo.

*Pleuranthodendron* presentó beneficios en los tres tratamientos. Es decir, sin inóculo presentó mayor proporción de área y biomasa foliar y además, una mayor concentración de fósforo y una tendencia a sobrevivir más. Esta asignación de recursos a hojas indica que las condiciones del suelo eran óptimas para su crecimiento (Lambers *et al.*, 1998; Poorter y Nagel, 2000). Además, la presencia de mayor concentración de fósforo sin micorrizas, puede indicar que esta especie es eficiente en la absorción y transporte de este nutrimento, por lo que no requirió la asociación con hongos micorrizógenos arbusculares. Por otra parte, esta especie con el inóculo de fragmentos pequeños presentó mayor crecimiento relativo en área foliar y mayor tasa de asimilación neta. Sin embargo, con el inóculo de fragmentos grandes presentó una mayor tasa de crecimiento relativo en altura y también una alta supervivencia. Por lo tanto, se puede determinar que *Pleuranthodendron* no

depende fuertemente de los HMA para crecer y sobrevivir, sin embargo, éstos, dependiendo de su origen, otorgan un beneficio específico.

*Urera* presentó mayor tasa de asimilación neta y alta concentración de fósforo en ausencia de inóculo, lo que indica que esta especie no requiere de la presencia de los HMA para su incrementar su valores para estas variables, lo que puede sugerir que es muy eficiente en la captura de nutrimentos o que el estar asociada a los HMA involucraba más un costo que un beneficio con respecto a su crecimiento (Thomson *et al.*, 1990; Pearson *et al.*, 1993; Pearson y Jakobsen; 1993; Boddington y Dodd, 1999; Hart y Reader, 2002). Sin embargo, esta especie con inóculo de fragmentos pequeños y grandes, asignó mayor biomasa a la parte aérea. Esto indica que, también con estos tratamientos sus necesidades nutrimentales estaban cubiertas (Lambers *et al.*, 1998; Poorter y Nagel, 2000). Cabe señalar que, en cuanto a la supervivencia no fue beneficiada por algún tratamiento en especial. Por lo tanto *Urera*, no depende obligadamente de los HMA para crecer y sobrevivir, sin embargo, los inóculos de fragmentos pequeños y grandes sí le proporcionaron beneficios en crecimiento, aunque diferentes en cada uno. Cabe señalar que esta especie fue la que mantuvo las tasas de crecimiento más altas, con respecto a las demás especies, a lo largo del experimento, esto sugiere que *Urera* presentó un comportamiento semejante al de otras especies demandantes de luz de los bosques tropicales lluviosos (Martínez-Ramos, 1994).

Con respecto a las tolerantes a la sombra, *Brosimum* con el inóculo de fragmentos grandes presentó mayor crecimiento relativo en altura. Con el inóculo de fragmentos pequeños presentó mayor crecimiento relativo en área foliar y mayor tasa de asimilación

neta. En ausencia de micorrizas presentó mayor proporción en biomasa y área foliar, por lo tanto, los tres tratamientos presentaban las condiciones óptimas para su crecimiento (Lambers *et al.*, 1998; Poorter y Nagel, 2000). Además, en la supervivencia no fue beneficiada en particular por algún tratamiento. Esta especie se le clasifica como tolerante a la sombra, por lo que ha evolucionado en ambientes con mucha competencia y poca disponibilidad de nutrientes, es decir, condiciones estresantes. Por lo tanto, *Brosimum* puede crecer y sobrevivir sin micorrizas, pero la presencia de inóculo le confiere diferentes beneficios, dependiendo del origen de este. Cabe señalar que *Brosimum*, en comparación con las otras cinco especies, fue la que presentó los valores más bajos en diferentes variables de crecimiento, por lo que su comportamiento fue semejante al de otras especies tolerantes a la sombra (Martínez-Ramos, 1994).

*Pimenta* con el inóculo de fragmentos grandes presentó su más alta tasa de crecimiento relativo en altura, mayor tasa de asimilación neta, mayor concentración de fósforo, lo que indica que este tratamiento presentó las condiciones óptimas para su crecimiento (Lambers *et al.*, 1998; Poorter y Nagel, 2000); además, en este tratamiento también presentó una tendencia a sobrevivir más. Estos resultados apuntan a que, *Pimenta* sí fue más beneficiada con el inóculo de fragmentos grandes, con respecto a los otros dos tratamientos, lo que concuerda con la hipótesis planteada para las especies tolerantes a la sombra.

*Pseudolmedia* presentó mayor tasa de crecimiento relativo en altura y área foliar, alta proporción en biomasa y área foliar, pero una baja supervivencia con inóculo de fragmentos pequeños. Por el contrario, esta especie presentó tendencia a sobrevivir más con el inóculo

de fragmentos grandes, además de mayor concentración de fósforo. Por lo tanto, esta especie presentó una disyuntiva en cuanto a que con un inóculo crece más, pero sobrevive menos y con el otro tiene mayor supervivencia, pero crece menos. De esta manera, el origen del inóculo sí es relevante para esta especie.

Todo lo anterior indica que de las seis especies analizadas en este estudio, sólo *Aspidosperma* y *Pimenta* presentaron un comportamiento de acuerdo a lo propuesto en la hipótesis.

El hecho de que los inóculos de fragmentos pequeños y grandes generaron respuestas positivas en términos de crecimiento, tanto en especies demandantes de luz como tolerantes a la sombra se asemeja a lo encontrado en estudios previos (Fischer *et al.*, 1994; Kiers *et al.*, 2000; Zangaro *et al.*, 2000; Allen *et al.*, 2003). En el estudio de Fischer *et al.* (1994) se encontró que el inóculo de pastizales abandonados fue mejor, en comparación con uno de bosque secundario de tierras bajas húmedas, para el crecimiento de una especie arbórea demandante de luz. Por su parte, Kiers *et al.* (2000), encontraron que una especie pionera arbórea presentó mayor beneficio en crecimiento con un inóculo proveniente de una especie de planta sucesionalmente tardía (que en nuestro caso corresponde al inóculo de fragmentos grandes) y una especie arbórea de bosque maduro presentó mayor crecimiento con un inóculo proveniente de una especie de planta sucesionalmente temprana (equivalente al inóculo de fragmentos pequeños). En la investigación de Allen *et al.* (2003) se demostró que tanto plántulas sucesionalmente tempranas como tardías presentaron un mayor beneficio cuando fueron inoculadas con un suelo proveniente de un sitio sucesionalmente

temprano de un bosque tropical caducifolio (sitio con dos años de haber sido incendiado), que con un inóculo proveniente de un suelo de bosque maduro de la misma selva. Sin embargo, ellos no encontraron un beneficio en crecimiento de un inóculo sucesionalmente tardío en especies de plántulas sucesionalmente tardías. Por otro lado, Zangaro *et al.* (2000) encontraron que, un inóculo proveniente de un área dominada por especies pioneras benefició más, en términos de crecimiento y adquisición de nutrientes (fósforo, calcio y potasio), a especies sucesionalmente tempranas que a especies sucesionalmente tardías. Sin embargo, a diferencia de las investigaciones anteriores, en el presente estudio se encontró que, el inóculo de fragmentos grandes (sitio con características más parecidas a las de un continuo de selva, con mayor presencia de especies sucesionalmente tardías) benefició más, en crecimiento y supervivencia, a una especie tolerante a la sombra, *Pimenta*.

