



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

**CAMPUS VERACRUZ**

POSTGRADO EN AGROECOSISTEMAS TROPICALES

**DIVERSIDAD DE HONGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES Y SU  
INTERACCIÓN CON FACTORES AMBIENTALES Y FISIOLÓGICOS EN LA  
PRODUCCIÓN DE PLÁNTULAS DE CAOBA (*Swietenia macrophylla* King.)**

**VÍCTOR HUGO RODRÍGUEZ-MORELOS**

TESIS

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL  
PARA OBTENER EL GRADO DE

**MAESTRO EN CIENCIAS**

TEPETATES, MANLIO FABIO ALTAMIRANO, VERACRUZ  
2010

La presente tesis, titulada: **Diversidad de hongos micorrízicos arbusculares y su interacción con factores ambientales y fisiológicos en la producción de plántulas de caoba (*Swietenia macrophylla* King.)**, realizada por el alumno: **Víctor Hugo Rodríguez-Morelos**, 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

AGROECOSISTEMAS TROPICALES

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERA:

  
DRA. ALEJANDRA SOTO ESTRADA

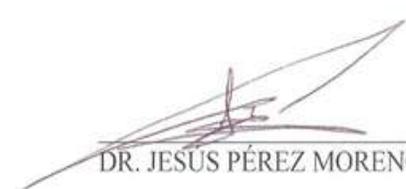
DIRECTORA:

  
DRA. PATRICIA NEGREROS CASTILLO

ASESOR:

  
DR. PABLO DÍAZ RIVERA

ASESOR:

  
DR. JESÚS PÉREZ MORENO

Tepetates, Manlio Fabio Altamirano, Veracruz. 23 de Julio de 2010

**DIVERSIDAD DE HONGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES Y SU INTERACCIÓN CON FACTORES AMBIENTALES Y FISIOLÓGICOS EN LA PRODUCCIÓN DE PLÁNTULAS DE CAOBA (*Swietenia macrophylla* King.)**

Víctor Hugo Rodríguez Morelos, M. C.

Colegio de Postgraduados, 2010

Aunque se conoce la importancia de las asociaciones micorrízicas, en las regiones tropicales, los estudios sobre la diversidad y funcionamiento de los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) son escasos, especialmente en meliáceas nativas del neotrópico como la caoba (*Swietenia macrophylla* King) la cual es la especie maderable de mayor valor económico en Latinoamérica. En vivero, las prácticas de manejo pueden afectar la calidad de las plantas producidas para actividades de reforestación. Bajo este contexto, en este estudio se identificó la situación actual de los sistemas de producción de plántulas de caoba en viveros oficiales en el estado de Veracruz. También se identificaron las especies de HMA asociadas a la rizósfera de plántulas y árboles maduros de caoba, en un fragmento del bosque tropical perennifolio de la región de los Tuxtlas, Veracruz, México. Finalmente, se determinó el crecimiento de plántulas de caoba en función de los factores luz, defoliación e inoculación micorrízica, en condiciones de vivero. Los viveros presentaron diferencias en relación al tipo de sistema de producción, clasificándose como convencional, intermedio, semitecnificado y tecnificado. Se registraron 23 morfotipos de HMA, pertenecientes a cuatro géneros; 11 morfoespecies correspondieron al género *Glomus*, 10 al género *Acaulospora*, uno al género *Gigaspora* y otro al género *Ambispora*. Los factores en estudio presentaron interacciones estadísticamente significativas ( $P < 0.01$ ) en las variables de crecimiento. El efecto del inóculo varió en función de la defoliación y la intensidad de luz; donde *G. intraradices* tuvo un efecto positivo en todas las variables de crecimiento. La interacción entre los factores de estudio afectó significativamente ( $P < 0.01$ ) el contenido de fósforo y nitrógeno en la planta, excepto el fósforo en la biomasa de la parte aérea. El inóculo micorrízico y la combinación luz e inóculo fueron altamente significativos en las variables número de esporas, colonización total y % de vesículas y arbusculos.

Palabras clave: micorrización, árboles tropicales, meliáceas, inóculo micorrízico, defoliación.

**DIVERSITY OF ARBUSCULAR MYCORRHYZAL FUNGI AND THEIR  
INTERACTION WITH ENVIRONMENTAL AND FISIOLGYCAL FACTORS  
ON BIG-LEAF MAHOGANY (*Swietenia macrophylla* King.) SEEDLING  
PRODUCTION.**

V́ctor Hugo Rodŕguez Morelos, M. C.

Colegio de Postgraduados, 2010

Although the importance of mycorrhizal association is known, in tropical regions, studies about diversity and function of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) are limited, especially in meliaceae family plants native from neotropical areas such as big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla* King), which is the highest economic value woody species in Latin America. In nurseries, practices of management can affect quality plants produce for reforestation activities. For this reason, in this study the current situation of plant production system was identified. Also, species of AMF associated with the rhizosphere of big-leaf mahogany seedlings and old tree of tropical perennial forest was identified. Finally, the effect of light, defoliation and mycorrhizal inoculation on growth of seedlings in nurseries was determined. There were differences in nurseries according type of production system, classified as conventional, intermediate, semitechnified, and improved technology. Twenty three AMF morphospecies related to four genera were registered; 11 morphospecies came under the genus *Glomus*, 10 to *Acaulospora*, one to *Gigaspora* and one to *Ambispora*. There were significant differences ( $P<0.01$ ) among growth variables in the interactions of factors under study. Inoculum effect varied depending of defoliation and light intensity, where *G. intraradices* showed a positive effect on growth variables. The interaction among factors was highly significant ( $P<0.01$ ) on phosphorus and nitrogen on plants, but phosphorus on aerial biomass. Mycorrhizal inoculum and combination light-inoculum were highly significant on numbers of spores, total colonization and percentage of vesicles and arbúsculos.

Key words: micorrhizal, tropical tress, meliaceae, mycorrhizal inoculums, defoliation.

## **DEDICATORIA**

**A mis padres Marilú y Miguel con agradecimiento...**

## AGRADECIMIENTOS

**Al pueblo de México**, que a través del **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT)**, me otorgaron el financiamiento que hicieron posible mis estudios de Postgrado.

**Al Colegio de Postgraduados, Campus Veracruz** por aceptar mi solicitud en el programa de postgrado en Agroecosistemas Tropicales.

**Al Dr. A. Enrique Becerril Román**, quien como Subdirector de Educación me motivo a realizar mis estudios de maestría en el Colegio de Postgraduados.

**A la Dra. Alejandra Soto Estrada**, por una parte fundamental en mi formación académica, en esta investigación y por motivarme a su estilo para alcanzar todas nuestras metas.

**A la Dra. Patricia Negreros Castillo**, por las aportaciones en la investigación realizada, aprendizaje y confianza otorgados a mi persona desde el inicio de este proyecto.

**Al Dr. Pablo Díaz Rivera**, por las aportaciones y asesorías en cada etapa de la investigación.

**Al Dr. Jesús Pérez Moreno**, por el apoyo brindado a esta investigación y los valiosos consejos brindados en el estudio de la simbiosis micorrízica.

**A la M.C Alicia Franco Ramírez**, por su enseñanza y aportaciones en la taxonomía de los hongos micorrízicos arbusculares.

**Al Dr. Carl Mize**, por su paciencia y apoyo desinteresado en sus valiosas asesorías, las cuales me otorgaron una gran experiencia de aprendizaje.

**Al Dr. Ponciano Pérez Hernández**, director del Campus Veracruz, por su apoyo en las estancias en el Campus Montecillo.

**Al M.C Guillermo Rivas Rodríguez**, por los consejos y facilidades otorgadas en el vivero forestal de la Universidad Veracruzana.

**Al Dr. Alejandro Alarcón**, por los consejos y facilidades otorgadas en el laboratorio de micorrizas del área de microbiología, programa de edafología, Campus Montecillo.

**Al Dr. Ronald Ferrera Cerrato** por la donación del inóculo micorrízico *Glomus intraradices* empleado en el experimento en vivero.

**A la Dra. Alison E. Bennett y Dra. Patricia Guadarrama-Chavez** por la valiosa información proporcionada, la cual fue de gran ayuda en la discusión de los resultados.

**A la M.C María Karla Román Magaña**, por su gran calidad humana en el ejemplar y desinteresado apoyo en cada faceta de esta investigación.

Al **M.C Iván Oros Ortega**, por ser un valioso amigo y colega, al ser parte fundamental en mi ingreso y formación en el Campus Veracruz.

A **Alejandra Mendoza García**, por su gran amistad y haber sido un elemento clave para culminar la etapa de licenciatura para posteriormente realizar este proyecto.

A **Heidi Yazmín Luna Romero**, por su gran apoyo en el inicio de este proyecto mil gracias.

A **M.C Ricardo Serna Iagunés, Ing. Manuel Mena Guillermo, MVZ. Anabel Cruz Romero, MVZ. Gerardo Aguilar Ballesteros, M.C Bernardino Candelaria Romero y M.C Carolina Flota Bañuelos**, auténticos compañeros de la generación otoño 2007.

Al **Ing. Pablo Andrés Meza**, por su desinteresado apoyo en la fase de diagnóstico de viveros y ser un compañero y amigo en la fase final de este proyecto.

Al **M.C Noel Reyes Pérez**, por su amistad, apoyo incondicional y compañía en el laboratorio de sanidad vegetal, Campus Veracruz.

A mis amigas, **M.C Magdalena Martínez Reyes, M.C Esmeralda J. Cruz Gutiérrez, M.C Katina Stamatiu y M.C Alejandra Hernández Ortega** por adoptarme en el programa de edafología del campus montecillo.

A los profesores, **Dr. Juan P. Martínez Dávila, Dr. Felipe Gallardo López, Dr. Juan A. Villanueva Jiménez y Dr. Arturo Pérez Vásquez** por el aprendizaje de sus clases.

A los profesores, **Dr. Gustavo López Romero, Eusebio Ortega Jimenez y Dr. Alejandro Alonso Lopez** por su amistad.

Al **C.P Antonio Espinosa Martínez**, director administrativo del Campus Veracruz por su ayuda en los viajes al Campus Montecillo.

Al personal administrativo del campus Veracruz **Fabiola Rivera, Rosario Mosqueda, Laura Grajales, Maribel Espinoza, Andrés Trujillo y Norma Reyes** por su ejemplar labor.

Al **Ing. Reducindo Pérez Pérez**, por su valiosa y desinteresada ayuda en la colecta de suelo en la Reserva de la Biosfera de los Tuxtlas.

A **Mario Morales Morales y Jorge Villanueva Hernández** del Vivero Forestal Tolomé por su colaboración y la donación de materiales para el establecimiento del experimento.

A los **responsables de la producción** de los viveros oficiales de Veracruz, por su valiosa colaboración en la fase de diagnóstico de esta investigación.

A mis hermanas **Felicitas y Edith** por el gran apoyo y confianza hacia a mi en los momentos mas adversos de estos últimos meses.

## CONTENIDO

	Página
<b>INTRODUCCIÓN GENERAL</b> .....	1
1. Planteamiento del problema y justificación.....	2
2.1 Objetivo general.....	3
2.2 Objetivos específicos.....	3
3. Hipótesis.....	3
4. Revisión de literatura.....	4
4.1 Generalidades e importancia de la caoba.....	4
4.2 Importancia de las especies forestales tropicales y su relación con los HMA.....	6
4.3 Características generales de la asociación micorrízica arbuscular.....	7
4.4 Ecología de HMA en regiones tropicales.....	8
4.5 Dependencia de plantas a las asociaciones micorrízicas.....	10
4.6 Asociaciones micorrízicas en la familia de las meliáceas.....	12
4.7 Importancia del manejo de los HMA en la fase de vivero.....	13
4.8 Conclusiones.....	16
5. Referencias.....	18
<b>CAPITULO I. DIAGNÓSTICO DE LOS SISTEMAS DE PRODUCCIÓN DE PLANTAS DE CAOBA (<i>Swietenia macrophylla</i> King.) EN VIVEROS OFICIALES DEL ESTADO DE VERACRUZ, MÉXICO</b> .....	27
1.1 Resumen.....	27
1.2 Abstract.....	28
1.3 Introducción.....	29
1.4 Materiales y métodos.....	30
1.4.1 Selección de viveros.....	30
1.4.2 Manejo de viveros productores de plantas de caoba.....	31
1.5 Resultados.....	32
1.5.1 Generalidades de los viveros.....	32
1.5.2 Sustratos y almácigos.....	33
1.5.3 Plagas y enfermedades presentes en la etapa de contenedor.....	34
1.5.4 Prácticas de propagación.....	35
1.5.5 Producción total de plantas.....	37
1.5.6 Programación de la producción.....	38
1.5.7 Aspectos socioeconómicos.....	39
1.5.8 Infraestructura.....	40
1.5.9 Problemática general.....	40
1.6 Discusión.....	41
1.7 Conclusiones.....	46
1.8 Referencias.....	47

<b>CAPÍTULO II. DIVERSIDAD DE HONGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES EN SUELO RIZOSFÉRICO DE UNA POBLACIÓN NATURAL DE CAOBA (<i>Swietenia macrophylla</i> King), VERACRUZ, MÉXICO</b> .....	
2.1 Resumen.....	52
2.2 Abstract.....	53
2.3 Introducción.....	54
2.4 Materiales y métodos.....	55
2.4.1 Colecta de suelo rizosférico y establecimiento de cultivos trampa.....	56
2.4.2 Identificación de especies de HMA.....	57
2.4.3 Determinación de la colonización.....	57
2.4.4 Análisis estadístico.....	57
2.5 Resultados.....	58
2.5.1 Colonización y número de esporas.....	60
2.6 Discusión.....	63
2.7 Conclusiones.....	67
2.8 Referencias.....	68
<b>CAPÍTULO III. INTERACCIÓN DE LA LUZ, DEFOLIACIÓN E INÓCULO MICORRÍZICO EN EL DESARROLLO Y COLOINIZACIÓN DE PLÁNTULAS DE CAOBA (<i>Swietenia macrophylla</i> King.), EN ETAPA DE VIVERO</b> .....	74
3.1 Resumen.....	74
3.2 Abstract.....	75
3.3 Introducción.....	76
3.4 Materiales y métodos.....	77
3.4.1 Colecta de semillas.....	77
3.4.2 Factores y tratamientos.....	78
3.4.3 Variables bajo estudio.....	79
3.4.4 Diseño experimental y análisis estadístico.....	79
3.5 Resultados.....	80
3.5.1 Variables de crecimiento.....	80
3.5.2 Contenido de nutrientes nitrógeno y fósforo.....	82
3.5.3 Colonización micorrizica.....	85
3.5.4 Número de esporas.....	87
3.6 Discusión.....	88
3.7 Conclusiones.....	92
3.8 Referencias.....	93
<b>CONCLUSIONES GENERALES</b> .....	99

## LISTA DE CUADROS

		Página
Cuadro 1	Viveros forestales con producción de plantas de caoba en el estado de Veracruz.....	31
Cuadro 2.	Características de los tipos de manejo en los viveros productores de caoba en el estado de Veracruz.....	32
Cuadro 3.	Características de los insecticidas aplicados para el control de plagas de caoba en viveros gubernamentales del estado de Veracruz.....	35
Cuadro 4.	Fuentes de semilla de caoba utilizada en la producción de plantas.....	36
Cuadro 5.	Estadísticas de las actividades realizadas en los viveros para la propagación y producción de plantas de caoba en el estado de Veracruz.....	36
Cuadro 6.	Infraestructura en los viveros gubernamentales productores de plantas forestales en el estado de Veracruz.....	40
Cuadro 7.	Morfotipos de hongos micorrízicos arbusculares asociados a la rizósfera de plántulas y árboles adultos de caoba del bosque tropical perennifolio de la región de Los Tuxtlas, Veracruz. ....	59
Cuadro 8.	Análisis de varianza de los porcentajes de colonización y número de esporas de HMA en <i>Sorghum vulgare</i> L. utilizando suelo rizosférico de plántulas y árboles de caoba de la región de Los Tuxtlas, Veracruz...	62
Cuadro 9.	Análisis de varianza de la raíz cuadrada de los porcentajes de en cultivos trampa por HMA de suelo rizosférico de plántulas y árboles de caoba de la región de Los Tuxtlas, Veracruz.....	62
Cuadro 10.	Medias ajustadas para el efecto de estado de desarrollo para los porcentajes de colonización y número de esporas de HMA en planta de sorgo establecidas con suelo rizosférico de plántulas y árboles de ( <i>Swietenia macrophylla</i> ).....	63
Cuadro 11	Composición de los tratamientos utilizados en el desarrollo del experimento en vivero.....	79
Cuadro 12	Análisis de varianza realizado en las variables de crecimiento de <i>S. macrophylla</i> en relación al efecto de la luz, defoliación y micorrización establecidos en condiciones de vivero.....	81

Cuadro 13	Análisis de varianza para las variables concentración de nitrógeno y fósforo en la biomasa de raíz y la biomasa aérea de plantas de <i>S. macrophylla</i> en relación al efecto de la luz, defoliación e inóculo micorrízico.....	83
Cuadro 14	Análisis de varianza para las variables de colonización micorrízica en plantas de <i>S. macrophylla</i> en relación al efecto de la luz, defoliación e inóculo micorrízico.....	86
Cuadro 15	Porcentajes de colonización micorrízica de vesículas y arbusculos en plántulas de <i>S. macrophylla</i> , 130 días después de la inoculación con <i>G. intraradices</i> y HMA nativos para la interacción de los factores luz y defoliación.....	87
Cuadro 16	Número de esporas en 100 g de suelo de plantas de <i>Swietenia macrophylla</i> , 130 días después de la inoculación con <i>Glomus intraradices</i> y HMA nativos para la interacción entre los factores luz y defoliación.....	87

## LISTA DE FIGURAS

		Página
Figura 1.	Características de las plantas de caoba. A, árbol con fuste recto; B, fruto (cápsula de forma ovoide a piriforme) color café y C, semillas con ala rojiza.....	5
Figura 2.	Plagas y enfermedades asociadas a plántulas de caoba en viveros gubernamentales del estado de Veracruz.....	34
Figura 3.	Producción de plantas de caoba y cedro rojo en los principales viveros forestales del estado de Veracruz durante el periodo de 2003 a 2008.....	38
Figura 4.	Grado de capacitación proporcionada al personal encargado de la producción de plantas forestales en los viveros gubernamentales del estado de Veracruz.....	39
Figura 5.	Distribución porcentual de los géneros de HMA asociados con la rizósfera de plántulas (A) y árboles maduros (B) de <i>Swietenia macrophylla</i> en un bosque tropical de Los Tuxtlas, Veracruz.....	60
Figura 6.	Micromorfología de los morfotipos de HMA asociados con la rizósfera de plántulas y árboles de caoba. a) <i>Ambispora gerdermanii</i> , b) <i>Acaulospora</i> sp. 1, c) <i>Acaulospora</i> sp. 2, d) <i>Acaulospora</i> sp. 3 “hialina”, e) <i>Acaulospora</i> sp. 4 “oval”, f) <i>Acaulospora</i> sp. 5 “amarilla”, g) <i>Acaulospora</i> sp. 6 “redonda”, h) <i>Acaulospora</i> “ornamentada” sp. 7, i) <i>A. foveata</i> , j) <i>Gigaspora</i> sp, k) <i>G. aff. aurantium</i> , l) <i>Glomus aff. etunicatum</i> , m) <i>G. sinuosum</i> , n) <i>G. aff. fasciculatum</i> , o) <i>G. tenebrosum</i> , p) <i>Glomus</i> sp. 1 “hifa hialina”, q) <i>Glomus</i> sp. 2 esporocarpio, r) <i>Glomus</i> sp. 3, s) <i>Glomus</i> sp. 4, t) <i>Glomus</i> sp. 5.....	61
Figura 7.	Respuesta de la inoculación micorrízica para las variables de crecimiento de plántulas de <i>Swietenia macrophylla</i> , en función de la interacción de luz y defoliación. LN=100% de luz, S=50% de luz, SD=Sin defoliación, D=50% de defoliación. Barras negras, intermedias y blancas corresponden a <i>G. intraradices</i> , HMA nativos y sin inoculación, respectivamente.....	82
Figura 8.	Respuesta de la inoculación micorrízica para la concentración de nitrógeno (N) en la biomasa aérea (A) y la biomasa de raíz (B) de plántulas de <i>S. macrophylla</i> en función de la interacción de luz y defoliación. LN=100% de luz, S=50% de luz, SD=Sin defoliación, D=50% de defoliación.....	84

- Figura 9. Respuesta de la inoculación micorrízica para la concentración de fósforo (P) en la biomasa aérea (A) y la biomasa de raíz (B) de plántulas de *S. macrophylla* en función de la interacción de luz y defoliación. LN=100% de luz, S=50% de luz, SD=Sin defoliación, D=50% de defoliación..... 85
- Figura 10 Colonización total en plantas de *S. macrophylla* inoculadas con *G. intraradices* y HMA nativos en función de dos niveles de luz y defoliación. LN=100% de luz, S=50% de luz, SD= Sin defoliación, D=50% de defoliación. EE= Error estándar..... 86

## INTRODUCCIÓN GENERAL

La caoba, *Swietenia macrophylla* King (Meliaceae), es la especie maderable de mayor valor económico en América Latina, debido a la alta calidad de su madera. Su distribución natural comprende desde el sureste de México hasta la región amazónica de Sudamérica. En México, la caoba es una de las especies preferidas para actividades de reforestación y establecimiento de plantaciones comerciales. Uno de los factores que determinan el establecimiento y el crecimiento de las comunidades de plantas en los ecosistemas es la micorriza arbuscular (MA), la cual es una asociación simbiótica, que se establece entre las raíces secundarias de la mayoría de las plantas y las hifas de los hongos micorrízicos arbusculares (HMA). Las investigaciones de las asociaciones micorrízicas en especies forestales tropicales son escasas y generales, especialmente en especies de gran valor comercial como la caoba. Ante los beneficios potenciales de la simbiosis en el crecimiento y sobrevivencia de las plantas, la inoculación micorrízica es un factor relevante en la producción de plantas, especialmente cuando se requiere una fase de vivero. Sin embargo, el manejo de los HMA en la producción de especies forestales tropicales debe ser precedido de estudios que fundamenten su aplicación. Por lo anterior, en esta investigación, se identificaron especies de HMA asociados a una población natural de caoba y se estudió la interacción de la micorrización, luz y defoliación en vivero. Los resultados de esta investigación se exponen en el presente documento estructurado en cinco secciones básicas. La primera sección, incluye una revisión de literatura donde se describen y analizan la importancia de la caoba y de las especies forestales y su relación con los HMA, características generales de las asociaciones micorrízicas, ecología de HMA en regiones tropicales, dependencia de las plantas a la asociación micorrízica, funcionamiento de HMA en los ecosistemas tropicales, asociaciones micorrízicas en plantas de la familia de las meliáceas y el manejo de los HMA en la fase de vivero. La segunda sección, contiene un diagnóstico de los sistemas de producción de caoba en los viveros oficiales del estado de Veracruz. La tercera sección, trata sobre la identificación y diversidad de HMA asociados a la rizósfera de plántulas y árboles maduros de una población natural de caoba. En la cuarta sección, se presentan los resultados del estudio sobre la interacción de la micorrización, luz y defoliación en el crecimiento y colonización de plántulas de caoba en vivero. Finalmente, las conclusiones generales se integran en la quinta sección.

## **1. Planteamiento del problema y justificación**

La caoba, por estar sometida a niveles intensos de explotación y comercio internacional muestra una tendencia en la disminución de su poblaciones y una fragmentación cada vez mayor en varias zonas de su distribución natural (Navarro y Hernández, 2004). La reducción actual de los volúmenes comerciales de caoba y la inclusión de esta especie en el apéndice II del Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres en el 2002, han fomentado los esfuerzos de investigación en la ecología de esta especie en los bosques naturales. Actualmente el enriquecimiento de bosques y establecimiento de plantaciones comerciales de caoba enfrentan muchos retos porque en general existe baja sobrevivencia de plántulas en el campo debido principalmente a la mala calidad de las plantas producidas en vivero. Esta mala calidad se origina desde la inapropiada colecta y selección de la semilla, incrementándose posteriormente con el manejo ineficiente en vivero. El problema es de gran importancia ya que esto ocasiona una sobrevivencia en campo del 15 al 50%, así como bajas tasas de crecimiento y rendimiento de las plantaciones forestales (Mexal, 1996; Negreros-Castillo, 1997). Debido a la actual problemática que existe en la producción de plántulas en vivero es imprescindible encontrar alternativas que aseguren la producción de plantas de calidad para el establecimiento de plantaciones con esta especie forestal tan importante para México y Latinoamérica. Casi todas las experiencias dirigidas a mejorar la producción de plantas de caoba se han enfocado a estudiar diferentes sustratos, procedencias y labores de cultivo. Sin embargo una opción que no se ha explorado a detalle es el efecto de las asociaciones micorrízicas en esta especie. Por lo que aun se desconoce el potencial que puede tener la asociación en el establecimiento de esta especie. Se ha reportado que la inoculación de HMA en fase de vivero puede incrementar considerablemente la calidad de las plantas y en consecuencia mejorar su resistencia a patógenos, optimizando el crecimiento (Alarcón y Ferrera-Cerrato, 1999). Alrededor del mundo existe una tendencia creciente en la demanda de inóculos micorrízicos para proyectos forestales comerciales, actividades de restauración y silvicultura (Schwartz *et al.*, 2006), aunque para muchas especies forestales de importancia comercial, incluyendo la caoba, no se ha estudiado la de asociación con HMA. En el estado de Veracruz existe la demanda de producción de plántulas de caoba para propósitos de reforestación (comunicación personal); esto implica oportunidad y potencial para producir plántulas de buena calidad que puedan superar los problemas de adaptación antes mencionados. Por esta razón, se considera relevante estudiar de

manera integral el efecto de la diversidad de HMA en el crecimiento y colonización de plántulas en vivero. Esto bajo un enfoque ecofisiológico donde se identifique estructural y funcionalmente las asociaciones micorrízicas en caoba en relación a diferentes factores bióticos y abióticos que determinan el funcionamiento de la simbiosis y la dependencia micorrízica de la planta.

## **2. Objetivo general**

Determinar la diversidad de HMA y su interacción con factores ambientales y fisiológicos en el crecimiento de las plántulas de caoba (*Swietenia macrophylla* King.).

### **2.1 Objetivos específicos**

- Identificar la situación actual de los sistemas de producción de plántulas de caoba en viveros oficiales en el estado de Veracruz.
- Identificar las especies de HMA asociadas a la rizósfera de plántulas y árboles maduros de caoba, en un fragmento del bosque tropical perennifolio de la región de los Tuxtlas, Veracruz, México.
- Determinar el crecimiento de plántulas de caoba en función de los factores luz, defoliación e inoculación micorrízica, en condiciones de vivero.

## **3. Hipótesis general**

Existe una diversidad de HMA que interaccionan con factores ambientales y fisiológicos en el crecimiento de plántulas de caoba.

### **3.1 Hipótesis específicas**

- Existe mayor diversidad de HMA en la rizósfera de plántulas de caoba en comparación con árboles maduros del bosque tropical perennifolio de la región de los Tuxtlas, Veracruz, México.
- Existe un crecimiento diferencial de las plántulas de caoba en función de la interacción entre los factores inoculación micorrízica, luz y defoliación.

#### **4. Revisión de literatura**

En esta sección se describen y se analizan algunos aspectos relacionados con las asociaciones micorrízicas en especies forestales neotropicales haciendo énfasis en la caoba de hoja ancha. La revisión se inicia con las generalidades e importancia de la caoba y se hace un análisis de la importancia de las especies forestales tropicales y su relación con los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) así como las características generales de las asociaciones micorrízicas. Posteriormente, se discuten brevemente diversos aspectos relacionados con la ecología de HMA en regiones tropicales y la dependencia de las plantas a la asociación micorrízica. Finalmente se efectúa un análisis detallado de los estudios de los HMA en plantas de interés forestal en la familia de las meliáceas así como de la importancia de los HMA en la fase de vivero. Este análisis permite argumentar y determinar la problemática y necesidades de investigación en relación al manejo de los HMA en especies forestales neotropicales, lo cual se presenta en las conclusiones.

