

COLEGIO DE POSTGRADUADOS

**INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS
AGRÍCOLAS**

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO EN CIENCIAS FORESTALES

**Especies tropicales inoculadas con HMA en condiciones de
anegamiento artificial con fines de restauración forestal de zonas
temporalmente inundadas**

MARCO DANIEL RIVAS SAAVEDRA

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL

PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MEXICO

2016

La presente tesis titulada: “**Especies tropicales inoculadas con HMA en condiciones de anegamiento artificial con fines de restauración forestal de zonas temporalmente inundadas**”, realizada por el alumno: **Marco Daniel Rivas Saavedra** bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS
POSTGRADO EN CIENCIAS FORESTALES

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERA



DRA. F. OFELIA PLASCENCIA ESCALANTE

ASESORA



DRA. ROSALVA GARCÍA SÁNCHEZ

ASESORA



DRA. MARÍA DE LAS NIEVES RODRÍGUEZ MENDOZA

ASESOR



DR. MARCOS JIMENEZ CASAS

Montecillo, Texcoco, Estado de México, Noviembre de 2016

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (**CONACyT**), por la beca otorgada para la realización de la presente investigación.

Al Colegio de Postgraduados por las facilidades proporcionadas para realizar mis estudios de Maestría.

A la Dra. F. Ofelia Plascencia Escalante por haberme guiado en este largo camino, que duró la Maestría por sus consejos y su amistad.

A la Dra. María de las Nieves quien con sus acertados consejos y sus clases me brindo una visión diferente para entender los procesos de nutrición en plantas.

A la Dra. Rosalva García quien fue la guía de mis primeros pasos en el camino de contribuir al desarrollo de la ciencia en México y entender de mejor manera los procesos simbióticos.

Al Dr. Marcos Jiménez Casas por ser un gran amigo y apoyar a los estudiantes al 100% para usted mi más sincero respeto y admiración.

A la M. en C. Alicia Franco por su apoyo en la fase de laboratorio.

Al M. en C. Santos Carvallar Hernández por la ayuda en la identificación de morfotipos.

Al INIFAP campus experimental "El Palmar" por darnos las facilidades necesarias al comienzo de este trabajo.

A todos los compañeros del Posgrado en Ciencias Forestales con los cuales compartí muchas experiencias.

DEDICATORIA

A toda la hermosa familia que Dios me dio

A Vianey Gutiérrez Serrano, gracias por tu cariño, paciencia pero sobre todo tu AMOR sin tu ayuda hubiera sido imposible la conclusión de este trabajo.

A mi chiquitín Eduardo Rivas, hijo eres lo más hermoso que me ha sucedido en la vida, tu rebasaras por mucho a tus papis TE AMO.

A mis Padres Mario Rivas y Laura Saavedra que me dieron la vida, los admiro y los amo, en las buenas y en las malas siempre juntos.

A mi hermano Omar Rivas, que aunque no apoyo mucho en la investigación, cada día me regala muchas risas y buenas experiencias, gracias a ti, es todo esto.

A mi hermana la profesora Belén Paola Rivas, gracias por todos los momentos felices que nos brindas a todos día con día. Ahora a mirar el siguiente objetivo hermanita.

A mis abuelos Maternos y Paternos que ahora ya son unos ángeles que nos cuidan desde arriba en especial a mi abuelita Carlota Abarca te extraño Abue.

Y a todos los integrantes de mi familia en especial a Joel, Verónica, Claudia, Tía Normis, Tío Víctor, Perla, Ricardo, Irvin, Alfredo, Rafael, Pakito y Mayra. A todos los que me faltan gracias por todas las experiencias buenas y malas que hemos compartido

CONTENIDO

1. Introducción.....	1
2. Hipótesis	3
3. Objetivos.....	3
3.1. Objetivo general.....	3
3.2. Objetivos específicos	3
4. Revisión de literatura.....	5
4.1. Alcances de la restauración ecológica	5
4.2. Restauración ecológica en suelos con anegamiento temporal.....	6
4.3. Efectos fisiológicos en plantas anegadas	8
4.4. Mecanismos de tolerancia a la anegación.....	9
4.5. Especies forestales tolerantes al anegamiento	10
4.6. Descripción botánica de las especies en estudio.....	10
4.6.1. <i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.)	10
4.6.2. <i>Tabebuia donnell-smithii</i> (Rose.)	12
4.7. Importancia de la simbiosis micorrízica en la restauración de suelos inundados.....	14
5. Materiales y métodos.....	16
5.1. Experimento 1: Efecto de los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) en el desarrollo de <i>T. rosea</i> y <i>T. donnell-smithii</i> bajo condiciones de invernadero.	16
5.1.1. Obtención de plántulas de <i>Tabebuia</i>	16
5.1.2. Colecta del inóculo	16
5.1.3. Identificación de morfotipos.....	17
5.1.4. Sustratos y contenedores empleados	17
5.1.5. Inoculación	17
5.1.6. Mantenimiento y labores culturales.....	18

5.1.7.	Diseño experimental	18
5.1.8.	Registro de altura y tasa de crecimiento relativo (TCR)	19
5.1.9.	Biomasa aérea y radicular.....	20
5.1.10.	Contenido nutrimental foliar	21
5.1.11.	Porcentaje de colonización micorrízica.....	21
5.1.12.	Análisis estadístico	23
5.2.	Experimento 2: <i>Tabebuia rosea</i> inoculada con hongos micorrízicos arbusculares creciendo en condiciones de anegamiento.....	24
5.2.1.	Diseño experimental.....	25
5.2.2.	Variables evaluadas.....	26
5.2.3.	Conductividad hidráulica de la raíz.....	26
5.2.4.	Medición de clorofila	27
5.2.5.	Análisis estadístico.....	27
6.	Resultados y Discusión.....	28
6.1.	Efecto de los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) en el desarrollo de <i>T. rosea</i> y <i>T. donnell-smithii</i> bajo condiciones de invernadero.	28
6.1.2.	Área foliar y volumen radicular	39
6.1.3.	Biomasa aérea y radicular	42
6.1.4.	Evaluación nutrimental foliar.....	47
6.1.5.	Porcentaje de colonización micorrízica.....	51
6.2.	Experimento 2: <i>Tabebuia rosea</i> inoculada con hongos micorrízicos arbusculares bajo estrés hídrico por anegamiento artificial.....	57
6.2.1.	Variables de crecimiento.....	57
6.2.2.	Biomasa aérea y radicular en <i>Tabebuia rosea</i> bajo condiciones de anegamiento	65
6.2.3.	Contenido de clorofila, contenido nutrimental y conductividad hidráulica	70

6.2.4. Colonización micorrízica	75
7. Conclusiones.....	82
7.1. Experimento 1	82
7.2. Experimento 2.....	83
8. Perspectivas	84
9. Literatura citada.....	85
10. Anexos.....	97

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Simulación de anegamiento en vivero por porcentaje de severidad (75, 50 y 25%). Cada porcentaje de severidad con una duración de 15 días (45 días totales en anegamiento), y fase de recuperación con una duración de 30 días (dividido en dos periodos de 15 días)..... 24
- Figura 2. Tasa de crecimiento relativo para *Tabebuia* en los diferentes tratamientos M (micorrizado), SM (sin micorriza), MS (micorrizado con fertilizante) y F (sin micorriza con fertilizante) (promedio \pm EE). La comparación de medias es dentro de cada especie arbórea. Valores con la misma letra no son significativamente diferentes (Tukey, 0.05). 32
- Figura 3. Tasa de crecimiento relativo (TCR) en altura, para a) *T. rosea* y b) *T. donnell-smithii* en los tres periodos de medición mensual, M= micorrizado, SM= sin micorriza, MF= micorrizado y fertilizado y F= fertilizado. 34
- Figura 4. Porcentaje de colonización en *T. rosea* y *T. donnell-smithii* después de doce semanas de tratamiento, letras diferentes entre columnas son estadísticamente diferentes ($p \geq 0.05$). M (micorrizado) y MF (micorrizado con fertilización)..... 53
- Figura 5. Tasa de crecimiento acumulado (TCA) en diámetro en condiciones de anegamiento (evaluaciones quincenales a diferente severidad) y periodo de recuperación. M (micorrizado), SM (sin micorriza), MF (micorrizado con fertilización) y F (fertilizado). Letras diferentes sobre la columna indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$). 64
- Figura 6. Evaluación de las unidades SPAD en condiciones de anegamiento (75%, 50% y 25%) y recuperación. M (micorrizado), SM (sin micorriza), MF (micorrizado con fertilización) y F (fertilizado). Letras diferentes sobre la columna para cada periodo indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$). 71
- Figura 7. Conductividad hidráulica de la raíz en plantas de *T. rosea* creciendo en tres severidades de anegamiento (75, 50 y 25%) así como un periodo de recuperación (15 y 30 días). Promedios \pm error estándar (n=6). M (micorrizado), SM (sin micorriza), MF (micorrizado con fertilizante) y F (fertilizado). 74
- Figura 8. Colonización micorrízica en las plantas de *T. rosea* antes del anegamiento (TI) y en anegamiento (75, 50 y 25%), así como en el periodo de recuperación (15 y 30 días).

M (micorrizado), SM (sin micorriza), MF (micorrizado con fertilización) y F (fertilizado)..... 78

Figura 9. Colonización micorrízica por estructuras para *T. rosea* en cada severidad de anegamiento (75%, 50% y 25%) así como en la fase de recuperación (15 y 30 días). TI (colonización inicial), Micorrizada (M) y Micorrizada Fertilizada (MF). 79

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Diseño de los tratamientos en <i>T. rosea</i> creciendo en condiciones de invernadero por doce semanas.	18
Cuadro 2. Diseño de los tratamientos para en <i>T. donnell-smithii</i> creciendo en condiciones de invernadero por doce semanas.	19
Cuadro 3. Diseño de los tratamientos en <i>Tabebuia rosea</i> bajo condiciones de anegamiento y recuperación.	25
Cuadro 4. Análisis de la varianza para <i>Tabebuia rosea</i> después de doce semanas de crecimiento en condiciones de invernadero.	28
Cuadro 5. Análisis de la varianza en <i>Tabebuia donnell-smithii</i> después de doce semanas de crecimiento en condiciones de invernadero.	29
Cuadro 6. Altura promedio (cm), de <i>Tabebuia rosea</i> y <i>Tabebuia donnell-smithii</i> , en diferentes periodos de medición después de ser inoculados y fertilizados en condiciones de invernadero.	30
Cuadro 7. Análisis de la varianza de la TCR evaluada por mes en <i>T. rosea</i> y <i>T. donnell-smithii</i> en condiciones de invernadero.	33
Cuadro 8. Comparación de medias del diámetro (cm) en <i>T. rosea</i> y <i>T. donnell-smithii</i> al finalizar las doce semanas de crecimiento en condiciones de invernadero.	37
Cuadro 9. Número de hojas promedio en cada especie tropical al finalizar las doce semanas de tratamiento en condiciones de invernadero.	38
Cuadro 10. Comparación de medias en el área foliar (cm ²) de las dos especies de <i>Tabebuia</i> después de doce semanas de crecimiento en invernadero.	40
Cuadro 11. Comparación de medias del volumen radicular (cm ³) en ambas especies de <i>Tabebuia</i> después de finalizado el periodo de doce semanas de crecimiento en invernadero.	41
Cuadro 12. Análisis de la varianza en plantas de <i>Tabebuia rosea</i> , a las doce semanas de haberse inoculado.	43
Cuadro 13. Análisis de la varianza en biomasa en <i>T. donnell-smithii</i> después de doce semanas de inoculación.	43

Cuadro. 14. Biomasa fraccionada (g) en <i>T. rosea</i> después de doce semanas de tratamiento.	44
Cuadro 15. Biomasa fraccionada (g) en <i>T. donnell-smithii</i> después de doce semanas de tratamiento.....	45
Cuadro 16. Análisis de varianza para concentración nutrimental en hojas de <i>T. rosea</i> desarrollada en invernadero.	47
Cuadro 17. Valores promedio del análisis foliar de los cuatro tratamientos en <i>T. rosea</i> después de doce semanas de crecimiento en invernadero.....	48
Cuadro 18. Análisis de la varianza para concentración nutrimental en hoja en <i>T. donnell-</i> <i>smithii</i> después de doce semanas de crecimiento en invernadero.....	48
Cuadro 19. Valores promedio del análisis foliar de los cuatro tratamientos en <i>T. rosea</i> después de doce semanas de crecimiento en invernadero.....	49
Cuadro 20. Morfotipos encontrados en colecta de suelo en <i>Tabebuia rosea</i>	52
Cuadro 21. Análisis de la varianza de la colonización micorrizica total en <i>T. rosea</i> y <i>T.</i> <i>donnell-smithii</i> después de doce semanas de crecimiento.	52
Cuadro 22. Análisis de la varianza en la colonización de vesículas, hifas y arbusculos en <i>T.</i> <i>rosea</i> y <i>T. donnell-smithii</i> después de doce semanas de crecimiento.	55
Cuadro 23. Porcentaje de colonización fraccionada en <i>T. rosea</i> y <i>T. donnell-smithii</i> al finalizar las doce semanas de crecimiento en condiciones de invernadero.....	56
Cuadro 24. Valores de P (≤ 0.05) del ANOVA para las variables evaluadas en los tratamientos en plantas de <i>T. rosea</i> . En tres periodos de anegamiento con diferente severidad (75%, 50% y 25%) y dos periodos de recuperación sin anegamiento.	58
Cuadro 25. Valores promedio para las variables evaluadas en los tratamientos en plantas de <i>T. rosea</i> , en tres periodos de anegamiento con diferente severidad (75%, 50% y 25%) y dos periodos de recuperación (sin anegamiento).	60
Cuadro 26. Valores promedio del análisis foliar de <i>Tabebuia rosea</i> , para N, P, K, Ca y Mg después de cada fase de anegamiento (75%, 50% y 25%). Cada fase tuvo una duración de 15 días.....	72
Cuadro 27. Valores promedio del análisis foliar de <i>Tabebuia rosea</i> , para N, P, K, Ca y Mg después del periodo de recuperación (30 días dividida en dos periodos de 15 días). ...	73

ESPECIES TROPICALES INOCULADAS CON HMA EN CONDICIONES DE ANEGAMIENTO ARTIFICIAL CON FINES DE RESTAURACIÓN FORESTAL DE ZONAS TEMPORALMENTE INUNDADAS.

Marco Daniel Rivas Saavedra, MC.

Colegio de Posgraduados, 2016

RESUMEN

La presente investigación consistió en determinar la eficiencia de la micorrización en *Tabebuia rosea* y *Tabebuia donnell-smithii* bajo condiciones de anegamiento artificial. Se evaluaron cuatro tratamientos bajo un diseño de bloques completamente al azar: micorrizado (**M**), sin micorriza (**SM**), micorrizado y fertilizado (**MF**) y fertilizado (**F**). Para llevar a cabo este estudio se dividió la investigación en dos fases: en la primera se evaluó el efecto de los HMA en el crecimiento de las plantas de ambas especies por un periodo de doce semanas en condiciones de invernadero. En la segunda se evaluó la respuesta de plantas de *Tabebuia rosea* bajo tres severidades de anegamiento. Cada nivel de anegamiento tuvo una duración de 15 días y finalmente un periodo de recuperación de 30 días.

Para la primera fase, la inoculación incrementó el crecimiento de las plantas en altura, diámetro, número de hojas y biomasa seca, respecto a las no inoculadas. Entre las plantas inoculadas, el porcentaje de colonización micorrízica osciló entre 32-39%. El contenido de N, P, K, Ca y Mg fue mayor en las plantas micorrizadas. El crecimiento de las plantas de *T. rosea* fue superior con el tratamiento **MF** y para *T. donnell-smithii* con el tratamiento **M**.

En la fase dos, el tratamiento **MF** mostró valores mayores en: altura, diámetro, número de hojas, biomasa, contenido nutrimental foliar. Por lo que se concluye que la micorriza y fertilización si favorece el crecimiento en *T. rosea* y *T. donnell-smithii* y puede proveer una ventaja sobre las plantas no micorrizadas en variables morfológicas y fisiológicas aún bajo condiciones de anegamiento.

Palabras clave: Tabebuia, HMA, Nutrición, anegación

TROPICAL SPECIES INOCULATED WITH AMF UNDER ARTIFICIAL WATERLOGGING CONDITIONS FOR RESTORING FOREST OF TEMPORARILY FLOODED AREAS.

Marco Daniel Rivas Saavedra, MC.

Colegio de Posgraduados, 2016

ABSTRACT

The present research was to determine the mycorrhizae efficiency in *Tabebuia rosea* and *Tabebuia donnell-smithii* under artificial waterlogging. Four treatments under a randomized design block were evaluated: mycorrhizal (**M**) without mycorrhizal (**SM**), mycorrhizal and fertilized (**MF**) and fertilized (**F**). To carry out this research, it was divided into two phases: during the first phase the effect of AMF on plants growth of both species was measured under greenhouse conditions, for twelve weeks period. For the second phase, the growth response of *Tabebuia rosea* under three waterlogging severities was evaluated. Each level of waterlogging lasted 15 days and finally a recovery period of 30 days.

For the first phase, the inoculation increased the plant growth in height, diameter, number of leaves and dry biomass, compared to non-inoculated. Among inoculated plants, the mycorrhizal colonization percentage ranged between 32-39%. The content of N, P, K, Ca and Mg were higher in mycorrhizal plants. *T. rosea* had higher values in growth with **MF** and for *T. donnell-smithii* with **M**.

In phase two, the **MF** treatment showed better values in height, diameter, number of leaves, biomass, leaf nutrient content. We conclude that the mycorrhizal and fertilization favors the growth of *T. rosea* and *T. donnell-smithii* and can provide an advantage on morphological and physiological variables over non-mycorrhizal plants even under waterlogging conditions.

Key words: Tabebuia, AMF, Nutrition, waterlogging

1. Introducción

Las condiciones actuales de cambio climático han propiciado que los patrones de precipitación se modifiquen, disminuyendo o incrementando según la región. Debido a estos cambios las especies vegetales han desarrollado mecanismos de adaptación para continuar con su crecimiento óptimo. Las condiciones de anegamiento son de mayor severidad en los bosques tropicales en México, ya que en la temporada de lluvias (julio, agosto y septiembre) se tienen periodos de mayor precipitación pluvial, por ejemplo en los estados de Veracruz y Tabasco. Regiones donde se distribuye de manera natural *Tabebuia rosea* y *Tabebuia donnell-smithii*, especies de relevante importancia para la fabricación de muebles, uso forrajero, insecticida así como medicinal. Estas especies presentan alto grado de adaptabilidad a condiciones de anegamiento, desarrollando diversos mecanismos para la tolerancia o evasión del estrés. Algunas de las adaptaciones morfológicas que presentan es la emergencia de raíces adventicias, formación de aerénquima etc. Por lo que estas especies son candidatas a ser usadas con fines de restaurar áreas de alto índice pluvial (Gil *et al.*, 2010).

El género *Tabebuia* forma una asociación mutualista con los hongos micorrizógenos arbusculares los cuales ayudan a potencializar el correcto desarrollo de dicha especie; existe vasta información que nos indica el desempeño de esta simbiosis y como ayuda a su hospedante en el crecimiento (Parniske, 2008) sin embargo existen muy pocos trabajos que describan que sucede con la simbiosis en condiciones de anegamiento.

Dado lo anterior la presente investigación aporta datos relevantes en cuanto al desempeño de la asociación micorrízica en condiciones de anegamiento, en la cual se analiza en una primera fase la micorrización y el crecimiento en plantas de *T. rosea* y *T. donnell-smithii*

inoculadas con un consorcio proveniente del campus experimental “El Palmar” del Instituto de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP); y en la segunda fase el efecto del anegamiento en la supervivencia, crecimiento y funcionamiento de la asociación micorrízica en plantas de *T. rosea*.

2. Hipótesis

2.1. Plantas micorrizadas de *T. rosea* y *T. donnell-smithii* no presentarán crecimientos diferentes a las plantas no inoculadas y fertilizadas únicamente.

2.2. El efecto de la micorrización y nutrición bajo condiciones de anegamiento no favorecerá el crecimiento en *T. rosea*.

2.3. La conductividad hidráulica, el contenido de clorofila (Unidades SPAD) no se verá afectada por las condiciones de anegamiento en las plantas micorrizadas y fertilizadas.

2.4. La colonización micorrízica no se verá afectada por las severidades de anegamiento y periodos de recuperación.

3. Objetivos

3.1. Objetivo general

Evaluar el efecto de los hongos micorrízicos arbusculares y la aplicación de fertilizante en el crecimiento y respuesta fisiológica de plántulas de *Tabebuia* en condiciones de invernadero y anegación artificial.

3.2. Objetivos específicos

1. Evaluar el efecto de la asociación de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) en el crecimiento de *Tabebuia rosea* y *Tabebuia donnell-smithii* en condiciones de invernadero.

2. Medir el efecto del consorcio micorrízico y la fertilización en el crecimiento y acumulación de biomasa de *T. rosea* bajo tres severidades de anegamiento y un periodo de recuperación.

3. Registrar los cambios en conductividad hidráulica de la raíz y contenido de clorofila durante el periodo de anegamiento y en la fase de recuperación.

4. Contrastar la colonización micorrízica durante las diferentes severidades de anegación y periodo de recuperación en *T. rosea*.

4. Revisión de literatura

4.1. Alcances de la restauración ecológica

La ecología de la restauración es la ciencia que aporta los conceptos, modelos, metodologías y herramientas para restaurar sistemas alterados o degradados. Dentro de esta ciencia, su aplicación práctica es conocida como restauración ecológica que se define como el proceso de asistencia para el restablecimiento de un ecosistema que ha sido degradado, dañado o destruido (Uprety *et al.*, 2012a).

A pesar de esta separación, existe una retroalimentación entre ambas de donde emerge conocimiento sobre la forma de recuperación de los ecosistemas (Alexyer *et al.*, 2011).

Cuando se quiere restaurar un ecosistema en particular se pueden presentar dos situaciones la resistencia y la resiliencia que permitirán soportar el estrés causado por circunstancias adversas. Sin embargo la fuerte presión que reciben los ecosistemas debido al cambio climático y al estrés antrópico hace sobrepasar sus propios umbrales y por lo tanto ya no pueden recuperarse (Schultz *et al.*, 2012).

En los ecosistemas que ya no pueden recuperarse por sí solos, se recomienda ejercer un tipo de intervención sobre estos que va desde reparar los procesos, la productividad o los servicios de un ecosistema (rehabilitación) hasta re-establecer un ecosistema sobre terrenos degradados como una medida de mitigación (Balaguer *et al.*, 2014; Schultz *et al.*, 2012).

Si el ecosistema es restaurado no necesariamente recuperará su estado previo a la perturbación debido a limitaciones bióticas y abióticas. Es por esto que un diagnóstico sobre las limitaciones que afectan el sitio y los umbrales que ha cruzado sirve para diseñar una estrategia para recuperar los atributos del ecosistema, considerando también las necesidades de la sociedad (Aerts y Honnay, 2011).