La variedad de respuestas por parte de las plantas, al ser inoculadas con distintos HMA provenientes de fragmentos con distintas características, concuerda con lo postulado por van der Heijden *et al.* (1998a y 1998b), puesto que ellos mencionan que, los diferentes componentes de las comunidades de HMA afectan de manera distinta a una misma especie hospedera, debido a las diferencias funcionales de los hongos micorrizógenos. Por ejemplo, se han encontrado especies de HMA que mejoran la captación de fósforo, mientras que otras especies protegen a las plantas de parásitos y patógenos (Klironomos *et al.*, 2000). Lo anterior es apoyado por el hecho de que, existe una gran divergencia genética en los HMA (Clapp *et al.*, 2002). En este trabajo, los inóculos provenientes de los dos fragmentos compartieron especies de HMA por arriba del 70%, sin embargo, se encontraron diferencias

en su composición, es decir, para el caso de los fragmentos pequeños se presentaron exclusivamente las especies: *Acaulospora morrowiae*, *Sclerocystis rubiformis*, *Sclerocystis clavispora* y *Acaulospora mellea*; y para los fragmentos grandes se presentaron exclusivamente: *Acaulospora foveata*, *Scutellospora gilmorei*, *Gisgaspora decipiens* y *Ambispora leptoticha* (Luna, 2009)<sup>4</sup>. Esto podría explicar el por qué del efecto diferencial de los HMA en las especies vegetales. Además, destaca la necesidad de ahondar la investigación en la relación especie HMA– especie vegetal, para mayor entendimiento de esta asociación en las selvas húmedas.

Por otro lado, tanto las tres especies demandantes de luz, como las tres tolerantes, no presentaron un patrón de crecimiento y supervivencia de acuerdo a su grupo ecológico, cada especie presentó un comportamiento diferente. Esta gama de respuestas, nos indica la existencia de respuestas particulares de cada especie de planta, a las diferentes condiciones a las que se enfrentan que está por encima de su condición de demandante de luz o tolerante a la sombra (Saldaña-Acosta *et al.* 2008b).

Finalmente los resultados de este estudio, sugieren que los HMA provenientes de fragmentos de distintos tamaños pueden ser utilizados para incrementar el crecimiento y supervivencia de las plántulas de *Aspidosperma*, *Pleuranthodendron*, *Urera*, *Brosimum*, *Pimenta* y *Pseudolmedia*, en condiciones de invernadero, para fines de restauración de la selva tropical de “Los Tuxtlas”. Al hacer una planeación cuidadosa de los principales objetivos de la restauración de cierto sitio se podrá realizar un diseño en el cual ponderar si

---

<sup>4</sup> Los nombres de las especies fueron modificados de acuerdo a Schüßler y Walker (2010) versión corregida 2011.

se requiere que las especies de plantas presenten mayor crecimiento o supervivencia. Además, como nuestro estudio evaluó tanto a especies demandantes de luz como tolerantes a la sombra, se podría hacer una selección de especies, con las cuales se pueden regenerar sitios en avanzado estado de deterioro introduciendo primero a las especies demandantes de luz, posteriormente a las tolerantes a la sombra. Por otra parte, sería importante identificar las funciones de cada especie de HMA de cada fragmento, al interactuar con cada una de las especies de plantas analizadas en este estudio.

## VIII. CONCLUSIONES

De manera general, tanto especies demandantes de luz, como tolerantes a la sombra presentaron mayor crecimiento y supervivencia ante la presencia de HMA, sin importar el origen de estos últimos.

Dos especies presentaron resultados acordes con la hipótesis planteada. *Aspidosperma megalocarpon*, demandante de luz, presentó mayor crecimiento y una tendencia a sobrevivir más con el inóculo de fragmentos pequeños. En contraparte, *Pimenta dioica*, tolerante a la sombra, presentó mayor crecimiento y una tendencia a sobrevivir más con el inóculo de fragmentos grandes. *Pleuranthodendron lindenii*, *Urera caracasana*, *Brosimum alicastrum* y *Pseudolmedia oxyphyllaria* no presentaron un patrón claro, porque hubo variables que tuvieron sus valores más altos en presencia de HMA provenientes de fragmentos pequeños y para otras variables, los valores más altos ocurrieron con HMA provenientes de fragmentos grandes, además se presentó una disyuntiva entre un mayor crecimiento y una menor supervivencia, y viceversa.

El origen de los HMA tiene efectos contrastantes sobre una misma variable de crecimiento, dependiendo de la especie de planta.

Las diferentes respuestas que presentaron las especies de plantas ante los inóculos sugieren que, el proceso de fragmentación sí tiene un efecto en la comunidad de HMA y esto, a su vez, se refleja en su funcionalidad como inóculo.

## IX. LITERATURA CITADA

- ACKERLY, D. D. 2007. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters*, 10: 135–145.
- ACKERLY, D. D., C. A. KNIGHT, S. B. WEISS, y K. BARTON. 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*, 130:449–457.
- ALEXANDER, I. N. AHMAD y L. S. SEE. 1992. The role of mycorrhizas in the regeneration of some Malaysian forest trees. *Philosophical Transactions of the Royal Society Lond. B.* 335:379–388.
- ALLEN, E. B. y M. F. ALLEN. 1986. Water relations of xeric grasses in the field: interactions of mycorrhizas and competition. *New Phytologist*, 104:559–571.
- ALLEN, E. B., J. C. CHAMBERS, K. F. CONNOR, M. F. ALLEN y R. W. BROWN. 1987. Natural reestablishment of mycorrhizae in disturbed alpine ecosystems. *Arctic and Alpine Research*, 19:11–20.
- ALLEN, E. B., E. RINCON, M. F. ALLEN, A. PÉREZ-JIMÉNEZ y P. HUANTE. 1998. Disturbance and seasonal dynamics of mycorrhizae in a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 30:261–274.
- ALLEN M. F y M. G. BOOSALIS. 1983. Effects of two species of VA mycorrhizal fungi on drought tolerance of winter wheat. *New Phytologist*, 93:67–76.
- ALLEN, M. F. 1982. Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizae on water movement through *Bouteloua gracilis* (H.B.K.) Lag ex Steud. *New Phytologist*, 91:191–196.
- ALLEN, M. F. 1991. *The ecology of mycorrhizae*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido. 189 pp.
- ALLEN, M. F. 2001. Modeling arbuscular mycorrhizal infection: Is % infection an appropriate variable? *Mycorrhiza*, 10:255–258.
- ALLEN M. F., T. S. MOORE y Jr. M. CHRISTENSEN. 1980. Phytohormone changes in *Bouteloua gracilis* infected by vesicular-arbuscular mycorrhizae. I. Cytokinin increases in the host plant. *Canadian Journal of Botany*, 58:371–374.
- ALLEN, M. F., T. S. MOORE y Jr. M. CHRISTENSEN. 1982. Phytohormone changes in *Bouteloua gracilis* infected by vesicular-arbuscular mycorrhizae. II. Altered levels of gibberellin-like substances and abscisic acid in the host plant. *Canadian Journal of Botany*, 60:468–471.

ALLEN, M. F., W. SWENSON, J. I. QUEREJETA, L. M. EGERTON-WARBURTON y K. K. TRESEDER. 2003. Ecology of mycorrhizae: A conceptual framework for complex interactions among plants and fungi. *Annual Review of Phytopathology*, 41:271–303.

ALVAREZ-CLARE, S. y K. KITAJIMA. 2007. Physical defence traits enhance seedling survival of neotropical tree species. *Functional Ecology*, 21:1044–1054.

ÁLVAREZ-SÁNCHEZ, J., P. GUADARRAMA, I. SÁNCHEZ-GALLEN 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(supl.):S59–68.

AMAYA-CARPIO, L., F.T. DAVIES, T. FOX y C. HE. 2009. Arbuscular mycorrhizal fungi and organic fertilizer influence photosynthesis, root phosphatase activity, nutrition, and growth of *Ipomoea carnea* ssp. *fistulosa*. *Photosynthetica*, 47:1–10.