##### **4.1 Generalidades e importancia de la caoba**

La caoba de hoja ancha, *Swietenia macrophylla* King (Meliaceae), es un árbol tropical de lento crecimiento. Los árboles pueden alcanzar una altura aproximada de 40 a 50 metros (Pennington, 2002) y diámetros basales de 1.5 metros (Lamb, 1966). Los árboles de caoba se distinguen por ser los más altos del bosque tropical, emergiendo del dosel principal (Snook, 1999). Las hojas son grandes con 6 a 12 hojuelas glabras, paripinnadas, alternas, sin glándulas y con raquis sin crecimiento terminal, con tres o más pares de hojuelas (Navarro, 1999). La caoba pierde sus hojas en la estación seca y florece con la formación de nuevas hojas, la temporada de la floración y fructificación de la caoba difiere geográficamente. En el sur de México, la caoba florece entre abril y junio mientras que los frutos maduran de enero hasta marzo del año siguiente (Niembro, 2002). Sus flores son de color verde amarillento, unisexuales, de aroma dulce con un tamaño de 4-5 mm; sus frutos son capsulas de forma ovoide a piriforme, de color café, leñosos al madurar alcanzando un tamaño de hasta 18 cm de largo; las semillas están rodeadas por una ala rojiza y quebradiza (Figura 1) (Benítez *et al.*, 2004). Cada fruto de caoba puede contener de 40 a 60 semillas viables (Navarro, 1999).

Se distribuye en poblaciones fragmentadas de bajas densidades desde el sur de México, a lo largo de Centroamérica y en Sudamérica hasta Bolivia y Brasil (Patiño, 1997; Mayhew y Newton, 1998). En México, se distribuye naturalmente en los estados de Campeche, Chiapas, Oaxaca, Puebla, Tabasco, Quintana Roo, Veracruz y Yucatán, en bosque tropical perennifolio y subcaducifolio (selvas altas perennifolias y subperenifolias) (Benítez *et al.*, 2004).

La especie crece naturalmente en elevaciones promedio de 800 msnm, con un rango de precipitación anual entre 1000 a 3500 mm y una temperatura promedio anual de 20 a 26°C. Esta especie forestal se desarrolla en una gran variedad de suelos, que varía desde los arcillosos superficiales hasta los profundos aluviales (Patiño, 1997). La caoba puede tolerar suelos con deficiencias en nutrimentos que otras especies no toleran, pero el crecimiento es lento en suelos excesivamente cultivados y con escasa materia orgánica (Mayhew y Newton, 1998).



Figura 1. Características de las plantas de caoba. A, árbol con fuste recto; B, fruto (cápsula de forma ovoide a piriforme) color café y C, semillas con ala rojiza.

La caoba es una especie altamente demandante de luz para su establecimiento (Mayhew y Newton, 1998). La regeneración natural de la caoba está frecuentemente asociada a grandes

perturbaciones como incendios forestales o huracanes debido a que esta biológicamente adaptada para aprovechar este tipo de perturbaciones, inclusive se ha observado que la caoba se regenera con más éxito en suelos expuestos desmontados mecánicamente o por efecto de un incendio intenso (Snook, 1996; Snook, 1999). La caoba es la especie maderable de mayor valor económico de las selvas neotropicales debido a la alta calidad de su madera para la producción de muebles finos (Mayhew y Newton, 1998; Navarro, 1999). La caoba constituye actualmente la principal fuente de caoba genuina en el mercado (OIMT, 2004). En México y Centroamérica, la madera de caoba comenzó a ser extraída de los bosques por los europeos desde el siglo XVI (Snook, 1999) y anteriormente en la época prehispánica, los mayas de la península de Yucatán empleaban los troncos de caoba para la fabricación de canoas (Hammond, 1982). Además de proporcionar madera fina de alta calidad, su corteza y semillas se emplean en la medicina tradicional para el tratamiento de diversas enfermedades propias del trópico como la diarrea y la fiebre, además la caoba es apreciada como árbol ornamental en parques y jardines (Benítez *et al.*, 2004).

#### **4.2 Importancia de las especies forestales tropicales y su relación con los HMA**

En el contexto actual, el establecimiento de las plantaciones forestales en las regiones tropicales ha crecido significativamente, debido a la demanda de madera y productos no maderables. Sin embargo, dichas plantaciones y los programas de reforestación no han obtenido siempre los resultados esperados, debido a varias causas tales como el ataque de plagas, la baja fertilidad de los sitios de establecimiento y la falta de prácticas adecuadas de producción de plántulas en vivero, originando con frecuencia la mala calidad de éstas (Mexal *et al.*, 2002). En consecuencia es común que existan bajas tasas de sobrevivencia y crecimiento en campo (Mexal, 1996), ocasionando bajos rendimientos en las plantaciones forestales (Negreros-Castillo y Hall, 1996). Por ejemplo, en las zonas tropicales de México, las especies forestales preferidas para la reforestación y plantaciones comerciales son la caoba de hoja ancha (*Swietenia macrophylla* K.) y el cedro rojo (*Cedrela odorata* L.) por ser las especies maderables con un alto valor económico en América Latina.

Uno de los factores que determinan el establecimiento y el crecimiento de las plantas en los ecosistemas es la micorriza arbuscular (MA) la cual es una asociación simbiótica, que se

establece entre las raíces secundarias de la mayoría de las plantas y los hongos micorrízicos arbusculares (HMA). Este tipo de asociación se presenta en la mayoría de los ecosistemas terrestres del planeta, manteniéndose así una estrecha coevolución entre las plantas y los HMA del suelo. Es tal la importancia de los HMA que actualmente se considera que estos pueden determinar la estructura y diversidad de las comunidades de plantas y el funcionamiento de los ecosistemas naturales (Heijen, 1998b). Por lo tanto, la ecología de los microorganismos del suelo y las comunidades de plantas no se puede entender sin considerar la intervención de sus asociaciones micorrízicas. La simbiosis micorrízica se ha considerado ampliamente como una interacción de tipo mutualista, es decir que tanto la planta como el hongo se benefician de la asociación a través del intercambio de nutrientes. Es por esto que a lo largo de un siglo, principalmente en las últimas décadas se han realizado numerosas investigaciones acerca del funcionamiento de la simbiosis en diferentes especies vegetales con importancia ecológica y agronómica (Smith y Read, 2008). Sin embargo, existen fuertes evidencias que indican que las respuestas de crecimiento de las plantas debido a la asociación puede variar de positiva (mutualismo) a neutral (comensalismo) e incluso a negativa (parasitismo) (Jonhson *et al.*, 1997; Klironomos, 2003). Se considera que las asociaciones son mutualistas cuando los costos son menores a los beneficios y son parasíticas en caso contrario (Jonhson *et al.*, 1997). Por lo tanto, la aplicación de HMA en la restauración de ecosistemas naturales tiene que considerar las numerosas implicaciones y limitantes, para realmente realizar un manejo fundamentado y adecuado de este componente biótico.

### **4.3 Características generales de la asociación micorrízica arbuscular**

De acuerdo a sus características estructurales se reconocen siete tipos de asociaciones micorrízicas (Smith y Read, 2008). Dentro de ellas, se incluye la MA, que se caracteriza por formar arbusculos y vesículas. Los arbusculos son estructuras fúngicas que se generan en el interior de las células corticales aquí es donde se realiza el intercambio de nutrientes entre los participantes de la simbiosis y las vesículas las cuales funcionan como órganos temporales de reserva, que se utilizan ante situaciones adversas (Alarcón y Ferrera-Cerrato, 1999).

Actualmente los HMA se ubican dentro del phylum Glomeromycota, en donde se describen aproximadamente 200 especies (Schübler *et al.*, 2001). En los ecosistemas naturales y semi-

naturales, los HMA son el grupo de microorganismos con mayor abundancia y funcionalmente los más importantes en el suelo ya que son organismos generalistas y responsables de la dependencia micotrófica del 90% de las plantas terrestres del planeta (Smith y Read, 2008). La extensa red de hifas del micelio extramatricial producidas por la simbiosis micorrízica actúa como una extensión de la raíz en el suelo, por lo que la planta obtiene una disponibilidad adicional de absorción de nutrientes y agua en el suelo (Smith y Read, 2008). En otras palabras, el principal beneficio que las plantas obtienen de la simbiosis es nutrición mineral por la aportación adicional de fósforo y nitrógeno mediante las hifas especializadas de los hongos micorrízicos conectados a la raíz (Siqueira y Saggin-Júnior, 2001; Pérez-Moreno y Read, 2004). La actividad y el beneficio de la simbiosis es más visible cuando éstos se encuentran en suelos deficientes en fósforo; en esta condición, plantas inoculadas con HMA presentan mayores tasas de crecimiento (Sieverding, 1991; Alarcón y Ferrera-Cerrato, 1999). La asociación también interviene en la captación de otros elementos con poca movilidad edáfica como Cu, Zn (Newsham *et al.*, 1995), además de K, Ca, Fe y Mg (Flores y Cuenca, 2004; Hernández y salas, 2009). Otro beneficio importante es que la simbiosis también protege a las plantas de patógenos del suelo (Newsham *et al.*, 1995) e influye notablemente en la estructura del suelo a través de la producción de una glicoproteína llamada glomalina, la cual favorece la agregación de las partículas de suelo (Rillig, 2004). Una mayor tolerancia al efecto de la defoliación ocasionado por la herbivoría (Saint-Pierre *et al.*, 2004), representa un beneficio más de la asociación planta-HMA.

#### **4.4 Ecología de HMA en regiones tropicales**

La MA es la asociación micorrízica dominante en las regiones tropicales (Pérez-Moreno y Read, 2004) que se establece de forma natural en árboles, arbustos y plantas herbáceas de todos los ecosistemas tropicales del mundo siendo determinantes en los distintos procesos ecológicos al constituir una parte fundamental de la estructura y funcionamiento de dichos ecosistemas (Smith y Read, 2008). Aunque los HMA se encuentran presentes en todos los tipos de ecosistemas tropicales, su distribución no es homogénea, por lo que existen suelos y cultivos donde la concentración de especies es relativamente baja para promover el desarrollo de las plantas (Sieverding, 1991). La diversidad y abundancia de esporas micorrízicas en los bosques tropicales varían de acuerdo a la estacionalidad climática a lo largo del año (Guadarrama y Álvarez-

Sánchez, 1999; Picone, 2000; Lovelock *et al.*, 2003; Vargas *et al.*, 2010). Un factor que afecta adversamente la abundancia y diversidad de HMA son las perturbaciones antropogénicas (Helgason *et al.*, 1998), especialmente en el caso de la degradación del suelo; lo que conduce a que dicha diversidad sólo pueda recuperarse a niveles de ecosistemas naturales después de varios años (Cuenca *et al.*, 1998). Por lo cual se considera que la disminución de la diversidad de HMA podría reducir la velocidad de recuperación de los ecosistemas perturbados y afectar la composición de especies de la comunidad vegetal a establecerse (Lovera y Cuenca, 2007). Los HMA presentan diferentes grados de tolerancia a las perturbaciones, dependiendo del grupo taxonómico; por ejemplo, las especies de los géneros *Scutellospora* y *Gigaspora* tienden a ser de las más susceptibles a las perturbaciones de los ecosistemas (Picone, 2000; Guadarrama *et al.*, 2007; Lovera y Cuenca, 2007). Dichos géneros se caracterizan por no formar vesículas (Alarcón y Ferrera-Cerrato, 1999), estos dependen principalmente de las esporas como medio de propagación (Hart y Reader, 2004).

Factores bióticos y abióticos también pueden afectar la colonización micorrízica en los ecosistemas tropicales. Así, la acidez del suelo puede reducir drásticamente la colonización y la abundancia de esporas (Alvarado *et al.*, 2004). Igualmente el estrés hídrico (Gavito *et al.*, 2008) y la disponibilidad de luz (Shukla *et al.*, 2008) influyen en el funcionamiento de la simbiosis. Por lo cual las diferencias que presenta la diversidad de HMA en las tasas y formas de colonización se atribuye a los diferentes requerimientos y la habilidad para obtener el carbono producido por las plantas (Klironomos *et al.*, 2004). Ante estas evidencias, el entendimiento de la asociación micorrízica presenta una alta complejidad, especialmente en las regiones tropicales donde los estudios ecofisiológicos de la simbiosis son escasos.

La MA no sólo influye en el desarrollo individual de las plantas en campo, sino que en otros niveles de organización como comunidades y ecosistemas. Existen evidencias de que la simbiosis micorrízica puede determinar la diversidad y la sucesión de las comunidades de plantas (Heijen *et al.*, 1998a) o bien, que la composición de la comunidad vegetal (Lovelock y Ewel, 2002) y la edad de las plantas (Husband *et al.*, 2002) pueden determinar la presencia de HMA en suelos tropicales. De esta manera la diversidad de HMA y la composición de las comunidades de plantas mantienen una estrecha relación de causa y efecto a través del tiempo en los ecosistemas

naturales (Kernaghan, 2005). En los ecosistemas tropicales, la interacción entre factores como la disponibilidad de agua, luz, espacio, calidad del sustrato y las asociaciones micorrízicas regulan el crecimiento de la mayoría de las plantas (Landsberg, 1997). En años recientes los estudios sobre la MA en bosques tropicales se ha incrementado debido al poco conocimiento que se tiene en relación a la diversidad de especies de HMA y al potencial que poseen algunas especies asociadas a plantas tropicales. Así, los estudios de la simbiosis en estas regiones adquieren mayor relevancia debido a que en la mayoría de los suelos tropicales la baja disponibilidad de nutrientes especialmente fósforo es un factor limitante para el crecimiento de las plantas (Janos, 1980b; Cuenca *et al.*, 2007).

En el caso de los agroecosistemas tropicales y subtropicales, los HMA se encuentran en la mayoría de los cultivos de interés agronómico (Sieverding, 1991). No obstante, en los agroecosistemas, las prácticas agrícolas intensivas reducen la diversidad de HMA en el suelo (Helgason *et al.*, 1998), pudiendo disminuir la productividad y aumentar la inestabilidad de los ecosistemas (Heijen *et al.*, 1998b). Actualmente, existe interés por el uso de HMA como promotores del crecimiento en los cultivos agrícolas como una alternativa para minimizar la dependencia de insumos agrícolas externos, especialmente los fertilizantes químicos y de esta manera reducir los problemas de contaminación que el uso excesivo conlleva (Cuenca *et al.*, 2007; González y Cuenca, 2008). Por lo tanto, los HMA deben considerarse como un elemento importante en el manejo y la sostenibilidad de los agroecosistemas.

#### **4.5 Dependencia de plantas a la asociación micorrízica**

Los HMA carecen de especificidad taxonómica para asociarse a las plantas. Sin embargo, la respuesta en el crecimiento y dependencia de las plantas a la asociación micorrízica varía considerablemente de acuerdo a las especies de HMA que estén asociados (Heijen *et al.*, 1998a; Kiers *et al.*, 2000; Hart *et al.*, 2003; Klironomos, 2003), lo cual suele determinar notablemente la productividad y la diversidad de las comunidades vegetales. Se ha reportado que plántulas de árboles tropicales presentan una respuesta diferencial y compatibilidad en el crecimiento en relación a las especies asociadas (Pouyu-Rojas *et al.*, 2006; Hernández y Salas, 2009) y las comunidades de HMA en el suelo (Kiers *et al.*, 2000; Allen *et al.*, 2003; Allen *et al.*, 2005).

Los HMA estimulan el crecimiento de plantas con alta dependencia a la simbiosis, principalmente a través de la adquisición adicional de fósforo (Heijen *et al.*, 1998a). La dependencia micorrízica de las plantas se refiere a la inhabilidad que presentan las plantas a crecer en ausencia de la simbiosis ante una determinada concentración de fósforo. Otro aspecto importante es la magnitud del efecto de la asociación en el crecimiento de las plantas y la capacidad para obtener fósforo adicional del suelo; es decir, la susceptibilidad o capacidad efectiva (Janos, 2007). El grado de dependencia micorrízica y las relaciones costo-beneficio varía entre las especies de plantas, el genotipo del HMA asociado y la influencia de factores bióticos y abióticos como la concentración de nutrientes en el suelo y las interacciones con otros organismos (Urcelay y Díaz, 2003; Danieli-Silva *et al.*, 2010).

Se considera que las plantas leñosas suelen ser más dependientes a la simbiosis que las herbáceas (Flores y Cuenca, 2004), debido a que se ha hipotetizado que por carecer de la presencia de pelos radicales para la adquisición de nutrimentos, las plantas con raíces no ramificadas presentan una mayor dependencia a las asociaciones micorrízicas que aquellas con sistemas radicales ramificados (Newsham *et al.*, 1995; Alarcón y Ferrera-Cerrato, 1999). Aun cuando esta hipótesis ha sido ampliamente aceptada, esta no se ha demostrado completamente (Siqueira y Saggin-Júnior, 2001). Reportes indican que las especies tropicales con raíces fibrosas son más susceptibles a la colonización micorrízica y presentan mayor respuesta en el crecimiento ante el efecto de la simbiosis (Zangaro *et al.*, 2005). La dependencia micorrízica también puede estar relacionada al estado sucesional de las plantas (Janos, 1980a; Siqueira *et al.*, 1998; Zangaro *et al.*, 2003) y el contenido nutrimental de las semillas. En relación a esto último, se ha encontrado que especies clímax con semillas conteniendo altas reservas de nutrientes y minerales, son capaces de mantener el crecimiento inicial de las plántulas, e inclusive inhibir la colonización micorrízica en las primeras semanas de desarrollo (Janos, 1980b; Siqueira *et al.*, 1998; Zangaro *et al.*, 2000; Danieli-Silva *et al.*, 2010). En contraste, las especies pioneras en los trópicos con semillas pequeñas son más dependientes a las asociaciones micorrízicas en relación a su crecimiento y a la sobrevivencia inicial (Kiers *et al.*, 2003; Flores y Cuenca, 2004; Zangaro *et al.*, 2005; Pasqualini *et al.*, 2007).

#### 4.6 Asociaciones micorrízicas en la familia de las meliáceas

La familia Meliaceae agrupa 50 géneros y 1000 especies distribuidas en América, África y Asia. En el Neotrópico se han descrito ocho géneros: *Cabranea*, *Carapa*, *Cedrela*, *Guarea*, *Ruegea*, *Schmardea*, *Swietenia* y *Trichilia*. De estos, *Swietenia* y *Cedrela* son los más importantes desde el punto de vista de la industria forestal (Navarro, 1999), principalmente por su madera de alta calidad. En América Latina destaca la caoba (*Swietenia macrophylla*), por su alto valor económico (Mayhew y Newton, 1998). Otras especies meliáceas nativas de Latinoamérica de gran importancia económica por la calidad y el alto valor de su madera son el cedro rojo (*Cedrela odorata* L.) y la andiroba (*Carapa guianensis* L.). La principal limitante en el cultivo de Meliáceas forestales en condiciones de plantaciones puras es el ataque a la yema terminal por el barrenador, *Hypsipyla grandella* Zeller (Lepidoptera, Pyralidae), que afecta a las plantas durante las primeras etapas de crecimiento. El daño ocasionado se refleja en una disminución en la velocidad del crecimiento y sobre todo en la deformación de los árboles y en consecuencia la reducción del valor comercial de la madera (Mayhew y Newton, 1998).

Si bien se ha reportado que la mayoría de las especies forestales del trópico presentan MA (Janos, 1980a; Le Tacon *et al.*, 1998), las investigaciones en el ámbito de la relación con especies forestales y MA son en términos generales limitadas, especialmente en el neotrópico. En el caso específico de la familia de las meliáceas esto es particularmente más notable (Shi *et al.*, 2006). En la mayoría de los casos se desconoce la identidad de los HMA asociados en condiciones naturales y el efecto de la micorrización en el crecimiento y la sobrevivencia de estas especies. Algunos estudios en meliáceas en la región de América tropical han reportado una evidente colonización de HMA en poblaciones naturales (Herrera y Ferrer, 1980) y en plantaciones jóvenes de caoba (Nold y Bauch, 2001). En cedro rojo se ha reportado alto porcentaje de colonización por HMA en áreas naturales (Mecinas *et al.*, 1991). Las especies *Cedrela fissilis* Vell. y *Cedrela montana* Moritz Ex Turcz presentan alta dependencia micorrízica ante la escasa habilidad para absorber fósforo en ausencia de la simbiosis (Siqueira y Saggin-Júnior, 2001; Pouyu-Rojas *et al.*, 2006; Rocha *et al.*, 2006; Urgiles *et al.*, 2009; Danieli-Silva *et al.*, 2010). Estas especies son susceptibles a la colonización por especies de los géneros *Glomus* y *Archaeospora* principalmente (Shepherd *et al.*, 2007; Haug *et al.*, 2010). Además, en la

rizósfera de *C. odorata* también se ha reportado la presencia del género *Paraglomus* (Lovelock y Ewel, 2005).

En sistemas agroforestales o en áreas naturales de Asia, donde se han introducido especies maderables como la caoba, se han identificado esporas de HMA de los géneros *Glomus* y *Gigaspora* principalmente y en menor proporción a especies de los géneros *Acaulospora*, *Entrophospora*, y *Scutellospora* en el suelo rizósferico; además, un 30-55% de las raíces finas mostraron colonización por HMA (Dhar y Mridha, 2006; Mridha y Dhar, 2007; Shi *et al.*, 2006). Otros estudios han mostrado que el efecto de la inoculación micorrízica puede ser variable en los distintos géneros de Meliáceas neotropicales, por ejemplo en plántulas de *Cabrlea canjerana* (Vell.), no se presentó una respuesta positiva ante la inoculación con HMA nativos e inclusive existe una reducción en el crecimiento ante la infección con HMA, esta especie presenta semillas grandes con un alto contenido de nutrientes (Pasqualini *et al.*, 2007; Danieli-Silva *et al.*, 2010) y en el caso de *Carapa guianensis*, la inoculación micorrízica no afectó el crecimiento de las plántulas (Janos, 1980b). Resultados similares, además de bajos porcentajes de colonización fueron encontrados en plántulas de Meliáceas nativas como *Trichilia casaretti* C.DC, *Trichilia clausenii*, C.DC, *Trichilia elegans* A. Juss y *Guarea kunthiana* A. Juss inoculadas con HMA nativos (Zangaro *et al.*, 2003).

#### **4.7 Importancia del manejo de los HMA en la fase de vivero**

Los HMA se consideran simbioses obligados debido a su incapacidad de crecer en ausencia de una planta hospedera (Brundrett, 2002); por lo tanto, no pueden aislarse en medios de cultivo convencionales. La manera más usual de propagación consiste en inocular sus esporas en un suelo previamente esterilizado y sembrar posteriormente plantas de rápido crecimiento (tales como *Sorghum vulgare* L o *Vigna luteola* (Jack.) Benth.) y susceptibles de establecer asociaciones micorrízicas (Cuenca *et al.*, 2003), con las limitaciones de presión de selección, y la subsecuente selección direccionada, que esto implica para las comunidades de HMA nativos. De esta manera, en un periodo aproximado de 3-6 meses el sustrato y las raíces secundarias colonizadas de la planta hospedera pueden utilizarse como inóculo. Los criterios más comunes para considerar a un inóculo de alta calidad son el número de esporas viables y el porcentaje de colonización en las raíces. Sin embargo se ha sugerido que el peso seco total de las plantas

hospederas puede ser un criterio útil y mas confiable para predecir el potencial micorrízico de un determinado inóculo (Cuenca *et al.*, 2003). La inoculación micorrízica en la producción de plantas puede ser muy importante para el éxito de las plantaciones forestales, principalmente cuando estas se establecen en áreas previamente utilizadas con cultivos agrícolas por un periodo de producción amplio. Esto se debe a que, las actividades intensivas de manejo en cultivos agrícolas afectan drásticamente el establecimiento de la MA en las plantas (Helgason *et al.*, 1998; Oehl *et al.*, 2005). Las plantaciones forestales en la región neotropical se establecen principalmente en tierras marginales, pastizales, sabanas o en zonas agrícolas abandonadas, debido a la disponibilidad y la relativa facilidad de reforestar estos terrenos (Ladrach, 1992). Por lo anterior, el uso y manejo de los HMA, se debe enfocar en las primeras fases del crecimiento de las plantas antes del establecimiento en campo. Sin embargo, es importante considerar que las diferentes prácticas tradicionales y niveles de manejo realizadas en los viveros pueden afectar drásticamente el establecimiento de la asociación micorrízica. Por ejemplo, en México, en los viveros con manejo tradicional se utiliza suelo forestal como sustrato, el cual constituye la única fuente de inóculo para la formación de asociaciones micorrízicas (Allen *et al.*, 2005). No obstante, esta práctica posee varias desventajas, como el desconocimiento de las especies de HMA que inducen la asociación, el grave daño ecológico que ocurre cuando se extraen grandes volúmenes de suelo natural y la posible contaminación con agentes patógenos como hongos y nematodos. Es por esto que en algunos viveros se realiza la esterilización del suelo o la aplicación de herbicidas y fungicidas sistémicos, estas prácticas, sin embargo, también eliminan los propágulos micorrízicos y el establecimiento de la simbiosis (Allen *et al.*, 2005; O'Connor *et al.*, 2009).

Actualmente, en viveros con un mayor nivel de tecnificación se utilizan mezclas de sustratos artificiales como vermiculita, agrolita y peat-moss en sustitución de suelo forestal; su uso obedece a la facilidad de operación y a la prevención de los patógenos antes mencionados. Sin embargo, estos sustratos carecen de propágulos micorrízicos y de nutrientes esenciales para el funcionamiento de la simbiosis. El efecto en la colonización de las raíces en estos sustratos aun es contradictorio y poco estudiado (Corkidi *et al.*, 2004).

En la producción de plantas forestales se utilizan fertilizantes comerciales para promover el crecimiento; en muchos casos, su uso es obligado cuando los sustratos carecen de nutrientes necesarios para el desarrollo de las plantas. Sin embargo, la aplicación intensiva de fertilizantes puede afectar el funcionamiento de la colonización micorrízica. Se ha reportado que la aplicación de cantidades moderadas de fertilizantes fosfatados no afectan la simbiosis micorrízica en especies forestales tropicales e inclusive se presenta un efecto sinérgico en el crecimiento de las plantas (Siqueira y Saggin-Júnior, 2001; Urgiles *et al.*, 2009; Pasqualini *et al.*, 2007).

Actualmente existe interés por obtener plantas micorrizadas para proyectos forestales comerciales o en actividades de restauración. Esto adquiere gran importancia, especialmente cuando en el sitio de establecimiento existen condiciones desfavorables como poca disponibilidad de agua, suelos erosionados en vías de desertificación, patógenos del suelo, baja concentración de nutrientes elementales, competencia con otras especies de plantas (Cuenca *et al.*, 2007) o existencia de áreas contaminadas por ejemplo con elementos potencialmente tóxicos. Ante esta necesidad alrededor del mundo existen varias empresas que producen inóculos micorrízicos (Gianinazzi y Vosatka, 2004), los cuales se comercializan como promotores del crecimiento de las plantas en actividades de horticultura, agricultura y manejo forestal (Schwartz *et al.*, 2006). Algunos se recomiendan específicamente para la inoculación de especies forestales tropicales. Sin embargo, la calidad de estos inóculos generalmente no se ha comprobado en prácticas estandarizadas en vivero. En la mayoría de los casos, el efecto positivo de los múltiples componentes de los inóculos comerciales (fertilizantes, materia orgánica y ácidos húmicos) en el crecimiento de las plantas pueden confundirse con los efectos de la simbiosis (Corkidi *et al.*, 2004). Además, dichos inoculantes han presentado escasa habilidad para colonizar las raíces de las plantas (Rowe *et al.*, 2007; Tarbell y Koske, 2007). Una de las especies de HMA más usadas en los inóculos comerciales es *Glomus intraradices* (Schwartz *et al.*, 2006) debido a que es una especie cosmopolita con capacidad de producir grandes cantidades de esporas y colonizar rápidamente a un amplio rango de hospederos.