4.2. Restauración ecológica en suelos con anegamiento temporal

Un anegamiento es la ocupación por parte del agua en zonas que habitualmente están libres de esta, el principal problema desde el punto de vista ecológico es el bajo desarrollo de la vegetación en dicha condición (Visser, 2003).

Generalmente las zonas tropicales presentan condiciones de anegamiento temporal ya que se tienen suelos hidromórficos que indican la presencia de un nivel freático elevado o una capa impermeable cercana a la superficie lo cual da como resultado inundaciones naturales o artificiales del suelo durante periodos cortos o prolongados (Miro y Ismail, 2013).

En las regiones tropicales el suelo constituye uno de los sitios más dinámicos en las interacciones biológicas de la naturaleza, las propiedades del suelo tanto las físicas como las químicas influyen en los organismos que interactúan en este (Du *et al.*, 2012). Estas características son diferentes entre un suelo seco y un suelo inundado. En este último, las relaciones e interacciones microbianas se realizan en ausencia de oxígeno, con acumulación de metano y CO₂ y en general los microorganismos se deben adaptar a los diferentes cambios químicos que se suscitan bajo esta condición (Unger *et al.*, 2009).

En un suelo en condición aeróbica permite el desarrollo de una gran variedad de microorganismos cuyo funcionamiento fisiológico y bioquímico va a ser diferente de aquellos que se desarrollan bajo condiciones anaeróbicas (Lehto y Zwiazek, 2011; Sairam *et al.*, 2008).

Por lo tanto un suelo inundable es aquel que puede mantener un grado de sobresaturación durante un largo periodo de tiempo como para generar condiciones de reducción microbiológica (los microorganismos participan en la transferencia de electrones) (Irfan *et al.*, 2010).

Cuando el suelo está inundado (condiciones anaeróbicas), los microorganismos usan el O₂ libre para sobrevivir y su concentración se reduce alrededor de dos días después del anegamiento (Garthwaite *et al.*, 2008). Mientras más pasa el suelo inundado, menor es la cantidad de O₂ y mientras mayor sea la lámina de agua, menor será la cantidad de O₂ que se puede mover desde la atmósfera al suelo (Balakhnina *et al.*, 2009).

En un suelo bajo condiciones de anegamiento se llevan a cabo diversos procesos microbiológicos y químicos que producen cambios sustanciales en las características físicas, químicas y electroquímicas del mismo y dependen del tipo y naturaleza de la materia orgánica, microbiología y naturaleza del suelo (Wright *et al.*, 2015).

En los suelos sumergidos, los cambios electroquímicos principales que influyen en la química y fertilidad del suelo son: disminución en el potencial redox o la reducción del suelo, aumento del pH en los suelos ácidos y disminución del pH en suelos alcalinos, incremento en la conductividad, fuerza iónica de la solución del suelo y los equilibrios iónicos influyen en las reacciones de absorción-adsorción y la disponibilidad nutrimental (Kato-Noguchi *et al.*, 2011; Muramatsu *et al.*, 2008).

La restauración de un suelo en condiciones de anegamiento es difícil, ya que las diversas especies vegetales tienen que tolerar estas condiciones y desarrollar adaptaciones que permitan la supervivencia (Glenz *et al.*, 2006; Kolb y Joly, 2009a).

4.3. Efectos fisiológicos en plantas anegadas

El encharcamiento del suelo no origina cambios en el potencial hídrico de las plantas, en consecuencia no produce un estrés primario de potencial hídrico y solo se ve afectada la planta a través de un estrés secundario inducido por el exceso de agua (Liu *et al.*, 2014).

El primer efecto secundario de la anegación es la pérdida de nutrientes minerales y metabolitos intermedios por lavado de las raíces (Peña-Fronteras *et al.*, 2009). Un segundo estrés tiene lugar al generarse en las raíces una falta de oxígeno, poco soluble y difusible en el agua (hipoxia e incluso anoxia), exceso de CO₂ y sobre producción de etileno. Substancias tóxicas como etanol, acetaldehído y compuestos cianógenos son también consecuencia del encharcamiento en las raíces (Ciotti *et al.*, 2014).

Las inundaciones frecuentes conducen a desarrollar un metabolismo anaeróbico, en el que la fuente energética ATP se genera en procesos glicolíticos principalmente fermentación etanólica y láctica, con niveles altos de alcohol deshidrogenasa y la producción de etanol, muy tóxico para las plantas, que en las especies más tolerantes queda muy reducida (Glenz *et al.*, 2006; Liu *et al.*, 2013). La deficiencia de oxígeno origina una disminución en el potencial de óxido-reducción en las células, disminuye la tasa de respiración aeróbica y afecta el potencial de membrana (Khanam, 2010). El daño más evidente se ejerce sobre la respiración, resultando en la acumulación de piruvato, lactato y etanol, mientras que bajan los niveles de catalasa y peroxidasa (Conner *et al.*, 2014).

La anegación provoca alteraciones en la absorción y utilización de los iones minerales por las plantas. Las condiciones de hipoxia dificultan la absorción activa de nutrientes minerales por las raíces (Wright *et al.*, 2015).

El primer síntoma de daños por anegación es un cierre estomático. Con el cierre de estomas, la absorción pasiva de agua por la planta disminuye, disminución a la que se

añade la de la absorción activa por falta de oxígeno en el córtex radicular (Jackson *et al.*, 2008). Así mismo el movimiento del agua a distancia, vía xilema, mayoritariamente por el flujo de masas también decrece (Conner *et al.*, 2014). El descenso de la transpiración conlleva un marchitamiento de las hojas y una senescencia precoz que acaba en su caída (Jackson *et al.*, 2008).

4.4. Mecanismos de tolerancia a la anegación

Los efectos de la saturación de agua en el suelo depende de diversos factores se sabe que las Angiospermas son más tolerantes que las Gimnospermas, algunos de los factores que influyen son la edad de la planta, la duración de la acción, la periodicidad de la acción, y la época del año, siendo mayor la sensibilidad de las plantas durante el periodo vegetativo. Ninguna planta superior puede sobrevivir varias semanas sin tener acceso al oxígeno molecular (Jackson *et al.*, 2008; Voesenek y Bailey-Serres, 2013).

Después del ajuste metabólico, la planta genera cambios fisiológicos internos para sobrevivir bajo largos periodos de hipoxia, ya que las plantas tienen que suministrar oxígeno a los órganos sumergidos en el agua. Algunos mecanismos de tolerancia son: a) formación de lenticelas, b) aumento del número de raíces finas c) formación de aérenquima y d) neumatóforos (De la Cruz *et al.*, 2012).

4.5. Especies forestales tolerantes al anegamiento

Existen diversos estudios en especies forestales que son tolerantes a anegamiento prolongada o temporal tanto en coníferas como frondosas (Gil *et al.*, 2010).

Entre las especies tolerantes se puede mencionar: *Dendranthema spp*, *Hordeum marinum*, *Avicennia marina*, *Picea mariana*, *Larix laricina*, *Pinus halepensis*, *Cedrus libani*, *Pinus radiata*, *Pinus serótina*, *Pinus densiflora*, *Populus deltoide*, *Genipa americana*, *Hymenea courbaril* *Corisia speciosa*, *Tabebuia cassinoides*, *Tabebuia crysanta*, *Tabebuia rosea* y *Tabebuia donnell-smithii* (Huber *et al.*, 2009; Kolb y Joly, 2009a; Pezeshki, 2001).

Por lo tanto, la tolerancia a la anegamiento puede ser común entre las especies que experimentan inundaciones frecuentes en su hábitat natural (Pardos, 2004).

4.6. Descripción botánica de las especies en estudio

4.6.1. *Tabebuia rosea* (Bertol.)

Es una especie cuya madera de buena calidad y valor lo hace muy importante en América Central. En América del Sur la madera y corteza de *T. rosea*, junto con otras especies de *Tabebuia*, son usadas en número de formulaciones medicinales que se promueven como agentes anti cáncer, anti hongos y antiviral (Corcobado *et al.*, 2014).

Es utilizada eficientemente en plantaciones, se utiliza en sistemas de silvopastoriles, linderos, como sombra y ornamental. Además tiene un alto potencial para uso en proyectos de restauración ecológica. *T. rosea* es nativa de México, América Central y el norte de Sur América (Brasil, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela), Crece en una variedad de hábitats, con tendencia a dominar en bosque húmedo bajo, bosque de galería y áreas con inundaciones estacionales (Plath *et al.*, 2012).

Nombres comunes:

México: Campeche: rosa morada; Chiapas: macuelis de abajo (Zona Lacyona), palo blanco, macuilis, maculís, maculishuate, tural, yaxte (Tojolobaj); Guerrero: roble, roble blanco, santanicua; Jalisco: amapa, rosa morada; Nayarit: amapa, amapola rosa; Oaxaca: li-ma-ña (Chimanteco), macuil (Costa), roble, roble blanco, roble prieto (Norte); Puebla: palo de rosa (Norte); Quintana Roo: rosa morada; San Luis Potosí: cacahua, cul (Huasteco), icotl (Sureste), nocoque, palo de rosa, roble, roble blanco, roble de San Luis; Sinaloa: amapola, palo yugo, primavera; Tabasco: macuilís, maculís; Tamaulipas: palo de rosa; Veracruz: palo de rosa (Norte); Yucatan: hok'ab, kok'ab (Maya) (CONAFOR, 2014).

Otros países: Colombia: flor morado, guayacan morado, ipe, ocobo, roble de sabana, roble morado, roble rosado; Ecuador: roble de Guayaquil; Nicaragua: roble macuelizo; Republica Dominicana: roble blanco; Venezuela: apamate (CONAFOR, 2014)

Forma: Árbol de hasta 25 m y un diámetro normal de hasta 70 cm, tronco erecto, a veces ligeramente acanalado, con pocas ramas gruesas horizontales y ramificación simpódica, con la copa estratificada.

Corteza: Fisurada y suberificada con algunas de las costillas escamosas, pardo grisácea a amarillenta, interna de color claro a crema rosado, en ocasiones con expansiones de parénquima, fibrosa, amargo o agrídulce. Grosor total de la corteza de 16-30 mm.

Madera: Albura de color crema amarillento, con algunos vasos grandes y bandas conspicuas y abundantes de parénquima para traqueal.

Hojas: Yemas de 5 mm de largo, anchas, desnudas, con abundantes escamas pequeñas y algunos pelos ferruginos simples. Estípulas ausentes. Hojas decusadas, digitado-compuestas, de 10-35 cm de largo incluyendo el pecíolo; cinco folíolos, los inferiores más pequeños, lanceolados o elípticos, con el margen entero, ápice agudo o acuminado, base

cuneada, redondeada o truncada; haz verde oscuro, envés verde amarillento con abundantes escamas visibles con la lupa en ambas superficies.

Flores: Panículas cortas con las ramas cimosas, en las axilas de hojas abortivas o terminales, de hasta 15 cm de largo; flores zigomorfas; cáliz blanco verdoso o pardo; corola de 7-10 cm, tubular en la parte inferior, expandida en la parte superior en un limbo bilabiado; labio superior con tres lóbulos obovados, obtusos; labio inferior con dos lóbulos; tubo de la corola blanco; lóbulos de color lila rosado.

Frutos: Silicuas estrechas de hasta 35 cm de largo, lisas, con dos suturas laterales, péndulas, pardo oscuras, cubiertas con numerosas escamas visibles con lupa, con el cáliz persistente, contiene numerosas semillas aladas y delgadas blanquecinas, de 2 a 3 cm de largo (Borchert y Tomlinson, 1984).

4.6.2. *Tabebuia donnell-smithii* (Rose.)

Es un árbol caducifolio o subcaducifolio de regiones tropicales y subtropicales de México, Guatemala, El Salvador, norte y centro de Honduras. Este árbol crece en pendientes elevadas entre 150 y 800 m de altitud en bosques dominados por *Terminalia oblonga* (Ruiz y Pab.), y *Virola guatemalensis* (Hemsl.) así como en bosques subdeciduos en terrazas aluviales y pendientes coluviales (González-Rodríguez *et al.*, 2010).

Su madera es muy demandada como materia prima para muebles y acabados, también la primavera es muy utilizada en programas de reforestación urbana por sus flores amarillas (Gentry, 1970). Esta especie es de lento crecimiento y tasa baja de repoblación natural; para atenuar esta limitante se produce en vivero para su inclusión en programas de reforestación y agroforestería (Larrea *et al.*, 2008).

Nombres comunes:

México: los nombres comunes con los que se le conoce son: Amapa rosa, Amapola, Cul y Primavera en los estados de Chiapas, Guerrero, Nayarit, Tabasco, Guerrero, Jalisco, Michoacán y Oaxaca (Rzendowski, 1983).

Forma: Árbol que llega a medir 30 m de altura y alcanza un diámetro normal de 70 cm, con el tronco ligeramente acanalado, ramas ascendentes o hacia arriba con la copa alargada.

Corteza: Lisa, cuando es adulta escamosa, de color café amarillenta, con marcas horizontales protuberantes o ligeramente abultadas, el grosor de la corteza de 15-20 mm.

Hojas: Están compuestas formadas por un grupo de 7 hojas secundarias o foliolos, en ocasiones de 5. Las hojas secundarias o foliolos, presentan dimensiones desde 12 cm hasta más de 30 cm de largo y de 6 a 14 cm de ancho; las hojas son agudas hacia la punta y en la base menos fina, de forma alargada, pero ancha hacia la parte media. Estos árboles tiran las hojas a fines de marzo, época en que florecen y las reponen a principios de mayo (Olmstead *et al.*, 2009).

Flores: Se encuentran en racimos terminales, de forma piramidal de 15 a 35 cm de largo, cada flor es amarilla con una corola del mismo color, de forma tubular y la punta está dividida en 5 partes, con dimensiones entre 5 y 7 cm de largo.

Frutos: Son capsulas alargadas de 25 a 50 cm de largo, colgantes con 9 a 12 costillas, contienen numerosas semillas aplanadas y aladas de 1.5 cm de largo, incluyendo un ala de color café-amarillento (Rzendowski, 1983).

4.7. Importancia de la simbiosis micorrízica en la restauración de suelos inundados

Actualmente, el manejo inadecuado de los recursos naturales como la tala desmedida, el sobrepastoreo y las prácticas agrícolas modernas tales como uso excesivo de agroquímicos y pesticidas que se emplean en México, generan perturbaciones en los ecosistemas, pérdida de la cubierta vegetal, suelo y de microorganismos importantes para el adecuado funcionamiento del ecosistema donde los hongos micorrízicos arbusculares son de suma importancia (Esperón-Rodríguez y Barradas, 2014). Montaña *et al.*, (2012) mencionan que el papel de las micorrizas en el funcionamiento y biodiversidad de los ecosistemas terrestres ha recibido poca atención a pesar que las interacciones entre la flora terrestre y los hongos micorrízicos arbusculares son un componente importante en la biomasa microbiana del suelo y su participación directa en procesos esenciales de la interface suelo-planta. Barea (2005), señalan que los HMA están directamente involucrados en el mantenimiento de la diversidad y productividad vegetal dentro de los ecosistemas naturales, así mismo enfatizan que la disminución de especies de estos hongos genera cambios en la composición vegetal.

Dado lo anterior existen pocos trabajos que relacionen las micorrizas con efectos positivos hacia su hospedante para soportar situaciones de anegamiento severo.

Keeley (1980) evaluó la colonización micorrízica en plantas de Tupelo (*Nyssa sylvatica*) crecidas durante un año en condiciones de anegamiento e inoculadas con *G. musseae*, los resultados obtenidos demuestran que si se establece y permanece la simbiosis micorrízica a lo largo del periodo de anegamiento.

Osundia (1997), probó la inoculación con *Glomus sclarum* en plantas de *Casuarina equisetifolia* y sometidas a anegamiento, los hallazgos de su investigación señalan que las plantas inoculadas tienen mayor supervivencia que las plantas no inoculadas debido a la

presencia de la micorriza, así mismo se observó que las plantas inoculadas desarrollaron raíces adventicias y estas presentaron también colonización por parte del hongo, estas condiciones favorecieron un incremento en la disponibilidad de oxígeno.

Wu *et al.*, (2013) , evaluó respuesta al anegamiento del cítrico *Citrus junos* inoculado con *Diversispora spurca*, en el cual se reportó un incremento en biomasa, altura y longitud de raíz en plantas inoculadas, donde la colonización micorrízica disminuyen más del 35% pero aumentó en el número de vesículas.

Martínez-Sánchez (2013), inoculo *Tabebuia rosea*, *Haematoxylum campechianum* y *Tabebuia donnell-smithii* con la cepa Zac-19 y las sometió a anegamiento artificial, los resultados muestran que disminuye un porcentaje de la colonización micorrízica, sin embargo se observaron características positivas en la calidad de planta.

5. Materiales y métodos

5.1. Experimento 1: Efecto de los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) en el desarrollo de *T. rosea* y *T. donnell-smithii* bajo condiciones de invernadero.

5.1.1. Obtención de plántulas de *Tabebuia*

Las plántulas de *T. rosea* y *T. donnell-smithii* fueron crecidas en el vivero del Campo Experimental “El Palmar” del Instituto Nacional de Investigadores Forestales, Agrícolas y Pecuarias, (INIFAP), localizado en el municipio de Tezonapa, Veracruz (18° 32’ N y 96° 47’ O, 180 m.s.n.m). La semilla recolectada, en árboles localizados dentro del campo experimental, fue germinada en condiciones de vivero y las plántulas mantenidas con riegos frecuentes. Al momento de iniciar el experimento las plántulas contaban con una edad de 3 meses.

5.1.2. Colecta del inóculo

Al igual que la semilla, el suelo se obtuvo, en sitios donde crece *T. rosae*; dentro de las instalaciones del Campo Experimental “El Palmar”. El suelo se colectó en 2014 y las muestras se tomaron cerca de las raíces de los árboles, a una profundidad de 15 cm debajo del suelo para ser utilizado como fuente de inóculo. Se le realizó una evaluación de calidad mediante la técnica de tamizado húmedo y decantación propuesta por Gerdemann y Nicolson, (1962), y se determinó el número de esporas contenidas en 50 g de inóculo.

5.1.3. Identificación de morfotipos

Las esporas aisladas, se agruparon de acuerdo a su morfología (forma, color, tamaño, presencia o ausencia de hifa). Ya separadas, un grupo de ellas se montaron y se fijaron en portaobjetos, se les adicionó una solución de alcohol polivinílico, ácido láctico y glicerol PVLG. Posteriormente se les aplicó PVLG + Melzer en una proporción 1:1, para observar la reacción de la pared de las esporas. Con un microscopio óptico (modelo Qm 20, Quasar ®) se observó el número de capas que conforman la pared, estructuras como escudos de germinación y otros elementos adicionales para determinación taxonómica.

5.1.4. Sustratos y contenedores empleados

Las plántulas al momento de la donación contaban con una edad de tres meses, estas se trasladaron al Colegio de Posgraduados “Campus Montecillo” donde se mantuvieron por un periodo de un mes para su aclimatación antes de dar inicio a los tratamientos. En septiembre de 2014, después de finalizado el mes de aclimatación, las plántulas se cambiaron a un nuevo sustrato y contenedores. El nuevo sustrato empleado fue una mezcla de peatmoss, agrolita y vermiculita en una proporción 2:1:1. Los contenedores utilizados fueron de plástico con capacidad de 1 L, donde el llenado de los contenedores se realizó manualmente.

5.1.5. Inoculación

Para la inoculación de las especies arbóreas, los envases se llenaron a $\frac{3}{4}$ partes de su capacidad, donde se colocaron las plantas y se aplicaron 50 g de suelo (sin tamizar) previamente colectado en el campus experimental “El Palmar”. El inóculo no se tamizó debido a que de esta manera se aumenta el potencial del inoculante por la presencia de esporas, micelio y raíces colonizadas de plantas presentes en el suelo de colecta.

5.1.6. Mantenimiento y labores culturales

Una vez establecido el experimento, las plantas se regaron cada tercer día, teniendo el cuidado necesario para evitar contaminación entre los diferentes tratamientos. Antes de cada riego, el pH del agua y de la solución nutritiva se llevó y mantuvo entre 5.5 y 6.5, a través de la adición de ácido sulfúrico, mediante tiras reactivas de papel pH (Veravitrum®).

5.1.7. Diseño experimental

El experimento se estableció bajo un diseño experimental en bloques completamente al azar (cuatro bloques) con arreglo factorial 1 X 2 X 2; un total de 4 tratamientos por especie arbórea (*T. rosea* y *T. donell-smithii*), fertilización (con y sin) y micorrización (con y sin). Teniendo 20 plantas por unidad experimental, 80 plantas por bloque, 320 plantas totales por especie. (Cuadro 1 y Cuadro 2).

Cuadro 1. Diseño de los tratamientos en *T. rosea* creciendo en condiciones de invernadero por doce semanas.

Tratamiento	Condición	Abreviatura
1	Micorrizado	M
2	No micorrizado	SM
3	Micorrizado con fertilización	MF
4	No micorrizado con fertilización	F

Cuadro 2. Diseño de los tratamientos para en *T. donnell-smithii* creciendo en condiciones de invernadero por doce semanas.

Tratamiento	Condición	Abreviatura
1	Micorrizado	M
2	No micorrizado	SM
3	Micorrizado con fertilización	MF
4	No micorrizado con fertilización	F

5.1.8. Registro de altura y tasa de crecimiento relativo (TCR)

Una vez establecido el experimento, la altura de la planta se registró semanalmente en cinco plantas por tratamiento, seleccionadas de manera aleatoria, considerando desde la base del tallo hasta el ápice de la planta, para ello se utilizó una regla graduada con aproximación al mm. Con esta información se calculó la tasa de crecimiento relativo (TCR), empleando la siguiente ecuación (Hohenheim, 1994):

$$TCR = \frac{\log_e AL_2 - \log_e AL_1}{t_2 - t_1}$$

En donde:

TCR= Tasa de crecimiento relativo

Log AL₂= Altura final

Log AL₁= Altura inicial

T₂= Tiempo dos (días)

T₁= Tiempo uno (días)

El diámetro del tallo se evaluó de igual manera semanalmente hasta finalizar el experimento (12 semanas), la lectura se tomó en el cuello del tallo, tomando la misma referencia de la altura (marcada desde la primera medición). Para ello se utilizó un vernier digital (Truper ®) graduado en mm.