AZCÓN-AGUILAR, C., B. BAGO y J. M. BAREA. 1999. Saprophytic growth of arbuscular mycorrhizal fungi. **En:** Varma, A y B. Hock (eds.). *Mycorrhiza: structure, function, molecular biology and biotechnology*. 2a ed. Springer, Berlin, Alemania. pp. 557–569.

BAYLIS, G.T.S. 1959. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizas on growth of *Griselinia littoralis* (Cornaceae). *New Phytologist*, 58:274–280.

BAZZAZ, F., y J. GRACE. 1997. *Plant resource allocation*. Academic Press, San Diego, California, EU. 303 pp.

BEGON, M., C. R. TOWNSEND y J. L. HARPER. 2006. *Ecology. From individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing, Malden, M.A., EU. 4.<sup>a</sup> ed., 738 pp.

BENÍTEZ-MALVIDO, J. y M. MARTÍNEZ-RAMOS. 2003. Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. *Conservation Biology*, 17:389–400.

BEVER, J. D. 2002. Host-specificity of AM fungal population growth rates can generate feedback on plant growth. *Plant and Soil*. 244:281–290.

BEVER, J. D., J. B. MORTON, J. ANTONOVICS y P. A. SCHULTZ. 1996. Host-dependent sporulation and species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a mown grassland. *Journal of Ecology*, 84:71–82.

BEVER, J. D., K. M. WESTOVER y J. ANTONOVICS. 1997. Incorporating the soil community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach. *Journal of Ecology*, 85:561–573.

- BEVER, J. D., P. A. SCHULTZ, A. PRINGLE y J. B. MORTON. 2001. Arbuscular mycorrhizal fungi: more diverse than meets the eye, and the ecological tale of why. *BioScience*, 51:923–931.
- BLOOM, A. J., F. S. CHAPIN y H. A. MOONEY. 1985. Resource limitation in plants – an economic analogy. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 16:363–392.
- BODDINGTON, C. L., y J. C. DODD. 1999. Evidence that differences in phosphate metabolism in mycorrhizas formed by species of *Glomus* and *Gigaspora* might be related to their life-cycle strategies. *New Phytologist*, 142:531–538.
- BOOT, R. G. A. 1996. The significance of seedling size and growth rate of tropical rain forest tree seedlings for regeneration in canopy openings. **En:** Swain, M. D. (Ed.). *The ecology of tropical forest tree seedlings*. Man and the Biosphere Series, vol. 17, UNESCO. Parthenon Publishing Group, París. pp. 267–284.
- BRADSHAW C. J. A., SODHI. S. N. y W. B. BARRY. 2009. Tropical turmoil: a biodiversity tragedy in progress. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7:79-87.
- BRUNDRETT, M. C. 2002. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytologist*, 154:275–304.
- BRUNDRETT, M. C. y L. K. ABBOTT. 1991. Roots of jarrah forest plants. I. Mycorrhizal associations of shrubs and herbaceous plants. *Australian Journal of Botany*, 39:445–457.
- BURROWS R. L. y F. L. PFLEGER. 2002. Arbuscular mycorrhizal fungi respond to increasing plant diversity. *Canadian Journal of Botany*. 80:120–130.
- CAMPOS, A. 2004. El suelo. **En:** Guevara, S., J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (eds.). *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*. Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea, Xalapa Ver. pp. 181–193.
- CAREAGA, S. A. 1989. *Efecto de la variación en el tamaño de las semillas sobre el desempeño de plántulas de especies tropicales*. Tesis de licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 73 pp.
- CASTILLO-CAMPOS, G. y J. LABORDE. 2004. La vegetación. **En:** Guevara, S., J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (eds.). *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*. Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea. Xalapa Ver. pp. 231–265.
- CAVAGNARO, T. R. 2008. The role of arbuscular mycorrhizas in improving plant zinc nutrition under low soil zinc concentrations: a review. *Plant Soil*, 304:315–325.
- CLAPP, J. P., T. HELGASON, T. J. DANIELL y J. P. W. YOUNG. 2002. Genetic studies of the structure and diversity of arbuscular mycorrhizal fungal communities. **En:** van der

Heijden M. G. A. e I. R. Sanders (Eds.). *Mycorrhizal ecology*. Springer-Verlag, Nueva York. pp. 243–266.

CLAPPERTON, M. J. y D. M. REID. 1992. A relationship between plant growth and increasing VA mycorrhizal inoculum density. *New Phytologist*, 120:227–234.

DAFT, M. J. y T. H. NICOLSON. 1969. Effect of *endogone* mycorrhiza on plant growth. II. Influence of soluble phosphate on endophyte and host in maize. *New Phytologist*, 68: 945–952.

DAFT, M. J. y T. H. NICOLSON. 1972. Effect of *Endogone* mycorrhiza on plant growth. IV. Quantitative relationships between the growth of the host and development of the endophyte in tomato and maize. *New Phytologist*, 71:287–295.

DAFT, M. J. y B. O. OKUSANYA. 1973. Effect of *Endogone* mycorrhiza on plant growth V. Influence of infection on the multiplication of viruses in tomato, petunia and strawberry. *New Phytologist*, 72:975–983.

DAHLBERG, A. y J. STENLID. 1994. Size, distribution and biomass of genets in populations of *Suillus bovinus* (L.: Fr.) Roussel revealed by somatic incompatibility. *New Phytologist*, 128:225–234.

DEBINSKI, D. M. y R. D. HOLT. 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology*, 2:342–355.

DENSLOW, J. S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica*, 12:47–55.

DÍAZ, S., M. CABIDO y F. CASANOVES. 1999. Functional implications of trait-environment linkages in plant communities. **En:** Weiher, E. y P. Keddy (Eds.). *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats*, Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido. pp. 338–362.

DÍAZ, S., J. G. HODGSON, K. THOMPSON, M. CABIDO, J. H. C. CORNELISSEN, A. JALILI, G. MONTSERRAT-MARTI, J. P. GRIME, F. ZARRINKAMAR, Y. ASRI, S. R. BAND, S. BASCONCELO, P. CASTRO-DIEZ, G. FUNES, B. HAMZEHEE, M. KHOSHNEVI, N. PEREZ-HARGUINDEGUY, M. C. PEREZ-RONTOME, F. A. SHIRVANY, F. VENDRAMINI, S. YAZDANI, R. ABBAS-AZIMI, A. BOGAARD, S. BOUSTANI, M. CHARLES, M. DEHGHAN, L. DE TORRES-ESPUNY, V. FALCZUK, J. GUERRERO-CAMPO, A. HYND, G. JONES, E. KOWSARY, F. KAZEMI-SAEED, M. MAESTRO-MARTINEZ, A. ROMO-DIEZ, S. SHAW, B. SIAVASH, P. VILLAR-SALVADOR y M. R. ZAK. 2004. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15:295–304.

DICKSON, S., F. A. SMITH y S. E. SMITH. 2007. Structural differences in arbuscular mycorrhizal symbioses: more than 100 years after Gallaud, where next? *Mycorrhiza*, 17: 375–393.

DIRZO, R. y A. MIRANDA. 1992. El límite boreal de la selva tropical húmeda en el continente americano: contracción de la vegetación y solución de una controversia. *Interciencia*, 16:240–247.

DIRZO, R., E. GONZÁLEZ-SORIANO y R. C. VOGT. 1997. Introducción general. **En:** González-Soriano, E., R. Dirzo y R. C. Vogt (eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México–Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F. pp. 3–6.

DIRZO, R. y P. H. RAVEN. 2003. Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources*, 28:137–67.