La introducción de especies exóticas de HMA en la diversidad de HMA nativos y la estructura de las comunidades vegetales, puede presentar efectos positivos, neutrales o negativos en el funcionamiento de los ecosistemas (Schwartz *et al.*, 2006). En este sentido, se ha encontrado que

especies de HMA introducidas pueden afectar negativamente el crecimiento de algunas plantas (Klironomos, 2003); mientras que otras investigaciones indican que los HMA nativos inoculados a especies tropicales han sido muy efectivos en el crecimiento y sobrevivencia de las plantas (Cuenca *et al.*, 1990; Allen *et al.*, 2005; Álvarez-Sánchez *et al.*, 2007; Urgiles *et al.*, 2009). Sin embargo, algunos reportes indican que las especies introducidas de HMA son más efectivas en la promoción del crecimiento en comparación a los HMA nativos (Caravaca *et al.*, 2005; González y Cuenca, 2008; Yao *et al.*, 2008). Por lo tanto, la introducción de HMA en plantas y hábitats específicos es aún controversial y depende de las combinaciones específicas entre simbiontes fúngicos, fitobiontes y condiciones ambientales. Es necesario incrementar el conocimiento sobre la ecofisiología funcional de los HMA en ecosistemas perturbados y su interacción con otros organismos de la rizósfera para su eficiente manipulación (Gianinazzi y Vosatka, 2004).

Una de las limitantes para el uso intensivo de los HMA es la dificultad para producir grandes cantidades de inóculo puro con un alto control de calidad (Gaur y Adholeya, 2000). Los estudios al respecto en regiones neotropicales son incipientes y consecuentemente, la utilización de estos inóculos en programas de reforestación es nula (Ramos-Zapata y Guadarrama, 2004). Actualmente es factible la utilización de inóculos de HMA para aplicarse en plantas que pasan por una fase almácigo o semillero o vivero, especialmente durante el trasplante (Alarcón y Ferrera-Cerrato, 1999). Sin embargo, la producción abundante de inóculos micorrízicos para su uso en grandes extensiones de cultivos o áreas deforestadas continúa siendo un reto tecnológico (Cuenca *et al.*, 2003). Uno de los principales desafíos en el manejo de los HMA es optimizar los sistemas de producción de inóculos de calidad y en cantidad suficiente, para satisfacer la demanda que originan los proyectos de reforestación a gran escala. Para ello, es muy importante que los inóculos mantengan una alta capacidad infectiva de los propágulos micorrízicos y se encuentren libres de patógenos.

## **5. Conclusiones**

Reconociendo que la simbiosis micorrízica es un elemento esencial en el funcionamiento y regulación de los ecosistemas tropicales, actualmente los estudios ecofisiológicos, de biodiversidad y de aplicación tecnológica de la MA, son áreas con un gran potencial en especies forestales tropicales. Las asociaciones micorrízicas que se establecen en áreas tropicales han sido

menos investigadas que aquellas en los ecosistemas templados, debido al menor número de investigadores que trabajan en ellas. Sin embargo, la falta de dichos estudios se debe también a la evidente dificultad de manejar, aislar e identificar a una gran diversidad de HMA presentes en las áreas neotropicales. Existe un creciente interés por estudiar los HMA en los ecosistemas tropicales principalmente por el gran potencial que podrían tener dichos simbiontes en la rehabilitación y restauración de áreas degradadas, muy comunes en el neotrópico y por su capacidad para mejorar la capacidad de adaptación e incrementar la sobrevivencia de las plantas bajo condiciones adversas, tales como compactación del suelo, sequía, toxicidad por presencia de metales pesados o hidrocarburos y salinidad.

Los estudios de las asociaciones micorrízicas en especies forestales nativas de América Latina son escasos y poco detallados. Esto es particularmente evidente en grupos de plantas tales como las Meliáceas neotropicales, dentro de las cuales se incluyen especies de gran importancia económica como el cedro rojo y la caoba. Una de las principales causas de este vacío de información, es que históricamente la demanda de estas especies se ha satisfecho a través de la extracción de árboles de áreas naturales. No obstante, ante una demanda creciente e incapacidad de regenerar satisfactoriamente las áreas naturales (Negreiros-Castillo y Mize *et al.*, 2008), se ha recurrido al establecimiento de plantaciones. Por lo tanto, en el establecimiento de plantaciones comerciales y enriquecimiento de bosques con especies de maderas preciosas, para satisfacer una demanda creciente de madera, los HMA deben considerarse como un factor de oportunidad para mejorar la producción de dichas especies. Uno de los efectos deseables a mediano plazo de la inoculación micorrízica es la disminución al ataque del barrenador. Con la inoculación micorrízica, se incrementaría la calidad y el crecimiento de las plantas, reduciendo el periodo de susceptibilidad a la plaga, principalmente en las primeras etapas de crecimiento. Por lo tanto, el cultivo de estas especies forestales podría obtener una mayor rentabilidad para los productores, disminuyendo significativamente los gastos económicos ocasionados por el manejo de plagas.

Actualmente es importante desarrollar tecnología que permita aplicar los HMA en los procesos de regeneración de los ecosistemas naturales y el establecimiento de plantaciones comerciales. Tecnología que permita manejar los HMA desde la fase de producción en vivero con el propósito de aumentar la sobrevivencia, calidad y el crecimiento de las plantas en campo. Esto también

implicaría modificar algunas prácticas comunes que se realizan en los viveros que podrían resultar adversas al establecimiento y funcionamiento de la simbiosis. Aunque los beneficios potenciales de los HMA son importantes, la decisión de manejarlos, debe surgir de estudios que fundamenten la necesidad de realizar la inoculación en las especies y en los sitios utilizados para la reforestación.

Una de las áreas de investigación de mayor relevancia es actualmente la identificación de las especies de HMA de importancia estructural y funcional asociadas a los hospederos neotropicales de importancia forestal en condiciones naturales. Esto es de gran importancia debido a que la respuesta en el crecimiento de cada especie vegetal puede variar considerablemente y afectar la relación costo-beneficio del mantenimiento de la simbiosis. Por otro lado, el uso no fundamentado de HMA especialmente cuando no funcionen como mutualistas, en determinadas circunstancias, puede ocasionar graves consecuencias ecológicas. El uso de especies nativas y exóticas de HMA debe estudiarse con mayor profundidad debido a los resultados contradictorios que han mostrado diversas investigaciones.

Es de gran relevancia realizar estudios que generen el conocimiento necesario para desarrollar alternativas tecnológicas que promuevan un mayor éxito de las plantaciones comerciales y de reforestación en el neotrópico. Una de las opciones más prometedoras es el estudio del manejo de los HMA, enfocados principalmente a mejorar los métodos de producción de inóculos micorrízicos para especies tropicales, donde la eficiencia de estos se pruebe en prácticas estandarizadas en vivero y se evalúe después del trasplante en campo. Es fundamental identificar a un nivel funcional los factores bióticos y abióticos que determinan las respuestas ecofisiológicas de los HMA en su interacción con el crecimiento y establecimiento en el fitobionte asociado. Finalmente, el enfoque de los estudios debe ser interdisciplinario por las diferentes áreas del conocimiento asociadas a los HMA, evitando la visión reduccionista que ha imperado tradicionalmente en numerosos estudios (Read, 2002).

## **6. REFERENCIAS**

Alarcón A, Ferrera-Cerrato R (1999) Manejo de la micorriza arbuscular en sistemas de propagación de plantas frutícolas. *Revista Terra* 17: 179-191.

- Allen BE, Allen MF, Egerton-Warburton L, Corkidi L, Gómez-Pompa A (2003) Impacts of early- and lateral mycorrhizae during restoration in seasonal tropical forest, Mexico. *Ecological Application* 13: 1701-1717.
- Allen MF, Allen EB, Gómez-Pompa A (2005) Effects of mycorrhizae and nontarget organisms on restoration of a seasonal tropical forest in Quintana Roo, Mexico: factors limiting tree establishment. *Restoration Ecology* 13: 325-333.
- Alvarado A, Chavarría M, Guerrero R, Boniche J, Navarro JR (2004) Características edáficas y presencia de micorrizas en plantaciones de Teca (*Tectona grandis* L. f.) en Costa Rica. *Agronomía Costarricense* 28: 89-100.
- Álvarez-Sánchez J, Guadarrama P, Sánchez-Gallen I, Olivera D (2007) Restauración de ambientes deteriorados derivados de la selva tropical húmeda: El uso de los hongos micorrizógenos arbusculares. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80: 59-68.
- Benítez G, Pulido-Salas MT, Equihua M (2004) *Árboles multiusos nativos de Veracruz para reforestación, restauración y plantaciones*. Instituto de Ecología, A.C., SIGOLFO, CONAFOR. Xalapa, Veracruz, México. 288 pp.
- Brundrett M (2002) Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. Tansley review no. 134. *New Phytologist* 154: 275-304.
- Caravaca F, Alguacil MM, Barea JM, Roldán A (2005) Survival of inocula and native AM fungi species associated with shrubs in a degraded Mediterranean ecosystem. *Soil Biology Biochemistry* 37: 227-238.
- Corkidi L, Allen EB, Merhaut D, Allen MF, Downer J, Bohn J, Evans M (2004) Assessing the infectivity of commercial mycorrhizal inoculants in plant nursery conditions. *Journal of Environmental Horticulture* 22: 149-154.
- Cuenca G, Cáceres A, Oirdobro G, Hasmy Z, Urdaneta C (2007) Las micorrizas arbusculares como alternativa para una agricultura sustentable en áreas tropicales. *Interciencia* 32: 23-29.
- Cuenca G, De Andrade Z, Escalante G (1998) Diversity of Glomalean spores from natural, disturbed and revegetated communities growing on nutrient-poor tropical soils. *Soil Biology Biochemistry* 30: 711-719.
- Cuenca G, De Andrade Z, Lovera M, Fajardo L, Meneses E, Marquez M y Machuca R. (2003) Pre-selección de plantas nativas y producción de inóculos de hongos micorrízicos

- arbusculares (HMA) de relevancia en la rehabilitación de áreas degradadas de la gran sabana, Estado Bolívar, Venezuela. *Ecotropicos 16*: 27-40.
- Cuenca G, Herrera R, Meneses E (1990) Effects of VA mycorrhiza on the growth of cacao seedlings under nursery conditions in Venezuela. *Plant Soil 126*: 71-78.
- Danieli-Silva A, Uhlmann A, Vicente-Silva J, Stürmer SL (2010) How mycorrhizal associations and plant density influence intra- and inter-specific competition in two tropical tree species: *Cabralea canjerana* (Vell.) Mart. and *Lafoensia pacari* A.St.-Hil. *Plant Soil 330*: 185-193.
- Dhar PP, Mridha MAU (2006) Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in different trees of madhupur forest, Bangladesh. *Journal of Forestry Research 17*: 201-205.
- Flores C, Cuenca G (2004) Crecimiento y dependencia micorrízica de la especie pionera y polenectarífera *Oyedaea verbesinoides* (Tara amarilla), *Asteraceae*. *Interciencia 29*: 632-637.
- Gaur A, Adholeya A (2000) Effects of the particle size of soil-less substrates upon AM fungus inoculum production. *Mycorrhiza 10*: 43-48.
- Gavito ME, Pérez-Castillo D, González-Monterrubio CF, Vieyra-Hernández T, Martínez-Trujillo M (2008) High compatibility between arbuscular mycorrhizal fungal communities and seedlings of different land use types in a tropical dry ecosystem. *Mycorrhiza 19*: 47-60.
- Gianinazzi S, Vosatka M (2004) Inoculum of arbuscular mycorrhizal fungi for production systems, science meets business. *Canadian Journal Botany 82*: 1264-1271.
- González M, Cuenca G (2008) Respuesta de plantas de plátano (*Musa AAB* cv. Hartón) a la inoculación con hongos micorrízicos arbusculares nativos e introducidos, bajo condiciones de campo. *Revista Facultad de Agronomía 25*: 470-495.
- Guadarrama P, Álvarez-Sánchez FJ (1999) Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different environments in a tropical rain forest, Veracruz, México. *Mycorrhiza 8*: 267-270.
- Guadarrama-Chávez P, Camargo-Ricalde SL, Hernández-Cuevas L y Castillo-Argüero S. (2007) Los hongos micorrizógenos arbusculares de la región de Nizanda, Oaxaca, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México 81*: 131-137.
- Hammond N (1982) *Ancient Maya civilitation*, Rutgers University Press, Nueva Brunswick.

- Hart MM, Reader RJ, Klironomos JN (2003) Plant coexistence mediated by arbuscular mycorrhizal fungi. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 418-423.
- Hart MM, Reader RJ (2004) Do arbuscular mycorrhizal fungi recover from soil disturbance differently? *Tropical Ecology* 45: 97-111.
- Haug I, Wubet T, Weiß M, Aguirre N, Weber M, Günter S, Kottke I (2010) Species-rich but distinct arbuscular mycorrhizal communities in reforestation plots on degraded pastures and in neighboring pristine tropical mountain rain forest. *Tropical Ecology* 51: 125-148.
- Heijden MGA van der, Boller T, Wiemken A, Sanders IR (1998a) Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecology* 79: 2082-2091.
- Heijden MGA van der, Klironomos JN, Ursic M, Moutoglis P, Streitwolf-Engel R, Boller T, Wiemken A, Sanders IR (1998b) Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396: 69-72.
- Helgason T, Daniell TJ, Husband R, Fitter AH, Young JPW (1998) Ploughing up the wood-wide web?. *Nature* 394:341.
- Hernández W, Salas E (2009) La inoculación con *Glomus fasciculatum* en el crecimiento de cuatro especies forestales en vivero y campo. *Agronomía Costarricense* 33: 17-30.
- Herrera RA, Ferrer RL (1980) Vesicular-arbuscular mycorrhiza in Cuba. Pp. 156-162. En Mikola P (ed) *Tropical Mycorrhiza Research*. Clarendon Press Oxford.
- Husband R, Herre EA, Young JPW (2002) Temporal variation in arbuscular mycorrhizal communities colonising seedlings in a tropical forest. *Microbial Ecology* 42: 131-136.
- Janos DP (1980a) Mycorrhize influence tropical succession. *Biotropica* 12: 56-64.
- Janos DP (1980b) Vesicular-Arbuscular Mycorrhizae Affect Lowland Tropical Rain Forest Plant Growth. *Ecology* 61: 151-162.
- Janos DP (2007) Plant responsiveness to mycorrhizas differs from dependence upon mycorrhizas. *Mycorrhiza* 17: 75-91.
- Johnson, NC, Graham JH, Smith FA, (1997) Functioning of mycorrhizas along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytologist* 135: 1-12.

- Kernaghan G (2005) Mycorrhizal diversity: Cause and effect?. *Pedobiologia* 49: 511-520.
- Kiers ET, Lovelock CE, Herre EA (2000) Differential effects of tropical arbuscular mycorrhizal fungal inocula on root colonization and tree seedling grow: implications for tropical forest diversity. *Ecology Letters* 3: 106-113.
- Klironomos JN (2003) Variation in plant response to native and exotic mycorrhizal fungi. *Ecology* 84: 2292-2301.
- Klironomos JN, McCune J, Moutoglis P (2004) Species of arbuscular mycorrhizal fungi affect mycorrhizal responses to simulated herbivory. *Applied Soil Ecology* 26: 133-141.
- Ladrach WE (1992) Técnicas para el establecimiento de plantaciones forestales en la América tropical. *Tree Planters' Notes* 43: 133-141.
- Lamb FB (1966) *Mahogany of Tropical America: Its Ecology and Management*. University of Michigan Press, Ann Arbor, MI, 220 pp.
- Landsberg JJ (1997) The Biophysical environment. *En: Nambiar EKS. y Brown AG (ed). Management of Soil, Nutrients and Water in Tropical Plantation Forests*. ACIAR. pp. 65-96.
- Le Tacon F, Garbaye J, Carr G (1998) The use of micorrizas in temperate and tropical forest. *Symbiosis* 3: 179-206.
- Lovera M, Cuenca G (2007) Diversidad de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) y potencial micorrízico del suelo de una sabana natural y una sabana perturbada de la gran sabana, Venezuela. *Interciencia* 32: 108-114.
- Lovelock CE, Ewel JJ (2005) Links between tree species, symbiotic fungal diversity and ecosystem functioning in simplified tropical ecosystems. *New Phytologist* 167: 219-228.
- Lovelock CE, Andersen K, Morton JM (2003) Host tree and environmental control on arbuscular mycorrhizal spore communities in tropical forests. *Oecologia* 135: 268-279.
- Mayhew JE, Newton AC (1998) *The Silviculture of Mahogany*. CABI Publishing, 226 pp.
- Mecinas LJ, Door RC, Chung MA, Moreno DP (1991) Micorrizas en tres especies forestales de la Amazonia peruana. *Revista Forestal del Perú* 18: 29-44.

- Mexal JG (1996) Forest Nursery Activities in Mexico. En: Landis TD, South DB (tec. coords.). *National Proceedings. Forest and Conservation Nursery Associations*. Gen. Tec. Rep. PNW-GTR-389. Portland, OR. USDA FS, pp. 228-232.
- Mexal JG, Rangel RAC, Negreros-Castillo P, Lezama CP (2002) Nursery production practices affect survival and growth of tropical hardwoods in Quintana Roo, Mexico. *Forest Ecology and Management* 168: 125-133.
- Mridha MAU, PP Dhar (2007) Biodiversity of arbuscular mycorrhizal colonization and spore population in different agroforestry trees and crop species growing in Dinajpur, Bangladesh. *Journal of Forestry Research* 18: 91-96.
- Navarro C (1999) Diagnóstico de la Caoba (*Swietenia macrophylla*) en Mesoamérica. Silvicultura-Genética. San José, CR, Centro Científico Tropical. 25 pp.
- Navarro C y Hernandez G (2004) Progeny test analysis and population differentiation of Mesoamerican Mahogany (*Swietenia macrophylla*). *Agronomia Costarricense* 28: 37-51.
- Negreros-Castillo P, Hall RB (1996) First-year results of partial overstory removal and direct seeding of mahogany (*Swietenia macrophylla*) in Quintana Roo, México. *Journal of Sustainable Forestry* 3: 65-76.
- Negreros-Castillo P (1997) Evaluación de la sustentabilidad del manejo forestal de la organización de ejidos forestales productores de la Zona Maya Quintana Roo. *Reporte a la Fundación Rockefeller*. México, D.F., 64 pp.
- Negreros-Castillo P, Mize CW (2008) Regeneration of mahogany and Spanish cedar in gaps by railroad tie extraction in Quintana Roo, México. *Forest Ecology and Management* 255: 308-312.
- Newsham KK, Fitter AH, Watkinson AR (1995) Multi-functionality and biodiversity in arbuscular mycorrhizas. *Trends Ecology Evolution* 10: 407-411.
- Niembro RA (2002) *Swietenia macrophylla* King (*Meliaceae*) Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México. En: Vozzo JA (ed) Tropical tree seed manual. Part II-Species Descriptions. Washington DC: USDA. Forest Service, Agriculture. pp. 722-725.
- Noldt G, Bauch J (2001) Colonization of fine roots of mahogany (*Swietenia macrophylla* King) by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi under plantation conditions in Central Amazon. *Journal of Applied Botany* 75: 168-172.

- O'Connor P, Manjarrez M, Smith SE (2009) The fate and efficacy of benomyl applied to field soils to suppress activity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Canadian Journal Microbiology* 55: 901-904.
- Oehl F, Sieverding E, Ineichen K, Ris EA, Boller T, Wiemken A (2005) Community structure of arbuscular mycorrhizal fungi at different soil depths in extensively and intensively managed agroecosystems. *New Phytologist* 165: 273-283.
- OIMT (2004) *Racionalizando el comercio de caoba. Informe del taller sobre el desarrollo de capacidad para la aplicación del listado de la caoba en el Apéndice II de la CITES*. Organización Internacional de las Maderas Tropicales. Serie Técnica. Núm. 22. 56 pp.
- Pasqualini D, Uhlmann A, Stürmer SL (2007) Arbuscular mycorrhizal fungal communities influence growth and phosphorus concentration of woody plants species from the Atlantic rain forest in South Brazil. *Forest Ecology and Management* 245: 148-155.
- Patiño F (1997) *Genetic Resources of Swietenia and Cedrela in the Neotropics: Proposals for Coordinated Action*. Forest Resources Division, FAO, Rome.
- Pennington TD (2002) Mahogany carving a future. *Biologist* 49: 204-208.
- Pérez-Moreno J, Read DJ (2004) Los hongos ectomicorrízicos, lazos vivientes que conectan y nutren a los árboles en la naturaleza. *Interciencia* 29: 239-247.
- Picone C (2000) Diversity and abundance of arbuscular–mycorrhizal fungal spores in tropical forest and pasture. *Biotropica* 32: 734-747.
- Pouyu-Rojas E, Siqueira JO, Donizetti JGS (2006) Symbiotic compatibility of arbuscular mycorrhizal fungi with tropical tree species. *Revista Brasileira Ciência do Solo* 30: 413-424.
- Ramos-Zapata J, Guadarrama P (2004) Los hongos micorrizógenos arbusculares en la restauración de comunidades tropicales. *Universidad y Ciencia* 1: 59-65.
- Read DJ (2002) Towards ecological relevance-progress and pitfalls in the path towards an understanding of mycorrhizal functions in nature. En: Heijden MGA, Sanders IR (eds) *Mycorrhizal Ecology*. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp. 3-29.
- Rillig M (2004) Arbuscular mycorrhizae, glomalin, and soil aggregation. *Canadian Journal Soil Science* 84: 355-363.

- Rocha FS, Saggin-Junior JO, Silva EMR, Lima WL (2006) Dependência e resposta de mudas de cedro a fungos micorrízicos arbusculares. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 41: 77-84.
- Rowe HI, Brown CS, VP Claassen (2007) Comparisons of mycorrhizal responsiveness with field soil and commercial inoculum for six native montane species and *Bromus tectorum*. *Restoration Ecology* 15: 44-52.
- Saint-Pierre C, Busso CA, Montenegro OA, Rodríguez GD, Giorgetti HD, Montani T, Bravo OA (2004) Soil resource acquisition mechanisms, nutrient concentrations and growth in perennial grasses. *Interciencia* 29: 303-310.
- Schübler A, Schwarzott D, Walker C (2001) A new fungal phylum, the Glomericota: phylogeny and evolution. *Mycological Research* 105: 1413-1421.
- Schwartz MW, Hoeksema JD, Gehring CA, Johnson NC, Klironomos JN, Abbott LK, Pringle A (2006) The promise and the potential consequences of the global transport of mycorrhizal fungal inoculum. *Ecology Letters* 9: 501-515.
- Shepherd M, Nguyen L, Jones ME, Nichols JD, Carpenter FL (2007) A method for assessing arbuscular mycorrhizal fungi group distribution in tree roots by intergenic transcribed sequence variation. *Plant Soil* 290: 259-268.
- Shi ZY, Chen YL, Feng G, Liu RJ, Christie P, Li XL (2006) Arbuscular mycorrhizal fungi associated with the Meliaceae on Hainan island, China. *Mycorrhiza* 16: 81-87.
- Shukla A, Kumar A, Jha A, Chaturvedi OP, Prasad R, Gupta A (2008) Effects of shade on arbuscular mycorrhizal colonization and growth of crops and tree seedlings in Central India. *Agroforest Systems* 76: 95-109.
- Sieverding E (1991) *Vesicular-Arbuscular Mycorrhiza Management in Tropical Agrosystems*. GTZ. Eschborn, Alemania. 371 pp.
- Siqueira JO, Carbone MA, Curi N, Da Silva SC, Davide AC (1998) Mycorrhizal colonization and mycotrophic growth of native woody species as related to successional groups in Southeastern Brazil. *Forest Ecology Management* 107: 241-252.
- Siqueira JO, Saggin-Júnior OJ (2001) Dependency on arbuscular mycorrhizal fungi and responsiveness of some Brazilian native woody species. *Mycorrhiza* 11: 245-255.
- Smith SE, Read DJ (2008) *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, Cambridge, UK. 605 pp.

- Snook L (1996) Catastrophic disturbance, logging and the ecology of (*Swietenia macrophylla* King): grounds for listing a major tropical timber species in CITES. *Botanical Journal of the Linnean Society* 122: 35-46.
- Snook LK (1999) Aprovechamiento sostenido de caoba de las selvas de la península de Yucatán, México: Pasado, Presente y Futuro. En: Primack RB, Bray D, Galletti HA, Ponciano I. (Eds.) *La Selva Maya: Conservación y Desarrollo*. Siglo Veintiuno Editores, México DF, pp. 98-119.
- Tarbell TJ, Koske RE. (2007) Evaluation of commercial arbuscular mycorrhizal inocula in a sand/peat medium. *Mycorrhiza* 18: 51-56.
- Urcelay C, Diaz S (2003) The mycorrhizal dependence of subordinates determines the effect of arbuscular mycorrhizal fungi on plant diversity. *Ecology Letters* 6: 388-391.
- Urgiles N, Loján P, Aguirre N, Blaschke H, Günter S, Stimm B, Kottke I (2009) Application of mycorrhizal roots improves growth of tropical tree seedlings in the nursery: a step towards reforestation with native species in the Andes of Ecuador. *New Forests* 38: 229-239.
- Vargas R, Hasselquist N, Allen EB, Allen MF (2010) Effects of a hurricane disturbance on aboveground forest structure, arbuscular mycorrhizae and belowground carbon in a restored tropical forest. *Ecosystems* 13: 118-128.
- Yao Q, Zhu HH, Hu YL, Li LQ (2008) Differential influence of native and introduced arbuscular mycorrhizal fungi on growth of dominant and subordinate plants. *Plant Ecology* 196: 261-268.
- Zangaro W, Bononi VLR, Trufen SB (2000) Mycorrhizal dependency, inoculum potential and habitat preference of native woody species in South Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 16: 603-622.
- Zangaro W, Nisizaki SMA, Domingos JCB, Nakano EM (2003) Mycorrhizal response and successional status in 80 woody species from south Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 19: 315-324.
- Zangaro W, Nishidate FR, Camargo FRS, Romagnoli GG, Vandressen J (2005) Relationships among arbuscular mycorrhizas, root morphology and seedling growth of tropical native woody species in southern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 21: 529-540.

# **CAPITULO I. DIAGNÓSTICO DE LOS SISTEMAS DE PRODUCCIÓN DE PLANTAS DE CAOBA (*Swietenia macrophylla* King.) EN VIVEROS OFICIALES DEL ESTADO DE VERACRUZ, MÉXICO.**

## **1.1 Resumen**

La caoba de hoja ancha (*Swietenia macrophylla* King.) es la especie maderable de mayor valor comercial en el neotrópico y por lo mismo preferida para reforestación y el establecimiento de plantaciones comerciales. Sin embargo, esta especie presenta baja sobrevivencia y bajas tasas de crecimiento y rendimiento en las plantaciones, posiblemente una de las causas puede ser la mala calidad de las plantas utilizadas. Por lo cual, producir plantas de calidad es esencial en el éxito del establecimiento de plantaciones. En este contexto, el objetivo de esta investigación fue identificar la situación actual de los sistemas de producción de plántulas de caoba en viveros oficiales en el estado de Veracruz. Para ello, se elaboró un cuestionario semiestructurado y se entrevistó a los responsables de la producción de estos viveros; complementariamente, mediante un cuestionario de preguntas directas, se entrevistó a dos informantes clave en las dependencias involucradas. Los viveros presentaron diferencias en relación al tipo de sistema de producción, clasificándose como convencional, intermedio, semitecnificado y tecnificado. Debido a su escasa disponibilidad, calidad y alto costo, la obtención de semillas es uno de los principales problemas en la producción de plantas. El uso de sustratos artificiales puede sustituir la extracción de grandes volúmenes de suelo forestal utilizado en los viveros. La alta dependencia al uso de plaguicidas en la prevención y control de plagas, genera como alternativa la utilización de organismos entomopatógenos para este propósito, contribuyendo en la sostenibilidad de los sistemas de producción. Existe una demanda creciente de plantas micorrizadas en vivero; así, la producción de inóculos micorrízicos representa un área de oportunidad en éste ámbito. El costo de producción por planta de \$2.1 pesos el cual es mayor comparado con otras regiones. En general, los objetivos, procedimientos y producción varían en cada uno de los sistemas de producción de plantas de caoba en viveros del estado de Veracruz. Al identificar la problemática en estos sistemas, es posible contribuir con recomendaciones específicas mejorar las prácticas de producción que se reflejen en una mejor calidad de la planta producida.