5.1.9. Biomasa aérea y radicular

Después de tres meses, la biomasa aérea y radicular, se determinaron en 5 plantas por tratamiento de cada bloque previamente seleccionadas para cada una de las especies bajo estudio. A las plantas se les retiraron todas las hojas y su área foliar fue registrada mediante un medidor (CID, modelo CI-202). Para la determinación del peso seco de hojas, tallos y raíz, las plántulas fueron extraídas de los envases con cuidado para evitar perder parte de la raíz. Se lavaron para eliminar el sustrato adherido a las raíces. Una vez lavadas las raíces, la parte aérea (hojas y tallo) y radicular fueron separadas. Cada sección se colocó por separado en bolsas de papel de estraza y se secaron a 60°C en una estufa de secado (Técnica Científica, modelo HDP-430) hasta obtener peso seco, mediante una balanza analítica (Sartorius, modelo AX) (± 1 mg). Con la información obtenida se determinó la biomasa total y se procedió al cálculo de la relación parte aérea/raíz (PA/PR), utilizando la siguiente ecuación (Manjarrez Martínez *et al.*, 1999):

$$RPA/PR = \frac{\text{Peso seco aéreo (g)}}{\text{Peso seco raíz (g)}}$$

Por otro lado, a las mismas plantas se les determinó el volumen radicular con la técnica de desplazamiento propuesta por Böhm (1979); donde en una probeta (± 1 ml), se colocaron las raíces ya lavadas y sin residuos de sustrato se registró el desplazamiento de agua.

5.1.10. Contenido nutrimental foliar

Para la determinación del contenido nutrimental foliar, las hojas de cinco plantas por tratamiento fueron secadas y molidas; con la técnica Microkjeldahal se analizó el contenido de N total según Jones *et al.* (1991) y para P, K, Ca y Mg de acuerdo con el procedimiento de Jones y Case (1990); al final, los extractos resultantes fueron leídos en un equipo de espectroscopia de emisión atómica de inducción de plasma ICP-VARIAN-725-ES.

5.1.11. Porcentaje de colonización micorrízica

Para esta evaluación se utilizaron las mismas raíces que se ocuparon en la evaluación de biomasa, por lo que fue necesario rehidratar la raíz nuevamente. La rehidratación se realizó durante un periodo de 48 horas en agua destilada. La raíz se preparó mediante la técnica de clareo y tinción propuesta por Philips y Hayman (1970). Las raíces se colocaron en tubos Falcón con una capacidad de 50 mL, posterior a esto a cada tubo se le agrego 35 ml. de KOH al 10%, durante 24 horas a temperatura ambiente. Pasado ese tiempo, se lavaron con agua destilada y se les adiciono peróxido de hidrógeno (H₂O₂) al 10% para aclarar la raíz durante cinco minutos, se enjuagaron con agua destilada y se cubrieron con ácido clorhídrico (HCl) al 10% durante 15 minutos. Enseguida se eliminó el ácido y sin enjuagar se le adicionó azul tripano al 0.05%, de manera que todas las raíces quedaran cubiertas en la solución durante un periodo de 24 horas. Posterior a la tinción de las raíces se cortaron pequeños segmentos (aproximadamente de un cm de longitud). De manera aleatoria, 20 segmentos se colocaron en un portaobjetos para su observación al microscopio óptico y se determinó la colonización micorrízica arbuscular fraccionada o por estructuras.

Para el cálculo del porcentaje de micorrización se empleó la ecuación siguiente (Manjarrez Martínez *et al.*, 1999):

$$\% CT = \frac{D}{T} * 100$$

Donde:

% CT = Porcentaje de colonización

D = Número de estructuras

T = Campos totales observados

Previo al análisis estadístico se realizó una transformación de los datos en porcentaje con la siguiente formula (Rudawska, 2007):

$$Análisis = \sqrt{\%colonización + 0.5}$$

Donde:

%colonización = colonización por estructuras

0.5= corrección del error observado

5.1.12. Análisis estadístico

A todas las variables evaluadas durante la etapa de crecimiento en condiciones de invernadero, se les realizó un análisis de la varianza, para ello se utilizó el procedimiento PROC GLM, y se compararon las medias con la prueba de *Tukey* ($p \leq 0.05$) empleando el programa SAS versión 9.4 (Statistical Analysis System Institute, 1999).

Análisis de varianza para el modelo $Y_{ij} = \mu + \tau_i + \beta_j + \varepsilon_{ij}$

Y_{ij} = Observación de la variable de respuesta obtenida del tratamiento i -ésimo dentro del bloque j -ésimo

μ = Media general

τ_i = Efecto del i -ésimo tratamiento

β_j = Efecto del j -ésimo bloque

ε_{ij} = Error asociado al tratamiento i en el bloque j

5.2. Experimento 2: *Tabebuia rosea* inoculada con hongos micorrízicos arbusculares creciendo en condiciones de anegamiento.

Para analizar el efecto del anegamiento temporal, las plantas se sometieron a tres severidades de anegamiento 75, 50 y 25%. Para ello, se utilizaron recipientes de plástico con capacidad de 10.1 L en los cuales se colocó una planta por envase. Cada uno de los recipientes se marcó al 75, 50 y 25% de su capacidad con respecto a la altura de la planta (Figura 1), ya que las alturas que presentaron las plantas de cada tratamiento al inicio de este segundo experimento no fueron homogéneas.

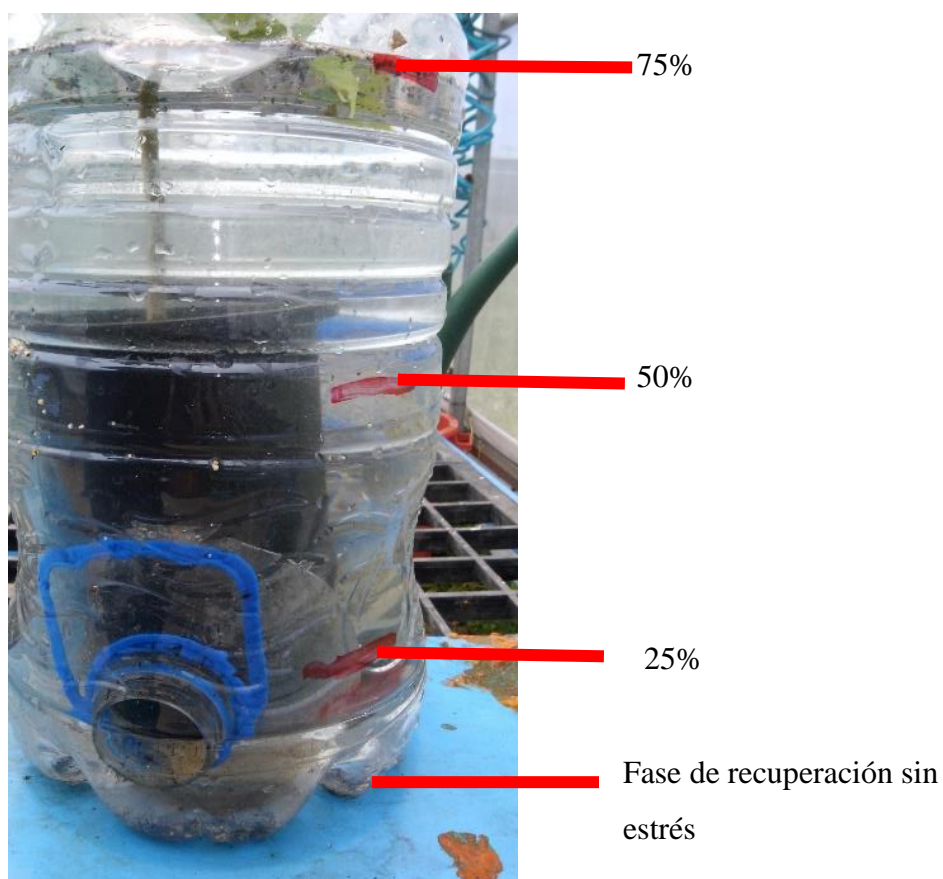


Figura 1. Simulación de anegamiento en vivero por porcentaje de severidad (75, 50 y 25%). Cada porcentaje de severidad con una duración de 15 días (45 días totales en anegamiento), y fase de recuperación con una duración de 30 días (dividido en dos periodos de 15 días).

Las marcas en cada contenedor permitieron tener un control confiable del nivel de agua requerido para cada una de las plantas.

La duración de cada severidad de anegamiento fue de 15 días, iniciando en el porcentaje más alto (75%), un total de 45 días de anegamiento. Posterior al anegamiento, las plantas contaron con una fase de recuperación (sin anegamiento), donde a todas las unidades experimentales se les desecho el agua completamente y esta fase tuvo una duración de 30 días (donde se tomaron mediciones cada 15 días). En la fase de recuperación, todas las plantas se regaron cada que era necesario para mantener el suelo en óptimas condiciones de humedad.

5.2.1. Diseño experimental

Los tratamientos evaluados en la fase de anegación temporal fueron cuatro (Cuadro 3), los cuales se establecieron bajo un diseño experimental en bloques completamente al azar. Cada unidad experimental contó con 10 plantas por tratamiento distribuidas en 3 bloques.

Cuadro 3. Diseño de los tratamientos en *Tabebuia rosea* bajo condiciones de anegamiento y recuperación.

Tratamiento	Descripción	Abreviatura
1	Micorrizado	M
2	No micorrizado	SM
3	Micorrizado con fertilización	MF
4	No micorrizado con fertilización	F

5.2.2. Variables evaluadas

Las mediciones que se realizaron para determinar el crecimiento de *T. rosea* bajo condiciones de anegamiento artificial fueron; altura, diámetro, número de hojas, biomasa seca, relación parte aérea/ parte raíz, longitud radicular, volumen radicular y evaluación nutrimental foliar (N, P, K, Ca y Mg) conductividad hidráulica de la raíz, unidades SPAD y porcentaje de colonización micorrízica. Estas mediciones se realizaron cada 15 días después de terminado cada porcentaje de anegación y del periodo de recuperación. En cada medición se seleccionaron de manera aleatoria dos plantas (2 de 10) por tratamiento.

A excepción de conductividad hidráulica de raíz, y la evaluación de las unidades SPAD, el resto de las variables durante la fase de anegamiento así como en recuperación se evaluaron de igual forma que en el experimento 1.

5.2.3. Conductividad hidráulica de la raíz

Las mediciones de conductividad hidráulica (K_r) se realizaron con el método de presión hidrostática (Siemens y Zwiazek, 2003) para lo cual se utilizó la bomba de Scholander. Las plantas seleccionadas por tratamiento (6 plantas), fueron lavadas con cuidado para eliminar el sustrato adherido al sistema radicular, posteriormente se realizó un corte al tallo a cinco cm sobre el cuello de la raíz. Realizado esto se sumergió en agua inmediatamente, posteriormente el tallo se introdujo en la cámara de presión de Scholander (modelo 3005, Pressure Extractor. Plant Water Status, Soil Moisture Equipment CORP). Esta se cerró herméticamente, y se conectó a una pipeta graduada de (10 ml) con ayuda de un trozo de manguera. La cámara fue presurizada a tres diferentes presiones (5, 10 y 15 MPa) cada presión se realizó en tres tiempos de cinco minutos, tiempo necesario para alcanzar el flujo estable de agua (Q_v), donde se registró dicho flujo marcado con la pipeta.

5.2.4. Medición de clorofila

En la evaluación de esta variable se utilizó el medidor portátil SPAD-502 marca Minolta®, se tomaron dos plantas por tratamiento de cada bloque (n=6) de las cuales se seleccionaron hojas recientemente maduras para llevar a cabo lecturas de clorofila. Las lecturas se realizaron sobre la lámina de la hoja evitando que se interfiriera con las nervaduras, las lecturas se tomaron con base en los cuatro puntos cardinales y a cada hoja se le tomaron varias lecturas.

5.2.5. Análisis estadístico

A cada una de las variables evaluadas durante la fase de anegamiento, se les realizó un análisis de la varianza, para ello se utilizó el procedimiento PROC GLM, y se compararon las medias con la prueba de *Tukey* ($p \leq 0.05$) empleando el programa SAS versión 9.4 (Statistical Analysis System Institute, 1999).

Análisis de varianza para el modelo $Y_{ij} = \mu + \tau_i + \beta_j + \epsilon_{ij}$

Y_{ij} = Observación de la variable de respuesta obtenida del tratamiento i -ésimo dentro del bloque j -ésimo

μ = Media general

τ_j = Efecto del i -ésimo tratamiento

β_j = Efecto del j -ésimo bloque

ϵ_i = Error asociado al tratamiento i en el bloque j

6. Resultados y Discusión

6.1. Efecto de los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) en el desarrollo de *T. rosea* y *T. donnell-smithii* bajo condiciones de invernadero.

6.1.1. Variables de crecimiento

El análisis de la varianza mostró diferencias significativas en los tratamientos ($p \leq 0.05$) para la altura, área foliar, tasa de crecimiento relativo (TCR) y volumen radicular en las plantas de ambas especies así como en el diámetro en *T. donnell-smithii* (Cuadro 4 y 5).

Cuadro 4. Análisis de la varianza para *Tabebuia rosea* después de doce semanas de crecimiento en condiciones de invernadero.

Variable	CM	Fc	Pr>F	Bloque	Tratamiento
<i>Altura</i>	5.234	1.54	0.088	0.238	0.046**
<i>TCR (Altura)</i>	0.0003	1.97	0.0173	0.2924	0.0185**
<i>Diámetro</i>	0.440	1.20	0.283	0.193	0.801
<i>No. de hojas</i>	48.16	2.37	0.0035	0.3036	0.0649
<i>Área foliar</i>	50260	24.27	0.0001	0.009	0.0001**
<i>Volumen radicular</i>	16.56	1.77	0.0378	0.051	0.0042**

**Significativo al 0.05%. Tasa de crecimiento relativo (TCR)

Cuadro 5. Análisis de la varianza en *Tabebuia donnell-smithii* después de doce semanas de crecimiento en condiciones de invernadero.

Variable	CM	Fc	Pr>F	Bloque	Tratamiento
Altura	3.751	1.83	0.030	0.0280	0.0002**
TCR (Altura)	0.00050	2.47	0.0025	0.0011	0.1174
Diámetro	0.916	1.54	0.089	0.025	0.001**
Hojas	37.92	1.48	0.1113	0.0151	0.6079
Área foliar	1719	1.18	0.298	0.076	0.0476**
Volumen radicular	1.95	2.17	.0079	0.014	0.0081**

**Significativo al 0.05%. Tasa de crecimiento relativo (TCR)

Para la variable altura, ambas especies respondieron de diferente manera a los tratamientos. En *Tabebuia rosea* el tratamiento MF fue diferente durante los cuatro periodos de evaluación donde después de 12 semanas de crecimiento tuvo una altura promedio de 12.18 cm, un 13% más en altura en comparación al tratamiento F (Cuadro 6). Para el caso de *T. donnell-smithii*, después de tres semanas de inoculación, el tratamiento M supero al resto de los tratamientos. A partir de la semana seis hasta el final del estudio los tratamientos; M y MF son iguales. Al final del experimento se ve claramente una ganancia en altura en el tratamiento M del 23% y 15% en comparación con los tratamientos SM y F respectivamente (Cuadro 6). En ambas especies los tratamientos micorrizados (M y MF), se presenta un mejor desempeño.

Cuadro 6. Altura promedio (cm), de *Tabebuia rosea* y *Tabebuia donnell-smithii*, en diferentes periodos de medición después de ser inoculados y fertilizados en condiciones de invernadero.

Semana	<i>Tabebuia rosea</i>				<i>Tabebuia donnell-smithii</i>			
	M	SM	MF	F	M	SM	MF	F
3	6.12b	6.03b	6.61a	6.12b	5.20a	4.71b	4.77b	4.42b
6	7.75ab	7.50b	8.53a	8.03ab	6.60a	5.66bc	6.15ab	5.26c
9	9.79ab	9.13b	10.45a	9.78ab	7.88a	6.66bc	7.38ab	5.97c
12	11.44ab	10.61b	12.18a	10.88ab	8.95a	7.58bc	8.38ab	6.86c

Nota: Valores en una misma línea seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes (Tukey, 0.05). La comparación de medias es dentro cada especie arbórea. M (micorrizado), SM (sin micorriza), MF (micorrizado con fertilización) y F (sin micorriza con fertilización).

Diversos autores (Barrett *et al.*, 2014; Guzmán-González y Faría-Larios, 2005; Honrubia, 2009) han mencionado los beneficios que provee la asociación micorrízica a su hospedante, una de las principales respuestas que se observan en el hospedante es un incremento en altura comparado con plantas no micorrizadas.

Dado lo anterior el desarrollo de las investigaciones en el campo de la simbiosis micorrízica se enfocan directamente al papel de los hongos en el desarrollo de múltiples cultivos de importancia agronómica, y en menor escala en especies forestales con el fin de aprovechar al máximo los nutrientes de los suelos y tener una mayor ganancia en acumulación de biomasa.

Por lo tanto las diferencias en el crecimiento de *Tabebuia* fue por efecto de los hongos micorrízicos arbusculares, que las colonizaron ya que existe una relación positiva entre

especies forestales y ciertas especies de hongos con los cuales los beneficios de la simbiosis son más notorios (Camarena-Gutiérrez, 2012; Montaña *et al.*, 2012).

Investigaciones que se han realizado en Eucalipto inoculadas con hongos micorrizógenos arbusculares pertenecientes a diversas cepas del género *Glomus*, se ha visto que a partir de la octava semana de inoculación alcanzan una ganancia mayor en altura y por ende una acumulación de biomasa superior a los tratamientos testigo (Kariman *et al.*, 2014), resultados similares se observan en *Lotus tenuis* (Castagno *et al.*, 2014), sin embargo los resultados con la respuesta en crecimiento son diferentes, lo cual coincide con este experimento ya que se observó que existe una selectividad entre los hongos que colonizan las raíces de las especies forestales.

Lo anterior confirma la importancia de la micorrización con la cepa adecuada en el crecimiento de las especies vegetales cultivadas con fines agrícolas o forestales.

En lo que respecta a la tasa de crecimiento relativo (TCR), en *T. rosea* se puede notar que la interacción micorrización y fertilización (tratamiento MF) tiene un efecto positivo en la TCR, dado que este tratamiento presentó los mayores valores en incremento diario ($0.007264 \text{ cm día}^{-1}$) lo cual es 19% superior con respecto al tratamiento F (Figura 2). Para el caso de *T. donnell-smithii* (aun cuando no mostró diferencias estadísticas), el mayor valor de TCR se observa de igual manera en el tratamiento micorrizado y con riegos de solución nutritiva MF con una ganancia promedio por día de ($0.00602195 \text{ cm día}^{-1}$) lo cual significó un incremento de 19% con respecto al tratamiento F.

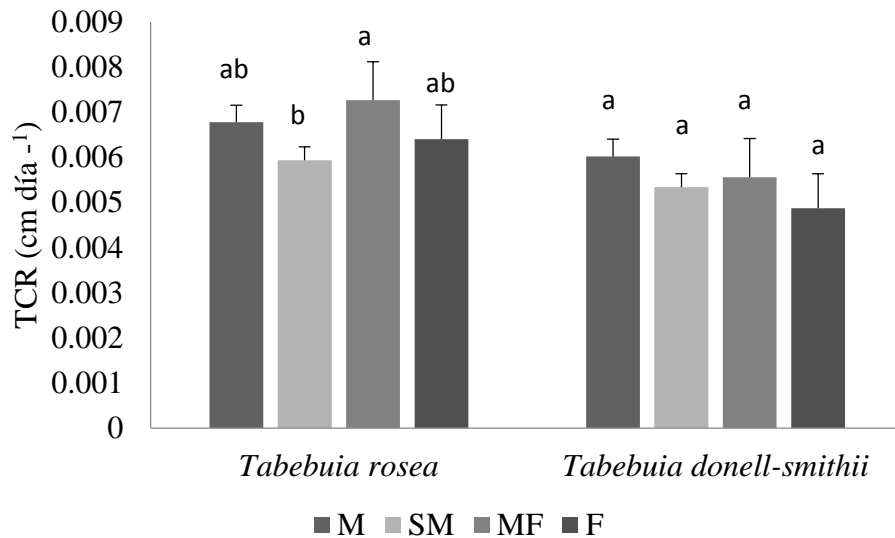


Figura 2. Tasa de crecimiento relativo para *Tabebuia* en los diferentes tratamientos M (micorrizado), SM (sin micorriza), MS (micorrizado con fertilizante) y F (sin micorriza con fertilizante) (promedio \pm EE). La comparación de medias es dentro de cada especie arbórea. Valores con la misma letra no son significativamente diferentes (Tukey, 0.05).

En *T. rosea* la mayor TCR se presentó en el tratamiento MF, y en *T. donnell-smithii* en el tratamiento M, con esto se observa que las especies vegetales respondieron de manera distinta donde *T. rosea* tuvo un incremento del 18% más que *T. donnell-smithii*. El inóculo micorrízico tuvo un efecto distinto en cada especie siendo más notorio en *T. rosea* para el tratamiento micorrizado con adición de nutrimentos MF, lo cual indica que la simple acción de la micorriza no es suficiente para poder tener un mejor desarrollo que el resto de los tratamientos. En lo que se refiere a *T. donnell-smithii* aun cuando presentó un incremento de TCR mayor en el tratamiento MF el comportamiento de la planta con la acción de las micorrizas o de la solución nutritiva existen diferencias estadísticas entre los tratamientos, con lo cual el crecimiento de esta podría ser con o sin micorriza y aplicación de fertilizante.

Lo anterior coincide con diversas investigaciones que han reportado que la eficiencia de la micorriza arbuscular depende también de factores fisiológicos dependiendo de la especie vegetal con la cual se presenta la simbiosis, ya que en las primeras etapas de desarrollo el requerimiento entre especies es diferente y por lo tanto la absorción nutrimental de los diferentes elementos varía.

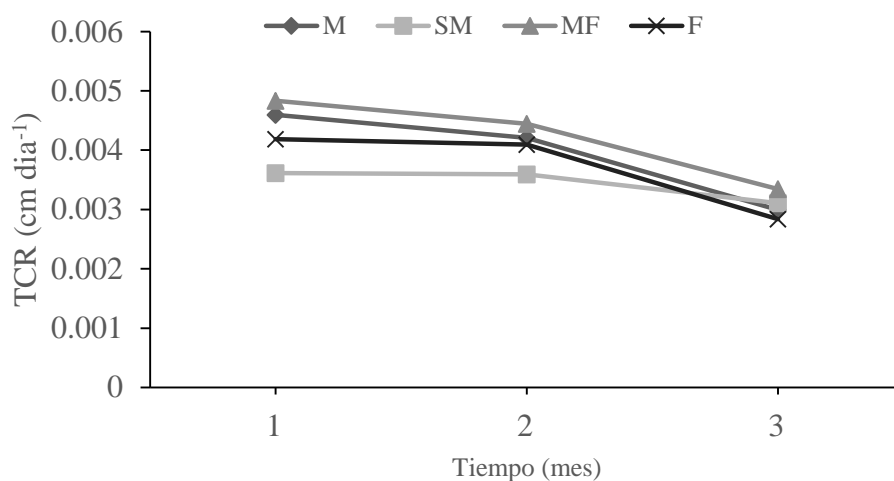
Al analizar la TCR por mes (Cuadro 7), en los resultados del análisis de varianza no se encontraron diferencias estadísticas significativas entre tratamientos para la especie *T. rosea*. Para *T. donnell-smithii* solo se encontraron diferencias significativas ($p \leq 0.05$) a los dos meses de evaluación. La comparación de medias de Tukey se observó que el tratamiento MF es diferente al tratamiento F (Figura 3).