DORADO, O y R. DE LA MAZA (Coords.). 1998. Documento técnico justificativo para la creación de la reserva de la biosfera sierra de Huautla-Cerro Frío, Morelos. Instituto Nacional de Ecología-Centro de Educación Ambiental e Investigación Sierra de Huautla, Cuernavaca Morelos, noviembre, pp. 177. **En:** <[www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/infQ025%20segunda%20parte.pdf](http://www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/infQ025%20segunda%20parte.pdf)>, consultada el 6 de enero de 2009.

DUNNE, M. J. y A. H. FITTER. 1989. The phosphorus budget of a field-grown strawberry (*Fragaria xananassa* cv. Hapil) crop: evidence for a mycorrhizal contribution. *Annals of Applied Biology*, 114:185–193.

EGERTON-WARBURTON, L. y E. B. ALLEN. 2000. Shifts in arbuscular mycorrhizal communities along an anthropogenic nitrogen deposition gradient. *Ecological Applications*, 10:484–496.

EGERTON-WARBURTON, L. M., R. C. GRAHAM, E. B. ALLEN y M. F. ALLEN. 2001. Reconstruction of the historical changes in mycorrhizal fungal communities under anthropogenic nitrogen deposition. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, 268:2479–2484.

ERIKSSON, Å., O. ERIKSSON y H. BERGLUND. 1995. Species abundance patterns of plants in Swedish semi-natural pastures. *Ecography*, 18:310–317.

ETCHEVERS, J. D. 1992. *Manual de métodos para análisis de suelos, plantas, aguas y fertilizantes. Análisis rutinarios en estudios y programas de fertilidad*. Laboratorio de Fertilidad, Colegio de Postgraduados. Montecillo, Edo. de México, 803 pp.

FALSTER, D. S. y M. WESTOBY. 2005. Tradeoffs between height growth rate, stem persistence and maximum height among plant species in a post-fire succession. *Oikos*, 111: 57–66.

- FENNER, M. y K. THOMPSON. 2005. *The ecology of seeds*. Cambridge University Press Cambridge, Reino Unido. 2a ed., 263 pp.
- FISCHER, C. R., D. P. JANOS, D. A. PERRY y R. G. LINDERMAN. 1994. Mycorrhiza inoculum potentials in tropical secondary succession. *Biotropica*, 26:369–377.
- FLORES-DELGADILLO L., I. SOMMER-CERVANTES, J. R. ALCALÁ-MARTÍNEZ y J. ÁLVAREZ-SÁNCHEZ. 1999. Estudio morfogenético de algunos suelos de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 16:81–88.
- GEDROC, J. J., K. D. M. MCCONNAUGHAY y J. S. COLEMAN. 1996. Plasticity in root/shoot partitioning: optimal, ontogenetic, or both? *Functional Ecology*, 10:44–50.
- GERSANI, M, J. S. BROWN, E. E. O'BRIEN, G. M. MAINA y Z. ABRAMSKY. 2001. Tragedy of the commons as a result of root competition. *Journal of Ecology*, 89:660–669.
- GIOVANNETTI, M. 2008. Structure, extent and functional significance of belowground arbuscular mycorrhizal networks. **En:** Varma, A. (editor). *Mycorrhiza. State of the art, genetics and molecular biology, eco-function, biotechnology, eco-physiology, structure and systematics*. Springer-Verlag, Berlin, 3a ed., pp. 59–72.
- GIVNISH, T. J. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*, 15:63–92.
- GIVNISH, T. J. 1995. Plant stems: biomechanical adaptation for energy capture and influence on species distribution. **En:** Gartner, B. L. (Ed.). *Plant Stems*, Academic Press, Nueva York. pp. 3–49.
- GOLTAPPEH, E. M., Y. R. DANESH, R. PRASAD, y A. VARMA. 2008. Mycorrhizal fungi: What we know and what should we know? **En:** Varma, A. (Ed.). *Mycorrhiza. state of the art, genetics and molecular biology, eco-function, biotechnology, eco-physiology, structure and systematics*. Springer-Verlag, Berlin. 3a ed., pp. 3–28.
- GRAHAM, J. H. 2000. Assessing costs of arbuscular mycorrhizal symbiosis agroecosystems fungi. **En:** Podila G. K., Jr. D. D. Douds (eds.). *Current advances in mycorrhizae research*. American Phytoathological Society Press. St. Paul. pp. 127–140.
- GRIME, J. P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley and Sons, Chichester, Reino Unido. 222 pp.
- GRIME J. P. y R. HUNT. 1975. Relative growth-rate: its range and adaptive significance in a local flora. *Journal of Ecology*, 63:393–422.
- GUADARRAMA, P., J. ÁLVAREZ-SÁNCHEZ y O. BRIONES. 2004. Seedling growth of two pioneer tropical tree species in competition: The role of arbuscular mycorrhizae. *Euphytica*, 138:113–121.

GUEVARA, S., J. LABORDE y G. SÁNCHEZ-RÍOS. 2004a. Introducción. **En:** Guevara, S., J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (eds.). *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*. Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea. Xalapa Ver., pp. 18–26.

GUEVARA, S., J. LABORDE y G. SÁNCHEZ-RÍOS. 2004b. La fragmentación. **En:** Guevara S., J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (eds.). *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*. Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea. Xalapa Ver., pp. 18–26.

GUPTA, M. L., A. PRASAD, M. RAM y S. KUMAR. 2002. Effect of the vesicular–arbuscular mycorrhizal (VAM) fungus *Glomus fasciculatum* on the essential oil yield related characters and nutrient acquisition in the crops of different cultivars of menthol mint (*Mentha arvensis*) under field conditions. *Bioresource Technology*, 81:77–79.

HANSKI, I. 1999. Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes. *Oikos*, 87:209–219.

HARPER, J. L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, Londres, Reino Unido. 892 pp.

HARPER, J. L. y J. OGDEN. 1970. The reproductive strategy of higher plants. I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. *Journal of Ecology*, 58:681–698.

HART, M. y J. N. KLIRONOMOS. 2002. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and ecosystem functioning. **En:** van der Heijden M. G. A. y I. R. Sanders (eds.). *Mycorrhizal Ecology*. Springer, Alemania. pp. 225–239.

HART, M. M. y R. J. READER. 2002. Taxonomic basis for variation in the colonization strategy of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 153:335–344.

HAYMAN, D. S. y B. MOSSE. 1971. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. I. Growth of *Endogone*-inoculated plants in phosphate-deficient soils. *New Phytologist*, 70:19–27.

HEDLUND, K., I. SANTA REGINA, W. H. VAN DER PUTTEN, J. LEPS, T. DÍAZ, G. W. KORTHALS, S. LAVOREL, V. K. BROWN, D. GORMSEN, S. R. MORTIMER, C. RODRÍGUEZ BARRUECO, J. ROY, P. SMILAUER, M. SMILAUEROVÁ y C. VAN DIJK. 2003. Plant species diversity, plant biomass and responses of the soil community on abandoned land across Europe: idiosyncrasy or above-belowground time lags. *Oikos*. 103: 45–58

HELGASON, T., T. J. DANIELL, R. HUSBAND, A. H. FITTER y J. P. W. YOUNG. 1998. Ploughing up the wood-wide web? *Nature*, 394:431.

HELM, A., I. HANSKI y M. PÄRTEL. 2006. Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation. *Ecology Letters*, 9:72–77.

HERNÁNDEZ-CUEVAS, L. V., P. GUADARRAMA-CHÁVEZ, I. SÁNCHEZ-GALLEN, y J. RAMOS-ZAPATA. 2008. Micorriza arbuscular. Colonización intrarradical y extracción de esporas del suelo. **En:** Álvarez-Sánchez, J. y A. Monroy (comps.). *Técnicas de estudio de las asociaciones micorrízicas y sus implicaciones en la restauración*. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, México, D. F. pp. 1–16.