Palabras clave: Calidad de planta, reforestación, plantaciones, plántulas, árboles tropicales

## **DIAGNOSTIC OF PLANT PRODUCTION SYSTEMS OF BIG-LEAF MAHOGANY (*Swietenia macrophylla* King) IN OFFICIAL NURSERIES IN THE STATE OF VERACRUZ, MEXICO.**

### **1.2 ABSTRACT**

The big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla* King.) is the most commercially valuable timber species in the neotropics and therefore preferred for reforestation and establishment of commercial plantations. However, this species has low survival and low growth and yield rates in plantations, possibly due to poor seedling quality. Thus a good quality seedling is essential to succeed in the establishment of forest plantations. In this context, the objective of this research was to determine the current situation of mahogany seedling production systems in key government nurseries in the state of Veracruz. For this, a semistructured questionnaire was designed and people in charge for plant production of these nurseries were interviewed; complementary, using a questionnaire of direct questions, two key informants from the official agencies involved, were interviewed. Nurseries had differences regarding the type of production system, that we classified as conventional, intermediate, semitechnified, and improved technology. Because of its low availability, quality and cost, the collection of seeds is one of the main problems in the production of plants. The use of artificial substrates can replace the extraction of large volumes of forestry soil used in nurseries. The use of entomopathogenic organisms is an alternative against the high dependence of pesticides for prevention and pest control, contributing to the sustainability of production systems. There is a growing demand for mycorrhizal plants in the nurseries, so the production of mycorrhizal inoculum represents an area of opportunity in this field. The production cost per plant of \$ 2.1 pesos is high compared with that of other regions. In general, objectives, procedures, and production are variable in each production systems mahogany plants in nurseries in the state of Veracruz. By identifying the most common problems in these nurseries, it is possible to make recommendations to improve seedling quality.

Key words: Plant quality, reforestation, plantations, seedlings, tropical trees.

### 1.3 Introducción

La caoba de hoja ancha (*Swietenia macrophylla* King) es la especie maderable de mayor valor económico en América Latina (OIMT, 2004). Se cultiva alrededor de toda la zona neotropical, fuera de su rango natural de distribución el cual comprende desde el sureste de México, la costa atlántica de Centroamérica y parte de Sudamérica donde abarca un arco geográfico que comprende la región amazónica (Snook, 1996; Patiño, 1997; Mayhew and Newton, 1998). Esta especie ha estado sometida a niveles intensos de explotación y comercio internacional desde el siglo pasado, por lo que muestra una tendencia en la disminución de sus poblaciones y una intensa fragmentación en varias zonas de su distribución natural (Navarro y Hernández, 2004). Por esta y otras razones, en el 2002, la especie fue incluida en el Apéndice II de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (OIMT, 2004). Actualmente existen esfuerzos para incrementar las poblaciones de caoba en los bosques tropicales naturales (Negreros-Castillo y Mize, 2003; Negreros-Castillo *et al.*, 2005).

Debido a su importancia ecológica y económica, la caoba es una de las especies preferidas para actividades de reforestación y el establecimiento de plantaciones comerciales en México. Sin embargo, la baja sobrevivencia de plántulas en campo (Mexal, 1996; Negreros-Castillo, 1997) así como bajas tasas de crecimiento y rendimiento (Negreros-Castillo y Hall, 1996) limitan el éxito de estas plantaciones. Esta problemática se atribuye principalmente a la mala calidad de plántulas producidas en vivero que puede originarse debido a las diversas prácticas inadecuadas de manejo en la producción de éstas (Mexal *et al.*, 2002). El producir plantas de buena calidad indica producir aquellas que reúnan las características morfológicas y fisiológicas adecuadas para sobrevivir y crecer satisfactoriamente en las condiciones ambientales del lugar donde será plantada (Duryea, 1990). Otros autores consideran que el término alta calidad de planta debe involucrar aspectos económicos; por lo tanto, establecen que la mejor planta es aquella que se puede producir a bajo costo, además que se ajuste a la preparación del sitio y al sistema de plantación con capacidad de sobrevivir y crecer después del trasplante (Johnson y Cline, 1991).

En México, los viveros para la producción de planta forestal destinada para actividades de reforestación pertenecen principalmente a dependencias del gobierno federal y estatal (Mexal, 1996). En el estado de Veracruz, las especies forestales tropicales de maderas preciosas como la

caoba (*Swietenia macrophylla*), el cedro rojo (*Cedrela odorata*) y el palo de rosa (*Tabebuia rosea*), se producen desde los años cincuenta (Benítez *et al.*, 2002). Previamente se ha reportado que los viveros oficiales del estado de Veracruz presentan diversos problemas técnicos, económicos y de organización, reflejándose en una producción deficiente de plantas en lo que a calidad y cantidad se refiere (Benítez *et al.*, 2002). Ante esta evidente problemática, es fundamental identificar las diferentes prácticas de manejo, los aspectos técnicos, metodológicos y de programación que se realizan en los viveros encargados de la producción forestal. El éxito de los programas de reforestación y el establecimiento de plantaciones forestales comerciales, dependerá en buena medida de la eficiencia del sistema de producción en vivero. Al identificar las problemáticas que afectan los sistemas de producción de caoba será posible contribuir con recomendaciones específicas para el mejoramiento del manejo en vivero de esta y otras especies forestales tropicales de importancia comercial y problemáticas afines. Bajo este contexto, el objetivo de esta investigación fue identificar la situación actual de los sistemas de producción de plántulas de caoba en viveros oficiales en el estado de Veracruz.

## **1.4 Materiales y métodos**

### **1.4.1 Selección de viveros**

Esta investigación se realizó en el periodo noviembre 2008-septiembre 2009, en viveros oficiales con producción de plantas de caoba en el estado de Veracruz. Para determinar el número y ubicación de estos (Cuadro 1), inicialmente, se consultó el registro del Anuario estadístico del estado de Veracruz (SEFIPLAN, 2008), detectando 12 viveros, cinco vinculados a la Secretaría de Desarrollo Agropecuario, Rural, Forestal y Pesca (SEDARPA) y siete al Comisión Nacional Forestal (CONAFOR).

Cuadro 1. Viveros forestales tropicales con producción de plantas de caoba en el estado de Veracruz.

Numero	Nombre del vivero	Ubicación	Superficie (ha)
1	Vivero Forestal Tierra Blanca*	Carretera Tierra Blanca- La Tinaja, localidad Mata Alta, Tierra Blanca	2.0
2	Vivero Forestal Paso de Varas*	Localidad Paso de Varas, Puente Nacional	2.0
3	Vivero Forestal Militar Pueblo Viejo*	Campo Militar 19/D, Ciudad Cuauhtémoc, Pueblo Viejo	2.6
4	Vivero Forestal Tuxpan*	Privada de Galeana, Col. Azteca, localidad Tuxpan, Tuxpan	3.0
5	Vivero Forestal Cd. Alemán*	Av. Los Mazatecos, Cd. Alemán, Cosamaloapan	2.0
6	Vivero Forestal La Soledad*	Av. 13 de octubre, Col. Empleados de SARH, Martínez de la Torre, Martínez de la Torre	4.5
7	Vivero Forestal La Unidad I*	Carretera Veracruz-Xalapa Km. 74.5, Col. Los Amigos, Tolome, Paso de Ovejas	6.0
8	Vivero Forestal La Unidad II**	Carretera Veracruz-Xalapa Km. 74.5, Col. Los Amigos, Tolome, Paso de Ovejas	16.0
9	Vivero Forestal Catemaco**	Ejido Cartagena, Pozolapan, Catemaco	23.0
10	Vivero Forestal Benigno Mendoza**	Camino a Vigía, Benigno Mendoza, Tatahuicapan de Juárez	0.25
11	Vivero Forestal Chontla**	Carretera Chontla-Naranjos, Chontla	1.8
12	Vivero Forestal Tepetzintla**	Camino a Moralillo, Tepetzintla	3.0

\*Viveros pertenecientes a la CONAFOR

\*\*Viveros pertenecientes a la SEDARPA

#### 1.4.2 Manejo de viveros productores de plantas de caoba.

Para conocer y recopilar la información sobre el manejo en la producción de plántulas de caoba, se diseñó y aplicó una entrevista semiestructurada a los responsables de la producción en cada vivero y se realizó la observación directa de las instalaciones. Dicha entrevista se dividió en ocho componentes que fueron: datos generales, sustratos y almácigos, plagas y enfermedades, propagación, producción, programación, aspectos socioeconómicos e infraestructura. Los aspectos específicos de cada componente, se presentan en el Anexo 1. Finalmente para identificar los principales problemas que afectan la producción de esta especie forestal, se

entrevistó con preguntas específicas sobre el tema a los responsables de la producción al respecto.

Para obtener información complementaria se realizó una entrevista de preguntas abiertas a dos informantes clave de las dependencias encargadas de las actividades de reforestación: el Ing. Amb. Abner Noel Rivera Guevara, Coordinador de viveros de la SEDARPA y el Ing. Adrian Zambada Posadas, Coordinador de viveros de la CONAFOR. Las preguntas abarcaron aspectos relacionados con la producción (objetivos, cantidad, estrategias, costos y tendencias), compra de insumos, calidad de las plantas, capacitación técnica, apoyos de los programas de reforestación y problemática principal.

## 1.5 Resultados

### 1.5.1 Generalidades de los viveros

El 58.3% de los viveros evaluados es de orden federal pertenecientes a la CONAFOR y el 41.7% es de orden estatal, bajo la dirección de la SEDARPA. El 58.4% de todos los viveros reciben apoyo de programas federales, mientras que el 41.6% no recibe ningún apoyo. De los primeros, el 41.6% perciben el apoyo del programa federal PROARBOL, mientras que el 16.8% lo recibió del Programa de Conservación y Restauración (PROCORES). En general los viveros presentaron diferencias notables en relación al tipo de manejo, detectando cuatro tipos los cuales se describen en el Cuadro 2. El tipo de manejo en cada uno de ellos está en función del presupuesto e insumos asignados anualmente por la dependencia a la que pertenecen, los programas gubernamentales y la capacitación dada a los responsables de la producción.

Cuadro 2. Características de los tipos de manejo en los viveros productores de caoba en el estado de Veracruz.

Tipo de manejo	Características	Vivero
Convencional	Uso de suelo forestal en bolsas de polietileno, riego manual, sin capacitación, no se emplea inoculo micorrízico, sin apoyo de programas gubernamentales de reforestación y crecimiento de plantas en medio ambiente natural.	Vivero Forestal La Unidad I Vivero Forestal La Unidad II Vivero Forestal La Soledad Vivero Forestal de Cd. Alemán Vivero Forestal Catemaco

Intermedio	Uso de sustratos artificiales en charolas, riego manual, sin capacitación, uso ocasional de inóculo micorrízico, recursos del programa PROARBOL y crecimiento de plantas en medio ambiente natural.	Vivero Forestal Tuxpan
Semi-tecnificado	Uso de sustratos artificiales en charolas o tubetes, riego semiautomático, capacitación frecuente, uso ocasional de inóculo micorrízico comercial, mediana producción de plantas, recursos de los programas de reforestación PROÁRBOL Y PROCORES y crecimiento de plantas en medio ambiente de combinación	Vivero Forestal Tepetzintla Vivero Forestal Chontla Vivero Forestal Benigno Mendoza
Tecnificado	Uso de sustratos artificiales en charolas o tubetes, riego semiautomático, capacitación frecuente, uso continuo de inóculo micorrízico comercial, producción masiva de plantas, recursos del programa PROARBOL y crecimiento de plantas en medio ambiente de combinación .	Vivero Forestal Tierra Blanca, Vivero Forestal Militar Vivero Forestal Paso de las Varas

### 1.5.2 Sustratos y almácigos

En el 41.6% de los viveros se utilizan sustratos convencionales como la tierra negra, arena o suelo forestal. Este último es de tipo litosol con textura franco-arenosa. En algunos casos se utilizan azolves de río con textura limosa. En el 50% de los casos dichos sustratos han sido reemplazados por sustratos importados como el peat moss, agrolita y vermiculita, debido a la facilidad de operación y la prevención de organismos patógenos

En ninguno de los viveros se esterilizan los sustratos para prevenir patógenos. En la mayoría de los casos, el sustrato es tratado con fungicidas sistémicos de alto espectro como difenoconazole, metalaxil-m y benomil y ocasionalmente con fungicidas de contacto como etil mercaptano. Estos fungicidas se utilizan para prevenir enfermedades fúngicas como el damping-off y *Fusarium*. Herbicidas de contacto y sistémicos como el glifosato también son aplicados al sustrato. En todos los viveros se emplean fertilizantes nitrogenados y fosfatados además de abonos foliares de manera frecuente para la obtención de plantas vigorosas.

Los inóculos micorrízicos comerciales se utilizan en los viveros semi-tecnificados y tecnificados solamente (Cuadro 2). En los viveros tecnificados, donde se aplica en cada ciclo de producción, se observaron plantas con mejor crecimiento en comparación a las plantas no inoculadas.

### 1.5.3 Plagas y enfermedades presentes en la etapa de contenedor

La presencia de plagas y enfermedades varió en cada vivero, siendo las plagas por insectos las más frecuentes ocasionando daños diversos. La Figura 2 muestra las plagas y enfermedades que se presentan durante el ciclo de producción de plántulas. La mosquita blanca (*Bemisia* sp.) es la más común al presentarse en el 60% de los viveros, mientras que el gusano trozador (*Agrotis* sp.), la gallina ciega (*Phyllophaga* sp.) y las hormigas arrieras (*Atta* sp. y *Formica* sp.), las cuales se consideran como plagas ocasionales, se presentaron en el 10% de éstos. Los encuestados manifiestan que las plantas de caoba son menos susceptibles al ataque de plagas comparadas con el cedro rojo.

El control químico es el único método utilizado en todos los viveros, para el manejo de plagas; por lo que se aplican una gran variedad y cantidad de insecticidas correspondientes a diversos grupos toxicológicos (Cuadro 3). En el 50% de los viveros emplean insecticidas del grupo de los organofosforados. La SEDARPA y CONAFOR proporcionan estos productos a los responsables de la producción de los viveros al inicio del ciclo de producción.

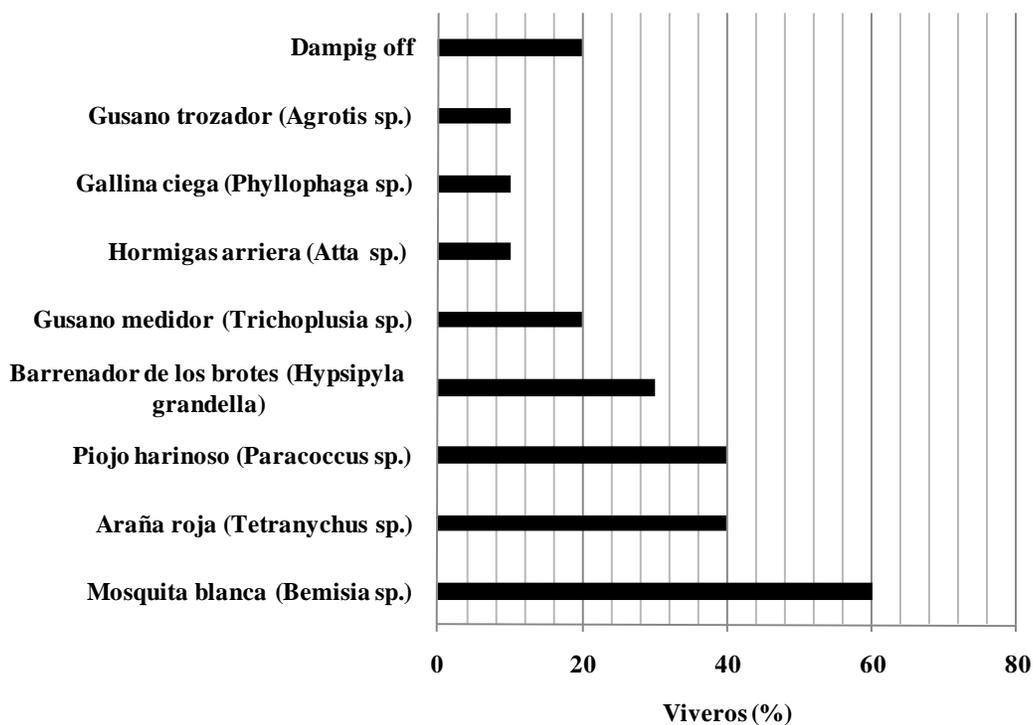


Figura 2. Plagas y enfermedades asociadas a plántulas de caoba en viveros gubernamentales del estado de Veracruz.

Cuadro 3. Características de los insecticidas aplicados para el control de plagas de caoba en viveros gubernamentales del estado de Veracruz.

<b>Nombre comercial</b>	<b>Ingrediente activo</b>	<b>Grupo toxicológico</b>	<b>Viveros que lo aplican (%)</b>	<b>Intervalo de aplicación (días)</b>
Decis flow	Deltametrina	Piretroides	50	8-15
Foley	Paratión Metílico	Organofosforados	30	8-15
Lorsban	Clorpirifos etil	Organofosforados	20	8-15
Cypervel 200	Cipermetrina	Piretroides	20	8-15
Ethion 500	Osforoditioato	Organofosforados	20	8-15
Vydate	Oxamilo	Carbamatos	10	8-15
Folidol	Metil-parathion	Organofosforados	10	8-15
Basudin 600	Diazinon 60%	Organofosforados	10	8-15
Furadan	Carbofurán	Carbamatos	10	8-15
Malathion 500	Malatión	Organofosforados	10	8-15
Acarin	Dicofol	Organoclorados	10	8-15

En el 58.3% de los viveros el control de las plagas mencionadas es de tipo preventivo mientras que en el resto es curativo, iniciando con las aplicaciones después del trasplante. La baja presencia de enfermedades fungosas como el damping-off y *fusarium* anteriormente frecuentes se debe a la previa aplicación de fungicidas en los almácigos.

#### **1.5.4 Prácticas de propagación**

La producción de plantas en todos los viveros se lleva a cabo por medio de semillas la cual se obtiene de distintas fuentes (Cuadro 4). La semilla se adquiere de frutos colectados, a partir del mes de diciembre hasta el mes de abril, las cápsulas se colectan de árboles que habitan en poblaciones naturales cercanas a la localidad del vivero. Posteriormente, la semilla se obtiene,

ya sea abriendo las cápsulas manualmente o secándolas al sol durante un par de días, hasta provocar la dehiscencia. El ala de las semillas puede o no ser removida al momento de la siembra, la cual se lleva a cabo en almácigo o en contenedores (bolsas, charolas o tubetes). Las estadísticas correspondientes a estas y a otras prácticas que se realizan en esta etapa se observan en el Cuadro 5.

Cuadro 4. Fuentes de semilla de caoba utilizada en la producción de plantas.

Fuente de semilla	Viveros involucrados	
	(%)	Número
Frutos colectados	75.0	9
Empresas particulares	25.0	3
Dependencias gubernamentales	16.7*	2

\*Corresponde a los viveros que obtienen semillas de frutos colectados

Cuadro 5. Estadísticas de las actividades realizadas en los viveros para la propagación y producción de plantas de caoba en el estado de Veracruz.

Tipo de actividad	Viveros involucrados	
	(%)	Número
Siembra en almácigo	58.3	7
Siembra directa	41.7	5
Semilla sin ala	66.7	8
Semilla con ala	33.3	4
Almácigos con tierra*	85.7	6
Almácigos con sustratos artificiales*	14.3	1
Uso de bolsas de polietileno	58.3	7
Uso de charolas de poliestireno**	41.7	5
Uso de tubetes**	16.6	2

\*Valores considerando los 7 viveros con siembra en almácigo

\*\*También emplean otro tipo de contenedor

La planta tiene una duración aproximada en el almácigo en promedio de 15 a 30 días, el tiempo que puede durar su germinación puede prolongarse hasta los tres meses. La infraestructura de los

almácigos es variable en algunos casos se compone de contenedores de cemento en lugares cerrados o al exterior protegidos por malla sombra.

En el 58.3% de los casos se utilizan bolsas de polietileno, con diferentes medidas (13 x 25, 15 x 20, y 15 x 25), las cuales mencionan en el 50% de los casos, es el envase idóneo para la producción de esta especie debido a que se puede mantener por mayor tiempo a las plantas en vivero y retiene una mayor cantidad de humedad ante las temperaturas cálidas. El 41.6% ha empezado a utilizar charolas de poliestireno con capacidad para 70 plantas y el 16.6% utiliza tubetes de diferentes volúmenes. En el 75% se utiliza malla sombra con calibre del 50%, su uso es principalmente para proteger a las plantas de la intensidad de luz durante sus primeras etapas de crecimiento.

### **1.5.5 Producción total de plantas**

En el año 2008, considerando todos los viveros, se produjeron 1 538 141 plantas de caoba, cifra que representó una disminución aproximada del 50%, con respecto a la producción del 2007 (Figura 3) (SEFIPLAN, 2008). Por otro lado, la producción de cedro rojo también presentó la misma tendencia en la producción del 2008. En este mismo año, en promedio la pérdida de plantas durante la producción fue del 12%. Las causas fueron diferentes en cada vivero, siendo las principales las plagas, los factores climáticos y las técnicas inadecuadas de trasplante del almácigo a la bolsa en el 41.6%, 25% y 25% de los viveros respectivamente. Todos los viveros destinan plantas para actividades de reforestación; pero el 50% de ellos se destinan al establecimiento de plantaciones comerciales. En este caso los productores solicitan anticipadamente al ciclo de producción, la cantidad de plantas requeridas.

Adicionalmente, en los viveros se producen en cantidades menores otras especies forestales tropicales tanto introducidas como nativas de México. Dentro de las especies introducidas están la teca (*Tectona grandis*), casuarina (*Casuarina equisetifolia*), melina (*Gmelina arborea*), framboyán (*Delonix regia*), y neem (*Azadirachta indica*); mientras que dentro de las especies nativas se producen primavera (*Tabebuia donell-smithii*), huanacaxtle (*Enterolobium cyclocarpum*), palo de rosa (*Tabebuia rosea*), guaje blanco (*Leucaena leucocephala*), Roble (*Tabebuia rosea*) y Barí (*Calophyllum brasiliense*). Actualmente las dependencias encargadas de

las actividades de reforestación en México tienen el objetivo de emplear especies nativas de cada región natural del país, considerando que pueden tener mayores porcentajes de sobrevivencia en campo y ante la necesidad de preservar la diversidad vegetal de los ecosistemas.

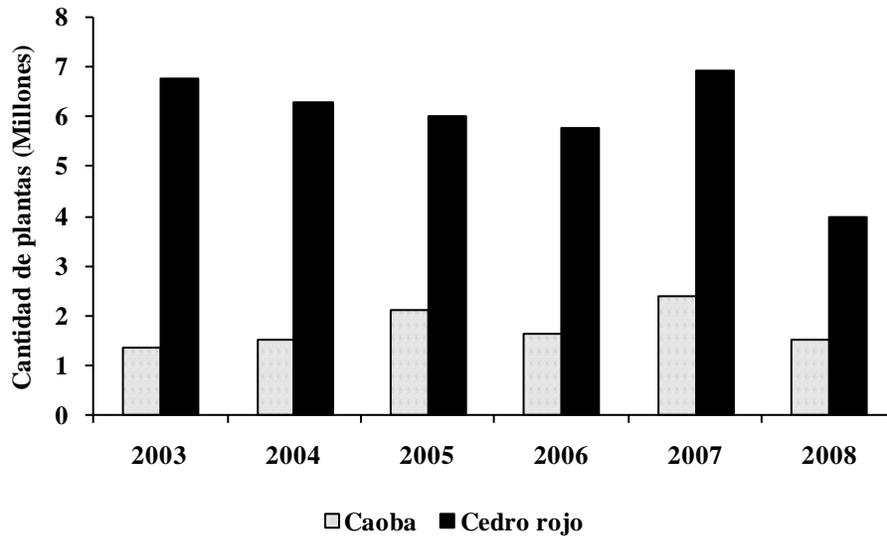


Figura 3. Producción de plantas de caoba y cedro rojo en los principales viveros forestales del estado de Veracruz durante el periodo de 2003 a 2008 (SEFIPLAN, 2008).

### 1.5.6 Programación de la producción

En promedio, las plantas permanecen en el vivero cuatro meses antes del trasplante; sin embargo, pueden permanecer en casos extremos de dos o hasta ocho meses dependiendo del tipo de contenedor que se utilice. Las plantas que permanecen solo dos meses, se producen en charolas de poliestireno con capacidad para 70 plantas y estas tienen que llevarse a campo debido al poco espacio que tienen para el desarrollo del sistema radicular. Las plantas que duran ocho meses generalmente se producen en bolsa. Al momento del trasplante en campo, las plantas alcanzan una altura promedio 37.0 cm y un diámetro promedio de la base del tallo de 0.437 cm. Ocasionalmente, existen viveros donde las plantas alcanzan hasta 80 cm de altura, debido a problemas de retrasos en la distribución de las plantas a los sitios de plantación. Estos remanentes llegan a ser hasta de 30 a 40 mil plantas, las cuales, generalmente se desechan, no sin antes reportarlo a la dependencia respectiva (CONAFOR y SEDARPA) quienes son los responsables directos de la distribución de las plantas. Los viveros de Tierra Blanca y de Paso de Varas proveen plantas en todo el estado de Veracruz. De éstas, el 50% se destina para

plantaciones de reforestación y 50% para plantaciones comerciales. El resto de los viveros (83.3%) proveen las plantas para los mismos fines, en un radio promedio de 100 Km.

### 1.5.7 Aspectos socioeconómicos

En los viveros tecnificados, el costo promedio por planta es de \$1.45 pesos. En estos viveros, el uso de sustratos artificiales y contenedores o charolas tiene como objetivo disminuir los costos de producción, al requerir menos personal para las labores de siembra y facilitar el transporte de las plantas. Por otro lado, en los viveros de manejo tradicional, el costo promedio por planta es de \$2.1 pesos.

En promedio se requieren 10 personas por vivero para las labores de producción que duran entre tres y seis meses; por lo tanto, la contratación del personal es eventual para esta temporada. En los viveros con mayor producción (Vivero forestal Catemaco y Vivero forestal Pueblo Viejo) se requieren de 20 a 30 personas por ciclo de producción. En contraste, los viveros La Unidad y Pueblo Viejo utilizan solamente al personal de base. Generalmente, el 50% del personal son mujeres, quienes se encargan fundamentalmente del llenado de bolsas y el trasplante de almácigo a contenedor.

La capacitación proporcionada al personal fue variable en cada vivero. De acuerdo a la Figura 4, los que reciben capacitación frecuente corresponden a los viveros tecnificados; quienes la reciben ocasionalmente están en viveros con manejo tradicional, mientras los que nunca reciben corresponden a los viveros de manejo tradicional, intermedio y semitecnificado (3, 1 y 3 viveros respectivamente).

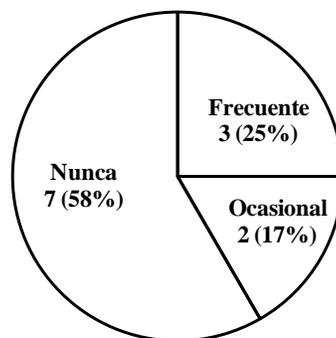


Figura 4. Grado de capacitación proporcionada al personal encargado de la producción de plantas forestales en los viveros gubernamentales del estado de Veracruz.