Cuadro 7. Análisis de la varianza de la TCR evaluada por mes en *T. rosea* y *T donnell-smithii* en condiciones de invernadero.

Mes	<i>Tabebuia rosea</i>				<i>Tabebuia donnell-smithii</i>			
	F	Pr>F	Bloque	Tratamiento	F	Pr>F	Bloque	Tratamiento
1	2.69	0.0206	0.0328	0.0847	9.74	.0001	.0001	0.4709
2	0.72	0.6322	0.7318	0.3906	4.34	0.0008	0.0053	0.0098**
3	1.79	0.1129	0.0785	0.3080	0.60	0.7282	0.3596	0.9511

**Significativo al 0.05%

a) *Tabebuia rosea*



b) *Tabebuia donnell-smithii*

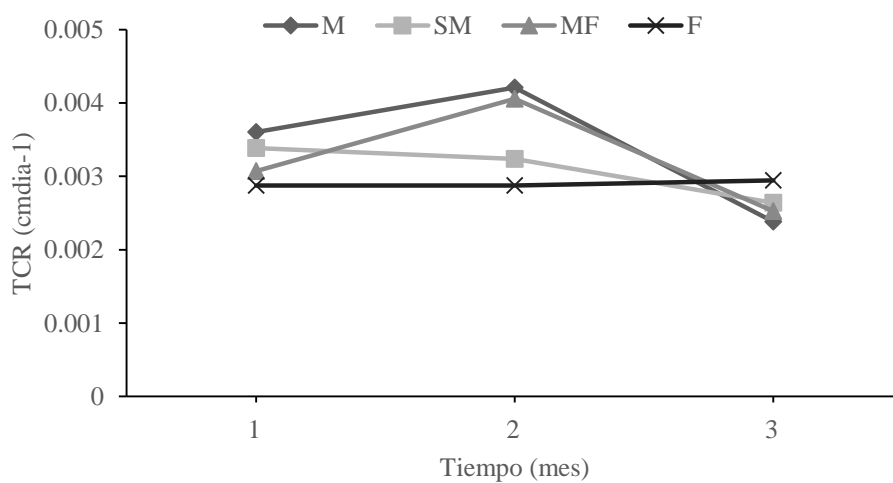


Figura 3. Tasa de crecimiento relativo (TCR) en altura, para a) *T. rosea* y b) *T. donnell-smithii* en los tres periodos de medición mensual, M= micorrizado, SM= sin micorriza, MF= micorrizado y fertilizado y F= fertilizado.

Los resultados de la tasa de crecimiento relativo por mes en *T. rosea* no presentaron diferencias estadísticas entre tratamientos, para *esta especie* no así en *T. donnell-smithii*

donde sí se presentaron diferencias solo en el mes dos, estos resultados contrastan con los encontrados por Martínez-Sánchez *et al.*, (2013) y Castro, (2006) quienes reportan diferencias en tasa de crecimiento relativo mensual en los tres primeros meses de tratamiento, en ambos casos las plantas de *Tabebuia* se inocularon con consorcios provenientes del genero *Glomus*.

Por otro lado, resultados similares a los encontrados en nuestro estudio, como son los de Gadea (2004), donde se inocularon algunas especies forestales tropicales (*Calophyllum brasiliense*, *Hyeronima alchorneoides*, *Pentacletha macroloba* y *Tectona gryis*) con micorriza arbuscular utilizando un inóculo comercial (EcoMic ®), la cual contiene *Glomus fasciculatum* y *G. clarum*. Al final del experimento no hubo efecto en crecimiento de las plantas micorrizadas. Con base en lo anterior existen especies vegetales donde el beneficio de la asociación micorrízica en el crecimiento no se observa claramente y su comportamiento es muy similar al testigo.

En el presente estudio para el primer mes de evaluación en *Tabebuia rosea* se presentó un incremento superior en el tratamiento MF ($0.004839 \text{ cm dia}^{-1}$) sin embargo a partir de las fechas de evaluación mensual 2 y 3 se redujo considerablemente el incremento en un 16%, esto pudo deberse a las condiciones que no las más favorables para las especies ya que inicio el invierno y disminuyo temperatura y eso influyo en el crecimiento así como la efectividad de los hongos micorrízicos asociados a la planta, se sabe que temperaturas no apropiadas provocan que la simbiosis no se desarrolle adecuadamente (Alarcón y Ferrera-Cerrato, 1999; Gao *et al.*, 2010).

Para *T. donnell-smithii* solo se encontraron diferencias significativas en el segundo mes de evaluación para el tratamiento MF al tercer mes ya no se presentaron diferencias sin

embargo el tratamiento MS ($0.004256 \text{ cm dia}^{-1}$) fue el que tuvo un crecimiento mayor por día (11%) comparado con los tratamientos M, SM y F.

Los resultados encontrados indican que las asociaciones micorrizicas son diferentes y los efectos que se presentan en cada especie vegetal son distintos.

Por ejemplo en un estudio realizado en *Cedrela odorata* y *T. donnell-smithii*, para conocer el efecto de la inoculación sobre el crecimiento de las especies, donde se utilizó un consorcio donde el género dominante fue el *Glomus*, Zulueta *et al.*, (2000), reporta que *T. donnell-smithii* es la que presento un crecimiento mayor en las plantas micorrizadas en comparación con las testigo. Lo que indica que una especie puede responder de diferente manera en su crecimiento dependiendo de la cepa micorrizica utilizada, dado lo anterior los consorcios ya conformados e inóculos de campo tienen una respuesta variable en las especies forestales estudiadas.

En relación al diámetro *T. donnell-smithii* en el tratamiento M obtuvo una ganancia de 15% más que el tratamiento F (Cuadro 8).

Cuadro 8. Comparación de medias del diámetro (cm) en *T. rosea* y *T. donnell-smithii* al finalizar las doce semanas de crecimiento en condiciones de invernadero.

Especie	M	SM	MF	F
<i>T. rosea</i>	5.57a	5.47a	5.40a	5.42a
<i>T. donnell-smithii</i>	4.25a	3.65ab	3.75ab	3.20b

Nota: Valores en la misma línea seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes (Tukey, 0.05). M (micorrizado), SM (sin micorriza), MF (micorrizado y fertilizado) y F (fertilizado).

Los resultados obtenidos contrastan a lo reportado por Martínez-Sánchez (2013) donde no encontró diferencias en el incremento en diámetro para ambas especies tropicales con inoculación controlada de cepas Zac 19, aun cuando estas especies presentaron una colonización micorrizica total promedio de 33%. Es bien conocido que existe una gran diversidad de especies de HMA y es posible que ciertas especies sean más afines a ciertas especies vegetales (Smith y Smith, 2011), y por lo tanto la respuesta de las especies vegetales sea diferente. Generalmente cuando se decide inocular especies forestales se recurre a inóculo que ha sido estudiado o colectado de cultivos agrícolas (Martínez-Sánchez, 2013), en algunos casos este ha sido exitoso comparado con plantas sin inocular (Plascencia-Escalante, 1995). En nuestro estudio el suelo colectado se obtuvo de una zona donde se encuentra creciendo *T. rosea*, sin embargo falta mucha más investigación para determinar si las morfoespecies encontradas en el inóculo son afines con las especies evaluadas, o cuántas de ellas realmente están infectando o colonizando la raíz de los árboles. Como se ha descrito hasta el momento la presencia de los HMA en algunas variables su efecto es muy evidente, pero en otras características no llega a diferenciarse de las plantas sin micorriza.

Es así que la perspectiva de utilizar HMA como biofertilizantes implica la producción de inóculos que tengan un alto grado de fiabilidad y que además sean funcionales en las condiciones ambientales en las cuales se apliquen. Por ello es recomendable la inoculación de las especies arbóreas con HMA nativos o autóctonos ya que se encuentran adaptados a las condiciones edafoclimáticas del sitio donde se realizará la restauración.

El análisis de varianza para la ganancia del número de hojas al finalizar las doce semanas de tratamiento bajo condiciones de invernadero, no mostró diferencias estadísticas entre tratamientos para cada una de las especies estudiadas. El número de hojas después de 12 semanas de crecimiento fluctuó entre 24-28 para *T. rosea* y de 18-20 para *T. donnell-smithii* (Cuadro 9).

Cuadro 9. Número de hojas promedio en cada especie tropical al finalizar las doce semanas de tratamiento en condiciones de invernadero.

Especie	M	SM	MF	F
<i>T. rosea</i>	25	25	28	24
<i>T. donnell-smithii</i>	20	19	18	18

M (micorrizado), SM (sin micorriza), MF (micorrizado y fertilizado) y F (fertilizado).

Soria-Colunga *et al.*, (2010) menciona que la capacidad de las micorrizas para promover el desarrollo de los cultivos depende de dos factores: infectividad y efectividad. La infectividad es la capacidad que tiene el hongo para invadir las raíces del hospedero e incrementar la exploración en el suelo. Mientras que la efectividad del es la mejora en el desarrollo del hospedante ya sea en forma directa o indirecta. En la presente investigación es posible que exista infectividad pero no efectividad, ya que no se muestran diferencias estadísticas significativas entre los tratamientos en ambas especies. No se observa un

desarrollo significativamente diferente por el hecho de estar micorrizada (se podrá observar cuando se presenten los resultados de colonización micorrízica). Un porcentaje alto de colonización o el simple hecho de estar colonizada no están directamente relacionados con un efecto positivo en el crecimiento; para nuestro caso en el número de hojas y otras variables mencionadas anteriormente (diámetro).

En este sentido Siqueira *et al.*, (1998) propuso la utilización de HMA es necesaria para un mejor crecimiento y desarrollo de plantas con tasas bajas de recuperación natural como es el caso del género *Tabebuia* (Kolb y Joly, 2009b), principalmente para prácticas de restauración y reforestación ya que las especies forestales se ven beneficiadas en el incremento de follaje con ayuda de la inoculación. Por otro lado, Allen *et al.*, (2003) observo que plántulas de árboles inoculadas con suelo proveniente de la zona de distribución de las especies presentan una mayor velocidad de crecimiento y un mejor establecimiento así como una resistencia mayor a periodos de estrés.

6.1.2. Área foliar y volumen radicular

En el área foliar la comparación de medias mostró que en *T. rosea* hubo un incremento en los tratamientos micorrizados pero sin mostrar diferencias estadísticas entre M y MF, Donde de una manera muy notoria los tratamientos sin micorriza (SM y F) representan solo un 20% del área foliar de los tratamientos micorrizados. Esta ganancia en área foliar es muy diferente a la obtenida en *T. donnell-smithii* donde las características del tamaño de la hoja son diferentes de *T. rosea* y por lo tanto no se presenta un área foliar con una diferencia realmente marcada como lo reportado (Cuadro 10)

Cuadro 10. Comparación de medias en el área foliar (cm²) de las dos especies de *Tabebuia* después de doce semanas de crecimiento en invernadero.

Especie	M	SM	MF	F
<i>T. rosea</i>	312.98a	63.54b	304.36a	72.01b
<i>T. donnell-smithii</i>	87.40a	79.91b	58.18b	89.73a

Nota: Valores en la misma línea seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes (Tukey, 0.05). M (micorrizado), SM (sin micorriza), MF (micorrizado y fertilizado) y F (fertilizado).

En el área foliar para *T. rosea* se puede observar que los tratamientos micorrizados M y MF presentaron valores más altos al final del periodo de crecimiento (12 semanas), sin embargo en *T. donnell-smithii* el mayor incremento en área foliar fue en el tratamiento F.

Lo anterior puede deberse a que durante el tiempo en el que se está estableciendo la simbiosis micorrizica, la planta no recibe beneficio del hongo ya que todavía la micorriza no cuenta con un micelio bien desarrollado para capturar los recursos del suelo, pero el hongo si depende de los carbohidratos que le suministre la planta para poder sobrevivir y desarrollarse (Smith *et al.*, 2004). Indicando que para esta especie la solución nutritiva es un factor más importante que la presencia de la micorriza en esta etapa de desarrollo.

Con base en lo anterior la duración del experimento coincidió con la época de lluvias que se registra en la zona de distribución de *Tabebuia* y quizás al ser especies arbóreas no son tan notables los cambios que se realizan en las plantas, probablemente la asociación micorrizica necesite un periodo más amplio de tiempo para poder observar las ventajas que le confiere a estas especies vegetales (Doubková *et al.*, 2012; Saint-Etienne *et al.*, 2006; Smith *et al.*, 2004). Por otro lado se ha reportado que las especies de rápido crecimiento

que habitan en lugares con alta disponibilidad de recursos, no presentan asociaciones micorrízicas o la micorriza representa un prejuicio para su crecimiento (Hohenheim, 1994). En el volumen radicular para *T. rosea* las diferencias entre tratamientos se observaron entre las plantas M y F, donde M está un 21% por debajo de los valores obtenidos en el tratamiento F. Observándose un comportamiento diferente en *T. donnell-smithii*, donde el volumen radicular fue de 35% y 25% mayor para las plantas micorrizadas (M) con respecto al volumen radicular en SM y MF (Cuadro 11).

Cuadro 11. Comparación de medias del volumen radicular (cm³) en ambas especies de *Tabebuia* después de finalizado el periodo de doce semanas de crecimiento en invernadero.

Especie	M	SM	MF	F
<i>T. rosea</i>	11.65b	14.35a	12.05ab	14.60a
<i>T. donnell-smithii</i>	3.05a	2.00b	2.30ab	2.35ab

Nota: Valores en la misma línea seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes (Tukey, 0.05). M (micorrizado), SM (sin micorriza), MF (micorrizado con fertilización) y F (fertilizado).

De acuerdo a diversos estudios, cuando la planta se encuentra en asociación con un hongo micorrízico, hay un incremento en volumen radicular ya que la mayor asimilación de nutrimentos no solo es atribuida a las hifas del hongo, sino también al aumento en crecimiento de la raíz del hospedante (Marschner, 2012), dando como resultado mayor exportación de nutrimentos y agua hacia la parte aérea (Martínez y Pugnaire, 2009).

Dado lo anterior y los resultados observados en nuestro estudio, se puede notar que las especies arbóreas responden de diferente manera a la inoculación micorrízica en las diferentes variables evaluadas; algunos autores mencionan que la presencia de la micorriza promueve el desarrollo de las especies forestales pero esto depende de diversos factores

como se mencionó anteriormente (Osundina, 1997; Smith *et al.*, 2003). En nuestro estudio en particular esto se pudo ver relacionado con el volumen radicular el cual fue menor en los tratamientos micorrizados.

En otras variables como altura y área foliar se observó un efecto positivo, a pesar de que la simbiosis probablemente no se encontraba en la etapa de mayor actividad.

Es importante mencionar que con respecto a lo anterior en este estudio no se evaluó independientemente cada una de las morfoespecies que se identificaron de la zona de distribución del genero *Tabebuia*, pero sin duda sería un estudio interesante que permite conocer si especies de plantas con características morfológicas, fisiológicas y de crecimiento similares deben su respuesta a una o varias especies diferentes de hongos, lo que estaría hablando de hongos con características funcionalmente diferentes, lo que resultaría en resaltar la relevancia de diversidad funcional.

6.1.3. Biomasa aérea y radicular

Al finalizar las doce semanas de tratamiento se realizó un análisis de varianza a las variables: peso seco de hojas, peso seco de tallo, peso seco de raíz, peso seco aéreo, peso seco total, y relación PA/PR. En *T. rosea*. El análisis no mostró diferencias estadísticas en ninguna de las variables antes mencionadas (Cuadro 12).

Cuadro 12. Análisis de la varianza en plantas de *Tabebuia rosea*, a las doce semanas de haberse inoculado.

Variable	CM	Fc	Pr>F	Bloque	Tratamiento
<i>PS hojas (g)</i>	0.1638	1.08	0.4006	0.0778	0.3897
<i>PS tallo (g)</i>	0.1086	1.59	0.0738	0.1130	0.0749
<i>PS raíz (g)</i>	0.1357	1.18	0.296	0.0632	0.7435
<i>PS aéreo (g)</i>	0.4769	1.35	.2216	0.1031	0.1807
<i>PS total (g)</i>	0.8787	1.30	0.247	0.0627	0.2403
<i>RPA/PR</i>	0.6663	1.93	0.055	0.0106	0.6549

Nota: Peso seco (PS) y relación parte aérea/ parte raíz RPA/PR.

En *T. donnell-smithii* no se observaron diferencias significativas entre las variables evaluadas a excepción del peso seco del tallo (Cuadro 13).

Cuadro 13. Análisis de la varianza en biomasa en *T. donnell-smithii* después de doce semanas de inoculación.

Variable	CM	Fc	Pr>F	Bloque	Tratamiento
<i>PS hojas (g)</i>	0.0145	0.86	0.6692	0.3596	0.3660
<i>PS tallo (g)</i>	0.0208	1.20	0.2792	0.4896	0.0022**
<i>PS raíz (g)</i>	0.0207	1.00	0.4852	0.3530	0.1019
<i>PS aéreo (g)</i>	0.0346	0.78	0.6505	0.5943	0.2722
<i>PS total (g)</i>	10.839	0.96	0.4831	0.1703	0.6099
<i>RPA/PR</i>	4447.3	0.99	0.4577	0.4347	0.3844

Nota: Peso seco (PS) y relación parte aérea/ parte raíz RPA/PR

Los resultados obtenidos en *Tabebuia rosea* (Cuadro 14) son diferentes de lo reportado por Gardezi *et al.*, (1990), donde en distintas especies arbóreas inoculadas con *G. intraradices* y Zac 19, las inoculadas con *G. intraradices*, presentaron un mejor incremento en peso seco aéreo y peso seco radicular. Dado lo anterior se puede concluir que el efecto del inoculo es diferente de acuerdo a la planta hospedante.

Sin embargo las plantas que fueron micorrizadas presentaron mejores valores de biomasa seca fraccionada comparadas con las plantas sin inocular, lo que demuestra una efectividad micorrizica limitada como se ha mencionado con anterioridad.

Martínez-Sánchez, (2013), no encontró diferencias entre las variables de biomasa fraccionada así como en la relación PA/PR, con inóculo de Zac 19.

Por lo tanto todos los tratamientos en *Tabebuia rosea* tuvieron un comportamiento similar, es decir que el inóculo proveniente de la zona de distribución de la especie no provee ningún incremento significativo en la producción de biomasa

Cuadro. 14. Biomasa fraccionada (g) en *T. rosea* después de doce semanas de tratamiento.

Tratamiento	Hojas	Raíz	Tallo	Total	RPA/PR
M	1.42	1.18	0.85	3.46	2.02
SM	1.23	1.10	0.72	3.06	1.84
MF	1.42	1.21	0.91	3.55	2.04
F	1.34	1.15	0.74	3.26	1.90

M (micorrizado), SM (sin micorriza), MF (micorrizado y fertilizado) y F (fertilizado).

En *Tabebuia donnell-smithii* la comparación de medias (Tukey ≤ 0.05) mostró diferencias significativas para un peso seco del tallo, el tratamiento M presento un incremento de 46% con respecto a los tratamientos no micorrizados (SM y F) (Cuadro 15). Las plantas con tallos más gruesos presentas ciertas ventajas por el hecho de soportar en campo grandes vientos, los cuales pudiesen provocar el derribamiento o acame de las plántulas de estas, lo cual hace más fácil su establecimiento (Gardezi *et al.*, 1990).

Cuadro 15. Biomasa fraccionada (g) en *T. donnell-smithii* después de doce semanas de tratamiento.

Tratamiento	Hojas	Raíz	Tallo	Total	PA/PR
M	0.18a	0.26a	0.31a	2.11a	2.45a
SM	0.12a	0.14a	0.15b	1.00a	2.03a
MF	0.13a	0.20a	0.21ab	1.16a	2.24a
F	0.11a	0.18a	0.17b	2.06a	1.44a

Nota: Valores en la misma columna seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes (Tukey, 0.05). M (micorrizado), SM (sin micorriza), MF (micorrizado y fertilizado) y F (fertilizado).

Por otro lado los resultados presentados contrastan con lo reportado con otros autores (Badri y Vivanco, 2009; Barea *et al.*, 2005; Martínez y Pugnaire, 2009) donde en la mayoría de los casos se encuentran diferencias significativas entre las plantas que fueron inoculadas y las no inoculadas en la biomasa fraccionada.

En este trabajo se observó que la tendencia de crecimiento fue similar en ambas especies para los tratamientos micorrizados, lo cual muestra que las especies conservaron el mismo comportamiento, pero en diferente magnitud dependiendo del tratamiento aplicado.

Dado lo anterior en el presente experimento para las dos especies tropicales se encontró mayor biomasa aérea y radicular en los tratamientos micorrizados esto coincide con lo reportado con (Martínez y Pugnaire, 2009), donde diversas especies inoculadas con HMA pertenecientes al género *Glomus* presentan mayor biomasa aérea, lo cual produce un incremento en biomasa de raíz con lo cual es más eficiente la absorción de nutrientes como son N y K, que plantas inoculadas con cepas de procedencias distintas a su lugar de distribución.

Las dos especies tropicales tuvieron una acumulación de peso seco total diferente, por ejemplo para *Tabebuia rosea* el tratamiento MF fue el que presentó una mayor

acumulación de biomasa total de 3.55 g, en comparación a *Tabebuia donnell-smithii* donde el tratamiento M obtuvo un peso de 2.11 g, este efecto se debe a que cada especie tropical responde de cierta manera al inóculo micorrízico que se utiliza mientras en una es más satisfactorio el desarrollo con aplicaciones de fertilizantes en la otra el simple hecho de estar micorrizada confiere las condiciones necesarias para tener un desarrollo adecuado.

Lo anterior coincide con lo reportado por (Alarcón y Ferrera-Cerrato, 1999), donde estudios en invernadero demuestran que la asociación simbiótica de los hongos micorrízicos en las raíces de las plantas producen diversos cambios y/o modificaciones a nivel fisiológico entre los que destacan incrementos en la actividad fotosintética, por efecto de la mayor capacidad de fijación de CO₂ y, por consiguiente, el incremento de las tasas de crecimiento y biomasa en plantas micorrizadas en comparación con las no micorrizadas.

En lo que respecta a la variable RPA/PR no se encontraron diferencias estadísticas significativas para ambas especies tropicales sin embargo los tratamientos M y MF en cada especie se conservó un incremento en este parámetro pero no influye directamente en una acumulación de biomasa significativamente.

Flores y Cuenca, (2004), reportan que la inoculación de HMA promueve una acumulación en biomasa de hasta un 566% comparadas con plantas no inoculadas y para el caso de plantas fertilizadas la acumulación de biomasa fue de solo 46% en comparación con las no inoculadas. En nuestro estudio la inoculación micorrízica no mostró un efecto tan evidente como lo encontrado por estos autores.

6.1.4. Evaluación nutrimental foliar

En *T. rosea* el análisis de varianza para concentración nutrimental, muestra que únicamente la absorción de P presentó diferencias significativas (Cuadro 16).