HOLFORD, I. C. R., 1997. Soil phosphorus: its measurement, and its uptake by plants. *Australian Journal of Soil Research*, 35:227–240.

HUNT, R. 1982. *Plant growth curves: The functional approach to plant growth analysis*. Edward Arnold, Londres. 248 pp.

HUNT, R. y J. H. C. CORNELISSEN. 1997. Components of relative growth rate and their interrelations in 59 temperate plant species. *New Phytologist*, 135:395–417.

IBARRA-MANRÍQUEZ, G., M. MARTÍNEZ-RAMOS, R. DIRZO y J. NÚÑEZ-FARFÁN. 1997. La vegetación. **En:** González-Soriano S., R. Dirzo y R. C. Vogt (eds.). *Historia natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México–Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F. pp. 61–85.

IBARRA-MANRÍQUEZ, G. y S. SINACA-COLÍN. 1987. *Listados florísticos de México. VII*. Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 51 pp.

IBARRA-MANRÍQUEZ, G. y S. SINACA-COLÍN. 1996. Estación de Biología Tropical «Los Tuxtlas», Veracruz, México: lista florística comentada (Mimosaceae a Verbenaceae). *Revista de Biología Tropical*, 44:41–60.

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2007. Climate change 2007: synthesis report. Contribution of Working Groups I, II and III to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Ginebra, Suiza.

ISLAM, K.R. y R. R. WEIL. 2000. Land use effects on soil quality in a tropical forest ecosystem of Bangladesh. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 79:9–16.

JAKOBSEN, I. 1986. Vesicular-arbuscular mycorrhiza in field grown crops. III. Mycorrhizal infection and rates of phosphorus inflow in pea plants. *New Phytologist*, 104:573–581.

JAKOBSEN, I. 1987. Effects of VA mycorrhiza on yield and harvest index of field-grown pea. *Plant and Soil*, 98:407–415.

JANOS, D. P. 1980. Vesicular–arbuscular mycorrhizae affect lowland tropical rain forest plant growth. *Ecology*, 61:151–162.

JANOS, D. P. 1983. Tropical mycorrhizae, nutrient cycles and plant growth. **En:** Sutton, S.L., T.C. Whitmore y A. C. Chadwick (eds.). *Tropical Rain Forest*. Blackwell, Oxford. pp. 327–345.

JANOS, D. P. 1984. Methods for vesicular-arbuscular mycorrhiza research in the lowland wet tropics. **En:** Medina, E., H. A. Mooney y C. Vázquez-Yanes (Eds.). *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*. Junk, La Haya. pp. 173–187.

JANOS, D. P. 1996. Mycorrhizas, succession, 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*. British Mycological Society Symposium. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido. pp. 129–162.

JASPER, D. A., L. K. ABBOTT, y A. D. ROBSON. 1991. The effect of soil disturbance on vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soils from different vegetation types. *New Phytologist*, 118:471–476.

JENNERSTEN, O. 1988. Pollination in *Dianthus deltoids* (Caryophyllaceae): effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conservation Biology*, 2:359–366.

JOHNSON, D., M. IJDO, D. R. GENNEY, I. C. ANDERSON e I. J. ALEXANDER. 2005. How do plants regulate the function, community structure, and diversity of mycorrhizal fungi? *Journal of Experimental Botany*, 56:1751–1760.

JOHNSON, N. C., D. TILMAN y D. WEDIN. 1992. Plant and soil controls on mycorrhizal fungal communities. *Ecology*, 73:2034–2042.

JOHNSON, N. C., J. H. GRAHAM y F. A. SMITH. 1997. Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytologist*, 135:575–586.

JOHNSON, N. C. y D. A. WEDIN. 1997. Soil carbon, nutrients, and mycorrhizae during conversion of dry tropical forest to grassland. *Ecological Applications*, 7:171–182

JONES, M. D. y S. E. SMITH. 2004. Exploring functional definitions of mycorrhizas: are mycorrhizas always mutualisms? *Canadian Journal of Botany*, 82:1089–1109.

KAREIVA, P. y M. MARVIER. 2007. Conservation for the people. *Scientific American*, 297:50–57.

KIERS, E. T., C. E. LOVELOCK, E. L. KRUEGER y E. A. HERRE. 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. 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. 1996. Ecophysiology of tropical tree seedlings. **En:** Mulkey, S. S., R. L. Chazdon y A. P. Smith (eds.). *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman and Hall, New York, pp. 559–596.

KITAJIMA, K. 2002. Do shade-tolerant tropical tree seedlings depend longer on seed reserves? Functional growth analysis of three Bignoniaceae species. *Functional Ecology*, 16:433–444.

KLIRONOMOS, J. N., J. McCUNE, M. HART y J. NEVILLE. 2000. The influence of arbuscular mycorrhizae on the relationship between plant diversity and productivity. *Ecology Letters*, 3:137–141.

KÖRNER, C. H. y J. DEMORAES. 1979. Water potential and diffusion resistance in alpine cushion plants on clear summer days. *Oecologia Plantarum*, 14:109–120.

LABORDE, J. 2004. Los habitantes. **En:** Guevara S., J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (eds.). *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*. Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea, Xalapa Veracruz. pp. 61–78.

LAMBERS, H. y H. POORTER. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research*, 23:188–261.

LAMBERS, H., F. S. CHAPIN III y T. L. PONS. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Nueva York, EU. 540 pp.

LANDIS, F. C., A. GARGAS y T. J. GIVNISH. 2004. Relationships among arbuscular mycorrhizal fungi, vascular plants and environmental conditions in oak savannas. *New Phytologist*, 164:493–504.

LAURANCE, W. F. 1999. Reflections on the tropical deforestation crisis. *Biological conservation*, 91:109–17.

LAURANCE, W. F. 2004. Forest-climate interactions in fragmented tropical landscapes. *Philosophical transactions of the royal society*, 359:345–352.

LAURANCE, W. F., D. PÉREZ-SALICRUP, P. DELAMÓNICA, P. M. FEARNSIDE, S. D'ANGELO, A. JEROZOLINSKI, L. POHL y T. E. LOVEJOY. 2001. Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. *Ecology*, 82:105–116.

LEACH, M. K. y T. J. GIVNISH. 1996. Ecological determinants of species loss in remnant prairies. *Science*, 273:1555–1558.

LECK, M. A., V. T. PARKER y R. L. SIMPSON. 2008. *Seedling ecology and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido. 514 pp.

LEIGH, J., HODGE A. y A. H. FITTER. 2009. Arbuscular mycorrhizal fungi can transfer substantial amounts of nitrogen to their host plant from organic material. *New Phytologist*, 181:199–207.

LEISHMAN, M. R. y M. WESTOBY. 1992. Classifying plants into groups on the basis of associations of individual traits-evidence from Australian semi-arid woodlands. *Journal of Ecology*, 80:417–424.

LEXIS 22, 1976. *Diccionario Enciclopédico Vox*. Bibliograf, España. Vol. 14, p. 3765.

LIENERT, J. 2004. Habitat fragmentation effects on fitness of plant populations - a review. *Journal for Nature Conservation*, 12:53–72.

LUNA, W. B. 2009. *Diversidad y potencial de inóculo de hongos micorrizógenos arbusculares en fragmentos de diferentes tamaños de selva alta perennifolia*. Tesis de licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 93 pp.

MACARTHUR, R. H. y E. O. WILSON. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey. 203 pp.