### 1.5.7 Infraestructura

El tipo de infraestructura varía de acuerdo al manejo de cada vivero y se describe en el Cuadro 6. Además de lo que se describe en el cuadro, en los viveros tradicionales, durante las primeras fases de crecimiento se coloca malla sombra del 25-50% como protección ante los vientos del norte y daños por la alta intensidad de luz. En la mayoría de los viveros solo se utiliza del 25 al 50% del total de la superficie del terreno con el que se cuenta.

Cuadro 6. Infraestructura en los viveros gubernamentales productores de plantas forestales en el estado de Veracruz.

Tipo de manejo	Sistema de riego	Platabandas	Estructura	Área de almácigo
<b>Tradicional</b>	Manual	No utiliza	Medio ambiente natural, uso de malla sombra movable o árboles como protección; las plantas se colocan en el suelo plano o en camas de crecimiento escalonadas	Cuartos de siembra cerrados o semilleros de concreto externos cubiertos con malla sombra.
<b>Intermedio</b>	Manual	Elevadas a un metro	Medio ambiente natural, uso de malla sombra movable como protección.	Cuartos de siembra cerrados con semilleros de madera
<b>Semitecnificado</b>	Semiautomático	Elevadas a un metro para colocar contenedores	Domo con estructuras metálicas y de concreto permanentes con techo con cubierta plástica y malla sombra del 50% (Medio ambiente combinación), suelo cubierto con tezontle	Uso de diversos contenedores no permanentes
<b>Tecnificado</b>	Semiautomático	Elevadas a un metro para colocar charolas	Domo con estructuras metálicas y de concreto permanentes con techo con cubierta plástica y malla sombra del 50% (Medio ambiente combinación), suelo cubierto con tezontle	No utilizadas (siembra directa)

### 1.5.8 Problemática general

La problemática principal percibida por los viveristas se indica, por orden de importancia, en los aspectos mencionados a continuación. 1). La falta de obtención de semilla de caoba en calidad y cantidad suficiente para cumplir las metas de producción es particular en el 50% de los viveros. Además, en algunos casos la semilla no llega oportunamente al vivero, retrasando el periodo de producción y por lo tanto su trasplante en el campo en la temporada adecuada. Esto resulta más complicado cuando la semilla presenta porcentajes de germinación bajos, limitando las metas de

producción programadas anualmente. Los viveristas que colectan su propia semilla manifiestan la existencia de pocos árboles semilleros debido a la tala frecuente y el poco éxito que han tenido los programas de reforestación con esta especie, además de que la producción fluctúa anualmente debido a fenómenos climáticos. El elevado costo que puede alcanzar la semilla certificada representa también una problemática. 2). El 16% de los invernaderos presenta problemas de plagas como el barrenador de los brotes (*Hypsipyla grandella* Zeller) y la palomita blanca (*Bemisia* sp.) principalmente. 3). El presupuesto que se destina para las actividades de producción en vivero es insuficiente. 4). Aunque la falta de uso de sustratos artificiales representa un problema para el 16.6 % de los viveristas, el uso de los mismos es cuestionado debido a que retienen poca humedad, especialmente en clima cálido donde se encuentran los viveros, por lo que se necesita un riego frecuente y una gran cantidad de agua además del uso obligado de fertilizantes para el crecimiento de las plantas.

## **1.6 Discusión**

Se han incrementado los esfuerzos para el establecimiento de plantaciones comerciales de caoba para compensar la reducida disponibilidad de volúmenes comerciales en los bosques naturales. En los estados de Veracruz y Tabasco las reservas de caoba se han agotado debido a la intensa deforestación de las áreas naturales y también a la sobreexplotación de la especie que se extrae a ritmos más acelerados que los que se caracteriza la recuperación de la misma (Calvo *et al.*, 2000). Actualmente, en el estado de Veracruz existe una mayor demanda de la caoba especie, por parte de silvicultores, debido al alto valor comercial de su madera y por ser menos susceptibles al barrenador de los brotes (*Hypsipyla grandella*). Sin embargo, varios reportes indican que la principal limitante del establecimiento del cultivo de caoba en el neotrópico continua siendo el ataque del barrenador durante las primeras etapas de crecimiento; el daño ocasionado por esta plaga disminuye la velocidad de crecimiento y daña la forma del árbol que tiene como consecuencia la reducción del valor comercial de la madera (Briseño, 1997; Patiño, 1997; Cornelius *et al.*, 2004). Por lo tanto, es necesario un manejo integrado de plagas para el establecimiento de su cultivo (Navarro y Hernández, 2004) iniciando desde la fase de producción en vivero. Un aspecto esencial en la producción de meliáceas con problemas fitosanitarios como caoba y cedro rojo es la selección de germoplasma resistente al ataque del barrenador.

Las plagas que afectan las plantas de caoba en vivero presentan mayor incidencia durante y después de la temporada de lluvias. La mosquita blanca (*Bemisia* sp.) se reportó como la plaga más frecuente en estos viveros. Sin embargo, en otros viveros forestales del estado de Veracruz, las plagas más frecuentes son las hormigas (*Atta* sp. y *Formica* sp.), que ocasionan daño por defoliación y las larvas de la gallina ciega (*Phyllophaga rubella*) que dañan considerablemente las raíces jóvenes (Benítez *et al.*, 2002, 2004). Las hormigas arrieras no se presentaron en todos los viveros, pero se ha reportado que llegan a ser la plaga principal específicamente en la producción de plantas de caoba en viveros de Cuba (López *et al.*, 2002). Muchas enfermedades o plagas que afectan la caoba pueden prevenirse con el uso de prácticas culturales, un régimen adecuado de riego, además de una aplicación programada de plaguicidas (Mayhew y Newton, 1998). Los resultados obtenidos muestran una alta dependencia al uso de plaguicidas en la prevención y control de plagas en la etapa de contenedor. Actualmente, ante la problemática ambiental y económica que genera el uso excesivo de plaguicidas, surge la necesidad de disminuir el uso de estos en control de plagas (Wighman y Santiago, 2003). Una alternativa para ello sería el uso de organismos entomopatógenos como el hongo *Beauveria bassiana* además de las bacterias *Bacillus thuringiensis* y *Metarrhizium anisopliae*, contribuyendo así en la sostenibilidad de estos sistemas de producción (Briseño, 1997; Sánchez y Velázquez, 1998).

El uso de los sustratos comerciales importados puede sustituir la extracción de grandes volúmenes de suelo forestal para la producción de las plantas, sin embargo su uso conlleva una dependencia a la fertilización para el crecimiento de las plantas, además de presentar poca retención de humedad, especialmente en zonas tropicales. En los viveros con manejo convencional el sustrato común es tierra proveniente áreas forestales naturales (tierra de monte). Desde el punto de vista de la conservación, la remoción de grandes volúmenes de tierra y hojarasca representan un gran impacto indeseable en la conservación de los bosques (Benítez *et al.*, 2002), promoviendo la erosión del suelo aunado a las actividades de deforestación y cambio de uso de suelo. La remoción de un metro cúbico de suelo permite la producción de 833 a 1333 plantas de caoba en vivero, dependiendo del tamaño del contenedor utilizado. En México, tradicionalmente se ha utilizado suelo forestal como sustrato de siembra, en ocasiones se adicionan con arena o materia orgánica; sin embargo, los sustratos utilizados son muy pesados originando un drenaje inadecuado que ocasiona deformaciones en el sistema radicular de las

plantas (Mexal, 1996). Por lo tanto, la necesidad de utilizar sustratos alternativos para la producción en vivero es crucial. Reyes *et al.*, 2005 reportan producción de plantas con buenas características utilizando como sustratos aserrín y una mezcla de éste con peat moss. Consecuentemente, estos pudieran ser una buena alternativa ya que son económicos y fáciles de adquirir por ser productos de la industria maderera. En ninguno de los viveros encuestados se utilizan abonos orgánicos como una alternativa para la reducción de fertilizantes químicos. Sin embargo, se ha reportado que la caoba no presenta una respuesta positiva en el crecimiento ante la adición de abono orgánico y fertilizantes químicos en comparación al cedro rojo (Wightman, 2001). Se ha encontrado que especies forestales nativas presentan un crecimiento diferencial en relación al tipo de sustratos y a la fertilización (Wightman *et al.*, 2001). Aunque el cedro rojo y la caoba son de la misma familia botánica (Meliaceae) presentan diferentes requerimientos nutrimentales. En los viveros analizados utilizan el mismo sustrato para todas las especies producidas, por lo que la evaluación de sustratos representa un área de oportunidad.

Reportes indican que las tasas de crecimiento de las plántulas de caoba varían considerablemente en función de la fertilidad del suelo y de los tratamientos culturales en vivero. La altura promedio de las plantas de caoba producidas se encuentra entre los 30 y 60 cm a los cuatro y seis meses respectivamente (Mayhew y Newton, 1998).

Respecto al uso de inóculos micorrízicos, resulta importante mencionar que la capacidad de aquellos disponibles comercialmente, generalmente no está comprobada en prácticas estandarizadas en vivero, por lo tanto, el efecto positivo de los múltiples componentes de éstos (fertilizantes, materia orgánica y ácidos húmicos) en el óptimo crecimiento de las plantas, frecuentemente puede confundirse con los efectos de la asociación micorrízica (Corkidi *et al.*, 2004). Algunas prácticas comunes en el vivero, como el uso de fungicidas sistémicos (O'Connor *et al.*, 2009), altas dosis de fertilizantes fosfatados (Urgiles *et al.*, 2009) y el almacenamiento prolongado del suelo (Wightman, 2001), pueden inhibir el establecimiento de la simbiosis. Las asociaciones micorrízicas pueden tener un efecto positivo en el crecimiento y sobrevivencia de especies forestales tropicales (Urgiles *et al.*, 2009). Consecuentemente, este es un campo de investigación abierto no sólo en caoba sino en otras especies forestales sobre todo si se considera que los estudios de producción de inóculos micorrízicos a gran escala enfocados a la producción

de especies forestales en regiones tropicales son incipientes (Ramos-Zapata y Guadarrama, 2004). Actualmente existe una tendencia creciente en la demanda de plantas micorrizadas en vivero para el establecimiento de plantaciones forestales comerciales o actividades de reforestación (St. John, 1996; Ruano, 2003).

En México la técnica principal para la producción de plantas en vivero es el uso de bolsas de polietileno; ocasionalmente se utiliza el sistema de raíz desnuda (Mexal, 1996). El uso de diferentes tipos de contenedores tiene importancia en el manejo de las plantas. Las charolas de poliestireno requieren menor cantidad de sustrato y facilitan el manejo de las plantas durante el transporte al campo, reduciendo los costos por esta actividad. Para la caoba estos contenedores son inadecuados ya que de permanecer la planta por periodos prolongados se afecta el sistema radicular debido al reducido espacio disponible. Por lo que es recomendable el uso de bolsas de polietileno para un mejor crecimiento y mayor sobrevivencia de las plántulas de caoba (Mexal *et al.*, 2002).

Aunque la caoba es una especie altamente demandante de luz para el crecimiento de las plántulas (Mayhew y Newton, 1998), en la mayoría de los viveros éstas se producen bajo diferentes niveles de sombreado como medida de protección ante factores climáticos adversos. Se establece que en sus primeras etapas de crecimiento, la caoba no depende de la fotosíntesis como fuente nutrimental, debido a que pueden sobrevivir con las reservas de nutrientes almacenados en su semilla (Morris *et al.*, 2000). Se ha reportado que las plántulas de caoba pueden establecerse en cielo abierto sin necesidad de establecer sombreado (Mexal *et al.*, 2002).

La diferencia de producción entre plantas de cedro y caoba se atribuye a dos factores: uno, a la preferencia de plantar cedro por considerarla una especie de crecimiento más rápido que la caoba y el otro es la disponibilidad de la semilla del cedro rojo la cual no es una limitante para su producción, tanto en cantidad como en viabilidad comparado con la de caoba (un kilo de semilla de caoba contiene 2000 mil semillas, un kilo de semilla de cedro puede contener 10 veces más). En el estado de Veracruz la semilla de caoba es de alto valor comercial alcanzando un precio promedio de 800 pesos por kilogramo. En algunos casos, la semilla de caoba certificada comercializada por empresas privadas proveedoras de insumos de viveros puede alcanzar los

3,500 pesos por kilogramo, elevando considerablemente el costo de la producción. Las semillas de caoba recién colectadas presentan alto porcentaje de germinación (Mayhew y Newton, 1998) el cual disminuye considerablemente a partir del tercer mes de colecta si no se utiliza ningún método de conservación como refrigeración. La viabilidad puede prolongarse por varios meses conservando las semillas en contenedores metálicos sellados establecidos bajo refrigeración entre 0-5°C (Gómez *et al.*, 2006). La caoba no requiere de tratamientos pregerminativos. En ninguno de los viveros estudiados se aplica estiércol de ganado al almácigo para favorecer la germinación de plantas de caoba como lo reportan Benítez *et al.*, (2004).

El costo promedio de producción de \$2.1 pesos de caoba es alto comparado con el costo promedio de \$0.20 pesos en las especies forestales producidas en viveros de Estados Unidos (Mexal, 1996), además los silvicultores tienen que pagar las plantas, mientras que en México éstas son donadas por la dependencia. Por lo tanto si los consumidores pagaran sus plantas, le permitiría a las dependencias contar con mas recursos económicos para invertir en el mantenimiento de las plantaciones (Wightman y Santiago, 2003).

El hecho de que los viveros gubernamentales satisfagan la demanda de plantas en el estado, impide traer plantas de otros estados, evitando así una reducción de costos por manejo y transporte. La diferencia de costos de producción entre viveros con manejo tradicional por planta fue variable de acuerdo al tipo de manejo. El producir plantas en viveros con manejo tradicional con costos mas elevados, se debe principalmente a las grandes cantidades de suelo requeridas para la producción y en algunos casos a la contratación de personas para el llenado de bolsas.

El objetivo principal del manejo en vivero es producir plantas con buena calidad para obtener una mayor sobrevivencia y crecimiento en campo (Wightman, 2000; Sosa-Pérez y Rodríguez-Trejo, 2003). Diversas prácticas en la producción de plantas de caoba pueden afectar su calidad, en los viveros analizados, sin embargo no se aplica ningún método específico para determinar la calidad de las plantas producidas. La mayoría de los índices para evaluar la calidad de las plantas se basan en la producción de coníferas (Jaenicke, 1999). En especies latifoliadas tropicales como la caoba no existen métodos específicos para evaluar la calidad de planta producida en vivero. Algunos parámetros morfológicos frecuentemente utilizados para predecir la sobrevivencia de

las plantas en campo son la altura, diámetro, la biomasa y la relación biomasa aérea entre biomasa subterránea (Wightman, 2000; Sosa-Pérez y Rodríguez-Trejo, 2003). En el caso de caoba, el diámetro de la base del tallo es un parámetro muy relevante para predecir el crecimiento posterior de plántulas, debido a que existe una fuerte relación entre el grosor (diámetro) del tallo y la cantidad de raíces, lo que facilita el crecimiento inicial y la sobrevivencia en el campo; el diámetro mínimo recomendado es de 5 mm (Mexal *et al.*, 2002). Otros aspectos que deben considerarse en los indicadores de la calidad de la plantas en vivero es la calidad genética, al seleccionar progenies con mayor resistencia a las plagas y/o con mejor crecimiento. En los viveros bajo estudio, no se seleccionan árboles parentales al coleccionar la semilla o cuando ésta se compra, se desconoce el origen y el procedimiento para obtenerla. La selección de árboles parentales con buenas características morfológicas es importante ya que es el inicio para obtener plantas de calidad. Para ello se recomienda utilizar semillas de al menos 20 árboles con un distanciamiento mínimo de 100 m y llevar un registro de las poblaciones que producen mejor progenie (Wightman y Santiago, 2003). También se recomienda de seleccionar semillas y frutos con características morfológicas similares para evitar variaciones en el crecimiento de las plántulas de caoba (Niembro *et al.*, 2006). Así, lograr producir planta de calidad, puede influir favorablemente en la percepción de los silvicultores hacia la reforestación (Wightman y Santiago, 2003).

La diferencia de capacitación entre los viveros indica las oportunidades de mejoramiento que se tienen en los sistemas de producción de plantas forestales en el estado de Veracruz. Así, la capacitación y actualización del personal en relación a diferentes aspectos y conocimientos fundamentados de manejo, sería ideal para el cumplimiento de la demanda de planta con características deseables. La optimización de los sistemas de producción en vivero desde la selección del germoplasma pueden fomentar el cultivo de caoba y de esta manera reducir las presiones ocasionadas por la extracción de madera en las poblaciones naturales (Wightman *et al.*, 2008).

## **1.7 Conclusiones**

Actualmente existe una tendencia de centralizar la producción de plantas en pocos viveros con alto nivel de tecnificación y capacidad de producción, principalmente en los de orden federal

(CONAFOR). El objetivo de estas estrategias es reducir el gasto público y tener un mayor control en la calidad de las plantas (Wightman y Santiago, 2003). Los viveros del orden estatal (SEDARPA), bajo un esquema de viveros comunitarios tienen la estrategia de emplear viveros tecnificados pero con una menor capacidad de producción en zonas naturales prioritarias para la reforestación en el estado de Veracruz. En ambos casos buscan involucrar a las asociaciones de silvicultores para que éstas manejen la producción de especies forestales en vivero y a cambio reciban un subsidio económico a cambio de las plantas producidas. De esta manera, las dependencias se encargarían principalmente del asesoramiento técnico para el manejo de la producción ya que en nuestros días, los viveros con manejo tradicional y con menor capacidad de producción comienzan a desaparecer principalmente por la falta de financiamiento.

En la actualidad, las instituciones dedicadas a la reforestación en México tienen la prioridad de producir especies nativas como la caoba y el cedro rojo en las regiones tropicales. Sin embargo, frecuentemente, los requerimientos para la producción de árboles nativos no se consideran o se desconocen puesto que la producción se basa principalmente en la cantidad y no en la calidad de las plantas producidas. El éxito de los programas de reforestación dependerá en buena medida del proceso de producción de planta en vivero. Bajo este contexto, en la actualidad, los sistemas de producción de plantas de caoba en viveros del estado de Veracruz son variables en relación a los procedimientos, producción y objetivos, y por lo tanto en la calidad de la planta que producen, la cual por norma no se evalúa. Esta variabilidad se debe a las estrategias establecidas en los programas gubernamentales de reforestación a través de las dependencias vinculadas, además de la demanda de plantas en cada región. Finalmente es importante y necesario evaluar la calidad de planta y el porcentaje de sobrevivencia en campo, principalmente en los nuevos sistemas de producción adoptados en viveros de áreas tropicales.

## **1.8 Referencias**

- Benítez G, Equihua M y Pulido-Salas MT (2002) Diagnóstico de la situación de los viveros oficiales de Veracruz y su papel para apoyar programas de reforestación y restauración. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 8: 5-12.
- Benítez, G, Pulido-Salas MTP y Equihua M (2004) *Arboles multiusos de Veracruz para reforestación, restauración y plantaciones*. Instituto de Ecología, A. C., SIGOLFO, CONAFOR. Xalapa, Veracruz, México. 288 pp.

- Briseño VAJ (1997) Aproximación hacia un manejo integrado del barrenador de las meliaceas, *Hypsipyla grandella* (Zeller). *Revista Forestal Venezolana* 41: 23-28.
- Calvo J, Bolaños R, Watson V, Jiménez, H, (2000) *Diagnóstico de la caoba en Mesoamérica*. Centro Científico Tropical, Costa Rica y PROARCA/CAPAS.
- Corkidi L, Allen EB, Merhaut D, Allen MF, Downer J, Bohn J, Evans M (2004) Assessing the infectivity of commercial mycorrhizal inoculants in plant nursery conditions. *Journal of Environmental Horticulture* 22: 149-154.
- Cornelius J, Wightman K, Ward S, Grogan J (2004) Forest Ecosystems: *Mahogany*. Elsevier *Encyclopedia of Forest Science* pp. 245-255.
- Duryea ML (1990) Nursery-fertilization and top pruning of slash pine seedlings. *Southern Journal of Applied Forestry* 14: 73-76.
- Gómez TJ, Jasso-Mata J, Vargas-Hernández JJ y Soto-Hernández MR (2006) Deterioro de semilla de dos procedencias de *Swietenia macrophylla* King., bajo distintos métodos de almacenamiento. *Ra Ximhai* 2: 223-239.
- Jaenicke H (1999) *Good tree nursery practices practical guidelines for research nurseries*. World Agroforestry Centre (ICRAF), Nairobi, Kenya. 90 pp.
- López RA, Duarte A, Guerra C, Cruz H, Triguero N (2002) *Forest Nursery pest management in Cuba*. En: Dumroese RK, Riley LE, Landis TD. Technical coordinators. National Proceedings: Forest and Conservation Nursery Associations. UT: USDA Forest Service, Rocky Mountain Research Station: 213-218.
- Mayhew JE, Newton AC (1998) *The Silviculture of Mahogany*. CABI Publishing, 226 pp.
- Mexal JG (1996) Forest Nursery Activities in Mexico. En: Landis, T.D. South, D.B. (tec. coords.) *National Proceedings. Forest and Conservation Nursery Associations*. Gen. Tec. Rep. PNW-GTR-389. Portland, Oregon. USDA FS. pp. 228-232.
- Mexal JG, Rangel RAC, Negreros-Castillo P, Lezama CP (2002) Nursery production practices affect survival and growth of tropical hardwoods in Quintana Roo, Mexico. *Forest Ecology and Management* 168: 125-133.
- Morris MH, Negreros-Castillo P, Mize C (2000) Sowing date, shade, and irrigation affect big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla* King). *Forest Ecology Management* 132: 173-181.

- Navarro C y Hernandez G (2004) Progeny test analysis and population differentiation of Mesoamerican Mahogany (*Swietenia macrophylla*). *Agronomia Costarricense* 28: 37-51.
- Negreros-Castillo P y Hall RB (1996). First-year results of partial overstory removal and direct seeding of mahogany (*Swietenia macrophylla*) in Quintana Roo, México. *Journal of Sustainable Forestry* 3: 65-76.
- Negreros-Castillo P (1997) Evaluación de la sustentabilidad del manejo forestal de la organización de ejidos forestales productores de la Zona Maya Quintana Roo. *Reporte a la Fundación Rockefeller*. México, D.F., 64 pp.
- Negreros-Castillo P, Mize C (2003) Enrichment planting of *Swietenia macrophylla* (big leaf mahogany) and *Cedrela odorata* (Spanish cedar) in Quintana Roo, Mexico. En *Big-Leaf Mahogany: Genetics, Ecology, and Management* (eds.) AE Lugo, JC Figueroa Colon, M Alayon. pp. 278-287, Ecological Studies, Vol. 159, Springer-Verlag, New York.
- Negreros-Castillo P, Snook LK y Mize CW (2005) Regeneración de caoba a partir de siembra directa en aperturas creadas en un bosque natural en México. *Recursos Naturales y Ambiente* 44: 84-90.
- Niembro RA, Márquez JR, Ramírez-García EO (2006) Emergencia y crecimiento inicial de plántulas de 20 familias de caoba (*Swietenia macrophylla* King-Meliaceae) procedentes de una plantación en el estado de Campeche, México. *Foresta Veracruzana* 8: 33-38.
- O'Connor P, Manjarrez M, Smith SE (2009) The fate and efficacy of benomyl applied to field soils to suppress activity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Canadian Journal Microbiology* 55: 901-904.
- OIMT (2004) *Racionalizando el comercio de caoba. Informe del taller sobre el desarrollo de capacidad para la aplicación del listado de la caoba en el Apéndice II de la CITES*. Organización Internacional de las Maderas Tropicales. Serie Técnica. Núm 22. 56 pp.
- Patiño F (1997) *Genetic Resources of Swietenia and Cedrela in the Neotropics: Proposals for Coordinated Action*. Forest Resources Division, FAO, Rome.
- Ramos-Zapata J, Guadarrama P (2004) Los hongos micorrizógenos arbusculares en la restauración de comunidades tropicales. *Universidad y Ciencia* 1: 59-65.
- Reyes JR, Aldrete A, Cetina VMA, López JU (2005) Producción de plántulas de *Pinus pseudostrobus* var. *Apulcensis* en sustratos a base de aserrín. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 11: 105-110.

- Ruano MR (2003) *Viveros forestales manual de cultivo y proyectos*. Ed. Mundi-Prensa, España. 281 pp.
- Sánchez MV y Velázquez CE (1998) *Microorganismos para controlar el barrenador de brotes del cedro rojo y caoba*. INIFAP-CIRGOC. Campo experimental El Palmar. Folleto Técnico. Núm 25. Veracruz, México. 14 pp.
- SEFIPLAN (2008) Anuarios estadísticos del estado de Veracruz. Gobierno del Estado de Veracruz de Ignacio de la Llave. Secretaría de Finanzas y Planeación. [http://portal.veracruz.gob.mx/portal/page?\\_pageid=273,3921389&\\_dad=portal&\\_schema=PORTAL](http://portal.veracruz.gob.mx/portal/page?_pageid=273,3921389&_dad=portal&_schema=PORTAL).
- Snook L (1996) Catastrophic disturbance, logging and the ecology of (*Swietenia macrophylla* King): grounds for listing a major tropical timber species in CITES. *Botanical Journal of the Linnean Society* 122: 35-46.
- Sosa-Pérez G y Rodríguez-Trejo DA (2003) Efecto de la calidad de planta en la supervivencia y crecimiento de *Pinus patula* en un área quemada. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 9: 35-43.
- St. John S (1996) Arbuscular Mycorrhizal Inoculation in Nursery Practice. En: Landis TD, South DB (tec. coords.) *National Proceedings. Forest and Conservation Nursery Associations*. Gen. Tec. Rep. PNW-GTR-389. Portland, Oregon. USDA FS. pp.152-158.
- Urgiles N, Loján P, Aguirre N, Blaschke H, Günter S, Stimm B, Kottke I (2009) Application of mycorrhizal roots improves growth of tropical tree seedlings in the nursery: a step towards reforestation with native species in the Andes of Ecuador. *New Forests* 38: 229-239.
- Wightman, KE (2000) Practicas adecuadas para los viveros forestales. *Guía practica para los viveros comunitarios*. 101 pp.
- Wighman KE (2001) Ensayos de sustratos y densidad con cedro (*Cedrela odorata*) y caoba (*Swietenia macrophylla*) en el sur de la Península de Yucatán, México. *Revista Forestal Centroamericana* 36: 35-40.
- Wightman KE, Shear T, Goldfarb B, Hagggar J (2001) Nursery and field establishment techniques to improve seedling growth of three Costa Rican hardwoods. *New Forest* 22: 75-96.
- Wighman KE, Santiago BC (2003) La cadena de reforestación y la importancia en la calidad de las plantas. *Foresta Veracruzana* 5: 45-51.

Wigham KE, Ward SE, Haggard JP, Rodríguez BS, Cornelius JP (2008) Performance and genetic variation of big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla* King) in provenance and progeny trials in the Yucatan Peninsula of México. *Forest Ecology and Management* 255: 346-355.