Cuadro 16. Análisis de varianza para concentración nutrimental en hojas de *T. rosea* desarrollada en invernadero.

Tratamientos	N	P	K	Ca	Mg
Micorrizado (M)	*	**	*	*	*
No micorrizado (SM)	*	**	*	*	*
Micorrizado con fertilización (MF)	*	**	*	*	*
Fertilizado (F)	*	**	*	*	*
R	0.315657	0.828310	0.344289	0.519966	0.647147
CV	9.145599	8.653853	14.09984	6.466489	5.719725

Nota: ** diferencias significativas (0.05). Nitrógeno (N), Fósforo (P), Potasio (K), Calcio (Ca) y Magnesio (Mg). R (coeficiente de correlación) CV (coeficiente de variación).

Los resultados muestran que el fósforo se incrementó en el tejido cuando las plantas fueron inoculadas con micorriza, independientemente de tener o no aplicación de solución nutritiva (Cuadro 17). Esto permite decir, que la condición de estar colonizada con los HMA, favorece la absorción particularmente de fósforo (Brundrett, 2002). De igual manera, el análisis de varianza en *Tabebuia donnell-smithii* (Cuadro 18) siguieron la misma tendencia que los resultados en *Tabebuia rosea* solo para el caso de fósforo hubo diferencias significativas. La comparación de medias mostró que en el tratamiento M fue el que obtuvo la mayor acumulación de fósforo y fue estadísticamente superior al tratamiento SM y F (Cuadro 19).

Cuadro 17. Valores promedio del análisis foliar de los cuatro tratamientos en *T. rosea* después de doce semanas de crecimiento en invernadero.

Tratamientos	N	P	K	Ca	Mg
	(g kg ⁻¹)				
	(ppm)				
Micorrizado (M)	2.135a	3031.2a	11689a	15000.1a	6873.2a
No micorrizado (SM)	2.021a	2228.0b	10625a	15018.5a	6153.7a
Micorrizado con fertilización (MF)	2.213a	2876.7a	11583a	14538.0a	6780.1a
Fertilizado (F)	2.030a	2236.1b	11325a	14397.7 ^a	6369.5a
DMS	0.424	495.34	3526.25	2103.8	825.97

Nota: Valores en la misma columna seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes (Tukey, 0.05). Nitrógeno (N), Fósforo (P), Potasio (K), Calcio (Ca) y Magnesio (Mg). DMS (diferencia mínima significativa).

Cuadro 18. Análisis de la varianza para concentración nutrimental en hoja en *T. donnell-smithii* después de doce semanas de crecimiento en invernadero.

Tratamientos	N	P	K	Ca	Mg
Micorrizado (M)	*	**	*	*	*
No micorrizado (SM)	*	**	*	*	*
Micorrizado con fertilización (MF)	*	**	*	*	*
Fertilizado (F)	*	**	*	*	*
R	0.402095	0.763813	0.099870	0.556002	0.545341
CV	12.72833	8.673810	32.27084	17.37973	19.62132

Nota: ** diferencias significativas (0.05). Nitrógeno (N), Fósforo (P), Potasio (K), Calcio (Ca) y Magnesio (Mg). R (coeficiente de correlación) CV (coeficiente de variación).

Cuadro 19. Valores promedio del análisis foliar de los cuatro tratamientos en *T. rosea* después de doce semanas de crecimiento en invernadero

Tratamientos	N	P	K	Ca	Mg
	g kg ⁻¹	ppm			
Micorrizado (M)	2.135a	3031.2a	11689a	15000.1a	6873.2a
No micorrizado (SM)	2.021a	2228.0b	10625a	15018.5a	6153.7a
Micorrizado con fertilización (MF)	2.213a	2876.7b	11583a	14538.0a	6780.1a
Fertilizante (F)	2.0300a	2236.1b	11325a	14397.7a	6360.5a
DMS	0.424	495.34	3526.25	2103.8	825.97

Nota: Valores en la misma columna seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes (Tukey, 0.05). Nitrógeno (N), Fósforo (P), Potasio (K), Calcio (Ca) y Magnesio (Mg). DMS (diferencia mínima significativa).

El fósforo es uno de los elementos de menor movilidad y por lo tanto de difícil acceso a las raíces de las plantas (Guzmán-González y Larios, 2005) es por ello que la presencia de la micorriza es de suma importancia, ya que el fósforo es translocado por la red miceliar en la cual puede viajar 1000 veces más rápido de lo que lo haría vía raíz (Merrild *et al.*, 2013). Cuando el fósforo no es limitante, el beneficio de la planta micorrizada puede ser nulo o reducido, esto está en función de la dependencia micorrízica de la planta. En la presente investigación a los tratamientos que se les agregó solución nutritiva, fue con bajo contenido de fósforo a 15 ppm ya que se ha visto que a una concentración superior la simbiosis micorrízica no podría llevarse con eficiencia incluso llegando a no formar dicha asociación.

Quiñones-Aguilar *et al.*, (2012) encontraron en papayo que la fuente de fósforo y fertilización influyen en el crecimiento de la planta, sin embargo, este efecto no fue comparable a los beneficios que le brindó la inoculación micorrízica sin aplicación de fertilizante, debido a que las hifas del hongo son capaces de captar, solubilizar y transportar

el fósforo hacia las plantas en suelos pobres o sin fertilizar. Lo anterior coincide con lo encontrado en la presente investigación donde las diferentes especies del género *Tabebuia* tienen un comportamiento completamente diferente entre ellas dado que en *T. rosea* necesita de la fertilización controlada así como la presencia de la micorriza para lograr un crecimiento eficiente en comparación con los tratamientos testigo, sin embargo en *T. donell smithii* el tratamiento micorrizado sin necesidad de fertilización puede desarrollarse de manera eficiente incluso más que el tratamiento micorrizado que incluyó la fertilización controlada.

Alarcón y Ferrera-Cerrato (1999), reportaron un trabajo en fresa inoculada con HMA pertenecientes al género *Glomus* y aplicaron fertilización fosfatada controlada a dosis de 20 y 30 mg kg⁻¹ de fósforo, y después de 210 días de tratamiento, no se encontraron diferencias estadísticas significativas entre tratamientos micorrizados con adición fosfatada así como no micorrizados con adición fosfatada, con lo cual se confirman los resultados reportados en el presente trabajo, y va a depender mayormente de la especie vegetal con la cual se esté trabajando.

Dado lo anterior en nuestra investigación la mayor concentración de fósforo foliar se obtuvo en los tratamientos micorrizados (M y MF) (Cuadro 17, Cuadro 19) para ambas especies. Se ha observado que altas dosis de fertilizantes nitrogenados y fosfatados la actividad de los hongos micorrízicos se ve reducida, incluso puede no desarrollarse (Baar, 2011)., Peña del Rio (2011) concluye que gracias a la micorrización de HMA en particular los autóctonos, se puede reducir el uso de fertilizantes químicos y por otro lado disminuir el costo que genera el uso de estos, sin embargo como se mencionó con anterioridad la

eficiencia en la absorción nutrimental depende fundamentalmente del tipo de consorcio que se esté utilizando así como la especie vegetal con la cual se desea conocer el desempeño.

El inóculo micorrízico, tiene el potencial para ayudar en el establecimiento de plántulas en sitios deforestados o en suelos que presentan cierto grado de perturbación. Con respecto a los efectos de micorrización en el crecimiento de plántulas vinculadas con los proyectos de restauración se han realizado algunos estudios entre los cuales destacan el de Cuenca *et al.*, (1998), Siquiera *et al.*, (1998) y Allen *et al.*, (2003). En el estudio realizado por Cuenca *et al.*, (1998) en la Gran Sabana Venezolana, las plantas fueron inoculadas con 5 tratamientos: sin micorrizas, inóculo micorrízico mixto, fertilizante de superfosfato triple, superfosfato + HMA y suelo previamente esterilizado con HMA. Los resultados demostraron que el tratamiento que logro el mayor incremento en cobertura vegetal biomasa y absorción de nutrimentos fue la combinación de fertilizante y HMA. Concluyendo que la aplicación de fertilizantes no es suficiente y se requiere de la inoculación de HMA en los proyectos de restauración. Los resultados del experimento podría aplicarse a este trabajo ya que al inocular HMA los resultados fueron favorables, principalmente para la altura en *Tabebuia rosea*, y si se agrega el fertilizante se mejora la respuesta como es el caso de *Tabebuia donnell-smithii*.

6.1.5. Porcentaje de colonización micorrízica

La colonización por HMA se ve afectada por varios factores ambientales (Osundina, 1998), como la intensidad de luz, las características del suelo y la estacionalidad (Huante *et al.*, 2012), así como por su fisiología y morfología.

En el presente trabajo se encontraron 10 morfotipos (Cuadro 20) en el inóculo procedente de la zona de distribución de la especie de *Tabebuia rosea* en el campus experimental “El Palmar”, el mayor número de esporas estaba conformado por el género *Acaulospora*, en este sentido la presencia en abundancia de este género se debe a que los suelos son ácidos, lo cual coincide con lo que se ha encontrado en otras investigaciones (Lalaymia *et al.*, 2014; Parniske, 2008; Pérez Luna *et al.*, 2012).

Cuadro 20. Morfotipos encontrados en colecta de suelo en *Tabebuia rosea*.

<i>Acaulospora sp.</i>	<i>Funneliformis mosseae</i>
<i>Acaulospora capsicula</i>	<i>Glomus sp.</i>
<i>Acaulospora scrobiculata</i>	<i>Glomus ambisporum</i>
<i>Acaulospora kentinensis</i>	<i>Rhizophagus aggregatus</i>
<i>Claroideoglomus etunicatum</i>	<i>Septoglomus constrictum</i>

El análisis de varianza para la colonización micorrizica total en las dos especies tropicales, mostraron diferencias estadísticas entre tratamientos (Cuadro 21).

Cuadro 21. Análisis de la varianza de la colonización micorrizica total en *T. rosea* y *T. donnell-smithii* después de doce semanas de crecimiento.

Especie	CM	Fc	Pr>F	Bloque	Tratamiento
<i>T. rosea</i>	0.2604	3.09	0.0110	0.0287	0.0010**
<i>T. donnell-smithii</i>	0.2611	2.89	0.0157	0.0981	0.0012**

**Significativo al 0.05%

En *Tabebuia rosea* la comparación de medias mostró que el tratamiento M presentó un porcentaje de colonización total de 39%, lo cual es un 11% superior al obtenido en el tratamiento MF. La misma tendencia se observó en *Tabebuia donnell-smithii* donde el tratamiento M obtuvo un porcentaje de colonización total de 36%; un incremento de 12% con respecto al tratamiento MF (Figura 4).

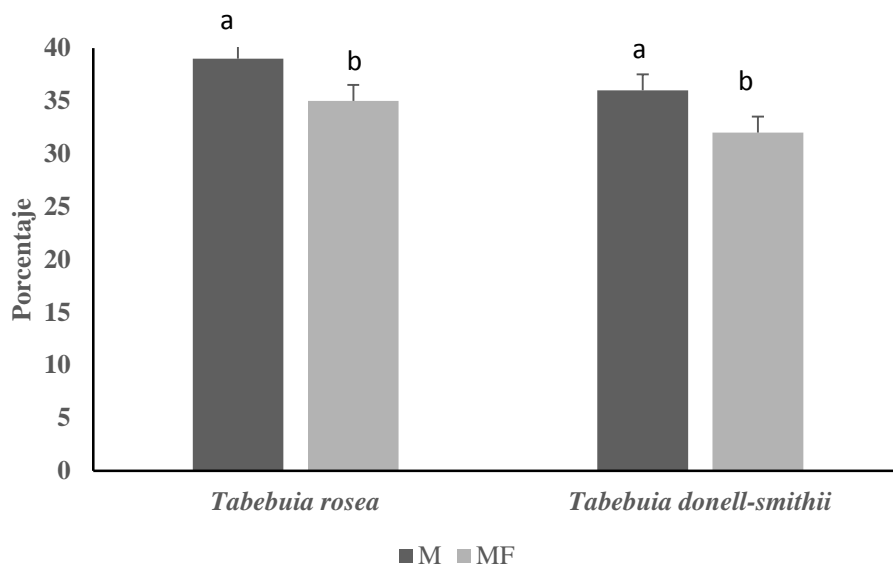


Figura 4. Porcentaje de colonización en *T. rosea* y *T. donnell-smithii* después de doce semanas de tratamiento, letras diferentes entre columnas son estadísticamente diferentes ($p \geq 0.05$). M (micorrizado) y MF (micorrizado con fertilización).

Ambas especies presentaron un porcentaje de colonización total en el tratamiento M comparado con el tratamiento MF, esto es probablemente a que la eficiencia de la micorrización se ve afectada por la presencia de solución nutritiva aunque la concentración de N y P fuera baja.

Comparando los porcentajes de colonización obtenido en nuestro estudio después de doce semanas de inoculación, estos fueron bajos (menores a 40%) a los reportados por Cuervo, (2007), donde encontraron un porcentaje de colonización total del 60% en plantas

inoculadas con *Glomus*, y plantas inoculadas con *Gigaspora* fueron inferiores (20%). Esta baja respuesta de las plántulas a los HMA puede deberse a los costos que implica para algunas de las plántulas mantener dicha relación, ya que cuando las condiciones no son favorables, mantener porcentajes de colonización micorrízica altos puede resultar muy costoso, pues aumenta la demanda de recursos debido a su rápido crecimiento en los bosques tropicales (Kunert *et al.*, 2010; Wu *et al.*, 2013).

Martínez-Sánchez, (2013) encontró una colonización total con la cepa micorrízicas Zac-19 de 31% a 35% para las especies de *T. rosea* y *T. donnell-smithii* respectivamente de un 1-8% por abajo a lo encontrado en nuestro estudio, lo cual indicaría que el inóculo utilizado, proveniente de una zona donde crece *T. rosea* tiene una infectividad ligeramente mayor que cepas controladas. La colonización micorrízica total fue baja comparada con cepas de HMA controladas que se han probado para el género *Tabebuia* como es el caso de *Glomus* y Zac-19 no encontrándose diferencias tan marcadas en las especies vegetales que se ocuparon en dicho trabajo.

Con base en los estudios anteriormente señalados junto con los de este trabajo se propone el uso de HMA en los proyectos de restauración inoculo y fertilizante dependiendo de la especie que se utilizara para garantizar el éxito de la restauración o reforestación en zonas que presentan un grado de anegamiento temporal o estacional de medio a severo.

Los porcentajes de vesículas, hifas y arbusculos, de acuerdo al análisis de varianza, en ambas especies tropicales mostraron diferencias significativas (Cuadro 22). Para *Tabebuia rosea*, solo la presencia de arbusculos mostró diferencias significativas, en cambio para

Tabebuia donnell-smithii, además de los arbusculos, el porcentaje de hifas y vesículas fue igualmente significativo.

Cuadro 22. Análisis de la varianza en la colonización de vesículas, hifas y arbusculos en *T. rosea* y *T. donnell-smithii* después de doce semanas de crecimiento.

Especie	Variable	CM	Bloque	Tratamiento
<i>T. rosea</i>	Vesículas	37.95	0.0160	0.1045
	Hifas	28.05	0.0229	0.9224
	Arbusculos	0.206	0.9675	0.0006**
<i>T. donnell-smithii</i>	Vesículas	75.35	0.0268	0.0003**
	Hifas	78.45	0.0229	0.0004**
	Arbusculos	0.2902	0.2550	0.0034**

****Significativo al 0.05%**

En el Cuadro 23 se presentan los valores que en porcentaje que se obtuvieron de la colonización micorrízica fraccionada en ambas especies tropicales, como se observa para las variables evaluadas como fueron vesículas, hifas y arbusculos presentaron mayores porcentajes en el tratamiento M, siendo el comportamiento diferente en ambas especies, y observándose una mejor efectividad del inóculo en dicho tratamiento.

Cuadro 23. Porcentaje de colonización fraccionada en *T. rosea* y *T. donnell-smithii* al finalizar las doce semanas de crecimiento en condiciones de invernadero.

Especie	Tratamiento	Vesículas	Hifas	Arbúsculos
		-----%-----		
<i>T. rosea</i>	M	32.9a	26.8 a	1.4a
	MF	31.2a	26.7a	1.8b
<i>T. donnell-smithii</i>	M	31.8a	27.9a	2.1a
	MF	27.5b	23.6b	1.7b

Nota: Valores en la misma columna seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes (Tukey, 0.05). M (micorrizado) y MF (micorrizado con fertilización).

Los resultados anteriores concuerdan con lo reportado por Martínez- Sánchez, (2013), para *T. rosea* y *T. donnell-smithii* inoculados con la cepa Zac. 19, donde la colonización de vesículas fue de 18% y arbúsculos 8% (superior a los de nuestra investigación) en *T. rosea*, mientras que en *T. donnell-smithii* el porcentaje de vesículas fue de 20% y en arbúsculos de 4%.

La procedencia del inóculo es un factor que tiene influencia en los niveles de colonización, así como la respuesta de las plantas a los HMA (Lalaymia *et al.*, 2014; Martínez y Pugnaire, 2009; Smith *et al.*, 2004) ya que se sabe las zonas que son propicias a la restauración se presenta una mejor respuesta de las especies vegetales con hongos autóctonos y no se afecta la abundancia de las mismas con el ingreso de nuevas cepas que en algún momento pudieran llegar a desplazar a las antes presentes, y si bien se acelera el proceso sucesional, también se corre el riesgo de que ocurra lo que se conoce como sucesión arrestada (Schultz *et al.*, 2012; Uprety *et al.*, 2012b) con lo cual se impide que la sucesión siga su curso.

A partir de los resultados obtenidos por Martínez -Sánchez (2013) donde inoculo con la cepa Zac-19 y *Glomus intrarradices*, se recomienda la utilización de diversas cepas de HMA y de preferencia cepas autóctonas con el fin que las especies tropicales utilizadas en la restauración de bosque tropical aseguren una mayor infectividad y efectividad el cual se refleje en un mayor porcentaje de sobrevivencia y establecimiento de dichas especies.

Con lo anterior podemos aseverar que el inóculo de campo confiere ventajas similares a lo que se presenta con cepas controladas, el siguiente paso en la investigación sería evaluar la infectividad y efectividad de los diferentes morfotipos encontrados en el suelo proveniente de la zona de distribución de *Tabebuia rosea* en el campo experimental “El Palmar”.

6.2. Experimento 2: *Tabebuia rosea* inoculada con hongos micorrízicos arbusculares bajo estrés hídrico por anegamiento artificial.

6.2.1. Variables de crecimiento

A lo largo de los 45 días que duró el anegamiento artificial en condiciones de invernadero, este no causó un estrés severo que provocara una disminución en el crecimiento de la planta, observándose el mismo comportamiento después de terminado el estrés (fase de recuperación). Los resultados obtenidos del análisis de la varianza para las variables de crecimiento, se observa que la tasa de crecimiento absoluto en diámetro (TCA diám.) fue la única que presentó diferencias estadísticas en la etapa de anegamiento particularmente para la severidad del 50% (Cuadro 24).

Cuadro 24. Valores de P (≤ 0.05) del ANOVA para las variables evaluadas en los tratamientos en plantas de *T. rosea*. En tres periodos de anegamiento con diferente severidad (75%, 50% y 25%) y dos periodos de recuperación sin anegamiento.

Variable	Anegamiento			Recuperación (días)	
	75%	50%	25%	15	30
Alt.	0.5263	0.6708	0.0701	0.3463	0.6565
Diám.	0.9605	0.5333	0.1055	0.2002	0.6990
TCA alt.	0.1748	0.4095	0.5504	0.0957	0.3155
TCA diám.	0.8668	0.0215**	0.5192	0.2202	0.0873
NH	0.7232	0.3790	0.4471	0.5633	0.0865
VR	0.9349	0.8677	0.5248	0.1145	0.0997
LR	0.3160	0.1575	0.5085	0.3926	0.9831
PST	0.0801	0.1069	0.0658	0.5295	0.3398
PSA	0.1336	0.1069	0.0658	0.5295	0.3398
PSR	0.2553	0.6861	0.3862	0.5846	0.2553
PA/PR	0.2081	0.5035	0.1390	0.7050	0.4875
CHR	0.5394	0.8845	0.4755	0.2586	0.8135
Clorofila	0.0001**	0.0093**	0.9009	0.1217	0.0001**

Nota: Alt. (altura), Diam (diámetro), TCA (tasa de crecimiento acumulado), NH (número de hojas), VR (volumen radicular), LR (longitud radicular), PST (peso seco total), PSA (peso seco aéreo), PSR (peso seco de raíz), PA (parte aérea), PR (parte radicular), CHR (conductividad hidráulica de la raíz) (** diferencias significativas ($p \leq 0.05$)). Cada periodo tuvo una duración de 15 días.

Los valores promedio en altura en cada fase que se evaluó, se observa que los tratamientos micorrizados y fertilizados continuaron con su crecimiento a medida que transcurre el estrés, y las plántulas de *T. rosea* no se ven afectadas por el anegamiento, el tratamiento MF incrementó 18.2% con respecto a los tratamientos SM y F (Cuadro 25). De igual forma la TCA en altura para el tratamiento MF fue 33.5% superior a los tratamientos SM y F la ganancia de altura puede relacionarse directamente a la presencia de la micorriza ya que se sabe que la simbiosis promueve un crecimiento óptimo a su hospedante (Mohan *et al.*, 2014; Nadeem *et al.*, 2014). Con los resultados mencionados, el anegamiento no afectó negativamente el desarrollo en altura, en otras especies arbóreas donde se han sometido a periodos de anegamiento las especies tienden a disminuir su crecimiento en altura, presentando variaciones entre la especie que se analice, en relación al tiempo en el cual éste se detiene (Jackson *et al.*, 2008; Khanam, 2010; Osundina, 1998).

La continuidad en crecimiento concuerda con los resultados obtenidos en el trabajo de Martínez-Sánchez, (2013), para *T. rosea* inoculada con la cepa Zac-19, donde la condición de anegamiento artificial fue una capa de agua de 5 cm por encima del cuello de la raíz las plantas se adaptaron a esta condición logrando una supervivencia de 100%, el trabajo concluye, que al no haber un efecto negativo por las condiciones de anegamiento *T. rosea* es una especie adaptable a suelos que presentan inundaciones temporales.

Así mismo, Talbot *et al.*, (1987), realizaron un experimento de anegamiento en *Salix caprea* y *Salix cinérea*, concluyendo que el menor crecimiento en altura en *S. caprea* fue el reflejo de una menor habilidad competitiva de *S. caprea* a lugares con exceso de humedad. Por lo anterior dada la adaptabilidad que presenta *T. rosea* durante el periodo de anegamiento y su recuperación, puede estar asociado con los patrones naturales de distribución. Además, el periodo de anegamiento en nuestro estudio se realizó durante la

época de crecimiento vegetativo, lo cual coincide con periodo de anegamiento en sus lugares de distribución (Kolb y Joly, 2009^a).