MALLOCH, D. W., K. A. PIROZYNSKI y P. H. RAVEN. 1980. Ecological and evolutionary significance of mycorrhizal symbioses in vascular plants (A review). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 77:2113–2118.

MANGAN, S. A., A. H. EOM, G. H. ADLER, J. B. YAVITT y E. A. HERRE. 2004. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi across a fragmented forest in Panama: insular spore communities differ from mainland communities. *Oecologia*, 141:687–700.

MARSCHENER, H. 1998. Role of root growth, arbuscular mycorrhiza, and root exudates for the efficiency in nutrient acquisition. *Field Crops Research*, 56:203–207.

MARTIN-DEL POZZO, A. L. 1997. Geología. **En:** González-Soriano S., R. Dirzo y R. C. Vogt (eds.). *Historia natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México–Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F. pp. 25–31.

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

MARTÍNEZ-RAMOS, M. y E. ÁLVAREZ-BUYLLA. 1995. Ecología de poblaciones de plantas de una selva húmeda de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 56: 121–153.

MARTÍNEZ-RAMOS, M., G. IBARRA-MANRÍQUEZ y J. MEAVE. 1997. *Pseudolmedia oxyphyllaria* (tomatillo). **En:** E. González-Soriano, R. Dirzo, R. C. Vogt (eds.). *Historia*

*Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México–Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F. pp. 138–143.

MASON, P. A., M. O. MUSOKO y F. T. LAST. 1992. Short-term changes in vesicular-arbuscular mycorrhizal spore populations in *Terminalia* plantations in Cameroon. **En:** Read, D. J., D. H. Lewis, A. H. Fitter y I. J. Alexander (eds.). *Mycorrhizas in ecosystems*. Wallingford: CAB International, Cambridge, Reino Unido. pp. 261–267.

MATTHIES, D., I. BRÄUER, W. MAIBOM y T. TSCHARNTKE. 2004. Population size and the risk of local extinction: empirical evidence from rare plants. *Oikos*, 105:481–488.

MCGILL, B. J., B. J. ENQUIST, E. WEIHER y M. WESTOBY. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21:178–185.

MERRYWEATHER, J. y A. H. FITTER. 1995a. Phosphorus and carbon budgets: mycorrhizal contribution in *Hyacinthoides non-scripta* (L.) Chouard ex Rothm. under natural conditions. *New Phytologist*, 129:619–627.

MERRYWEATHER J. y A. H. FITTER. 1995b. Arbuscular mycorrhiza and phosphorus as controlling factors in the life history of *Hyacinthoides non-scripta* (L.) Chouard ex Rothm. *New Phytologist*, 129:629–636.

MIRANDA, F. y E. HERNÁNDEZ X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 29:1–179.

MOKANY, K., R. J. RAISON y A. S. PROKUSHKIN. 2006. Critical analysis of root:shoot ratios in terrestrial biomes. *Global Change Biology*, 12:84–96.

MONTGOMERY, D. C. 1991. Diseño y análisis de experimentos. Grupo Editorial Iberoamérica, México, D. F., México, 589 pp.

MOSSE, B. 1973. Advances in the study of vesicular-arbuscular mycorrhiza. *Annual Review of Phytopathology*. 11:171–196.

MULLER-LANDAU, H. C. 2004. Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees. *Biotropica*, 36:20–32.

NEWSHAM, K. K., A. H. FITTER y A. R. WATKINSON. 1995. Arbuscular mycorrhiza protect an annual grass from root pathogenic fungi in the field. *Journal of Ecology*, 83:991–1000.

NIINEMETS, Ü. 2006. The controversy over traits conferring shade-tolerance in trees: ontogenic changes revisited. *Journal of Ecology*, 94:464–470.

OLIVERA, D. 2005. *Crecimiento de plántulas bajo diferentes condiciones de micorrización y sustrato, en una selva húmeda de Los Tuxtlas, Veracruz*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 53 pp.

OROZCO-SEGOVIA, A., C. VÁZQUEZ-YANES, R. COATES-ESTRADA y N. PÉREZ-NASSER. 1987. Ecophysiological characteristics of the seed of the tropical forest pioneer *Urera caracasana* (Urticaceae). *Tree Physiology*, 3:375–386.

OUBORG, N. J y R. VAN TREUREN. 1995. Variation in fitness related characters among small and large populations of *Salvia pratensis*. *Journal of Ecology*, 83:369–380.

PARNISKE, M. 2008. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nature Reviews: Microbiology*, 6:763–775.

PATTERSON, A. M. 2007. *Efecto de los hongos micorrizógenos arbusculares en la restauración de bordes de parches derivados de la selva tropical*. Tesis maestría (Maestría en Ciencias Biológicas), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 92 pp.

PEARSON, J. N. 1994. Phosphorus, soluble carbohydrates and the competition between two arbuscular mycorrhizal fungi colonizing subterranean clover. *New Phytologist*, 127:101–106.

PEARSON, J. N. y I. JAKOBSEN. 1993. The relative contribution of hyphae and roots to phosphorus uptake by arbuscular mycorrhizal plants, measured by dual labeling with phosphorus-32 and phosphorus-33. *New Phytologist*, 124:489–494.

PEARSON, J. N., L. K. ABBOTT y D. A. JASPER. 1993. Mediation of competition between two colonizing VA mycorrhizal fungi by the host plant. *New Phytologist*, 123:93–98.

PENNINGTON, T. D. y J. SARUKHÁN. 2005. *Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies*. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica, México, 3ª ed. 521 pp.

PEÑA-BECERRIL, J. C. 2005. *Efecto de los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en el crecimiento y supervivencia del plántulas de especies persistentes en el borde de una selva tropical húmeda*. Tesis maestría (Maestría en Ciencias Biológicas), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 80 pp.

PHILLIPS, J. M. y HAYMAN, D. S. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British Mycological Society*, 55:158–161.

PHILLIPS, O. L., Y. MALHI, N. HIGUCHI, W.F. LAURANCE, P. NUNEZ, R. VASQUEZ, S. LAURANCE, L. FERREIRA, M. STERN, S. BROWN y J. GRACE. 1998. Changes in the carbon balance of tropical forests: evidence from long-term plots. *Science*, 282:439–442.

PICONE, C. 2000. Diversity and abundance of arbuscular-mycorrhizal fungus spores in tropical forest and pasture. *Biotropica*, 32:734–750.

POORTER, H., C. REMKES y H. LAMBERS, 1990. Carbon and nitrogen economy of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant Physiology*, 94:621–627.

POORTER, H., C. A. D. M. VAN DE VIJVER, R. G. A. BOOT y H. LAMBERS. 1995. Growth and carbon economy of a fast-growing and a slow-growing grass species as dependent on nitrate supply. *Plant and Soil*, 171:217–227.

POORTER, H. y A. VAN DER WERF. 1998. Is inherent variation in RGR determined by LAR at low irradiance and by NAR at high irradiance? A review of herbaceous species. **En:** Lambers, H., H. Poorter y M.M.I. Van Vuuren (eds.). *Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences*. Backhuys Publishers, Leiden, Países Bajos. pp. 309–336.

POORTER, H. y O. NAGEL. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO<sub>2</sub>, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology*, 27:1191–1191.

POORTER, L. 2001. Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. *Functional Ecology*, 15:113–123.

POORTER, L., F. BONGERS, F. J. STERCK y H. WÖLL. 2005. Beyond the regeneration phase: differentiation of height-light trajectories among tropical tree species. *Journal of Ecology*, 93:256–267.

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 tropical húmeda: la influencia de las micorrizas arbusculares*. Tesis maestría (Maestría en Ciencias Biológicas), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 81 pp.