## **CAPITULO II. HONGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES ASOCIADOS A LA RIZOSFERA DE CAOBA (*Swietenia macrophylla* King), EN LOS TUXTLAS, VERACRUZ, MÉXICO.**

### **2.1 Resumen**

La caoba (*Swietenia macrophylla* King), es la especie maderable de mayor valor económico en Latinoamérica. Sin embargo, como consecuencia de los intensos niveles de explotación, actualmente sus poblaciones naturales tienden a disminuir. Por esta razón, actualmente es una de las especies más utilizadas para reforestación y el establecimiento de plantaciones comerciales en los trópicos. Aunque tiene profunda importancia práctica, uno de los factores bióticos escasamente estudiado en la ecología de esta especie es sus asociaciones micorrízicas. En esta investigación se identificaron las especies de hongos micorrízicos arbusculares (HMA), asociadas a la rizósfera de plántulas y árboles maduros de caoba del bosque tropical perennifolio en los Tuxtlas, Veracruz, México. Se realizó un muestreo que consistió en coleccionar muestras de suelo rizosférico de plántulas y árboles maduros en los primeros 20 cm de profundidad. Se utilizaron plantas de *Sorghum vulgare* L. como cultivo trampa para la propagación de esporas las cuales posteriormente se aislaron e identificaron. También se determinó el porcentaje de colonización de HMA. Se registraron 23 morfotipos de HMA, pertenecientes a cuatro géneros; 11 morfoespecies correspondieron al género *Glomus*, 10 al género *Acaulospora*, uno al género *Gigaspora* y otro al género *Ambispora*. Se identificaron 10 especies: *Ambispora gedermanii*, *Acaulospora spinosa*, *A. scrubiculata*, *A. foveata*, *Glomus aff. constrictum*, *G. aff. eutunicatum*, *G. tenebrosum*, *G. sinuosum*, *G. aff. aurantium*, *G. aff. fasciculatum*. Este el primer reporte del género *Ambispora* en la región de los Tuxtlas y de las especies *G. aff. fasciculatum*, *G. tenebrosum*, *G. aff. eutunicatum* y *A. foveata* en áreas naturales del trópico húmedo en México. El suelo rizosférico de árboles presentó mayor número de morfotipos que el suelo rizosférico de plántulas (21 y 11 morfotipos respectivamente). Las plantas de sorgo con suelo rizosférico de árboles presentaron mayores porcentajes de colonización micorrízica total, arbusculos e hifas ( $p < 0.01$ ). Estos resultados indican que la composición y diversidad de HMA pueden variar dependiendo de la etapa de desarrollo de *S. macrophylla*.

Palabras clave: Micorriza arbuscular, esporas, morfotipos, plántulas, árboles tropicales.

## **ARBUSCULAR MYCORRHIZAL FUNGI ASSOCIATED WITH THE RHIZOSPHERE OF BIG-LEAF MAHOGANY (*Swietenia macrophylla* King) IN LOS TUXTLAS, VERACRUZ, MEXICO.**

### **2.2 Abstract**

Big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla* King) is the highest economic value woody species in Latin America. Because it is subject to intensive exploitation, nowadays, its natural populations trend to be diminished. At present, it is one of the most required species for replanting and commercial plantation establishment in tropical areas. Although mycorrhizal association is of practical importance, it is one of the biotic factors barely studied in the ecology of this species. Therefore, the objective of this research was to identify the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) species associated with the rhizosphere of big-leaf mahogany seedlings and old tree of tropical perennial forest in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. Soil samples from a 20-cm deep were taken from the rhizosphere of big-leaf mahogany seedling and old trees. Plants of *Sorghum vulgare* L were used as a trap crop for spore propagation; later, spores were isolated and identified. Percentage of AMF colonization was also determined. Twenty three AMF morphospecies related to four genera were registered; 11 morphospecies came under the genus *Glomus*, 10 to *Acaulospora*, one to *Gigaspora* and one to *Ambispora*. Ten species such as *Ambispora gedermanii*, *Acaulospora spinosa*, *A. scrubiculata*, *A. foveata*, *Glomus aff. constrictum*, *G. aff. eutunicatum*, *G. tenebrosum*, *G. sinuosum*, *G. aff. aurantium*, *G. aff. Fasciculatum* were taxonomically identified. In this paper, is reporter for first time, the presence of genus *Ambispora* in Los Tuxtlas region and *G. aff. fasciculatum*, *G. tenebrosum*, *G. aff. eutunicatum* and *A. foveata* species in natural habits of humid tropic in México. Rhizospheric soil of trees registered higher number of morphospecies than the soil from mahogany seedlings (20 and 11, respectively). Sorghum plants growing on rhizospheric soil from big-leaf trees showed higher percentages of colonization, arbuscules and hypha ( $p < 0.01$ ). These results indicate that composition and diversity of AMF could vary depending on the growth stage of *S. macrophylla*.

Key words: Arbuscular micorrhizae spores, morphospecies, seedlings, tropical trees.

### 2.3 Introducción

La caoba de hoja ancha (*Swietenia macrophylla* King), es la especie maderable de mayor valor económico en Latinoamérica y actualmente es la principal fuente de madera de caoba genuina en el mercado (OIMT, 2004). Su distribución natural comprende poblaciones fragmentadas desde el sureste de México a lo largo de la costa atlántica de América Central y el norte de América del Sur, llegando a ocupar un gran arco geográfico al sur de la Amazonía, entre Brasil, Colombia Perú y Bolivia (Lamb, 1966; Snook, 1996). La caoba es una especie tropical altamente demandante de luz para su crecimiento (Mayhew y Newton, 1998). Por lo tanto, la regeneración natural de la caoba está asociada a sitios con grandes perturbaciones producto de incendios o huracanes (Snook, 1996). Esta especie forestal por estar sometida a intensos niveles de explotación y comercio internacional muestra una tendencia en la disminución de sus poblaciones y una fragmentación cada vez mayor en varias zonas de su distribución natural (Navarro y Hernández, 2004; OIMT, 2004). En México, en las últimas tres décadas, se ha reportado la pérdida del 76% de las áreas de bosque natural que contenían árboles de caoba (Calvo *et al.*, 2000). Actualmente, la caoba es una de las especies preferidas para actividades de reforestación en el enriquecimiento de bosques y el establecimiento de plantaciones comerciales en los trópicos.

A pesar de su gran potencial de aplicación práctica, uno de los factores bióticos escasamente estudiado de esta especie es su relación con los hongos micorrízicos arbusculares (HMA), especialmente en su área natural de distribución. Diferentes reportes indican una evidente colonización de vesículas y arbusculos en las raíces secundarias de plántulas y árboles de caoba en áreas naturales (Herrera y Ferrer, 1980), en plantaciones jóvenes de caoba (Nold y Bauch, 2001) y en sistemas agroforestales y bosques tropicales del sudeste asiático donde ha sido introducida para su cultivo (Dhar y Mridha, 2006; Shi *et al.*, 2006; Mridha y Dhar, 2007). Sin embargo, en términos generales, la identidad de los HMA asociados a la caoba en áreas naturales, ha recibido escasa atención. Se conoce que la mayoría de las especies forestales tropicales se asocian con HMA (Janos, 1980a; Le Tacon *et al.*, 1998) y que presentan un amplio rango de dependencia a estos, dependiendo de las etapas sucesionales que presenten; por lo que se menciona que las especies clímax o dominantes pueden considerarse de micotróficas obligadas a facultativas (Janos, 1980a; Siquiera y Saggin-Junior, 2001). Recientemente, los

estudios sobre la micorriza arbuscular se ha incrementado debido al poco conocimiento que se tiene en relación a la diversidad de HMA y el potencial que poseen unas especies asociadas a plantas tropicales. Los estudios relacionados con la producción de inóculos micorrízicos enfocados a la producción de especies tropicales son incipientes; consecuentemente, existe una nula utilización de estos inóculos en programas de reforestación a gran escala (Ramos-Zapata y Guadarrama, 2004). En México, existe desconocimiento de la riqueza de HMA y su función en la dinámica del suelo de áreas tropicales que influye en el desarrollo de las plantas con las que se asocian (Guadarrama *et al.*, 2007). La mayoría de las investigaciones sobre HMA en México se han desarrollado en zonas agrícolas y en la mayoría de los casos se han enfocado en determinar la respuesta de la planta a la simbiosis, sin considerar la procedencia o identidad de los HMA (Trejo y Varela, 2001). No obstante, es importante tomar en cuenta que actualmente se considera que las comunidades de HMA influyen diferencialmente en el crecimiento y establecimiento de plántulas de árboles en los ecosistemas tropicales, determinando la composición de las comunidades vegetales (Kiers *et al.*, 2000; Husband *et al.*, 2002). Bajo este contexto, el objetivo de esta investigación fue identificar las especies de HMA asociadas a la rizósfera de plántulas y árboles maduros de caoba, en un fragmento del bosque tropical perennifolio de la región de los Tuxtlas, Veracruz, México.

#### **2.4 Materiales y métodos**

El área de muestreo comprendió un fragmento de bosque tropical perennifolio con plántulas y árboles de *S. macrophylla*, establecidos en forma natural. Dicha área está ubicada en la localidad de Maxacapan, Municipio de Catemaco, dentro de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México, con 18° 23' Latitud N, y 95° 07' Longitud O y una altitud promedio de 385 msnm. El suelo corresponde al tipo ultisol con color café claro, textura areno-arcillosa y abundante materia orgánica en los primeros 10 a 15 cm de profundidad. El área de vegetación presenta perturbaciones en su composición original debido a la tala selectiva de árboles maderables, la zona en general se encuentra rodeada de pastizales y cultivos de café.

El clima corresponde a un cálido-húmedo con una temperatura media anual de 27°C (Pérez-Rojas *et al.*, 2000). El promedio anual de precipitación en la región es de 4,964 mm con una marcada estación seca de marzo a mayo (Soto y Gama, 1997), con lluvias en verano y

abundantes en el otoño (Pérez-Rojas *et al.*, 2000). La región de Los Tuxtlas representa el límite septentrional de la distribución del bosque tropical perennifolio en el continente americano y el último relicto de este tipo de vegetación en el estado de Veracruz (Dirzo y Miranda, 1991). La vegetación del bosque tropical perennifolio en la región ha perdido 84% de su cobertura original, debido a la actividad humana ocasionando un alto grado de fragmentación (Dirzo y García, 1992).

#### **2.4.1 Colecta de suelo rizosférico y establecimiento de cultivos trampa**

El muestreo se realizó en junio de 2008 y consistió en tomar muestras de suelo rizosférico circundante a cinco plántulas y a cinco árboles maduros de *S. macrophylla*. Las plántulas presentaron un promedio de diámetro basal de  $4.5 \pm 1.5$  cm y una altura promedio de  $35.6 \pm 8.5$  cm y los árboles un diámetro basal promedio de  $1.2 \pm 0.5$  m y una altura promedio de  $19.5 \pm 4.5$ . Para colectar el suelo, primero se eliminó la materia orgánica presente alrededor de las plantas y con una pala se cavaron 20 cm de profundidad y se colectaron aproximadamente 2 kg de suelo en cada plántula o árbol. Las muestras de suelo se colocaron en bolsas de plástico y se conservaron a 6°C, para su uso y análisis posteriores. Con la finalidad de detectar especies de HMA adicionales a las detectadas al momento de la colecta, las cuales podrían estar expresadas en las muestras solo como fases somáticas, se utilizó la metodología de cultivos trampa, seleccionando para tal fin al sorgo (*Sorghum vulgare* L.) por su alto porcentaje de germinación, la susceptibilidad temprana a la colonización micorrízica y la abundante producción de raíces. La metodología consistió primeramente en esterilizar suelo franco arenoso deficiente en fósforo (proveniente del Departamento de Suelos del Colegio de Postgraduados) a 100 °C durante ocho horas. Posteriormente, este suelo se colocó en macetas de 2 L, llenando éstas a  $\frac{3}{4}$  partes de su capacidad. Después, sobre este suelo, se colocó una capa uniforme de 250 g de suelo rizosférico; teniendo un total de 10 macetas correspondientes al número de muestras. En cada maceta se sembró una capa uniforme de semillas de sorgo, se regaron y permanecieron bajo condiciones de malla sombra durante seis meses. En este tiempo se realizaron riegos frecuentes con agua corriente dependiendo de las necesidades de agua de las plantas. Adicional a estos riegos, en los últimos tres meses, las plantas de cada maceta se regaron cada 15 días con 200 ml de la solución nutritiva Long Ashton; esto para favorecer la producción de las esporas. Después de los seis

meses, los riegos se suspendieron y las plantas se cortaron desde la base del tallo, dejando las raíces y el suelo para los subsecuentes estudios de colonización.

#### **2.4.2 Identificación de especies de HMA**

Para la extracción y el conteo de esporas se utilizaron 100 g tanto de suelo rizosférico de campo como el de los cultivos trampa, empleando el método de tamizado húmedo y decantación, establecido por Gerdemann y Nicolson (1963). Las esporas extraídas se separaron en morfotipos considerando el color, forma y tamaño. Posteriormente se realizaron preparaciones permanentes con alcohol polivinílico-glicerol (PVLG) y PVLG con solución Melzer, de acuerdo al método de Schenck y Pérez (1990). Las esporas aisladas se midieron bajo el microscopio de contraste de fases y se observaron las características de hifa de sostén, tubo germinativo, arreglo y ornamentación, así como la reacción al reactivo Melzer de las capas de la pared. La identificación de las especies se realizó considerando las descripciones especializadas de las especies de los diferentes géneros de Schenck y Pérez (1990) y la información del International Culture Collection of (Vesicular) Arbuscular Mycorrhizal Fungi (INVAM).

#### **2.4.3 Determinación de la colonización**

De las plantas de sorgo cada maceta, se seleccionaron las raíces finas, se preservaron en etanol al 70% en frascos de vidrio de 5 ml y almacenaron a una temperatura promedio de 6°C. La colonización micorrízica se llevó a cabo mediante el método de clareo y tinción de raíces de Phillips y Hayman (1970), determinando los porcentajes de arbusculos, vesículas e hifas en las raíces de sorgo. Complementariamente se determinó el porcentaje de hongos endófitos en las raíces de sorgo.

#### **2.4.4 Análisis estadístico**

Para los valores de número de esporas en campo y las variables de colonización se realizó un análisis de varianza ANOVA, utilizando un modelo lineal de efectos mixtos, considerando el estado de desarrollo de la caoba (plántulas y adultos) como efecto fijo y el espécimen o individuo como efecto aleatorio anidado en el estado de desarrollo, con tres repeticiones por espécimen; posteriormente, se aplicó la prueba de medias pdiff ( $p < 0.05$ ). El análisis se realizó utilizando el procedimiento GLM del SAS (SAS Institute, 2008).

El modelo estadístico empleado fue el siguiente:

$$Y_{ijk} = \mu + ED_i + Id_{(ED)j(i)} + \epsilon_{ijk}$$
$$\epsilon_{ijk} \approx N(0, \sigma^2_e)$$

Donde:  $Y_{ijk}$  = variable de respuesta,  $ED_i$  =  $i$ -ésimo estado de desarrollo,  $Id_{(ED)j(i)}$  =  $j$ -ésimo individuo anidado en el  $i$ -ésimo Estado de desarrollo y  $\epsilon_{ijk}$  = error residual.

Los porcentajes de colonización micorrízica y colonización de hongos endófitos fueron previamente transformados a raíz cuadrada para cumplir con los supuestos del ANOVA.

## 2.5 Resultados

Se registraron un total de 23 morfotipos de HMA correspondientes a tres órdenes y cuatro familias distintas (Cuadro 7). Diez de ellos se identificaron a nivel de especie. Del total de HMA, 11 corresponden al género *Glomus*, 10 al género *Acaulospora*, uno al género *Gigaspora* y otro al género *Ambispora*. En el suelo rizosférico de árboles se registraron 21 morfotipos de HMA correspondientes a cuatro géneros de HMA (*Glomus*, *Acaulospora*, *Gigaspora* y *Ambispora*, mientras que en el suelo rizosférico de las plántulas se registraron 11 morfotipos correspondientes a los géneros *Glomus* y *Acaulospora*. Las características morfológicas de éstos y los porcentajes de incidencia en plántulas y árboles se presentan en las Figuras 5 y 6 respectivamente. Nueve morfotipos, *A. scrobiculata*, *A. spinosa*, *Acaulospora* sp. 2, *Acaulospora* sp. 5, *Acaulospora* sp. 6, *G. aff. aurantium*, *G. aff. eutunicatum*, *G. aff. fasciculatum* y *Glomus* sp. 3 fueron comunes en los dos tipos de rizósfera. En el caso de *A. gedermanii*, *G. aff. constrictum*, *G. sinuosum*, *G. tenebrosum*, *Glomus* sp. 1, *Glomus* sp. 2, *Glomus* sp. 5, y *Gigaspora* sp. se encontraron exclusivamente presentes en la rizósfera de árboles maduros. Las morfoespecies *Acaulospora* sp. 4, *Acaulospora* sp. 7 se registraron específicamente asociadas con plántulas. Se observó una mayor diversidad de géneros y especies fúngicas de HMA asociadas con árboles en comparación con las asociadas con plántulas.

Cuadro 7. Morfotipos de hongos micorrízicos arbusculares asociados a la rizósfera de plántulas y árboles adultos de caoba del bosque tropical perennifolio de la región de Los Tuxtlas, Veracruz.

ORDEN/FAMILIA	ESPECIES FÚNGICAS ASOCIADAS CON	
	Plántulas	Árboles
ARCHAEOSPORALES AMBISPORACEAE		<i>Ambispora gerdermani</i>
DIVERSISPORALES ACAULOSPORACEAE	<i>Acaulospora spinosa</i> <i>Acaulospora scrobiculata</i>	<i>Acaulospora spinosa</i> <i>Acaulospora scrobiculata</i> <i>Acaulospora foveata</i> <i>Acaulospora</i> sp. 1 <i>Acaulospora</i> sp. 2 <i>Acaulospora</i> sp. 3
GIGASPORACEAE	<i>Acaulospora</i> sp. 2 <i>Acaulospora</i> sp. 4 <i>Acaulospora</i> sp. 5 <i>Acaulospora</i> sp. 6 <i>Acaulospora</i> sp. 7	<i>Gigaspora</i> sp.
GLOMERALES GLOMERACEAE	<i>Glomus aff. aurantium</i> <i>Glomus aff. etunicatum</i> <i>Glomus aff. fasciculatum</i>  <i>Glomus</i> sp.3	<i>Glomus aff. aurantium</i> <i>Glomus aff. etunicatum</i> <i>Glomus sinuosum</i> <i>Glomus aff. fasciculatum</i> <i>Glomus tenebrosus</i> <i>Glomus aff. Constrictum</i> <i>Glomus</i> sp.1 <i>Glomus</i> sp.2 <i>Glomus</i> sp.3 <i>Glomus</i> sp.4 <i>Glomus</i> sp.5

\* También se utilizaron cultivos trampa para su programación

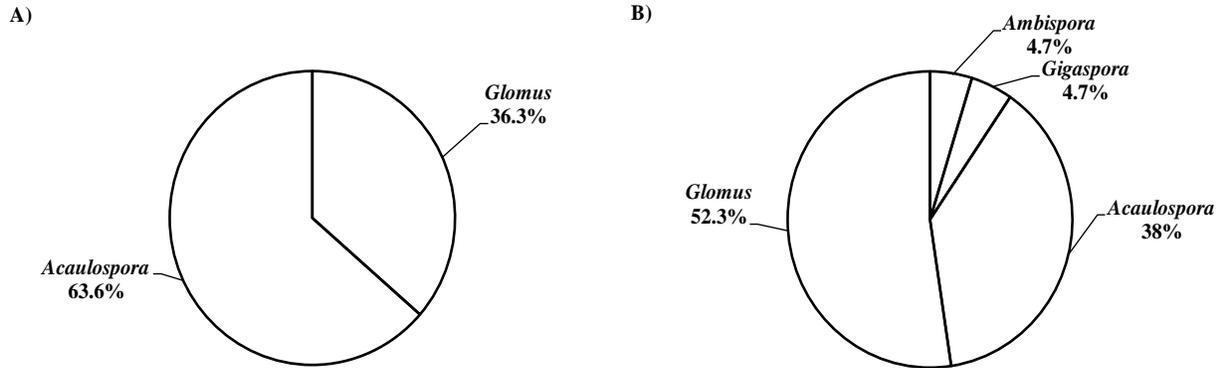


Figura 5. Distribución porcentual de los géneros de HMA asociados con la rizósfera de plántulas (A) y árboles maduros (B) de *Swietenia macrophylla* en un bosque tropical de Los Tuxtlas, Veracruz.

### 2.5.1 Colonización y número de esporas

Las variables evaluadas en las plantas de sorgo presentaron diferencias significativas en relación al tipo de suelo rizosférico utilizado (Cuadro 8 y 9). El suelo rizosférico de árboles de *S. macrophylla* presentó mayor número de esporas ( $152.80 \pm 3.2$ ) que el suelo rizosférico de plántulas ( $87.3 \pm 3.2$ ) ( $p < 0.01$ ). El número de esporas fue significativamente mayor ( $p < 0.01$ ) en los cultivos trampa obtenidos a partir del suelo rizosférico de árboles ( $295 \pm 4.4$ ) que en los cultivos con suelo rizosférico de plántulas ( $132.3 \pm 4.4$ ) (Cuadro 10). Las plantas de sorgo con suelo de árboles presentaron mayores porcentajes de colonización micorrízica total, arbusculos e hifas ( $53.3 \pm 2.0$ ,  $26.3 \pm 1.9$  y  $26.5 \pm 1.4$ , respectivamente) en comparación con las registradas ( $p < 0.01$ ). Los porcentajes de colonización por vesículas ( $11.3 \pm 1.0$ ) y colonización por hongos endófitos ( $6.1 \pm 0.9$ ) no presentaron diferencias significativas ( $p > 0.05$ ). La utilización de las plantas de sorgo como cultivos trampa, incrementó el número de esporas en un 93% con respecto al suelo colectado en campo.

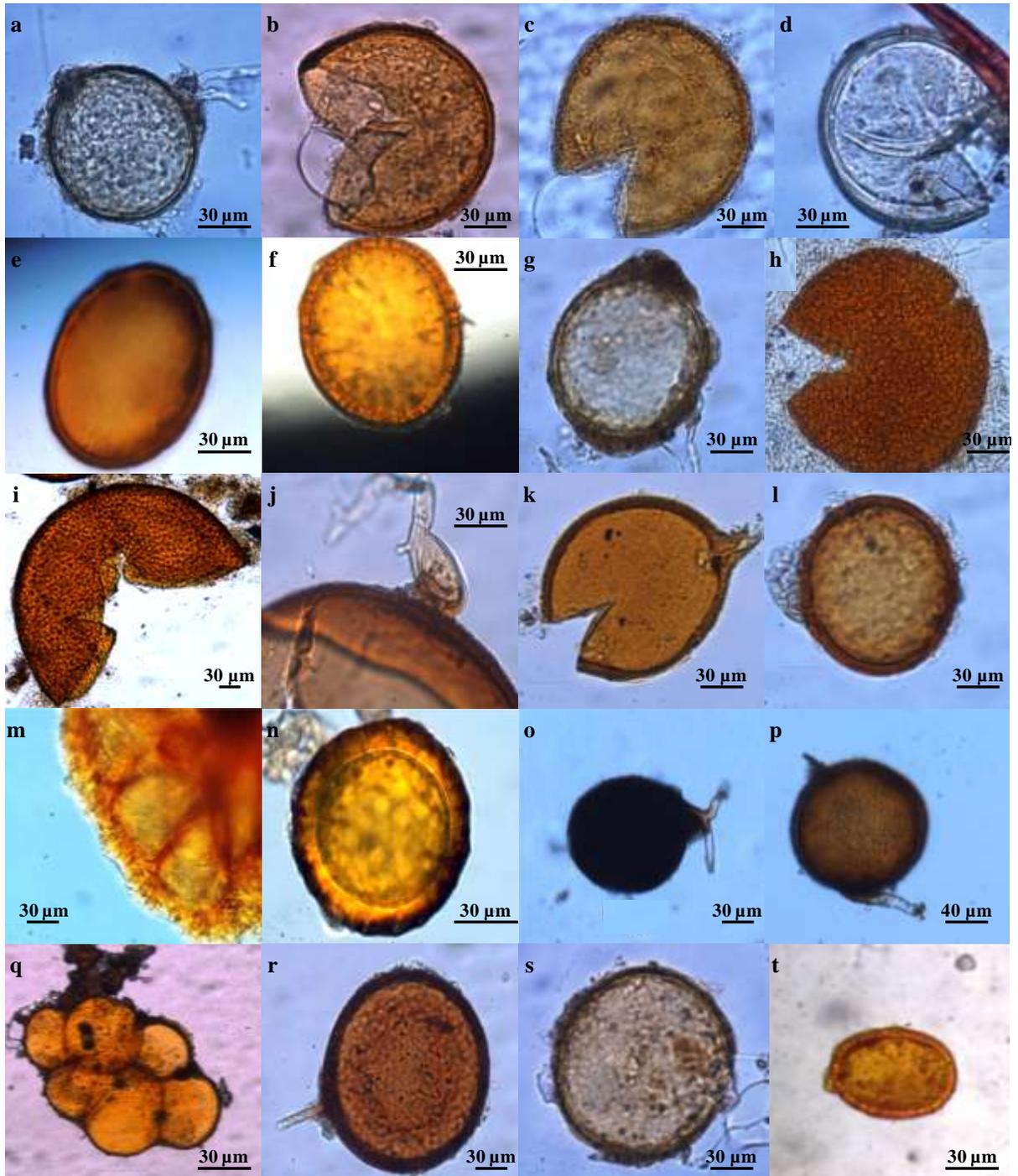


Figura 6. Micromorfología de los morfotipos de HMA asociados con la rizósfera de plántulas y árboles de caoba. a) *Ambispora gerdermanii*, b) *Acaulospora* sp. 1, c) *Acaulospora* sp. 2, d) *Acaulospora* sp. 3 “hialina”, e) *Acaulospora* sp. 4 “oval”, f) *Acaulospora* sp. 5 “amarilla”, g) *Acaulospora* sp. 6 “redonda”, h) *Acaulospora* “ornamentada” sp. 7, i) *A. foveata*, j) *Gigaspora* sp, k) *G. aff. aurantium*, l) *Glomus aff. etunicatum*, m) *G. sinuosum*, n) *G. aff. fasciculatum*, o) *G. tenebrosum*, p) *Glomus* sp. 1 “hifa hialina”, q) *Glomus* sp. 2 esporocarpio, r) *Glomus* sp. 3, s) *Glomus* sp. 4, t) *Glomus* sp. 5.

Cuadro 8. Análisis de varianza de los porcentajes de colonización y número de esporas de HMA asociados con *Sorghum vulgare* L. utilizando como fuente de inóculo suelo rizosférico de plántulas y árboles de caoba de la región de Los Tuxtlas, Veracruz.

F.V.	G.L.	CM <sub>NESP</sub>	CM <sub>CT</sub>	CM <sub>PA</sub>	CM <sub>PV</sub>	CM <sub>PH</sub>	CM <sub>PEND</sub>	CM <sub>NESN</sub>
<b>Modelo</b>	9	69, 460.2**	750.9**	523.8**	179.0**	738.3**	28.2 <sup>NS</sup>	4076.6**
<b>Error</b>	28	289.4	61.0	52.9	15.4	29.0	19.9	156.9
<b>Total</b>	29							
<b>Estado de desarrollo Individuo dentro de estado de desarrollo</b>	1	198, 616.0**	1043.1**	568.6**	26.6 <sup>NS</sup>	1054.8**	2.55 <sup>NS</sup>	32, 20**
	8	53, 315.7**	714.4**	518.2**	199.1**	698.8**	31.46 <sup>NS</sup>	560.0**

Abreviaciones: CM= Cuadrado de la media, NESP=Número de esporas; CT= Colonización total, PA= % de arbusculos, PV= % de vesículas, PH= % de hifas, PEND=% endófitos; NSEN=Número de esporas en suelo natural. \*\* =Significativo (p<0.01), \* =Significativo (p<0.05), NS= No significativo (p> 0.05).

Cuadro 9. Análisis de varianza de la raíz cuadrada de los porcentajes de colonización de HMA asociadas con *Sorghum vulgare* L. utilizando como fuente de inóculo suelo rizosférico de plántulas y árboles de caoba de la región de Los Tuxtlas, Veracruz.

F.V.	G.L.	CM <sub>√CT</sub>	CM <sub>√PA</sub>	CM <sub>√PV</sub>	CM <sub>√PH</sub>	CM <sub>√PEND</sub>
<b>Modelo</b>	9	4.4**	7.9**	2.8**	7.4**	2.1 <sup>NS</sup>
<b>Error</b>	28	0.39	0.9	0.3	0.3	0.8
<b>Total</b>	29					
<b>Estado de desarrollo Individuo dentro de estado de desarrollo</b>	1	4.9**	11.0**	0.2 <sup>NS</sup>	7.2**	0.5 <sup>NS</sup>
	8	4.3**	7.4**	3.1**	7.5**	2.3*

Abreviaciones: CM= Cuadrado de la media, CT= Colonización total, PA= % de arbusculos, PV= % de vesículas, PH= % de hifas, PEND=% endófitos; \*\* =Significativo (p<0.01), \* =Significativo (p<0.05), NS= No significativo (p> 0.05).