Cuadro 25. Valores promedio para las variables evaluadas en los tratamientos en plantas de *T. rosea*, en tres periodos de anegamiento con diferente severidad (75%, 50% y 25%) y dos periodos de recuperación (sin anegamiento).

Variable	Tratamiento	Anegamiento			Recuperación (días)	
		75%	50%	25%	15	30
Alt. (cm)	M	14.93	14.45	17.20	17.88	18.58
	SM	13.93	13.51	16.66	16.73	17.40
	MF	15.78	15.38	19.80	18.45	18.86
	F	14.10	14.18	16.21	16.66	17.80
Diám. (mm)	M	0.65	0.71	0.73	0.75	0.78
	SM	0.65	0.80	0.68	0.74	0.75
	MF	0.66	0.80	0.80	0.81	0.80
	F	0.63	0.73	0.75	0.71	0.80
TCA alt. (cm)	M	2.13	0.51	3.03	4.03	3.11
	SM	0.98	0.85	2.56	2.33	1.71
	MF	0.75	0.85	3.70	4.0	4.00
	F	0.38	0.85	2.00	1.50	2.66
NH	M	35.3	32.60	30.30	33.6	31.3
	SM	31.0	26.00	26.00	24.00	30.8
	MF	39.10	32.80	33.60	39.00	41.1
	F	33.80	28.60	31.60	28.50	27.1
VR	M	13.33	15.33	16.00	13.66	14.65
	SM	13.00	16.16	16.33	18.45	17.64

Continuación del cuadro 25.

	MF	13.33	17.00	17.66	17.66	17.54
	F	12.33	15.33	15.33	17.33	17.36
	M	15.28	14.23	16.03	15.61	14.6
LR (cm)	SM	16.75	15.88	15.28	15.58	14.7
	MF	16.25	15.20	15.16	14.86	14.5
	F	15.41	16.25	15.41	14.60	14.5
	M	10.34	3.35	4.31	4.94	6.58
PST (g)	SM	10.20	3.96	3.55	5.59	6.82
	MF	11.26	4.86	5.08	5.71	8.62
	F	9.58	3.03	4.13	4.63	6.76
	M	2.07	3.35	4.31	4.94	6.58
PSA (g)	SM	2.20	3.96	3.55	5.59	6.82
	MF	3.05	4.86	5.08	5.71	8.62
	F	1.73	3.03	4.13	4.63	6.76
	M	2.16	1.25	1.44	1.76	2.16
PSR (g)	SM	2.82	1.36	1.10	1.92	2.82
	MF	3.74	1.48	1.44	1.70	3.74
	F	2.60	1.12	1.39	1.44	2.60
	M	1.53	2.09	2.02	1.97	2.32
PA/PR (g)	SM	1.86	1.83	2.25	1.94	1.68
	MF	2.47	2.49	2.63	2.20	1.51
	F	1.85	1.86	1.97	2.16	1.72

Nota: Alt. (altura), Diam (diámetro), TCA (tasa de crecimiento acumulado), NH (número de hojas), VR (volumen radicular), LR (longitud radicular), PST (peso seco total), PSA (peso seco aéreo), PSR (peso seco de raíz), PA (parte aérea), PR (parte radicular).** diferencias significativas ($p \leq 0.05$). Cada periodo tuvo una duración de 15 días.

Gil *et al.*, (2010) destaca las principales respuestas morfológicas y fisiológicas en plántulas de *T. rosea* sometidas a estrés hídrico por anegamiento, entre las que se encuentran, el crecimiento, conductancia estomática, intercambio gaseoso, cambios morfológicos etc, así como aumento en procesos de oxidación los cuales son posibles estrategias adaptativas desarrolladas para sobrevivir a condiciones de anoxia, por lo que *T. rosea* es una especie muy tolerante al anegamiento y la hace una especie potencial a utilizarse en lugares con anegamiento temporal o prolongado con fines de restauración forestal. En condiciones naturales la tolerancia a la inundación varía entre especies, y debido a esto, la inundación puede ser un factor determinante en la composición florística de los ecosistemas (Kolb y Joly, 2010).

En *Tabebuia cassinoides* se ha visto que crece mejor cuando atraviesa periodos de inundación, favoreciendo su establecimiento, lo que beneficia a esta especie en la competencia con otras, además de explicar en parte, su dominancia en zonas pantanosas. Una de las características de su adaptabilidad, es la formación de aerénquima bien desarrollado, así como raíces adventicias (Kolb and Joly, 2009). Estas características le permite a esta especie seguir respirando de manera aeróbica, además de tener la capacidad de oxidación de la rizósfera lo cual favorece el crecimiento en zonas donde la saturación de agua en el suelo puede durar meses (Kolb y Joly, 2010).

Lo anterior es similar a lo reportado por López (2009) quien realizó una investigación sobre fisiología y ecología de comunidades arbóreas en hábitats inundables, reportó que las especies dominantes en esa zona alcanzaban una altura de 0.60 m antes del periodo de inundación, favoreciendo el mantenimiento de la biomasa foliar. Esto apoya lo mencionado por Hunneke y Sharitz (1986) donde las plantas bajo inundación deben tener una altura por arriba del nivel de inundación, para que puedan sobrevivir a esas condiciones. Además de

lo mencionado anteriormente se han encontrado en otros trabajos que algunas especies tolerantes a inundaciones tienen diferentes respuestas morfológicas y fisiológicas dependiendo del tipo de inundación y las características propias de la especie vegetal (Osundina, 1998).

Es reconocido que durante una situación de anoxia es poco frecuente que exista división celular y por lo tanto crecimiento, cuando este último ocurre casi siempre corresponde a una elongación celular (Gibbs y Greenway, 2003). Con lo anterior se puede suponer que el crecimiento en altura en *T. rosea* para este experimento es producto de una elongación celular.

Para el incremento en diámetro no se encontraron diferencias estadísticas significativas entre tratamientos para cada fase de severidad así como en la recuperación una vez finalizados (Cuadro 25). Sin embargo el tratamiento MS al finalizar el experimento presentó un incremento en diámetro de 6.2% con respecto al tratamiento SM.

En la TCA en diámetro mostró diferencias estadísticas para la evaluación 2 (50% de severidad) (Figura 5) en condiciones de anegamiento donde el tratamiento SM tuvo un incremento de 47.1% en comparación con el tratamiento M, esta respuesta puede atribuirse que los tratamientos M y MF invirtieron más los productos de asimilación en altura que en diámetro.

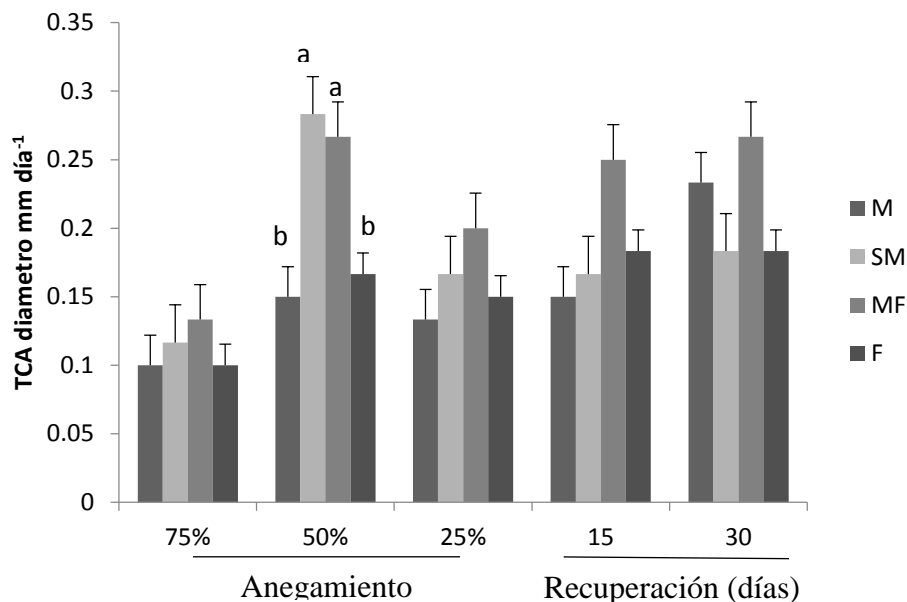


Figura 5. Tasa de crecimiento acumulado (TCA) en diámetro en condiciones de anegamiento (evaluaciones quincenales a diferente severidad) y periodo de recuperación. M (micorrizado), SM (sin micorriza), MF (micorrizado con fertilización) y F (fertilizado). Letras diferentes sobre la columna indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$).

Los resultados del incremento en diámetro contrastan con lo reportado con Martínez - Sánchez, (2013) donde el tratamiento testigo obtuvo un incremento en diámetro de 1.7% más en comparación con los tratamientos inoculados con la cepa Zac-19. Estos resultados donde el testigo fue mejor se atribuyen a que las plantas invirtieron más los productos de asimilación en la altura que en el diámetro (Yamauchi *et al.*, 2013).

El incremento en diámetro en condiciones de anegamiento es una estrategia adaptativa que presenta la especie al tener la habilidad de desarrollar un aérenquima muy completo lo que ayuda en el intercambio gaseoso de las especies vegetales que lo desarrollan (Yamauchi *et al.*, 2013), en este sentido la proporción de los espacios intercelulares llenos de aire de un aérenquima es una expresión de la porosidad radicular, misma que difiere entre las especies vegetales y es adaptativa (Bailey-Serres y Voeselek, 2015; Shabala, 2011). Diversos trabajos han demostrado que las especies con alta porosidad forman raíces más profundas

que mejoran la exploración del suelo durante la inundación y ofrecen una ventaja competitiva en el crecimiento al finalizar el periodo de estrés (De la Cruz *et al.*, 2012; Kolb y Joly, 2009b).

Con lo anterior podemos asumir que el engrosamiento del tallo es una estrategia de las plantas para sobrevivir a las condiciones de anegamiento debido a la formación de aerénquima que permite una mejor absorción y distribución de oxígeno (Huber *et al.*, 2009).

6.2.2. Biomasa aérea y radicular en *Tabebuia rosea* bajo condiciones de anegamiento

Después de los 45 días de anegación (75, 50 y 25% de anegación) y después del periodo de recuperación (15 y 30 días), el análisis de varianza no mostró diferencias estadísticas significativas ($p \geq 0.05$) en ninguna de las variables de biomasa aérea (NH, PST, PSA) y radicular (VR, LR, PSR) y la RPA/PR (Cuadro 25).

El número de hojas (NH) en la fase de anegamiento a medida que transcurre el tiempo en anegamiento, va siendo notorio el daño en el follaje, presentando clorosis por pérdida de pigmentos fotosintéticos, cierre estomático y abscisión foliar (Gil *et al.*, 2010).

A pesar de observarse un daño al follaje, las plantas continuaron produciendo hojas nuevas en la parte de la planta que no se encontraba inundada. El tratamiento MF presentaron un incremento en el número de hojas de 23.8% en contraste al tratamiento M, y de 34% con los tratamientos SM y F, lo cual sugiere que el tratamiento MF tiene menor pérdida de hojas y que posee una mayor posibilidad de recuperarse a esta condición debido a que la recuperación no involucra gastos adicionales de las reservas energéticas en la formación de nuevo follaje; la senescencia fue de moderada a severa en los tratamientos SM y F, donde la presencia de la simbiosis micorrízica favoreció el mantenimiento y producción de hojas

nuevas, aún bajo las condiciones de severidad de estrés planteadas en esta investigación, por lo cual, el tiempo de anegación en *T. rosea* determina su tolerancia. Prior *et al.*, (2006) plantean que la duración del anegamiento es crítico en la sobrevivencia de las especies intolerantes a esta condición, lo cual fue observado en *Leptospermum scoparium*, *Acacia melanoxylon*, *Nothofagus cunninghamii* y *Eucalyptus obliqua*.

El mantener el número de hojas y en algunos casos como el tratamiento F que presentan emergencia de hojas nuevas contrasta con lo encontrado en especies como *N. nítida* ya que en periodo de anegamiento presenta alta senescencia deteniendo su crecimiento y entrando en un estado de dormancia. Este tipo de estrategia ha sido descrita por Gibbs y Grenway (2003), quienes interpretan la disminución de la biomasa foliar como una forma de evitar daños y compromisos energéticos ante una condición de anoxia.

La pérdida de follaje bajo condiciones de anegamiento ha sido interpretada como una mayor adaptación a esta condición (Talbot *et al.*, 1987).

A medida que *T. rosea* pasa un mayor número de días bajo estas severidades de anegamiento, el decremento en follaje afectó a más individuos en todos los tratamientos. Las hojas pueden actuar como almacenaje de carbohidratos y reserva de elementos nutritivos, por lo que la pérdida de estas puede causar un severo desbalance energético (Simova-Stoilova *et al.*, 2012). En el experimento en condiciones de anegamiento se observa marchitamiento y clorosis de las hojas, sin involucrar la caída de estas, lo cual evidencia la disminución de eficiencia fotosintética y por lo tanto puede darse un efecto negativo en el crecimiento (Du *et al.*, 2012). El tratamiento MF, al no perder follaje masivamente en condiciones de anegamiento, posee una mayor posibilidad de recuperarse más rápidamente después de un periodo de anegamiento, debido a que la recuperación no

involucra gastos adicionales de las reservas energéticas en la formación de nuevo follaje (De la Cruz *et al.*, 2012).

El análisis de varianza para longitud radicular y volumen radicular no se observaron diferencias significativas entre tratamientos (Cuadro 25), sin embargo los tratamientos M presentaron un incremento de 5.4% más de longitud radicular con respecto al tratamiento MF en anegamiento, mientras que el volumen radicular se incrementó en los tratamientos SM y F terminado el periodo de anegamiento, con un incremento de 19.5% en comparación a los tratamientos M y MF.

En un trabajo realizado por Peña-Fronteras *et al.*, (2009), se evaluó las respuesta al anegamiento en *Cyperus rotundus*, encontrándose que una de las estrategia para soportar el estrés hídrico por anegamiento fue la elongación radicular, este elongamiento permitió que *C. rotundus* tuviera una mayor exploración del suelo, mejorando el intercambio gaseoso.

En otro trabajo con *T. rosea* bajo un anegamiento de 120 días, se reporto que presentaron un incremento en volumen radicular, siendo una estrategia adaptativa que ésta desarrolla, lo que le permite una mejor exploración del sustrato para la obtención de nutrimentos. Además la especie no presentó una pérdida de follaje significativa, las cuales continuaron creciendo por lo tanto la demanda de nutrimentos es continua (Gil *et al.*, 2010).

Lo anterior concuerda con lo encontrado en esta investigación donde las plantas aún en condiciones de anegamiento continuaron con el crecimiento del follaje y del sistema radicular. En lo que respecta a la simbiosis micorrízica para esta última variable parece no tener una influencia clara. Si bien hubo simbiosis micorrízica a lo largo del periodo de anegamiento, el mantenimiento de las hojas y el crecimiento radicular es atribuido a adaptaciones morfológicas y fisiológicas en *T. rosea* que al efecto que brindan los HMA en condiciones de anegamiento (Lodge, 1989). Estas adaptaciones fueron observadas en

Populus y *Salix* inoculados con HMA y ectomicorrizas en suelos inundados, donde la longitud de la raíz, no mostró diferencias significativas entre tratamientos (Lodge, 1989).

Así mismo el potencial redox, es una característica que disminuye en los suelos inundados, provocando una disminución en el contenido de oxígeno, que a su vez afecta la disponibilidad de nutrientes para las plantas. Esta reducción del potencial redox, se ha observado que promueve un mayor desarrollo del sistema radicular como un mecanismo de tolerancia en condiciones de inundación (De la Cruz *et al.*, 2012).|

En el caso de *T. rosea* la producción de biomasa total (PST) no muestra diferencias significativas en ninguno de los tratamientos en las condiciones de anegamiento experimentadas (Cuadro 25), este comportamiento podría interpretarse como una baja sensibilidad a la severidad de anegamiento.

El mayor incremento en peso seco total (PST) se encontró en el tratamiento MF para las diferentes condiciones en anegamiento y en recuperación, este resultado está directamente relacionado al contenido de nitrógeno y fósforo que presentó dicho tratamiento ya que la solución nutritiva fue asimilada de mejor manera por el hecho de estar inoculada con HMA (Cuadro 26). Después de los 45 días de anegamiento los tratamientos SM y F incrementaron su PST en un 26% y los tratamientos en M y MF un 32% respectivamente. Esto es similar a lo encontrado en *T. avellenadae* donde el periodo de anegamiento causa una estimulación para la ganancia de biomasa pasado las condiciones de estrés (Alves *et al.*, 2012).

El PSA fue mayor en las plantas micorrizadas a lo largo del experimento (Cuadro 26) es así que al finalizar la etapa de inundación las plantas micorrizadas en particular MF tenían una

diferencia de 30% con respecto a plantas del tratamiento SM, y finalizando la etapa de recuperación 20% respectivamente.

Esto concuerda con lo encontrado en la primera etapa, donde el tratamiento MF también presentó mejores incrementos en altura, lo cual está relacionado directamente con la ganancia en biomasa, ya que el contenido de nitrógeno estimula el crecimiento vegetativo de la planta, como lo que señalan Tisdale y Nelson (1991), quienes mencionan que cuando el porcentaje de nitrógeno es favorable, aumenta la hidratación del protoplasma.

Para biomasa radicular (PSR) se observa la misma tendencia, donde el tratamiento MF incrementó un promedio de 12%, atribuible principalmente a la aplicación de fertilizante (vía solución nutritiva), donde los productos de asimilación no se distribuyeron proporcionalmente en las diferentes partes de las plantas (Pérez *et al.*, 2011) este supuesto se puede reforzar al observar que en dicho tratamiento se obtuvieron mejores diámetros del tallo a lo largo de toda la fase experimental.

En relación a los HMA las plantas que contaron con inóculo como M y MF obtuvieron mejores pesos secos que los tratamientos SM y F, con lo cual podemos decir que la presencia de la micorriza brinda una ligera ventaja en el movimiento nutrimental en periodos de estrés y posterior al estrés, lo cual trae un mejor desarrollo de la planta.

En lo que respecta a la RPA/PR, ésta fue muy variable, se observa una tendencia en las plantas micorrizadas a presentar valores mayores (M y MF), donde la posibilidad de éxito en condiciones de campo con anegamiento será mayor.

Keeley (1980), reporta que la inoculación con *Glomus* sp. incrementó la biomasa aérea, y la RPA/PR fue menor en las plantas micorrizadas bajo inundación, resultados opuestos a los encontrados en el presente estudio

De igual manera Huang *et al.*, (1985) inoculó plantas de *L. leucocephala* con *Glomus fasciculatum*, donde reportó que las plantas micorrizadas tuvieron mayor incremento en peso seco de tallo y raíz y una disminución en la RPA/PR, en condiciones de no inundación.

6.2.3. Contenido de clorofila, contenido nutrimental y conductividad hidráulica

El contenido de clorofila expresado en unidades SPAD fue variable de acuerdo a los periodos de evaluación, lo cual estuvo en intervalos de 30 a 42 unidades (Figura 6), donde la intensidad de verdor en la hoja disminuyó, debido a que las hojas presentaron clorosis.

En cada uno de los periodos de evaluación se encontraron diferencias significativas ($P \leq 0.05$) Cuadro 25), la diferencia fue más notoria para la severidad del 50% donde el tratamiento MF presentó 31.3% más de unidades SPAD respecto al tratamiento F. Esta tendencia se mantiene en la fase de recuperación (15 y 30 días), donde el tratamiento MF sigue superando en 23% al tratamiento F, lo que sugiere que la acción de las micorrizas favorece la absorción nutrimental aun cuando la plantas pasen por un periodo de anegación (Figura 6). Conforme avanza el daño al follaje, el contenido de nitrógeno en las hojas disminuye, una de las causas por la cual se presenta disminución de las unidades SPAD se debe a la abscisión foliar que se presentó a lo largo del anegamiento así como la emergencia de nuevas hojas (De la Cruz *et al.*, 2012).

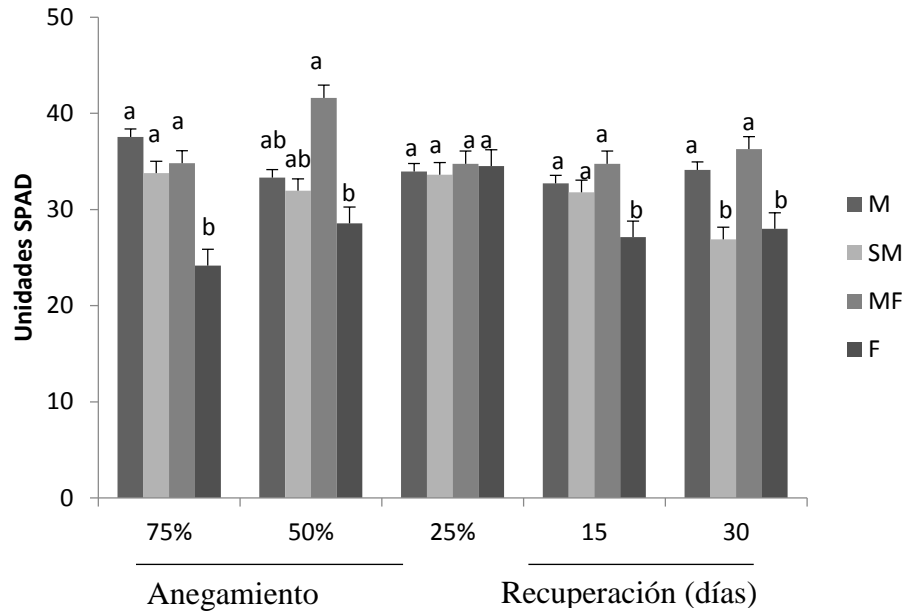


Figura 6. Evaluación de las unidades SPAD en condiciones de anegamiento (75%, 50% y 25%) y recuperación. M (micorrizado), SM (sin micorriza), MF (micorrizado con fertilización) y F (fertilizado). Letras diferentes sobre la columna para cada periodo indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$).

El resultado del análisis foliar en cada uno de los diferentes niveles de anegamiento se muestran en el Cuadro 26 y 27. El análisis de los nutrimentos se realizó en e muestras compuestas y se observó que la concentración para cada uno de los elementos evaluados (N, P, K Ca y Mg) fue superior en los tratamientos micorrizados (M y MF), coincidiendo con los resultados obtenidos en la primera fase de este trabajo.

Cuadro 26. Valores promedio del análisis foliar de *Tabebuia rosea*, para N, P, K, Ca y Mg después de cada fase de anegamiento (75%, 50% y 25%). Cada fase tuvo una duración de 15 días.