REDECKER, D. 2008. Glomeromycota. Arbuscular mycorrhizal fungi and their relative (s). Version 14 January 2008. <http://tolweb.org/Glomeromycota/28715/2008.01.14> **En:** The Tree of Life Web Project, <<http://tolweb.org/>>. Consultada el 29 de enero de 2011.

REICH, P. B., M. B. WALTERS y D. S. ELLSWORTH. 1992. Leaf lifespan in relation to leaf, plant and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*, 62:365–392.

REICH, P. B., M. B. WALTERS y D. S. ELLSWORTH. 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of National Academy of Sciences*, 94:13730–13734.

REICH, P. B., M. B. WALTERS, M. G. TJOELKER, D. VANDERKLEIN y C. BUSCHENA. 1998. Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentrations in nine boreal tree species differing in relative growth rate. *Functional Ecology*, 12:395–405.

REICH, P. B., I. J. WRIGHT, J. CAVENDER-BARES, J. M. CRAINE, J. OLEKSYN, M. WESTOBY y M. B. WALTERS. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 164:143–164.

REQUENA, N., E. PEREZ-SOLIS, C. AZCÓN-AGUILAR, P. JEFFRIES y J. M. BAREA. 2001. Management of indigenous plant-microbe symbioses aids restoration of desertified ecosystems. *Applied and Environmental Microbiology*, 67:495–498.

REYNOLDS, H. L. y D'ANTONIO, C. 1996. The ecological significance of plasticity in root weight ratio in response to nitrogen. Opinion. *Plant Soil*, 185:75–97.

RODRÍGUEZ-VELÁZQUEZ, J., MARTÍNEZ-RAMOS, M. y G. DYER. 1997. *Brosimum alicastrum*. **En:** E. González-Soriano, R. Dirzo, R. C. Vogt (eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México–Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F. pp. 97–100.

ROSALES-MÉNDEZ, M. (s.f.). Mezclas de forrajes: Uso de la diversidad forrajera tropical en sistemas agroforestales. *Conferencia electrónica de la FAO sobre "Agroforestería para la producción animal en Latinoamérica"*. **En:** <[www.fao.org/ag/aGa/AGAP/FRG/Agrofor1/Rosales9.htm](http://www.fao.org/ag/aGa/AGAP/FRG/Agrofor1/Rosales9.htm)>. Consultada el 29 de noviembre de 2010.

ROSS, J. P. y J. A. HARPER. 1970. Effect of *Endogone* mycorrhiza on soybean yield. *Phytopathology*, 60:1552–1556.

RUIZ-LOZANO, J. M., C. COLLADOS, J. M. BAREA y R. AZCÓN. 2001. Arbuscular mycorrhizal symbiosis can alleviate drought-induced nodule senescence in soybean plants. *New Phytologist*, 151:493–502.

RZEDOWSKI, J. 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa, México. 432 pp.

SACK, L. y P. J. GRUBB. 2002. The combined impacts of deep shade and drought on the growth and biomass allocation of shade-tolerant woody seedlings. *Oecologia*, 131:175–185.

SALDAÑA-ACOSTA, A. 2008. *Grupos funcionales y desempeño demográfico del renuevo de especies arbóreas de bosque mesófilo de montaña*. Tesis de doctorado (Ciencias). Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 124 pp.

SALDAÑA-ACOSTA A., J. A. MEAVE, H. PAZ, L. R. SÁNCHEZ-VELÁSQUEZ, J. L. VILLASEÑOR y M. MARTÍNEZ-RAMOS. 2008a. Variation of functional traits in trees from a biogeographically complex Mexican cloud forest. *Acta Oecologica*, 34:111–121.

SALDAÑA-ACOSTA, A., J. A. MEAVE y L. R. SÁNCHEZ-VELÁSQUEZ. 2008b. Seedling biomass allocation and vital rates of cloud forest tree species: responses to light in shade house conditions. **En:** *Grupos funcionales y desempeño demográfico del renuevo de especies arbóreas de bosque mesófilo de montaña*. Tesis de doctorado (Ciencias). Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. pp. 43–80.

SALISBURY, F. B. y C. W. ROSS. 1994. *Fisiología vegetal*. Grupo Editorial Iberoamérica, México, D.F. 758 pp.

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), Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, México, D.F. 86 pp.

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 (Posgrado en Ciencias Biológicas), Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, México, D.F. 133 pp.

SÁNCHEZ-GALLÉN, I. y P. GUADARRAMA. 2003. El papel de las asociaciones micorrízicas en el crecimiento y la competencia de plántulas. **En:** Álvarez- Sánchez, J. y E. Naranjo-García (Eds.). *Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México*. Instituto de Ecología A.C., Instituto de Biología y Facultad de Ciencias, UNAM. Xalapa, México. 316 pp.

SANDERS, I. R. 2002. Specificity in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. **En:** van der Heijden M. G. A. e I. R. Sanders (Eds.). *Mycorrhizal ecology*. Springer-Verlag, Nueva York. pp. 415–434.

SANDERS, I. R. y A. H. FITTER. 1992. The ecology and functioning of vesicular–arbuscular mycorrhizas in co-existing grassland species. *New Phytologist*, 120:525–533.

SANDERS, I. R. y R. T. KOIDE. 1994. Nutrient acquisition and community structure in co-occurring mycotrophic and non-mycotrophic old-field annuals. *Functional Ecology*, 8:77–84.

- SAUNDERS, D. A., R. J. HOBBS y C. R. MARGULES. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*, 5:18–32.
- SCHACHTMAN, D. P., R. J. REID y S. M. AYLING. 1998. Phosphorus uptake by plants: from soil to cell. *Plant Physiology*, 116:447–453.
- SCHÜBLER, A., D. SCHWARZOTT y C. WALKER. 2001. A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycological Research*, 105:1413–1421.
- SCHÜBLER, A. y C. WALKER. 2010. The *Glomeromycota*. A species list with new families and new genera. Gloucester, UK. 56 p. Versión corregida en febrero del 2011. **En:** [http://www.genetik.biologie.uni-muenchen.de/research/schuessler/publications/papers\\_schuessler/schuessler\\_walk\\_2010.pdf](http://www.genetik.biologie.uni-muenchen.de/research/schuessler/publications/papers_schuessler/schuessler_walk_2010.pdf)  
Consultada el 3 de mayo del 2012.
- SHULZE, E. D., E. BECK, K. MÜLLER-HOHENSTEIN. 2005. *Plant ecology*. Springer, Germany, 702 pp.
- SINHA, R. K. 2004. *Modern plant physiology*. CRC Press, Patna, India, 620 pp.
- SIQUEIRA, J. O., M. A. C. CARNEIRO, N. CURI, S. C. DA SILVA ROSADO y 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. E. y V. GIANINAZZI-PEARSON. 1988. Physiological interactions between symbionts in vesicular-arbuscular mycorrhizal plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 39:221–244.
- SMITH S. E. y D. J. READ. 1997. *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press, San Diego. 2a ed., 605 pp.
- SMITH, S. E. y D. J. READ. 2008. *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press, Reino Unido. 3ª ed., 787 pp.
- SMITH, S. E., F. A. SMITH e I. JAKOBSEN. 2003. Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plants irrespective of growth responses. *Plant Physiology*, 133:16–20.
- SOLOMON, E. P., L. R. BERG y B. W. MARTIN. 2001. *Biología*, Mc Graw-Hill, Interamericana, México. 5ª ed., 1237 pp.