Cuadro 10. Medias ajustadas para el efecto de estado de desarrollo para los porcentajes de colonización y número de esporas de HMA asociadas con *Sorghum vulgare* L. utilizando como fuente de inóculo suelo rizosférico de plántulas y árboles de caoba.

Variables\Estado de desarrollo	Originales		Retransformadas	
	Árboles	Plántulas	Árboles	Plántulas
Número de esporas en sorgo	295.0±4.40a	132.3±4.39b		
Colonización total	53.3±2.01a	41.5±2.01b	51.4±0.03a	40.6±0.03b
% Arbúsculos	26.3±1.88a	17.6±1.88b	24.6±0.06a	14.1±0.06b
% Vesículas	11.3±1.01a	13.23±1.01a	10.6±0.02a	11.8±0.02a
% Hifas	26.5±1.40a	14.6±1.40b	22.6±0.02a	14.21±0.02b
% de Endófitos	6.09±0.93a	5.5±0.93a	5.2±0.05a	4.12±0.05a
Nº de esporas en suelo natural	152.8±3.23a	87.3±3.23b		

Literales diferentes por columnas apareadas, son diferentes significativamente ( $p < 0.01$ ).

## 2.6 Discusión

En relación a las especies de HMA identificadas, *Acaulospora scrobiculata* Trappe, *Acaulospora spinosa* Walker & Trappe, *Glomus constrictum* Trappe y *Glomus sinuosum* Gerdemann & Bakshi, han sido previamente reportadas en el bosque tropical de la reserva de la biosfera de Los Tuxtlas (Guadarrama y Álvarez-Sánchez, 1999); mientras que *A. scrobiculata* y *G. constrictum* se han encontrado en la rizósfera de árboles remanentes en un pastizal dentro de esta misma región (Ramírez-Gerardo *et al.*, 1997). *A. scrobiculata* y *A. spinosa* se distribuyen en diferentes hábitats de ecosistemas tropicales de México y Centroamérica (Schenck y Pérez, 1990; Picone, 2000; Lovelock y Ewel, 2005). *Acaulospora foveata* Trappe & Janos y *Glomus tenebrosum* (Thaxter) Berch se han encontrado asociadas con maíz, vegetación secundaria y selva baja caducifolia en la región de Nizanda, Oaxaca, México (Guadarrama-Chávez *et al.*, 2007). Además, *A. foveata* también ha sido registrada asociada con caña de azúcar y plátano en el estado de Oaxaca (Varela y Trejo, 2001) y en áreas de bosque mesófilo de montaña, en la región central del estado de Veracruz (Violi *et al.*, 2008); mientras que *G. tenebrosum* también se ha detectado en la selva baja caducifolia del estado de Jalisco (Allen *et al.*, 1998). *G. fasciculatum* (Thaxter) Gerdemann & Trappe emend Walker & Koske se ha reportado en zonas cafetaleras del estado de Veracruz (Varela y Trejo, 2001) y en áreas de pastizales, vegetación primaria y secundaria del trópico seco en la región de Chamela, Jalisco (Gavito *et al.*, 2008). La especie *G. etunicatum* se ha registrado en diferentes agroecosistemas de los estados de Morelos y Tlaxcala

(Varela y Trejo, 2001) y en suelos salinos del estado de San Luis Potosí (Tapia-Goné *et al.*, 2008).

Uno de los aportes más importantes registrados de esta investigación, es la identificación, por primera vez, del género *Ambispora* en la región de los Tuxtlas. La especie *A. gerdermannii* se encontró en fase glomoide; sin embargo, dicha especie se encontró anteriormente en la rizósfera de pastos en el estado de Tabasco en fases glomoide y acaulosporoide (Franco-Ramírez *et al.*, 2007). Es de interés señalar que este género ha sido recientemente clasificado como miembro de una nueva familia: Ambisporaceae (Walker *et al.*, 2007; Walker, 2008).

Igualmente, este es el primer reporte de las especies *G. aff. fasciculatum*, *G. tenebrosum*, *G. aff. etunicatum* y *A. foveata* en áreas naturales del trópico húmedo en México. En el caso *A. foveata* y *G. etunicatum* se han registrado en el bosque tropical de Costa Rica (Lovelock y Ewel, 2005). Mientras que *A. foveata* y *G. fasciculatum* se detectaron en zonas de pastizal de dicho país (Fischer *et al.*, 1994), en donde *A. foveata* fue la especie dominante en ese tipo de vegetación (Picone, 2000).

La diversidad total de morfotipos de HMA asociados a la rizósfera de plántulas y árboles de *S. macrophylla* fue más alta a la encontrada por Guadarrama y Álvarez-Sánchez (1999) en el bosque tropical de los Tuxtlas. Sin embargo, la proporción de especies en relación al género fue diferente en este estudio. Así, los géneros *Glomus* y *Acaulospora* fueron predominantes y presentaron similar número de morfotipos. Esta proporción es afín a la reportada en la región de estudio donde se analizaron sitios con diferentes grados de perturbación, registrándose 44 morfotipos de los cuales el 93.1% correspondió a los géneros *Acaulospora* y *Glomus* y el porcentaje restante correspondió a dos morfotipos de los géneros *Scutellospora* y *Gigaspora* (Varela *et al.*, 2009). Dicha proporción también fue similar a la registrada en pastizales y sitios de bosque tropical perennifolio en Costa Rica (Picone, 2000) y en el bosque tropical de China (Zhao *et al.*, 2001). La diversidad de morfotipos de HMA es similar a la encontrada por Picone (2000), Mangan *et al.*, (2004) en bosques tropicales de Centroamérica y por Leal *et al.*, (2009) en la región del Amazonas y más alta a la reportada por Lovelock y Ewel (2005) en el bosque tropical de Costa Rica.

Los morfotipos de HMA detectados en la rizósfera de *S. macrophylla*, fueron principalmente de los géneros *Glomus* y *Acaulospora* además de los géneros *Gigaspora* y *Ambispora*. Estos resultados difieren con aquellos de Dhar y Mridha (2006) quienes reportaron especies de los géneros *Glomus* y *Gigaspora*, *Scutellospora* y *Eutrospora* en la rizósfera de árboles de caoba en un bosque natural de Bangladesh. De igual manera, los resultados en referencia difieren a lo reportado en árboles de caoba establecidos en sistemas agroforestales de Bangladesh donde el género *Glomus* fue el grupo taxonómico dominante y una mínima proporción correspondió a los géneros *Acaulospora* y *Scutellospora* (Mridha y Dhar, 2007). Los resultados obtenidos también difieren a los de Shi *et al.*, (2006) donde *Glomus* fue el género dominante en la rizósfera de Meliaceas del bosque tropical de China y en menor proporción los géneros *Acaulospora*, *Gigaspora*, *Scutellospora* y *Eutrospora*. Estas diferencias de composición de las comunidades de HMA podrían estar vinculadas con variaciones ambientales geográficas o de los genotipos vegetales involucrados.

El número promedio de esporas registrado en árboles es similar al encontrado por Mridha y Dhar (2007) en sistemas agroforestales (141 esporas/100 gr de suelo) y más bajo al reportado en árboles de caoba del bosque tropical del sudeste asiático (440 y 346 esporas/100 gr de suelo) (Dhar y Mridha, 2006; Shi *et al.*, 2006). La diferencia del número de esporas registradas entre plantas de sorgo y el suelo colectado en campo, puede ser explicado en términos de que existen especies de HMA que se encuentran presentes exclusivamente como propágulos somáticos en campo y solo pueden ser detectadas al efectuarse mediante el cultivo en plantas trampa.

Actualmente, el uso de técnicas moleculares de extracción de ADN en las estructuras fúngicas de las raíces colonizadas, indican que la edad del hospedero puede determinar las poblaciones de HMA en los ecosistemas tropicales, por lo que a medida en que aumenta la edad de las plántulas de árboles tropicales la diversidad de HMA disminuye (Husband *et al.*, 2002). Mediante el análisis morfológico de las esporas de HMA, nuestros resultados muestran lo opuesto al encontrar mayor número de especies de HMA en la rizósfera de árboles que en las plántulas. La identificación de especies de HMA a través de técnicas moleculares es controversial debido al alto grado de polimorfismo que presentan estos organismos (Sanders, 2002). La identificación

de esporas continua siendo una característica importante en la identificación taxonómica y el ciclo de vida de los HMA (Lovelock y Ewel, 2005).

Adicionalmente, es importante tomar en cuenta que diversos estudios indican que la producción de esporas micorrízicas en los bosques tropicales varía de acuerdo a la estacionalidad climática a lo largo del año (Allen *et al.*, 1998; Guadarrama y Álvarez-Sánchez, 1999, Picone, 2000, Lovelock *et al.*, 2003; Ramos-Zapata *et al.*, 2006; Vargas *et al.*, 2010). Por lo tanto, el uso de cultivos trampa es útil para identificar las especies de HMA que no producen esporas en el periodo donde se colectaron las muestras en campo (Stürmer, 2004). En nuestro estudio, *Ambispora gedermanii* y *Gigaspora* sp. no se registraron en el suelo natural colectado pero si en la maceta respectiva de propagación. Sin embargo, es importante considerar que los cultivos trampa no necesariamente muestran la identidad total de los HMA, debido a que la especie empleada como planta hospedera puede afectar la esporulación de las comunidades de HMA (Bever *et al.*, 1996). Por ejemplo, se conoce que especies como *G. sinuosum* y *G. clavisporum* no producen esporas en cultivos trampa utilizando *Sorghum vulgare* como planta hospedera (Guadarrama *et al.*, 2007), coincidiendo esto con la nula esporulación de *G. sinuosum* y *Glomus* sp. 2 registrada en la presente investigación. Entonces, para conocer las comunidades de HMA asociadas con árboles tropicales, es importante utilizar ambas fuentes, las esporas encontradas en condiciones naturales y los cultivos trampa.

Los porcentajes de colonización micorrízica fueron mayores en plantas de sorgo con suelo rizosférico de árboles. Esto puede atribuirse al hecho ante una mayor riqueza de especies de HMA, se incrementan los porcentajes de colonización en las raíces, independientemente del número de esporas en el suelo (Shi *et al.*, 2006).

En los ecosistemas naturales, una gran diversidad de HMA colonizan las plantas simultaneamente (Vandenkoornhuyse, 2002) aunque generalmente presentan escasa especificidad taxonómica al asociarse con las raíces de las plantas (Smith y Read, 2008). Sin embargo, es importante considerar que las especies de árboles del bosque tropical presentan una respuesta diferencial y compatibilidad en el crecimiento en relación a las especies (Pouyu-Rojas *et al.*, 2006) y a las comunidades de HMA en el suelo (Fischer *et al.*, 1994; Kiers *et al.*, 2000; Allen *et*

*al.*, 2003; Allen *et al.*, 2005). Otras evidencias indican que la identidad de los árboles y la composición de la comunidad de plantas determinan la composición de HMA en ecosistemas tropicales (Lovelock *et al.*, 2003; Lovelock y Ewel, 2005).

Las perturbaciones antropogénicas como la pérdida de vegetación por cambio de uso de suelo pueden reducir la diversidad de HMA en los ecosistemas tropicales (Cuenca *et al.*, 1998b) y también afectar su composición (Gavito *et al.*, 2008). Al respecto, diversos estudios han demostrado que los géneros *Gigaspora* y *Scutellospora* son más susceptibles a las perturbaciones en las comunidades vegetales (Guadarrama *et al.*, 2007; Lovera y Cuenca, 2007). La pérdida de la biodiversidad en el suelo es un aspecto poco estudiado que requiere mayor atención, debido a que las especies de HMA pueden influenciar la diversidad y productividad de las comunidades de plantas en los ecosistemas naturales (Heijden *et al.*, 1998). Actualmente se ha enfatizado en la necesidad de utilizar HMA nativos en actividades de restauración de áreas degradadas en los trópicos por su ventaja potencial de adaptación a las condiciones ambientales de un sitio determinado (Allen *et al.*, 2005; Cuenca *et al.*, 2007; Guadarrama *et al.*, 2007).

## **2.7 Conclusiones**

Los resultados obtenidos muestran confirman la alta diversidad de HMA asociados a la rizósfera de *S. macrophylla*, similar a la reportada en estudios previos en la región de los Tuxtlas. Existe una relación entre el número y composición de especies en el suelo rizosférico y etapa de desarrollo de *S. macrophylla*. Se detectó una mayor cantidad de géneros y especies de HMA asociados con árboles maduros que con plántulas. En los ecosistemas tropicales existe una gran diversidad de HMA, sin embargo los estudios de HMA en ecosistemas tropicales son escasos en comparación a los ecosistemas templados o en agroecosistemas, en algunas ocasiones las características de los HMA encontrados en zonas tropicales no se ajustan a las especies descritas previamente en la literatura (Lovera y Cuenca, 2006). El conocimiento estructural y funcional de las comunidades de HMA es un factor importante que debe considerarse en el manejo de este recurso biótico para que pueda integrarse en actividades futuras de restauración ambiental especialmente en áreas degradadas de las regiones tropicales, donde la disponibilidad de nutrientes como el fósforo es un factor limitante en el crecimiento de las plantas; por lo tanto los HMA son un factor clave en el crecimiento y sobrevivencia de las plantas en las etapas

sucesionales tempranas de las comunidades vegetales (Janos, 1980b; Janos, 1996; Cuenca *et al.*, 1998b). La reintroducción de especies nativas tanto de plantas y HMA en la recuperación de áreas degradadas, es sumamente importante para el mantenimiento de la diversidad y la sostenibilidad de los ecosistemas tropicales.

## 2.8 Referencias

- Allen BE, Allen MF, Egerton-Warburton L, Corkidi L, Gómez-Pompa A (2003) Impacts of early- and later-stage mycorrhizae during restoration in seasonal tropical forest, México. *Ecological Application* 13: 1701-1717.
- Allen MF, Allen EB, Gómez-Pompa A (2005) Effects of Mycorrhizae and Nontarget Organisms on Restoration of a Seasonal Tropical Forest in Quintana Roo, Mexico: Factors Limiting Tree Establishment. *Restoration Ecology* 13: 325-333.
- Allen EB, Rincón E, Allen MF, Pérez-Jiménez A, Huante P (1998) Disturbance and seasonal dynamics of mycorrhizae in a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 30: 261-274.
- Bever JD, Morton JB, Antonovics J, Schultz P (1996) Host dependent sporulation and species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a mown grassland. *Journal Ecology* 84: 71-82.
- Calvo J, Bolaños R, Watson V, Jiménez, H, (2000) *Diagnóstico de la caoba en Mesoamérica*. Centro Científico Tropical, Costa Rica y PROARCA/CAPAS.
- Cuenca G, De Andrade Z, Escalante G (1998a). Arbuscular mycorrhizae in the rehabilitation of tropical fragile degraded lands. *Biology & Fertility of Soils* 26: 107-111.
- Cuenca G, De Andrade Z, Escalante G (1998b) Diversity of Glomalean spores from natural, disturbed and revegetated communities growing on nutrient-poor tropical soils. *Soil Biology & Biochemistry* 30: 711-719.
- Cuenca G, Cáceres A, Oirdobro G, Hasmy Z, Urdaneta C (2007) Las micorrizas arbusculares como alternativa para una agricultura sustentable en áreas tropicales. *Interciencia* 32: 23-29.
- Dhar PP, Mridha MAU (2006) Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in different trees of madhupur forest, Bangladesh. *Journal of Forestry Research* 17: 201-205.

- Dirzo R, García MC (1992) Rates of deforestation in Los Tuxtlas a neotropical area in south east Mexico. *Conservation Biology* 6: 84-90.
- Dirzo R, Miranda A (1991) El límite boreal de la selva tropical húmeda en el continente americano: contracción de la vegetación y solución de una controversia. *Interciencia* 16: 240-247.
- Fischer CR, Janos DP, Perry DA, Linderman RG, Sollins, P (1994) Mycorrhiza inoculums potentials in tropical secondary succession. *Biotropica* 26: 369-377.
- Franco-Ramírez A, Ferrera-Cerrato R, Varela-Fregoso L, Pérez-Moreno J, Alarcón A (2007) Arbuscular mycorrhizal fungi in chronically petroleum contaminated soils in Mexico and the effects of petroleum hydrocarbons on spore germination. *Journal of Basic Microbiology* 47: 378-383.
- Gavito ME, Pérez-Castillo D, González-Monterrubio CF, Vieyra-Hernández T, Martínez-Trujillo M (2008) High compatibility between arbuscular mycorrhizal fungal communities and seedlings of different land use types in a tropical dry ecosystem. *Mycorrhiza* 19: 47-60.
- Gerdemann, JW y Nicolson TH (1963) Spores of mycorrhizal *Endogone* species extrated from soil by wet sieving and decanting. *Transations of the British Mycological Society* 46: 235-244.
- Guadarrama P, Álvarez-Sánchez FJ (1999) Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different environments in a tropical rain forest, Veracruz, Mexico. *Mycorrhiza* 8: 267-270.
- Guadarrama-Chávez P, Camargo-Ricalde SL, Hernández-Cuevas L y Castillo-Argüero S. (2007) Los hongos micorrizógenos arbusculares de la región de Nizanda, Oaxaca, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 81: 131-137.
- Hart MM y Reader RJ (2004) Do arbuscular mycorrhizal fungi recover from soil disturbance differently? *Tropical Ecology* 45: 97-111.
- Heijden MGA van der, Klironomos JN, Ursic M, Moutoglis P, Streitwolf-Engel R, Boller T, Wiemken A, Sanders IR (1998) Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity *Nature* 396: 69-72.
- Herrera RA, Ferrer RL (1980) Vesicular-arbuscular Mycorrhiza in Cuba. En: P. Mikola (ed.). *Tropical Mycorrhizae Research*. Clarendon Press. Oxford, England. pp. 156-162.

- Husband R, Herre EA, Young JPW (2002) Temporal variation in arbuscular mycorrhizal communities colonising seedlings in a tropical forest. *Microbial Ecology* 42: 131-136.
- Janos DP (1980a) Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica* 12: 56-64.
- Janos DP (1980b) Vesicular arbuscular mycorrhizae affect lowland tropical rain forest plant growth. *Ecology* 61: 151-162.
- Janos DP (1996) Mycorrhizas, succession and the rehabilitation of deforested lands in the humid tropics. En: Frankland JC, Magan N, Gadd GM (Eds.) *Fungi and Environmental Change*. Cambridge University Press. Cambridge, England. pp. 129-162.
- Kiers ET, Lovelock CE, Herre EA (2000) Differential effects of tropical arbuscular mycorrhizal fungal inocula on root colonization and tree seedling grow: implications for tropical forest diversity. *Ecology Letters* 3: 106-113.
- Lamb FB (1966) Mahogany of tropical America: Its ecology and management. University of Michigan Press, Ann Arbor, MI.
- Leal PL, Stürmer SL, Siqueira JO (2009) Occurrence and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in trap cultures from soils under different land use systems in the Amazon, Brazil. *Brazilian Journal of Microbiology* 40: 111-121.
- Le Tacon F, Garbaye J, Carr G (1998) The use of micorrizas in temperate and tropical forest. *Symbiosis* 3: 179-206.
- Lovelock CE, Andersen K, Morton JM (2003) Host tree and environmental control on arbuscular mycorrhizal spore communities in tropical forests. *Oecologia* 135: 268-279.
- Lovelock CE, Ewel JJ (2005) Links between tree species, symbiotic fungal diversity and ecosystem functioning in simplified tropical ecosystems. *New Phytologist* 167: 219-228.
- Lovera M, Cuenca G (2007) Diversidad de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) y potencial micorrízico del suelo de una sabana natural y una sabana perturbada de la gran sabana, Venezuela. *Interciencia* 32: 108-114.
- Mangan AS, Eom A-H, Adler GH, Yavitt JB, Herre EA (2004) Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi across a fragmented forest in Panama: insular spore communities differ from mainland communities. *Oecologia* 141: 687-700.

- Mayhew JE, Newton AC (1998) *The Silviculture of Mahogany*. CABI Publishing, 226 pp.
- Mexal J (1996) Forest Nursery Activities in Mexico. En: Landis, T.D. South, D.B. (tec. coords.). *National Proceedings. Forest and Conservation Nursery Associations*. Gen. Tec. Rep. PNW-GTR-389. Portland, Oregon. USDA FS, pp. 228-232.
- Mridha MAU, PP Dhar (2007) Biodiversity of arbuscular mycorrhizal colonization and spore population in different agroforestry trees and crop species growing in Dinajpur, Bangladesh. *Journal of Forestry Research* 18: 91-96.
- Navarro C y Hernandez G (2004) Progeny test analysis and population differentiation of Mesoamerican Mahogany (*Swietenia macrophylla*). *Agronomía Costarricense* 28: 37-51.
- Negreros-Castillo P y Hall RB (1996) First-year results of partial overstory removal and direct seeding of mahogany (*Swietenia macrophylla*) in Quintana Roo, Mexico. *Journal of Sustainable Forestry* 3: 65-76.
- Negreros-Castillo P (1997) Evaluación de la sustentabilidad del manejo forestal de la organización de ejidos forestales productores de la Zona Maya Quintana Roo. *Reporte a la Fundación Rockefeller*. México, D.F., 64 pp.
- Noldt G, Bauch J (2001) Colonization of fine roots of mahogany (*Swietenia macrophylla* King) by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi under plantation conditions in Central Amazon. *Journal of Applied Botany* 75: 168-172.
- OIMT (2004) Racionalizando el comercio de caoba. Informe del taller sobre el desarrollo de capacidad para la aplicación del listado de la caoba en el Apéndice II de la CITES. Organización Internacional de las Maderas Tropicales. *Serie Técnica*. Núm. 22. 56 pp.
- Pérez-Rojas A, Torres-Orozco BR, Morales-Gutiérrez E y Pérez-Méndez E (2000) Textura, composición y contenido de materia orgánica de los sedimentos de un lago tropical de México. *Hidrobiológica* 10: 41-50.
- Pouyu-Rojas E, Siqueira JO, Donizetti JGS (2006) Symbiotic compatibility of arbuscular mycorrhizal fungi with tropical tree species. *Revista Brasileira Ciência do Solo* 30: 413-424.
- Phillips JM y DS Hayman (1970) Improved procedures for clearing and staining parasitic and vesicular arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British Mycological Society* 55: 158-161.

- Picone C (2000) Diversity and abundance of arbuscular–mycorrhizal fungal spores in tropical forest and pasture. *Biotropica* 32: 734-747.
- Ramírez-Gerardo M, Álvarez-Sánchez J, Guadarrama-Chávez P, Sánchez-Gallen I (1997) Estudio de hongos micorrizógenos arbusculares bajo arboles remanentes en un pastizal tropical. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 61: 15-20.
- Ramos-Zapata JA, Orellana R, Allen EB (2006) Mycorrhizal dynamics and dependence of *Desmoncus orthacanthos* Martius (Arecaceae), a native palm of the Yucatán península, México. *Interciencia* 31: 364-370.
- Sanders IR (2002) Ecology and evolution of multigenomic arbuscular mycorrhizal fungi. *The American Naturalist* 160: 128-141.
- Schenk, N.C. and Y. Pérez (1990) *Manual for the Identification of VA Mycorrhizal Fungi*. Synergistic Publications. Gainesville, Florida, USA. 250 pp.
- Shi ZY, Chen YL, Feng G, Liu RJ, Christie P, Li XL (2006) Arbuscular mycorrhizal fungi associated with the Meliaceae on Hainan island, China. *Mycorrhiza* 16: 81-87.
- Siqueira JO, Saggin-Júnior OJ (2001) Dependency on arbuscular mycorrhizal fungi and responsiveness of some Brazilian native woody species. *Mycorrhiza* 11: 245-255.
- Smith SE y Read DJ (2008) *Mycorrhizal Symbiosis*. 3a. ed. Academic Press, Cambridge, UK.
- Snook L (1996) Catastrophic disturbance, logging and the ecology of (*Swietenia macrophylla* King): grounds for listing a major tropical timber species in CITES. *Botanical Journal of the Linnean Society* 122: 35-46.
- Stürmer SL (2004) Effect of different fungal isolates from the same mycorrhizal community on plant growth and phosphorus uptake in soybean and red clover. *Revista Brasileira Ciência do Solo* 28: 611-622.
- Tapia-Goné J, Ferrera-Cerrato R, Varela-Fregoso L, Rodríguez OJC, Lara JM, Soria JCC, Cuellar HT, Tiscareño MAI, Cisneros RA (2008) Caracterización e identificación morfológica de hongos formadores de micorriza arbuscular, en cinco suelos salinos del estado de San Luis Potosí, México. *Revista Mexicana de Micología* 26: 1-7.
- Varela L y Trejo D (2001) Los hongos micorrizógenos arbusculares como componentes de la biodiversidad del suelo en México. *Acta Zoológica Mexicana* 1: 39-51.

- Varela L, D Trejo, Álvarez-Sánchez FJ, Barois I, Amora-Lazcano E, Guadarrama P, Lara L, Olivera D, Sánchez-Gallén I, Sangabriel W, Zulueta R (2009) *Land use and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in Mexican tropical ecosystems: preliminary results*. En: Barois I, Huising EJ, Okoth P, Trejo D, De Los Santos M (2009) *Below-Ground Biodiversity in Sierra Santa Marta, Los Tuxtlas, Veracruz, México*. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Ver. México. 262 p.
- Vargas R, Hasselquist N, Allen EB, Allen MF (2010) Effects of a hurricane disturbance on aboveground forest structure, arbuscular mycorrhizae and belowground carbon in a restored tropical forest. *Ecosystems* 13: 118-128.
- Vandenkoornhuysen P, Baldauf SL, Leyva C, Straczek J, Peter J, Young W (2002) Extensive fungal diversity in plants roots. *Science* 295: 2051-2051.
- Violi HA, Barrientos-Priego AF, Wright SF, Escamilla-Prado E, Morton JB, Menge JA, Lovatt CJ (2008) Disturbance changes arbuscular mycorrhizal fungal phenology and soil glomalin concentrations but not fungal spore composition in montane rainforests in Veracruz and Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* 254: 276-290.
- Walker C., Vestberg M., Demircik F, Stockinger H, Saito M, Sawaki H, Nishimura I, A. Schüßler A. (2007) Molecular phylogeny and new taxa in the Archaeosporales (Glomeromycota): *Ambispora fennica* gen. sp. nov., Ambisporaceae fam. nov., and emendation of *Archaeospora* and Archaeosporaceae. *Mycological Research* 111: 137-153.
- Walker C (2007) *Ambispora* and Ambisporaceae resurrected. *Mycological Research* 112: 297-298.
- Zhao ZW, Xia YM, Qin XZ, Li XW, Cheng LZ, Sha T, Wang GH (2001) Arbuscular mycorrhizal status of plants and the spore density of arbuscular mycorrhizal fungi in the tropical rain forest of Xishuangbanna, southwest China. *Mycorrhiza* 11: 159-162.