Elemento	75%				50%				25%			
	M	SM	MF	F	M	SM	MF	F	M	SM	MF	F
N (%)	2.905	2.275	2.975	2.415	2.275	1.995	2.555	1.995	2.625	2.275	3.325	2.485
P (ppm)	3440.9	2168.3	3853.1	2241.6	2388.3	2249.4	3055.3	1887.7	2451.0	2082.1	3206.4	2000.6
K (ppm)	8460.1	6831.7	9722.4	7130.7	6883.5	5826.5	7029.6	5977.5	7184.6	6716.4	7459.8	6778.5
Ca (ppm)	8119.5	7562.8	8487.4	6547.1	6391.0	5992.7	6396.5	5738.4	5544.2	5276.7	5625.2	5088.9
Mg (ppm)	4868.8	4159.0	5759.2	4476.3	4222.7	3692.3	5213.4	3778.5	5044.7	4650.5	5066.6	4836.3

Nota: Micorrizado (M), sin micorriza (SM), micorrizado y fertilizado (MF) y fertilizado (F). Nitrogeno (N), fósforo (P), potasio (K), calcio (Ca) y magnesio (Mg).

Cuadro 27. Valores promedio del análisis foliar de *Tabebuia rosea*, para N, P, K, Ca y Mg después del periodo de recuperación (30 días dividida en dos periodos de 15 días).

Variable	Periodo de recuperación							
	15 días				30 días			
	M	SM	MF	F	M	SM	MF	F
N (%)	2.485	1.855	2.765	2.235	1.82	1.58	1.96	1.61
P (ppm)	2632.4	1911.0	2793.3	1817.6	1557.4	1358.1	1550.9	1373.6
K (ppm)	8343.5	8217.1	9368.5	8021.7	6856.2	6656.1	7382.4	6162.8
Ca (ppm)	6456.8	5976.1	7623.3	6708.7	5672.1	4544.0	5901.5	5610.1
Mg (ppm)	5826.0	5444.3	6474.1	5029.8	5110.0	4367.2	5548.8	4338.3

Nota: Micorrizado (M), sin micorriza (SM), micorrizado y fertilizado (MF) y fertilizado (F). Nitrógeno (N), Fósforo (P), Potasio (K), Calcio (Ca) y Magnesio (Mg).

Con los resultados del análisis químico foliar es posible asumir que la simbiosis micorrízica con inóculo proveniente del campo experimental “El Palmar” que se llevó a cabo con *T. rosea* fue óptima y se relaciona directamente a otras variables evaluadas en la fase de anegamiento como es la altura, biomasa y crecimiento radicular en condiciones de crecimiento controladas bajo invernadero.

Es muy notorio que en el tratamiento M, la Kr aumenta paulatinamente durante el periodo de anegación, el patrón en MF es similar, incluso al final de los 45 días la Kr es mayor que en M, lo cual no sucede con SM y F, lo que indica que en los tratamientos micorrizados hay un mayor movimiento de agua hacia la parte aérea. al final del periodo de recuperación prácticamente todos los tratamientos presentan valores de Kr muy similares (Figura 7).

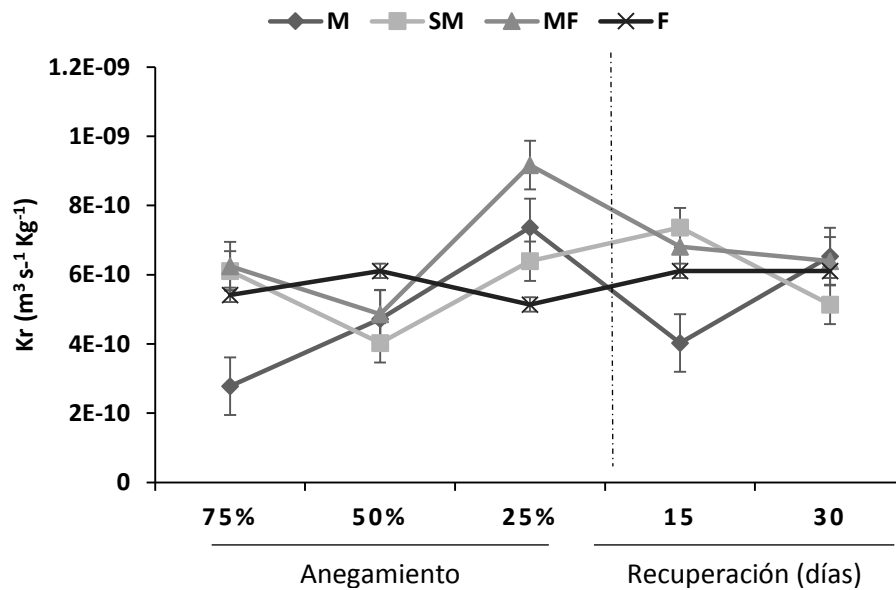


Figura 7. Conductividad hidráulica de la raíz en plantas de *T. rosea* creciendo en tres severidades de anegamiento (75, 50 y 25%) así como un periodo de recuperación (15 y 30 días). Promedios \pm error estándar (n=6). M (micorrizado), SM (sin micorriza), MF (micorrizado con fertilizante) y F (fertilizado).

Después de 45 días bajo anegamiento, los valores más altos de Kr en los tratamiento M y MF. Estudios que han analizado el efecto del anegamiento en coníferas señalan que los procesos de aclimatación morfológica, como lo es la formación de aerénquima en el tejido de la raíz son clave para mantener altos niveles de Kr y tolerar dicho estrés (Colmer and Voesenek, 2009). Aunque nuestro estudio no contemplo análisis histológico, probablemente *T. rosea* en el tratamiento M y MF desarrollaron este tipo de estructura en mayor abundancia con respecto a SM y F, lo que le permitió mantener niveles mayores de Kr en condiciones de anegamiento.

La producción de raíces que se relaciona con el volumen radicular encontrado en *T. rosea* en el tratamiento MF en respuesta al anegamiento es que incrementó el área de absorción

radicular lo que se reflejó en el Kr durante el anegamiento y la recuperación, valores altos de Kr son deseables en condiciones de estrés por anegamiento, ya que favorecen la absorción de agua como el aumento en el flujo de los minerales incrementando positivamente el vigor de las plantas (Liu *et al.*, 2014).

La reducción del Kr en el periodo de recuperación puede ser explicada por la falta de oxígeno, el daño y la reducción del área radicular y la producción de lignina (Couldwell *et al.*, 2009; de-Klerk *et al.*, 1999). Lo cual se ha visto en varias especies en periodos de estrés por anegamiento y se han señalado como factores que determinan la tolerancia al estrés (Rut *et al.*, 2010).

6.2.4. Colonización micorrízica

La mayoría de las plantas colonizadas con HMA se benefician de esta simbiosis y muestran un incremento en el crecimiento y una mayor absorción de nutrientes (Martínez y Pugnaire, 2009; Nadeem *et al.*, 2014), estos beneficios se logran con fertilizaciones bajas en fósforo así como también dosis bajas de fertilización nitrogenada, si se utiliza una dosis nutrimental elevada los beneficios de la asociación no son perceptibles o la asociación micorrízica no se desarrolla óptimamente (Balzergue *et al.*, 2011; Carballar-Hernández *et al.*, 2012). En particular cuando el P está presente en bajas concentraciones en el suelo, en la membrana vegetal existe un nivel bajo de fosfolípidos, esta baja concentración de P promueve una mayor exudación radicular, lo cual trae como consecuencia una estimulación en la colonización del endófito (Balzergue *et al.*, 2011).

Nuestros resultados muestran que las plantas micorrizadas (M y MF) siguen un patrón similar durante las tres severidad de inundación (75,50 y 25%), independientemente de la colonización total inicial de ambos tratamientos. En la fase de anegamiento la simbiosis

mostró una disminución en la colonización total, la cual es más notoria en la severidad de 50% donde los tratamientos M y MF presentaron una disminución de 15.3 y 14.2 % respectivamente en relación a la colonización total inicial (Figura 8). Al finalizar el periodo de recuperación se observa un incremento del 8% en el porcentaje de colonización en las plantas M (representando un 92.3% de la colonización inicial), para el caso de MF no existe tal incremento donde al final del periodo de recuperación este representa si que representando el 85% de la colonización inicial. Estos resultados son similares con lo reportado por Martínez-Sánchez (2013) para *T. rosea* inoculada con *Glomus intraradices*, donde en la fase de anegación, el porcentaje de colonización total se mantuvo prácticamente igual a la inicial, pero al final del periodo de recuperación (45 días) la colonización total presentó un aumento de 33% respecto a la registrada en la fase de anegación. Cabe mencionar que el nivel de inundación evaluado en dicho estudio fue de 5 cm por encima del cuello de raíz, lo cual contrasta con el presente experimento donde el anegamiento fue más severo. La disminución del porcentaje de colonización sugiere una interacción negativa planta-hongo, la respuesta de crecimiento de la simbiosis micorrízica cuando se termina el estrés, posiblemente se deba a que demandan más tiempo para su establecimiento y colonización (Wu *et al.*, 2013).

Existen pocos trabajos que relacionen la parte nutrimental de las plantas en condiciones de anegamiento y la influencia de las micorrizas bajo este tipo de estrés. Entre estos trabajos se encuentran algunos en plantas de importancia agronómica, por ejemplo en *Citrus junos* inoculado con *Diversispora spurca*, fue sometida a un nivel de inundación de 3 cm por encima del cuello de la raíz, entre los principales resultados encontrados, las plantas inundadas presentaban un intervalo de colonización de 15.4 a 27.2%, y hubo un decremento

en el crecimiento y ganancia de biomasa. El contenido nutrimental fue muy parecido a los tratamientos testigos para el caso de N y P ($\pm 7\%$). Estos autores concluyen que *Diversispora spurca* es un buen inoculante para la especie por mantener la asociación micorrízica aun en condiciones de anegamiento y mantener un nivel nutrimental óptimo en la especie (Wu *et al.*, 2013).

En una serie de estudios realizados con especies arbóreas e inoculadas con hongos micorrízicos creciendo bajo anegamiento, se ha observado que la tendencia de la colonización micorrízica es disminuir su porcentaje, y una vez terminado dicho estrés, la colonización micorrízica se incrementa. Este incremento es variable dependiendo de una serie de factores como la especie vegetal bajo estudio, los hongos micorrízicos implicados, las condiciones nutrimentales, la severidad y duración de la inundación, y sin olvidar el factor genético ó de adaptación que pueda tener la especie vegetal bajo anegamiento (De la Cruz *et al.*, 2012, Gil *et al.*, 2010).

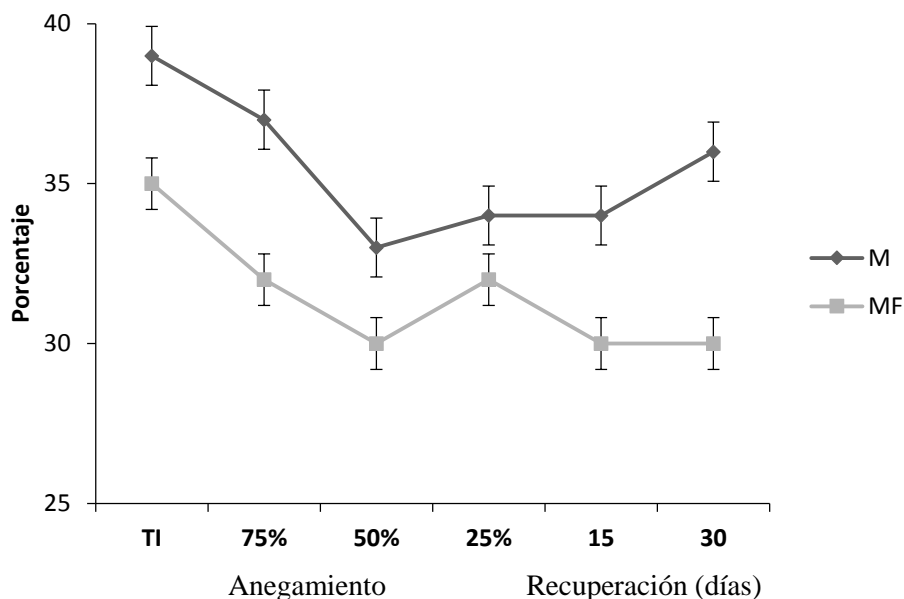


Figura 8. Colonización micorrízica en las plantas de *T. rosea* antes del anegamiento (TI) y en anegamiento (75, 50 y 25%), así como en el periodo de recuperación (15 y 30 días). M (micorrizado), SM (sin micorriza), MF (micorrizado con fertilización) y F (fertilizado).

Enfatizando la importancia que tienen micorrízicos en la respuesta de las plantas en condiciones de anegamiento, Smith *et al.*, (2011), destacan la selectividad que presentan las especies vegetales con algunas cepas ya probadas en laboratorio, y la relevancia que tiene el uso de inóculo proveniente de la zona de distribución natural de la especie vegetal bajo estudio. El utilizar fuentes de inóculo no nativos (provenientes de otros bosques o ecosistemas diferentes al que se quiere restaurar) puede propiciar una competencia entre este tipo de organismos llegando posiblemente a un desplazamiento de los nativos (Smith *et al.*, 2011). Por lo tanto es importante utilizar fuentes de inóculo nativos, además de estudios de morfotipos específicos para determinar cuáles son las especies más eficientes para ser utilizadas como inóculo (Guzmán-González y Farías-Larios, 2005).

Los resultados muestran que la colonización por estructuras fue variable para los tratamientos micorrizados (M y MF). Los valores de la colonización inicial por tipo de estructura tiende a disminuir durante la fase de anegamiento, y al finalizar el periodo de recuperación se observa un ligero aumento en dicho porcentaje (Figura 9).

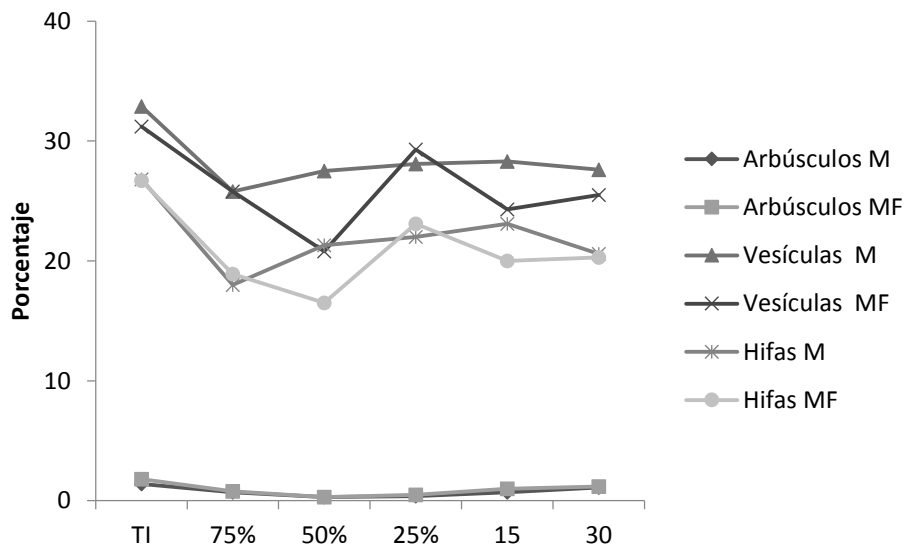


Figura 9. Colonización micorrízica por estructuras para *T. rosea* en cada severidad de anegamiento (75%, 50% y 25%) así como en la fase de recuperación (15 y 30 días). TI (colonización inicial), Micorrizada (M) y Micorrizada Fertilizada (MF).

La disminución de vesículas al final del periodo de inundación (25% de severidad de inundación) en comparación con los datos registrados antes del periodo de estrés fueron del 14.5 % para M y del 6% para MF. En lo que respecta hifas un 17.9% en M y de un 13.4% para MF. Los arbúsculos presentaron una disminución del 44% en M y 72% en MF. Estos resultados son semejantes a trabajos realizados con cepas controladas y sometidas a estrés hídrico por anegamiento, donde se ha visto que la simbiosis micorrízica presenta disminución en sus porcentajes, pero sin llegar a desaparecer del sistema radicular, donde la presencia de vesículas son de suma importancia ya que son estructuras de almacenamiento

que proveen al hongo la energía necesaria para poderse mantener en estas condiciones (Osundia, 1997; Visser, 2003; Wu *et al.*, 2013).

Cabe notar que el porcentaje de colonización por estructuras en plantas de *T. rosea* se ve afectado de diferente forma dependiendo de la severidad de inundación, por ejemplo para el tratamiento M la disminución del porcentaje en vesículas e hifas es más evidente al 75% de inundación, para el caso de MF esto sucede al 50%, y en el caso de los arbuscúlos ambos tratamientos presentan esta disminución al 50%.

Al final de la fase de recuperación los porcentajes de estas estructuras tendieron a aumentar, por ejemplo para vesículas e hifas en el tratamiento M fue de 6% y 14.4% respectivamente en comparación al valor más bajo durante la etapa de anegación (75%). Para el caso de MF estos valores fueron de 22.5% y 23% con respecto a los valores más bajos registrados en la severidad de anegación del 50%.

En especies pertenecientes al género *Nothofagus* se ha encontrado que el nivel de severidad de inundación aplicada (de 5 cm por encima del cuello de la raíz por un periodo de 45 días), tiene un efecto en la colonización micorrízica, donde de igual manera a nuestros resultados, se registró una disminución en promedio del 15% en el porcentaje de esporas, arbuscúlos y vesículas con respecto a los tratamientos testigo no inundados, (Lehto y Zwiazek, 2011).

Por otro lado, Martínez-Sánchez, (2013) solo encontró diferencias para *T. rosea* en la colonización total y formación de vesículas en el periodo de recuperación, donde sostienen que el desempeño de las cepas HMA bajo condiciones de anegamiento, no son las esperadas.

Con los resultados obtenidos podemos decir que bajo condiciones de anegamiento la colonización micorrízica sufre una disminución pero está no desaparece en su totalidad de

la planta y que al eliminar el factor de estrés hídrico por inundación los HMA son capaces de aumentar la infección. Esto puede darle una ventaja a la planta micorrizada sobre la no micorrizada durante y posterior al anegamiento.

Los resultados encontrados en la presente investigación donde se utilizó inóculo procedente de la zona de distribución de la especie no se aprecia efectividad clara en condiciones de anegamiento. Sin embargo en la mayoría de los resultados encontrados en esta fase para *T. rosea* podemos destacar que durante el periodo de anegación existe marchitamiento de hojas y caída, pero esta no ocurre de manera severa lo cual puede estar relacionado a la eficiencia fotosintética y por lo tanto relacionada al crecimiento. En relación al diámetro del tallo, éste se relaciona a una condición adaptativa de la especie donde existe desarrollo de aerénquima. A pesar de no haber evaluado en este estudio la aparición de raíces adventicias, estas si se observaron únicamente durante el periodo de anegación más severa (75%). Posteriormente en las siguientes fases ya no fueron observadas, de manera general la aparición de estas raíces en la especie de *T. rosea* se presenta en condiciones de anegamiento severo y continuo.

El contenido nutrimental foliar solo se ve favorecido para el caso de P, donde la colonización micorrízica no presenta ventajas claras en la absorción de los nutrimentos en los tratamientos inoculados. Se puede concluir que esta especie vegetal es resistente a la etapa de anegamiento severa presenta un óptimo desarrollo y no es necesario que la planta se le adicione fertilizante para que se desarrolle de mejor manera en condiciones de estrés.

7. Conclusiones

7.1. Experimento 1

- El crecimiento de cada una de las especies de *Tabebuia* fue diferente, en función de inoculación con HMA y la fertilización.
- El diámetro de tallo se incrementó únicamente en *Tabebuia donnell-smithii* cuando se hizo la inoculación con HMA.
- La biomasa fraccionada (raíz, tallo y hoja), fue diferente entre las especies por el efecto de tratamiento. En *Tabebuia rosea* con el tratamiento MF presentó la mayor acumulación de biomasa, y en *Tabebuia donnell-smithii* el tratamiento con M fue el que obtuvo una mejor ganancia en biomasa.
- El análisis químico foliar para *T. rosea* no mostró diferencias estadísticas en: N, K, Ca y Mg, no así para el caso de fósforo donde el mayor incremento se presentó en los tratamientos M y MF. *T. donnell-smithii* no tuvo diferencias estadísticas entre tratamientos en: N, K, Ca y Mg, sin embargo el P fue mayor en el tratamiento M el cual fue el mejor tratamiento en esta especie.
- El potencial de micorrización fue variado para cada planta tropical, dado que la colonización favoreció a los tratamientos M y MF, sin embargo, la riqueza de especies que se encontraron en este trabajo enfatizan la necesidad de proteger la diversidad de HMA.

7.2. Experimento 2

- Las plantas no presentaron diferencias estadísticas en ninguna de las variables de crecimiento evaluadas, sin embargo cada una de estas fue superior en los tratamientos micorrizados particularmente en el tratamiento MF, lo cual siguió un comportamiento similar al mostrado en el crecimiento en condiciones de invernadero de la primera fase de estudio para *T. rosea*.
- La conductividad hidráulica de la raíz indica que las plantas de *Tabebuia rosea* no presentaron un estrés por anegamiento, ya que desarrollaron estructuras especializadas (aerénquima) para tolerar el estrés hídrico.
- La absorción nutrimental evaluada en hoja es similar a lo encontrado en la etapa de crecimiento en invernadero, presentándose una mayor acumulación de N y P en los tratamientos micorrizados particularmente del tratamiento MS.
- Respecto a la colonización micorrizica en condiciones de estrés por anegamiento, aún falta mucha investigación. Este trabajo aporta el posible comportamiento esperado en campo para *Tabebuia rosea*, donde se observa una disminución del porcentaje de colonización total, así como por estructuras bajo condiciones de anegamiento, pero aunque existe una disminución en los porcentaje, esta asociación se mantiene, y se observa un aumento en el porcentaje de esta durante la fase de recuperación.

8. Perspectivas

➤ Según los resultados derivados de la presente investigación, el siguiente paso para evaluar la respuesta a condiciones de estrés por anegamiento en *Tabebuia rosea*, deberá incluir el estudio de la selectividad de hongos micorrízicos encontrados en el suelo utilizado como fuente de inóculo, ya que se podrá contrastar la infectividad y efectividad de los diferentes especies de HMA para evaluar particularmente su desempeño en las especies forestales tropicales presentes en zonas con anegamiento temporal. Además de probar periodos más prolongados de anegación y preferencialmente en campo.