- SON, C. L. y S. E. SMITH. 1988. Mycorrhizal growth responses: interactions between photon irradiance and phosphorus nutrition. *New Phytologist*, 108 :305–314.
- SOTO, M. y L. GAMA. 1997. Climas. **En:** González-Soriano E., R. Dirzo, R. C. Vogt (eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México–Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F. pp. 7–23.
- STATSOFT, Inc. 2001. *Statistica* (data analysis software system), version 6 <www.statsoft.com>.
- STEARNS, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Nueva York. 249 pp.
- STERCK, F. J., D. B. CLARK, D. A. CLARK y F. BONGERS. 1999. Light fluctuations, crown traits, and response delays for tree saplings in a Costa Rican lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 15:83–95.
- SWAMINATHAN, K. S. y B. C. VERMA. 1979. Responses of three crop species to vesicular arbuscular mycorrhizal infection on zinc-deficient Indian soils. *New Phytologist*, 82:481–487.
- TAIZ, L. y E. ZEIGER. 2002. *Plant Physiology*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, EU. 3<sup>a</sup> ed., 690 pp.
- TAKAHASHI, K., T. SEINO y T. KOHYAMA. 2001. Responses to canopy openings in architectural development of saplings in eight deciduous broad-leaved tree species. *Canadian Journal of Forest Research*, 31:1336–1347.
- THOMSON, B. D., A. D. ROBSON y L. K. ABBOTT. 1990. Mycorrhizas formed by *Gigaspora calospora* and *Glomus fasciculatum* on subterranean clover in relation to soluble carbohydrate concentrations in roots. *New Phytologist*, 114:217–226.
- TITLYANOVA A. A., I. P. ROMANOVA, N. P. KOSYKH y N. P. MYRONICHEVA-TOKAREVA. 1999. Pattern and process in above-ground and below-ground components of grassland ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, 10:307–320.
- VALLADARES, F., J. B. SKILLMAN y R.W. PEARCY. 2002. Convergence in light capture efficiencies among tropical forest understory plants with contrasting crown architectures. A case of morphological compensation. *American Journal of Botany*, 89:1275–1284.
- VAN DER HEIJDEN, M. G. A. 2002. Arbuscular mycorrhizal fungi as determinant of plant diversity: In search for underlying mechanisms and general principles. **En:** van der Heijden M. G. A. e I. R. Sanders (Eds.). *Mycorrhizal ecology*. Springer-Verlag, Nueva York. pp. 243–266.

VAN DER HEIJDEN, M. G. A. 2004. Arbuscular mycorrhizal fungi as support systems for seedling establishment in grassland. *Ecology Letters*, 7:293–303.

VAN DER HEIJDEN, M. G. A., T. BOLLER, A. WIEMKEN e I. R. SANDERS. 1998a. Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecology*, 79:2082–2091.

VAN DER HEIJDEN, M. G. A., J. N. KLIRONOMOS, M. URSIC, P. MOUTOGLIS, R. STREITWOLF-ENGEL, T. BOLLER, A. WIEMKEN e I. R. SANDERS. 1998b. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability, and productivity. *Nature*, 396:69–72.

VARMA, A. 2008. (Editor). *Mycorrhiza. State of the art, genetics and molecular biology, eco-function, biotechnology, eco-physiology, structure and systematics*. Springer-Verlag, Berlín. 3a ed.

VEGA-FRUTIS, M. 2003. *Crecimiento de plántulas de Verbesina virgata Cav. (Asteraceae) bajo condiciones diferenciales de micorrización*. Tesis de licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 53 pp.

VENEKLAAS, E. J. y L. POORTER. 1998. Growth and carbon partitioning of tropical tree seedlings in contrasting light environments. **En**: Lambers, H., H. Poorter y M. M. I. van Vuuren (Eds.). *Inherent variation in plant growth: physiological mechanisms and ecological consequences*. Backhuys Publishers, Leiden. pp. 337–362.

VIOLI, H. A., A. F. BARRIENTOS-PRIEGO, S. F. WRIGHT, E. ESCAMILLA-PRADO, J. B. MORTON, J. A. MENGE y C. J. LOVATT. 2008. Disturbance changes arbuscular mycorrhizal fungal phenology and soil glomalin concentrations but not fungal spore composition in montane rainforests in Veracruz and Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 254:276–290.

WALTERS, M.B. y P. B. REICH. 1999. Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: Do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? *New Phytologist*, 143:143–154.

WANG, B. y Y. L. QIU. 2006. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza*. 16:299–363.

WENDT, T. 1993. Composition, floristic affinities, and origins of the canopy tree flora of the Mexican Atlantic slope rain forest. **En**: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (Eds.). *Biological diversity of México: origins and distribution*. Oxford University Press, Nueva York. pp. 595–680.

WESTOBY, M., D. S. FALSTER, A. T. MOLES, P. A. VESK e I. J. WRIGHT. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33:125–159.

WILLIAMS-LINERA, G. 2000. Leaf demography and leaf traits of temperate-deciduous and tropical evergreen-broadleaved trees in a Mexican montane cloud forest. *Plant Ecology*, 149:233–244.

WILSON, J., K. INGLEBY, P. A. MASON, K. IBRAHIM y G. J. LAWSON. 1992. Long-term changes in vesicular-arbuscular mycorrhizal spore populations in *Terminalia* plantations in Côte d'Ivoire. **En:** Read D. J., D. H. Lewis, A. H. Fitter e I. J. Alexander (Eds.). *Mycorrhizas in ecosystems*. CAB International, Cambridge, Reino Unido. pp. 268–275.

WRIGHT, I. J., P. B. REICH, M. WESTOBY, D. D. ACKERLY, Z. BARUCH, F. BONGERS, J. CAVENDER-BARES, F. S. CHAPIN, J. H. C. CORNELISSEN, M. DIEMER, J. FLEXAS, E. GARNIER, P. K. GROOM, J. GULIAS, K. HIKOSAKA, B. B. LAMONT, T. LEE, W. LEE, C. LUSK, J. J. MIDGLEY, M-L. NAVAS, Ü. NIINEMETS, J. OLEKSYN, N. OSADA, H. POORTER, P. POOT, L. PRIOR, V. I. PYANKOV, C. ROUMET, S. C. THOMAS, M. G. TJOELKER, E. J. VNEKLAAS y R. VILLAR. 2004. The world-wide leaf economics spectrum. *Nature*, 428:821–827.

WRIGHT, I. J., P. B. REICH, J. H. C. CORNELISSEN, D. S. FALSTER, E. GARNIER, K. HIKOSAKA, B. B. LAMONT, W. LEE, J. OLEKSYN, N. OSADA, H. POORTER, R. VILLAR, D. I. WARTON y M. WESTOBY. 2005. Assessing the generality of global traits relationships. *New Phytologist*, 166:485–496.

WRIGHT, I. J., D. D. ACKERLY, F. BONGERS, K. L. HARMS, G. IBARRA-MANRÍQUEZ, M. MARTÍNEZ-RAMOS, S. MAZER, H. C. MULLER-LANDAU, H. PAZ, N. C. A. PITMAN, L. POORTER, M. R. SILMAN, C. F. VRIESENDORP, C. O. WEBB, M. WESTOBY y S. J. WRIGHT. 2006. Relationships among ecologically-important dimensions of plant trait variation in seven Neotropical forests. *Annals of Botany*, 99:1003–1015.

ZANGARO, W., V. L. R. BONONI y S. B. TRUFEN. 2000. Mycorrhizal dependency, inoculum potential and habitat preference of native woody species in South Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 16:603–622.

ZANGARO, W., S. M. A. NISIZAKI, J. C. B. DOMINGOS y E. M. NAKANO. 2003. Mycorrhizal response and successional status in 80 woody species from south Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 19:315–324.

ZANGARO, W., F. R. NISHIDATE, F. R. S. CAMARGO, G. G. ROMAGNOLI y V. VANDRESSEN. 2005. Relationships among arbuscular mycorrhizas, root morphology and seedling growth of tropical native woody species in southern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 21:529–540.