9. Literatura citada

- Aerts, R., Honnay, O., 2011. Forest restoration, biodiversity y ecosystem functioning. *BMC Ecol.* 11, 29.
- Alarcón, A., Ferrera-Cerrato, R., 1999. Arbuscular Mycorrhizae Management on Fruit Plant Propagation Systems. *Terra* 17, 179–191.
- Alexyer, S., Nelson, C.R., Aronson, J., Lamb, D., Cliquet, A., Erwin, K.L., Finlayson, C.M., de Groot, R.S., Harris, J. a., Higgs, E.S., Hobbs, R.J., Robin Lewis, R.R., Martinez, D., Murcia, C., 2011. Opportunities y Challenges for Ecological Restoration within REDD+. *Restor. Ecol.* 19, 683–689.
- Alves, G.A.R., Filho, B.G. dos S., Lobato, A.K. da S., Tan, D.K.Y., Neto, C.F. de O., da Costa, R.C.L., Ávila, F.W., Marques, D.J., Galate, R. dos S., 2012. Water relations, nitrogen compounds y enzyme activities in leaf y root of young Yellow Lapacho (*Tabebuia serratifolia*) plants subjected to flooding. *Plant Omics* 5, 216–222.
- Baar, J., 2011. Restoration of plant communities in The Netherllys through the application of arbuscular mycorrhizal fungi. *Symbiosis* 52, 87–94.
- Badri, D. V., Vivanco, J.M., 2009. Regulation y Function of Root Exudates. *Plant. Cell Environ.* 32, 666–681.
- Bailey-serres, J., Voesenek, L. a C.J., 2015. Flood adaptive traits y processes : an overview. *New Phytol.* 57–73.
- Balaguer, L., Escudero, A., Martín-Duque, J.F., Mola, I., Aronson, J., 2014. The historical reference in restoration ecology: Re-defining a cornerstone concept. *Biol. Conserv.* 176, 12–20.
- Balakhnina, T.I., Bennicelli, R.P., Stępniewska, Z., Stępniewski, W., Fomina, I.R., 2009.

- Oxidative damage y antioxidant defense system in leaves of *Vicia faba* major L. cv. Bartom during soil flooding y subsequent drainage. *Plant Soil* 327, 293–301.
- Balzerque, C., Puech-Pags, V., Bécard, G., Rochange, S.F., 2011. The regulation of arbuscular mycorrhizal symbiosis by phosphate in pea involves early y systemic signalling events. *J. Exp. Bot.* 62, 1049–1060.
- Barea, J.-M., Pozo, M.J., Azcón, R., Azcón-Aguilar, C., 2005. Microbial co-operation in the rhizosphere. *J. Exp. Bot.* 56, 1761–78.
- Barrett, G., Campbell, C.D., Hodge, A., 2014. *Soil Biology & Biochemistry* The direct response of the external mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi to temperature y the implications for nutrient transfer. *Soil Biol. Biochem.* 78, 109–117.
- Blaszkowski, J., Kovacs, G.M., Balazs, T., 2009. *Glomus perpusillum*, a new arbuscular mycorrhizal fungus. *Mycologia* 101, 247–255.
- Borchert, R., Tomlinson, P.B., 1984. Architecture y crown geometry in *Tabebuia rosea* (Bignoniaceae). *Am. J. Bot.*
- Brundrett, M.C., 2002. Coevolution of roots y mycorrhizas of ly plants. *New Phytol.* 154, 275–304.
- Bufford, J.L., Lurie, M.H., Daehler, C.C., 2016. Biotic resistance to tropical ornamental invasion. *J. Ecol.* 104, 518–530.
- Camarena-Gutiérrez, G., 2012. Interacción planta-hongos micorrízicos arbusculares. *Rev. Chapingo Ser. Ciencias For. y del Ambient.* XVIII, 409–421.
- Carballar-Hernández, S., Palma-Cruz, F.J., Hernández-Cuevas, L., Robles, C., 2012. Arbuscular mycorrhizal potential y mycorrhizal fungi diversity associated with *Agave potatorum* Zucc. in Oaxaca, Mexico. *Ecol. Res.* 28, 217–226.

- Castagno, L.N., García, I.V., Sannazzaro, A.I., Bailleres, M., Ruiz, O.A., Mendoza, R.E., Estrella, M.J., 2014. Growth, nutrient uptake y symbiosis with rhizobia y arbuscular mycorrhizal fungi in *Lotus tenuis* plants fertilized with different phosphate sources y inoculated with the phosphate-solubilizing bacterium *Pantoea eucalypti* M91. *Plant Soil* 385, 357–371.
- Ciotti, E.M., Castelán, M.E., Hack, C.M., Porta, M., Ana, Y.M., 2014. Tolerance of herbaceous summer legumes of temporary waterlogging *For. Ecol. Manage.* 2, 278–289.
- CONAFOR. 2014. Bosques, cambio climático y REDD+ en México. Guía básica. CONAFOR. México 88p.
- Conner, W.H., Duberstein, J. a., Day, J.W., Hutchinson, S., 2014. Impacts of Changing Hydrology y Hurricanes on Forest Structure y Growth Along a Flooding/Elevation Gradient in a South Louisiana Forested Wetly from 1986 to 2009. *Wetlys*.
- Corcobado, T., Vivas, M., Moreno, G., Solla, A., 2014. Ectomycorrhizal symbiosis in declining y non-declining *Quercus ilex* trees infected with or free of *Phytophthora cinnamomi*. *For. Ecol. Manage.* 324, 72–80.
- Couldwell, D.L., Dunford, R., Kruger, N.J., Lloyd, D.C., Ratcliffe, R.G., Smith, a M.O., 2009. Response of cytoplasmic pH to anoxia in plant tissues with altered activities of fermentation enzymes: application of methyl phosphonate as an NMR pH probe. *Ann. Bot.* 103, 249–58.
- Das, K.K., Pya, D., Sarkar, R.K., Reddy, J.N., Ismail, A.M., 2009. Submergence tolerance in relation to variable floodwater conditions in rice. *Environ. Exp. Bot.* 66, 425–434.

- De la Cruz, J., Moreno, L., Magnitskiy, S., 2012. Respuesta de las plantas a estrés por inundación. Una revisión. *Rev. Colomb. Ciencias Hortícolas* 6, 96–109.
- de-Klerk, G.-J., van der Krieken, W., de Jong, J., de Klerk, G.-J., 1999. Review the formation of adventitious roots: New concepts, new possibilities. *Vitr. Cell. Dev. Biol. Plant* 35, 189–199.
- Doubková, P., Suda, J., Sudová, R., 2012. The symbiosis with arbuscular mycorrhizal fungi contributes to plant tolerance to serpentine edaphic stress. *Soil Biol. Biochem.* 44, 56–64.
- Du, K., Xu, L., Wu, H., Tu, B., Zheng, B., 2012. Ecophysiological y morphological adaption to soil flooding of two poplar clones differing in flood-tolerance. *Flora - Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants* 207, 96–106.
- Esperón-Rodríguez, M., Barradas, V.L., 2014. Ecophysiological vulnerability to climate change: water stress responses in four tree species from the central mountain region of Veracruz, Mexico. *Reg. Environ. Chang.* 2, 115–120.
- Galbraith, D., Malhi, Y., AffuSMBaffoe, K., Castanho, a D. a, Doughty, C.E., Fisher, R. a, Lewis, S.L., Peh, K.S.-H., Phillips, O.L., Quesada, C. a, Sonké, B., Lloyd, J., 2013. Residence times of woody biomass in tropical forests. *Plant Ecol. Divers.* 6, 139–157.
- Galicia, L., Zarco-Arista, A.E., 2014. Multiple ecosystem services, possible trade-offs y synergies in a temperate forest ecosystem in Mexico: a review. *Int. J. Biodivers. Sci. Ecosyst. Serv. Manag.* 10, 275–288.
- Gao, Y., Cheng, Z., Ling, W., Huang, J., 2010. Arbuscular mycorrhizal fungal hyphae contribute to the uptake of polycyclic aromatic hydrocarbons by plant roots. *Bioresour. Technol.* 101, 6895–901.

- Garthwaite, A.J., Armstrong, W., Colmer, T.D., 2008. Assessment of O₂ diffusivity across the barrier to radial O₂ loss in adventitious roots of *Hordeum marinum*. *New Phytol.* 179, 405–16.
- Gentry, A., 1970. A revision of *Tabebuia* (bignoniaceae) in Central America. *Brittonia* 22, 246–264.
- Gil, R.H., Rada, F., Silva, R., 2010. Crecimiento Y Desarrollo En Plantas Juveniles. *Pittieria* 34, 113–126.
- Glenz, C., Schlaepfer, R., Iorgulescu, I., Kienast, F., 2006. Flooding tolerance of Central European tree y shrub species. *For. Ecol. Manage.* 235, 1–13.
- González-Rodríguez, J. a., Ramírez-Garduza, F., Robert, M.L., O'Connor-Sánchez, A., Peña-Ramírez, Y.J., 2010. Adventitious shoot induction from adult tissues of the tropical timber tree yellow Ipé primavera (*Tabebuia donnell-smithii* rose [bignoniaceae]). *Vitr. Cell. Dev. Biol. - Plant* 46, 411–421.
- Guzmán-González, S., Farías-Larios, J., 2005. Biología y regulación molecular de la micorriza arbuscular. *Cien. y Tec.* 4(2): 9-18.
- Hohenheim, U., 1994. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant Soil* 159, 89–102.
- Honrubia, M., 2009. Las micorrizas: una relación planta-hongo que dura más de 400 millones de años. *An. del Jardín Botánico Madrid* 66, 133–144.
- Huante, P., Ceccon, E., Orozco-segovia, A., Sánchez-coronado, M.E., Acosta, I., Chamela, E.M., 2012. The role of arbuscular mycorrhizal fungi on the early-stage restoration of seasonally dry tropical forest in Chamela, México. *Rev. Árvore* 36, 279–290.

- Huber, H., Jacobs, E., Visser, E.J.W., 2009. Variation in flooding-induced morphological traits in natural populations of white clover (*Trifolium repens*) y their effects on plant performance during soil flooding. *Ann. Bot.* 103, 377–86.
- Irfan, M., Hayat, S., Hayat, Q., Afroz, S., Ahmad, A., 2010. Physiological y biochemical changes in plants under waterlogging. *Protoplasma* 241, 3–17.
- Jackson, M.B., Ishizawa, K., Ito, O., 2008. Evolution y mechanisms of plant tolerance to flooding stress. *Ann. Bot.* 103, 137–142.
- Kariman, K., Barker, S.J., Finnegan, P.M., Tibbett, M., 2014. Arbuscular mycorrhizal symbiosis can induce tolerance to toxic pulses of phosphorus in jarrah (*Eucalyptus marginata*) seedlings. *Mycorrhiza* 24, 501–509.
- Kato-Noguchi, H., Yasuda, Y., Sasaki, R., 2011. Anoxia Tolerance y Sugar Level in Roots y Coleoptiles of Aerobically Germinated Rice. *Plant Prod. Sci.* 14, 325–330.
- Khanam, D., 2010. Influence of Flooding on the Survival of Arbuscular Mycorrhiza. *Bangladesh J. Microbiol.* 25, 111–114.
- Kolb, R.M., Joly, C. A., 2010. Germination y anaerobic metabolism of seeds of *Tabebuia cassinoides* (Lam.) DC subjected to flooding y anoxia. *Flora - Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants* 205, 112–117.
- Kolb, R.M., Joly, C.A., 2009a. Flooding tolerance of *Tabebuia cassinoides*: Metabolic, morphological y growth responses. *Flora - Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants* 204, 528–535.
- Kolb, R.M., Joly, C.A., 2009b. Flooding tolerance of *Tabebuia cassinoides*: Metabolic, morphological y growth responses. *Flora - Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants* 204, 528–535.

- Kunert, N., Schwendenmann, L., H., Ischer, D., 2010. Seasonal dynamics of tree sap flux y water use in nine species in Panamanian forest plantations. *Agric. For. Meteorol.* 150, 411–419.
- Lalaymia, I., Cranenbrouck, S., Declerck, S., 2014. Maintenance y preservation of ectomycorrhizal y arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 24, 323–37.
- Larrea, R.G., De los Santos Posadas, H.M., Hernández, J.I.V., 2008. Crecimiento y rendimiento de *Cedrela odorata* L. y *Tabebuia donnell-smithii* Rose en San José Chacalapa, Pochutla, Oaxaca. *Madera Bosques* 14, 65–82.
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E. a., Meave, J. a., Poorter, L., Bongers, F., 2011. Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *J. Trop. Ecol.* 27, 477–489.
- Lehto, T., Zwiazek, J.J., 2011. Ectomycorrhizas y water relations of trees: a review. *Mycorrhiza* 21, 71–90.
- Liu, B., Qu, D., Chen, X., Li, Q., Peng, L., 2013. Effects of Flooding y Ferrhydrite on Copper Fractionation in Paddy Soil. *Procedia Environ. Sci.* 18, 135–142.
- Liu, Z., Cheng, R., Xiao, W., Guo, Q., Wang, N., 2014. Effect of Off-Season Flooding on Growth , Photosynthesis , Carbohydrate Partitioning , y Nutrient Uptake in *Distylium chinense* 9.
- Lodge, D.J., 1989. The influence of soil moisture y flooding on formation of VA-endo- y ectomycorrhizae in *Populus* y *Salix*. *Plant Soil* 117, 243–253.
- Manjarrez Martínez, M.J., Ferrera Cerrato, R., González-Chávez, M.C., 1999. Effect of Vermicompost y Mycorrhizal Fungi on Growth y Photosynthetic Rate of Chili. *Terra Latinoam.* 17, 9–15.

- Marschner, P., 2012. Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants, Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants. Elsevier Ltd.
- Martínez, L., Pugnaire, F., 2009. Interacciones entre las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares y de plantas. Algunos ejemplos en los ecosistemas semiáridos. Rev. Ecosistemas 18, 44–54.
- Martínez-Sánchez, A. 2013. Desarrollo de plántulas de tres especies tropicales en combinación con la inoculación micorrízica bajo inundación artificial. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados Campus "Montecillo". Texcoco, Estado de México.
- Merrild, M.P., Ambus, P., Rosendahl, S., Jakobsen, I., 2013. Common arbuscular mycorrhizal networks amplify competition for phosphorus between seedlings and established plants. New Phytol. 200, 229–40.
- Miro, B., Ismail, A.M., 2013. Tolerance of anaerobic conditions caused by flooding during germination and early growth in rice (*Oryza sativa* L.). Front. Plant Sci. 4, 269.
- Montaño, N.M., Alarcón, A., Camargo-Ricalde, S.L., Hernández-Cuevas, L.V., Álvarez-Sánchez, J., González-Chávez, M.D.C. a., Gavito, M.E., Sánchez-Gallen, I., Ramos Zapata, J., Guadarrama, P., Maldonado-Mendoza, I.E., Castillo-Argüero, S., García-Sánchez, R., Trejo, D., Ferrera-Cerrato, R., 2012. Research on arbuscular mycorrhizae in Mexico: an historical synthesis and future prospects. Symbiosis 57, 111–126.
- Muramatsu, N., Kokubun, M., Horigane, A., 2008. Relation of seed structures to soybean cultivar difference in pre-germination flooding tolerance. Plant Prod. Sci. 11, 434–439.

- Nadeem, S.M., Ahmad, M., Zahir, Z.A., Javaid, A., Ashraf, M., 2014. The role of mycorrhizae y plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) in improving crop productivity under stressful environments. *Biotechnol. Adv.* 32, 429–48.
- Olmstead, R.G., Zjhra, M.L., Lohmann, L.G., Grose, S.O., Eckert, A.J., 2009. A molecular phylogeny y classification of Bignoniaceae. *Am. J. Bot.* 96, 1731–1743.
- Osundina, M., 1998. Nodulation y growth of mycorrhizal *Casuarina equisetifolia* J.R. y G. First in response to flooding. *Biol. Fertil. Soils* 26, 95–99.
- Pardos, J.A., 2004. Respuestas de las plantas al anegamiento del suelo. *Investigación Agrar. Sist. y Recur. For.* 13, 101–107.
- Parniske, M., 2008. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nat. Rev. Microbiol.* 6, 763–775.
- Peña-Fronteras, J.T., Villalobos, M.C., Baltazar, A.M., Merca, F.E., Ismail, A.M., Johnson, D.E., 2009. Adaptation to flooding in uply y lowly ecotypes of *Cyperus rotundus*, a troublesome sedge weed of rice: tuber morphology y carbohydrate metabolism. *Ann. Bot.* 103, 295–302.
- Pérez Luna, Y.D.C., Álvarez Solís, J.D., Mendoza Vega, J., Pat Fernández, J.M., Gómez Álvarez, R., Cuevas, L., 2012. Diversidad de hongos micorrícicos arbusculares en maíz con cultivo de cobertura y biofertilizantes en Chiapas, México Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in maize with cover crops y biofertilizers in Chiapas, Mexico. *Gayana Botánica* 69, vol. 69, no. 1 (2012), 46.
- Pezeshki, S.R., 2001. Wetly plant responses to soil flooding. *Environ. Exp. Bot.* 46, 299–312.
- Plath, M., Dorn, S., Barrios, H., Mody, K., 2012. Diversity y composition of arboreal beetle

- assemblages in tropical pasture afforestations: Effects of planting schemes y tree species identity. *Biodivers. Conserv.* 21, 3423–3444.
- QuiñoneSMSAguilar, E., Ferrera-Cerrato, R., Hernández-Acosta, E., Rincón-Enriquez, G., 2012. Interaction of Arbuscular Mycorrhizal Fungi y Phosphorus Fertilization in Papaya. *Terra Latinoam.* 30, 165–176.
- Rudawska, M.L., 2007. Mycorrhiza. In: *Biology y Ecology of Norway Spruce*. Springer Netherlys, Dordrecht, pp. 157–194.
- Ruey-Shyang Huang, D.J.D., Smith, W.K., Yost, R.S., 1985. Influence of vesicular-arbuscular mycorrhiza on growth, water relations, and leaf orientation in *Leucaena leucocephala* (Lam.) De Wit *New Phytol.* 99, 229–243.
- Rut, G., Rzepka, A., Krupa, J., 2010. Effect of hypoxia y post-hypoxia on the fluctuations in contents of malate y citrate, the activity of malic enzyme, y on the intensity of gas exchange in moss gametophores. *Photosynthetica* 48, 79–86.
- Saint-Etienne, L., Paul, S., Imbert, D., Dulormne, M., Muller, F., Toribio, A., Planchette, C., Bâ, A. M., 2006. Arbuscular mycorrhizal soil infectivity in a sty of the wetly tree *Pterocarpus officinalis* along a salinity gradient. *For. Ecol. Manage.* 232, 86–89.
- Sairam, R., Kumutha, D., Ezhilmathi, K., 2008. Physiology y biochemistry of waterlogging tolerance in plants. *Biol. Plant.* 52, 401–412.
- Scholyer, P.F., 1967. Osmotic Mechanism y Negative Pressure. *Science* (80). 156, 67–69.
- Schultz, E.T., Johnston, R.J., Segerson, K., Besedin, E.Y., 2012. Integrating Ecology y Economics for Restoration: Using Ecological Indicators in Valuation of Ecosystem Services. *Restor. Ecol.* 20, 304–310.
- Shabala, S., 2011. Physiological y cellular aspects of phytotoxicity tolerance in plants: the

- role of membrane transporters y implications for crop breeding for waterlogging tolerance. *New Phytol.* 190, 289–98.
- Siemens, J.A., Zwiazek, J.J., 2003. Effects of water deficit stress and recovery on the root water relations of trembling aspen (*Populus tremuloides*) seedlings. *Plant Sci.* 165, 113–120.
- Simova-Stoilova, L., Demirevska, K., Kingston-Smith, A., Feller, U., 2012. Involvement of the leaf antioxidant system in the response to soil flooding in two *Trifolium* genotypes differing in their tolerance to waterlogging. *Plant Sci.* 183, 43–9.
- Smith, S.E., Smith, F.A., 2011. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition y growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. *Annu. Rev. Plant Biol.* 62, 227–50.
- Smith, S.E., Smith, F.A., Jakobsen, I., 2003. Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plants irrespective of growth responses. *Plant Physiol.* 133, 16–20.
- Smith, S.E., Smith, F.A., Jakobsen, I., 2004. Functional diversity in arbuscular mycorrhizal (AM) symbioses: the contribution of the mycorrhizal P uptake pathway is not correlated with mycorrhizal responses in growth or total P uptake. *New Phytol.* 162, 511–524.
- Soria-Colunga, J.C., Tiscareño-iracheta, M.Á., Loredó-osti, C., 2010. Micorrizas en el cultivo de lechuga (*Lactuca sativa*). *Rev.Mex.Mic.* 31, 1–4.
- Talbot, R., Etherington, J., Bryant, J., 1987. Comparative studies of plant growth y distribution in relation to waterlogging. XII. Growth, photosynthetic capacity y metal ion uptake in *Salix caprea* y *S. cinerea* ssp. *oleifolia*. *New Phytol.* 105, 563–574.
- Unger, I.M., Motavalli, P.P., Muzika, R.-M., 2009. Changes in soil chemical properties with flooding: A field laboratory approach. *Agric. Ecosyst. Environ.* 131, 105–110.

- Uprety, Y., Asselin, H., Bergeron, Y., Doyon, F., Boucher, J.-F., 2012a. Contribution of Traditional Knowledge to Ecological Restoration: Practices y Applications. *Ecoscience* 19, 225–237.
- Uprety, Y., Asselin, H., Bergeron, Y., Doyon, F., Boucher, J.-F., 2012b. Contribution of Traditional Knowledge to Ecological Restoration: Practices y Applications. *Ecoscience* 19, 225–237.
- Visser, E.J.W., 2003. Flooding y Plant Growth. *Ann. Bot.* 91, 107–109.
- Voesenek, L. a C.J., Bailey-Serres, J., 2013. Flooding tolerance: O₂ sensing y survival strategies. *Curr. Opin. Plant Biol.* 16, 647–53.
- Wright, A.J., Ebeling, A., de Kroon, H., Roscher, C., Weigelt, A., Buchmann, N., Buchmann, T., Fischer, C., Hacker, N., Hildebryt, A., Leimer, S., Mommer, L., Oelmann, Y., Scheu, S., Steinauer, K., Strecker, T., Weisser, W., Wilcke, W., Eisenhauer, N., 2015. Flooding disturbances increase resource availability y productivity but reduce stability in diverse plant communities. *Nat. Commun.* 6, 6092.
- Wright, S.J., 2010. The future of tropical forests. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1195, 1–27.
- Wu, Q.S., Zou, Y.N., Huang, Y.M., 2013. The arbuscular mycorrhizal fungus *Diversispora spurca* ameliorates effects of waterlogging on growth, root system architecture y antioxidant enzyme activities of citrus seedlings. *Fungal Ecol.* 6, 37–43.
- Yamauchi, T., Shimamura, S., Nakazono, M., Mochizuki, T., 2013. Aerenchyma formation in crop species: A review. *F. Crop. Res.* 152, 8–16.

10. Anexos

A) Contenido de elementos solución nutricional Long-Ashton

→Macroelementos

Compuesto	mg/L de solución
KNO ₃	808
Ca (NO ₃) ₂ ·4H ₂ O	944
NaH ₂ PO ₄ ·H ₂ O	184
MgSO ₄ ·7H ₂ O	368

→Oligoelementos

Compuesto	mg/L de solución
MnSO ₄ ·H ₂ O	2.23
CuSO ₄ ·5H ₂ O	0.25
ZnSO ₄ ·7H ₂ O	0.29
H ₃ BO ₃	3.10
NaCl	5.90
(NH ₄) ₆ MO ₇ O ₂₄ ·4H ₂ O	1.76
Sulfato ferroso (1%)	2 mL

Nota: La solución de oligoelementos concentrada no se esteriliza para evitar la formación de precipitados y se añade a razón de 10 mL/ L.