### **CAPITULO III. INTERACCIÓN DE LA LUZ, DEFOLIACIÓN E INÓCULO MICORRIZICO, EN EL DESARROLLO Y COLONIZACIÓN DE PLÁNTULAS DE CAOBA (*Swietenia macrophylla* King), EN ETAPA DE VIVERO.**

#### **3.1 Resumen**

La plantas caoba (*Swietenia macrophylla*) presentan una evidente colonización de vesículas y arbusculos de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) en las raíces secundarias en sus diferentes tipos de hábitats se desconoce su efecto en el crecimiento de *S. macrophylla*. Al mismo tiempo existen factores como la defoliación y la disponibilidad de luz que intervienen en el funcionamiento de las comunidades de microorganismos rizosféricos en ecosistemas tropicales, los cuales han sido escasamente estudiados. El objetivo de esta investigación fue determinar el crecimiento de plántulas de caoba en función de los factores, luz, defoliación e inoculación micorrízica en condiciones de vivero. Los niveles correspondientes a cada factor fueron: luz (100% y 50%), defoliación (sin y 50%) e inóculo micorrízico (*G. intraradices* e inóculo nativo y sin inóculo). Se evaluaron 12 tratamientos en un diseño de parcelas sub-subdivididas donde la parcela grande correspondió a la luz, la mediana a la defoliación y la chica al inóculo. Las variables evaluadas fueron altura, diámetro basal, área foliar y biomasa (para medir crecimiento), contenido de nitrógeno y fósforo en la biomasa de la raíz y parte aérea y de colonización (arbusculos, vesículas y total). El efecto del inóculo varió en función de los niveles de defoliación y de la intensidad de luz; *G. intraradices* tuvo un efecto positivo en todas las variables de crecimiento. La interacción entre los factores de estudio afectó significativamente ( $P < 0.01$ ) el contenido de fósforo y nitrógeno en la planta, excepto el fósforo en la biomasa de la parte aérea. El inóculo micorrízico y la combinación luz e inóculo fueron altamente significativos en las variables número de esporas, colonización total y % de vesículas y arbusculos. La colonización total registró una tendencia similar para los dos tipos de inóculo en tres de las cuatro combinaciones de factores; *G. intraradices* presentó los valores más altos de colonización en la combinación 50% de luz y sin defoliación. El mayor número de esporas (132), se obtuvo con la combinación luz al 50% y defoliación utilizando inóculo nativo.

Palabras clave: Crecimiento, meliáceas, árboles tropicales, mutualismo, parasitismo

## **INTERACTION OF LIGHT, DEFOLIATION, AND MYCORRHIZAL INOCULUM ON DEVELOPMENT AND COLONIZATION OF BIG-LEAF MAHOGANY (*Swietenia macrophylla* King) SEEDLINGS IN NURSERIES.**

### **3.2 Abstract**

Although secondary roots of big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla* King) show evident colonization by vesicles and arbuscules of arbuscular micorrhizal fungi (AMF) in all its habitats, the effect of AMF on their growth is still unknown. At the same time other factors, such as defoliation and light availability, involved in the function of rhizospheric microorganism communities in tropical ecosystems have been barely studied. The objective of this study was to determine the effect of light, defoliation and mycorrhizal inoculation on growth of seedlings in nurseries. The levels of each factor were: light (100% and 50%), defoliation (no defoliation and 50%), and micorrhizal inoculum (*G. intraradices*, native inoculums, and without inoculum). Twelve treatments were evaluated in a split-split plot design where light, defoliation, and inoculums corresponded to whole, sub, and sub-sub plots, respectively. Responses evaluated were height, basal diameter, foliar area, and biomass (to calculate growth), nitrogen and phosphorus content of root and aerial biomass, and colonization (arbuscules, vesicles, and total). There were significant two- and three-way interactions ( $P < 0.01$ ) for growth responses. Inoculum effect varied depending on defoliation and light intensity, where *G. intraradices* showed a positive effect on all growth variables. The interaction among factors was highly significant ( $P < 0.01$ ) for phosphorus and nitrogen on plants, but phosphorus on aerial biomass. Mycorrhizal inoculum and combination light-inoculum were highly significant on numbers of spores, total colonization and percentage of vesicles and arbuscules. Total colonization showed a similar trend for the two types of inoculums in three of four interactions of factors; *G. intraradices* showed the highest values of colonization for the interaction 50% light and without defoliation. The interaction of 50% light and defoliation registered the highest number of spores (132) when native inoculum was used.

Key words: Growth, meliaceae, tropical trees, mutualism, parasitism.

### 3.3 Introducción

Se estima que el 95% de los árboles del bosque neotropical presenta asociaciones micorrízicas del tipo arbuscular (Janos, 1980; Le Tacon *et al.*, 1998). Sin embargo, los mecanismos involucrados en estas asociaciones en especies forestales tropicales han sido poco estudiados, especialmente en la familia de las Meliáceas (Shi *et al.*, 2006), donde se encuentran géneros de gran importancia forestal como *Cedrela* y *Swietenia*. Entre éstos géneros, la caoba de hoja ancha (*Swietenia macrophylla* King) es la especie maderable más importante del Neotrópico (Mayhew y Newton, 1998). Dentro de la poca información existente respecto a la simbiosis micorrízica, existen estudios que revelan una evidente colonización de vesículas y arbuscúlos en raíces de plántulas y árboles de caoba en áreas naturales (Herrera y Ferrer, 1980), en plantaciones jóvenes establecidas en la región del amazonas (Nold y Bauch, 2001), en árboles de caoba establecidos en sistemas agroforestales de Bangladesh (Mridha y Dhar, 2007) y en bosques tropicales del sudeste asiático (Dhar y Mridha, 2006; Shi *et al.*, 2006).

Aunque el efecto de la micorrización en caoba, ha sido inexplorado, en general, el principal beneficio para los organismos involucrados en la simbiosis es el intercambio de nutrientes (Siqueira y Saggin-Júnior, 2001; Read y Pérez-Moreno, 2003); los hongos micorrízicos obtienen carbono de las plantas asociadas y a cambio las plantas reciben fósforo y nitrógeno adicional (Pérez-Moreno y Read, 2004). La simbiosis micorrízica puede determinar la biodiversidad de las plantas influyendo en la productividad y variabilidad de los ecosistemas naturales (Heijden *et al.*, 1998b; Hart *et al.*, 2003) mediante la respuesta en el crecimiento y dependencia de las plantas. Esta dependencia puede variar considerablemente de acuerdo a las especies tanto de plantas como de HMA que estén asociados (Heijden *et al.*, 1998a; Kiers *et al.*, 2000; Hart *et al.*, 2003; Klironomos, 2003) puesto que las asociaciones micorrízicas pueden presentar un amplio rango de respuesta entre el mutualismo y parasitismo (Jonhson *et al.*, 1997; Klironomos, 2003). Además, diferentes factores bióticos y abióticos del ambiente como la concentración de nutrientes en el suelo, la disponibilidad de luz y las interacciones con herbívoros (Jonhson *et al.*, 1997; Heijden *et al.*, 1998b; Gange *et al.*, 2002; Urcelay y Díaz, 2003) pueden influenciar la dependencia micorrízica en las plantas y las relaciones costo-beneficio de las simbiosis. Otros factores como la defoliación estacional y el daño por herbívoros están relacionados con el funcionamiento de las comunidades de microorganismos rizosféricos en regiones tropicales. Sin

embargo, se carece de investigación profunda al respecto puesto que los estudios relacionados con esto, se han enfocado principalmente a diferentes especies de pastos en los ecosistemas templados (Allsopp, 1998; Callaway *et al.*, 2001; Saito *et al.*, 2004; Mikola *et al.*, 2005; Kula *et al.*, 2005; Saint-Pierre *et al.*, 2004; Walling y Zabinski, 2006; Wearn y Gange, 2007). La escasa información existente, indica que las plántulas de *S. macrophylla* son muy susceptibles al ataque de herbívoros en sus primeras fases de crecimiento en campo; que la defoliación, poca humedad en el suelo y baja disponibilidad de luz pueden retardar drásticamente el crecimiento de las plantas y aumentar considerablemente los porcentajes de mortalidad en campo (Gerhardt, 1998; Norghauer *et al.*, 2008). La disponibilidad de luz es un factor que influye en el funcionamiento de la simbiosis micorrízica y la asignación de biomasa de plántulas de árboles tropicales (Gehring, 2003; Gamage *et al.*, 2004; Shukla *et al.*, 2008); entre estos, La caoba es altamente demandante de luz para la producción de biomasa (Mayhew y Newton, 1998). Por lo tanto, la regeneración natural de la caoba está asociada a sitios con grandes perturbaciones producto de incendios o huracanes (Snook, 1996). Considerando la información anterior, se plantea que existe una interacción entre los factores mencionados con el crecimiento y la colonización micorrízica de plántulas de caoba. Así, el objetivo de esta investigación fue determinar el crecimiento de plántulas de caoba en función de los factores, luz, defoliación e inoculación micorrízica en condiciones de vivero.

### **3.4 Materiales y métodos**

#### **3.4.1 Colecta de semillas**

Se colectaron frutos (cápsulas) de árboles establecidos en una área natural de la localidad de Maxacapan, ubicada dentro de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, Veracruz, México., las capsulas se expusieron a la luz solar durante un día para su dehiscencia y extracción de las semillas. Posteriormente, las semillas se desinfectaron superficialmente con una tela impregnada con Hipoclorito de sodio al 10% y se sembraron en un sustrato compuesto por peat-moss, agrolita y vermiculita, previamente esterilizado a 100° C durante ocho horas. Después de 25 días las plántulas obtenidas se trasplantaron en bolsas de polietileno de 13 x 25 cm, conteniendo 75% de suelo franco arenoso y 25% de peat-moss, agrolita y vermiculita

previamente esterilizados a 100° C. A estas plántulas se les aplicaron los tratamientos mencionados en el Cuadro 11.

### 3.4.2 Factores y tratamientos

Para esta investigación se evaluaron los factores luz, defoliación e inóculo de Hongos Micorrízicos Arbusculares (HMA). Para el factor luz se evaluaron dos niveles, luz al 50% (o sombra al 50%) y sin luz. El nivel de sombreado se estableció mediante el uso de una malla plástica con una densidad de abertura del 50%. La malla se colocó a una altura de 1.5 m a partir de la parte superior de los bancales disponibles en el vivero y también en las partes laterales, quedando una especie de cubo de 3.4 m<sup>3</sup>.

Para el factor defoliación se utilizaron dos niveles, defoliación al 50% y sin defoliación. Para determinar el 50% de defoliación, primero se calculó el área foliar promedio de las plantas, mediante el uso de cuadrículas de 1 cm<sup>2</sup>. Para ello, las hojas (sin cortarlas) de cada planta se colocaron sobre la cuadrícula; con base en esto, posteriormente se cuantificó la biomasa a cosecha (número de hojas cortadas). La defoliación se efectuó solamente al inicio del experimento y consistió en cortar la hoja sin el peciolo, quedando este adherido a la rama o tallo principal.

Para la inoculación se evaluaron inóculos de *Glomus intraradices* proporcionado por el departamento de Microbiología del Programa de Edafología del Colegio de Postgraduados e inóculo compuesto con HMA nativos como *Glomus* sp., *Glomus aff fasciculatum* (Thaxt.) Gerd. & Trappe, *Acaulospora scrubiculata* Trappe, *Acaulospora* sp.1, *Acaulospora* sp.2, *Acaulospora* sp.3, *Ambispora gedermanii* y *Gigaspora* sp., previamente aislados de suelo rizosférico de árboles de caoba establecidos en un fragmento de bosque tropical perennifolio de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México.

Al momento del trasplante, las plántulas se inocularon aplicando 20 gr de cada inóculo de acuerdo al tratamiento (Cuadro 11). También se consideraron plántulas sin inocular. Inmediatamente a la inoculación, las plantas se establecieron en el vivero de acuerdo a los factores mencionados. El experimento se llevó a cabo en el vivero forestal de la Universidad

Veracruzana de Xalapa, Veracruz, México. Todas las plántulas se mantuvieron en condiciones uniformes de humedad relativa, densidad, temperatura y riego. Igualmente, éstas no se fertilizaron durante todo el transcurso del experimento. La combinación de los factores con cada uno de sus niveles resultó en un total de 12 tratamientos (Cuadro 1) con arreglo factorial (2x2x3).

Cuadro 11. Composición de los tratamientos utilizados en el desarrollo del experimento en vivero.

<b>T</b>	<b>Luz</b>	<b>Defoliación</b>	<b>HMA*</b>
1	50%	0%	Gi
2	50%	0%	In
3	50%	0%	Sin
4	50%	50%	Gi
5	50%	50%	In
6	50%	50%	Sin
7	100%	0%	Gi
8	100%	0%	In
9	100%	0%	Sin
10	100%	50%	Gi
11	100%	50%	In
12	100%	50%	Sin

\*Gi= *Glomus intraradices* In= Inoculo nativo Sin= Sin inoculación

### 3.4.3 Variables bajo estudio

Las variables de crecimiento como altura total, diámetro basal, longitud de la raíz, área foliar y peso seco se evaluaron a los 130 días. Posteriormente se determinó el contenido de nitrógeno y fósforo en el tejido vegetal de la biomasa de raíz y la biomasa aérea (hojas y tallo) de las plantas. También se determinaron los porcentajes de colonización de vesículas, arbusculos y total en cada planta mediante la técnica de clareo y tinción de Phillips y Hayman (1970). Finalmente se evaluó el número de esporas de HMA en 100 g de suelo rizosférico, siguiendo la técnica de Gerdeman y Nicolson (1963).

### 3.4.4 Diseño experimental y análisis estadístico

El experimento consistió en un diseño aleatorizado, con arreglo de los 12 tratamientos en parcelas sub-subdivididas, donde los factores luz, defoliación e inóculo correspondieron a las

parcelas grande, mediana y chica, respectivamente. Para cada tratamiento o subparcela se establecieron ocho individuos, evaluando 48 plantas por tratamiento en dos bloques (experimentos). Los análisis estadísticos, se realizaron con el procedimiento ANOVA del SAS (*Statistical Analysis Systems*) (SAS, Institute, 2009).

### **3.5 Resultados**

#### **3.5.1 Variables de crecimiento**

Los factores en estudio presentaron interacciones estadísticamente significativas en las variables de crecimiento de *S. macrophylla* (Cuadro 12). La defoliación tuvo efecto significativo ( $P < 0.01$ ) en la altura, área foliar y peso seco total. El efecto de la micorrización solo fue significativo ( $P < 0.01$ ) en el área foliar y la longitud de la raíz. La interacción entre la luz x defoliación también afectó significativamente ( $P < 0.01$ ) el área foliar y el peso seco total. La interacción de la luz y micorrización fue significativa en la altura y la longitud de la raíz ( $P < 0.01$ ). La interacción de la defoliación y la micorrización fue altamente significativa en todas las variables de crecimiento ( $P < 0.01$ ), mientras que la triple interacción fue significativa en la altura ( $P < 0.01$ ) y el peso seco total ( $P < 0.01$ ).

La respuesta en el crecimiento de las plántulas inoculadas con HMA varió de negativa a positivo. La Figura 7 muestra que *G. intraradices* tuvo un efecto positivo en todas las variables de crecimiento bajo condiciones de defoliación y 100% de luz. El inóculo nativo tuvo el mismo efecto solo que en la combinación de sin defoliación y luz al 50%, excepto para la variable longitud de raíz que fue mayor en presencia de *G. intraradices*. En general, la combinación defoliación y 50% de luz presentó los promedios más bajos en las variables de crecimiento, sobresaliendo el efecto del inóculo nativo.

Cuadro 12. Análisis de varianza realizado en las variables de crecimiento de *S. macrophylla* en relación al efecto de la luz, defoliación y micorrización establecidos en condiciones de vivero.

FV	g/l	CM <sub>ALT</sub>	CM <sub>DIAB</sub>	CM <sub>LRAIZ</sub>	CM <sub>AF</sub>	CM <sub>PST</sub>
<b>Modelo</b>	15	32.7 <sup>**</sup>	0.009 <sup>**</sup>	17.9 <sup>**</sup>	10059 <sup>**</sup>	5.53 <sup>**</sup>
<b>Error</b>	32	2.2	0.001	2.3	1091	0.19
<b>Exp</b>	1	1.8 <sup>ns</sup>	0.004 <sup>ns</sup>	1.0 <sup>ns</sup>	192 <sup>ns</sup>	0.04 <sup>ns</sup>
<b>Luz<sup>§</sup></b>	1	0.5 <sup>ns</sup>	0.015 <sup>ns</sup>	59.4 <sup>ns</sup>	2425 <sup>ns</sup>	12.82 <sup>*</sup>
<b>Luz (Exp)</b>	1	3.5 <sup>ns</sup>	0.001 <sup>ns</sup>	4.08 <sup>ns</sup>	885 <sup>ns</sup>	0.013 <sup>ns</sup>
<b>Def<sup>†</sup></b>	1	187.6 <sup>**</sup>	0.023 <sup>ns</sup>	54.6 <sup>*</sup>	47441 <sup>**</sup>	15.99 <sup>**</sup>
<b>Luz x Def<sup>†</sup></b>	1	92.9 <sup>*</sup>	0.015 <sup>ns</sup>	6.6 <sup>ns</sup>	15016 <sup>**</sup>	11.09 <sup>**</sup>
<b>Luz x Def (Exp)</b>	2	1.4 <sup>ns</sup>	0.003 <sup>ns</sup>	1.2 <sup>ns</sup>	46 <sup>ns</sup>	0.02 <sup>ns</sup>
<b>Inóc</b>	2	9.8 <sup>*</sup>	0.006 <sup>*</sup>	23.5 <sup>**</sup>	7537 <sup>**</sup>	0.98 <sup>*</sup>
<b>Luz x Inóc</b>	2	19.4 <sup>**</sup>	0.003 <sup>ns</sup>	14.4 <sup>**</sup>	3627 <sup>*</sup>	0.92 <sup>*</sup>
<b>Def x Inóc</b>	2	49.8 <sup>**</sup>	0.020 <sup>**</sup>	26.4 <sup>**</sup>	28681 <sup>**</sup>	17.10 <sup>**</sup>
<b>Luz x Def x Inoc</b>	2	21.4 <sup>**</sup>	0.005 <sup>*</sup>	6.1 <sup>ns</sup>	2572 <sup>ns</sup>	2.45 <sup>**</sup>

Abreviaciones: Exp= Experimento, Def= Defoliación, Inoc= Inóculo, CM= Cuadrado de la media, ALT= Altura; DIAB= Diámetro Basal, LRAIZ= Longitud Raíz, AF= Área Foliar, PST= Peso seco Total.

<sup>\*\*</sup>=Significativo (p<0.01), <sup>\*</sup>=Significativo (p<0.05), <sup>ns</sup>= No significativo (p> 0.05).

<sup>§</sup>Efecto probado utilizando el efecto de Luz (Exp) como término de error.

<sup>†</sup>Efectos probados utilizando el efecto de Luz x Def (Exp) como término de error

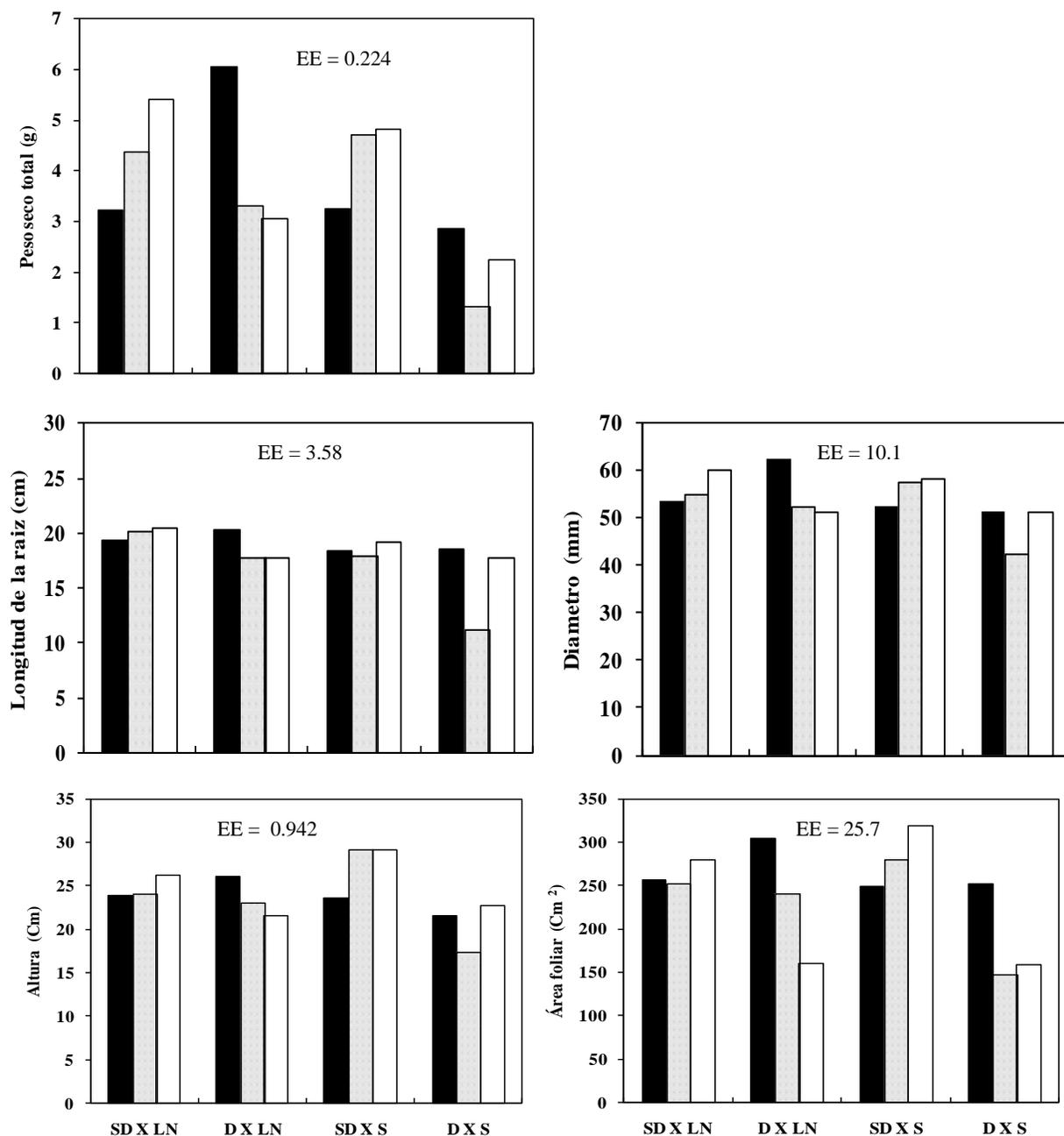


Figura 7. Respuesta de la inoculación micorrízica para las variables de crecimiento de plántulas de *Swietenia macrophylla*, en función de la interacción de luz y defoliación. LN=100% de luz, S=50% de luz, SD=Sin defoliación, D=50% de defoliación. Barras negras, intermedias y blancas corresponden a *G. intraradices*, HMA nativos y sin inoculación, respectivamente.

### 3.5.2 Contenido de nutrientes nitrógeno y fósforo

La interacción entre los factores de estudio afectó significativamente ( $P < 0.01$ ) el contenido de fósforo y nitrógeno en la planta, excepto el fósforo en la biomasa de la parte aérea. (Cuadro 13).

La interacción micorriza x defoliación presentó un efecto altamente significativo ( $P<0.01$ ) en todas las variables nutrimentales. El efecto de la luz no presentó efectos significativos en el contenido de nutrientes en cada una de las partes consideradas; sin embargo, al interactuar con el inóculo se observaron efectos significativos en el contenido de nitrógeno y fósforo en la biomasa de raíz. La combinación de luz y defoliación fue altamente significativo en la concentración de nitrógeno en la raíz, fósforo en la biomasa de raíz y aérea, y significativo en el contenido de nitrógeno en la raíz. La defoliación fue altamente significativa en el contenido de nitrógeno en la raíz ( $P<0.01$ ,  $F = 11.14$ ) y en el contenido de fósforo y nitrógeno en la biomasa aérea. Las concentraciones de nitrógeno y fósforo en la biomasa de raíz y parte aérea se observan en las Figuras 2 y 3 respectivamente. La inoculación tuvo mayor efecto en la concentración de nitrógeno en la raíz y parte aérea para la combinación defoliación y 100% de luz, siendo las plantas inoculadas con *G. intraradices* las que presentaron la mayor concentración del nutriente seguidas de aquellas inoculadas con HMA nativos y sin inocular (Figura 8). Las plantas inoculadas con *G. intraradices* mostraron la concentración más alta de fósforo en la raíz con la interacción 100% de luz y defoliación (Figura 9A). La combinación defoliación y 50% de luz presentó los valores más bajos de nitrógeno y fósforo en ambas partes de la planta para los dos nutrientes.

Cuadro 13. Análisis de varianza para las variables concentración de nitrógeno y fósforo en la biomasa de raíz y la biomasa aérea de plantas de *S. macrophylla* en relación al efecto de la luz, defoliación e inóculo micorrízico.

FV	g/l	CM <sub>NBR</sub>	CM <sub>NBA</sub>	CM <sub>NT</sub>	CM <sub>PBR</sub>	CM <sub>PBA</sub>	CM <sub>PT</sub>
<b>Modelo</b>	15	0.2154 <sup>**</sup>	0.7928 <sup>**</sup>	1.6419 <sup>**</sup>	0.0574 <sup>**</sup>	0.0207 <sup>**</sup>	0.1121 <sup>**</sup>
<b>Error</b>	32	0.0163	0.0533	0.0798	0.0025	0.0015	0.0086
<b>Exp</b>	1	0.0212 <sup>ns</sup>	0.0061	0.0045 <sup>ns</sup>	0.0014 <sup>ns</sup>	0.00001 <sup>ns</sup>	0.0026 <sup>ns</sup>
<b>Luz<sup>§</sup></b>	1	0.6969 <sup>ns</sup>	2.3142 <sup>ns</sup>	5.5509 <sup>*</sup>	0.0607 <sup>ns</sup>	0.0496 <sup>ns</sup>	0.0827 <sup>ns</sup>
<b>Luz(Exp)</b>	1	0.0214 <sup>ns</sup>	0.0540 <sup>ns</sup>	0.0074 <sup>ns</sup>	0.0014 <sup>ns</sup>	0.0017 <sup>ns</sup>	0.0366 <sup>*</sup>
<b>Def<sup>†</sup></b>	1	0.1816 <sup>**</sup>	3.3577 <sup>**</sup>	5.1013 <sup>**</sup>	0.0009 <sup>ns</sup>	0.1019 <sup>**</sup>	0.0264 <sup>ns</sup>
<b>Luz x Def<sup>†</sup></b>	1	0.3617 <sup>**</sup>	0.8628 <sup>*</sup>	2.3418 <sup>**</sup>	0.1325 <sup>**</sup>	0.0504 <sup>**</sup>	0.3274 <sup>ns</sup>
<b>Luz x Def (Exp)</b>	2	0.0008 <sup>ns</sup>	0.0126 <sup>ns</sup>	0.0171 <sup>ns</sup>	0.0012 <sup>ns</sup>	0.0004 <sup>ns</sup>	0.0252 <sup>ns</sup>
<b>Inóc</b>	2	0.1648 <sup>**</sup>	0.6188 <sup>**</sup>	1.1418 <sup>**</sup>	0.0542 <sup>**</sup>	0.0057 <sup>*</sup>	0.0590 <sup>**</sup>
<b>Luz x Inóc</b>	2	0.1739 <sup>**</sup>	0.0854 <sup>ns</sup>	0.3718 <sup>*</sup>	0.0646 <sup>**</sup>	0.0027 <sup>ns</sup>	0.1912 <sup>**</sup>
<b>Def x Inóc</b>	2	0.4650 <sup>**</sup>	1.1736 <sup>**</sup>	3.1042 <sup>**</sup>	0.1471 <sup>**</sup>	0.0424 <sup>**</sup>	0.2406 <sup>**</sup>
<b>Luz x Def x Inóc</b>	2	0.1692 <sup>**</sup>	0.7581 <sup>**</sup>	1.1761 <sup>**</sup>	0.0650 <sup>**</sup>	0.0023 <sup>ns</sup>	0.0871 <sup>**</sup>

Abreviaciones: Exp=Experimento, Def= Defoliación, Inóc=Inóculo, CM= Cuadrado de la media, NBR= Contenido de Nitrógeno en la biomasa de la raíz; NBA= Contenido de nitrógeno en biomasa aérea; NT= Nitrógeno total; PBR= Contenido de Fósforo en la biomasa de la raíz, PBA= Contenido de fósforo en biomasa aérea; PT= Fosforo total.

<sup>\*\*</sup>=Significativo ( $p<0.01$ ), <sup>\*</sup>=Significativo ( $p<0.05$ ), <sup>ns</sup>= No significativo ( $p>0.05$ ).

<sup>§</sup>Efecto probado utilizando el efecto de Luz (Exp) como término de error. <sup>†</sup>Efectos probados utilizando el efecto de Luz x Def (Exp) como término de error.

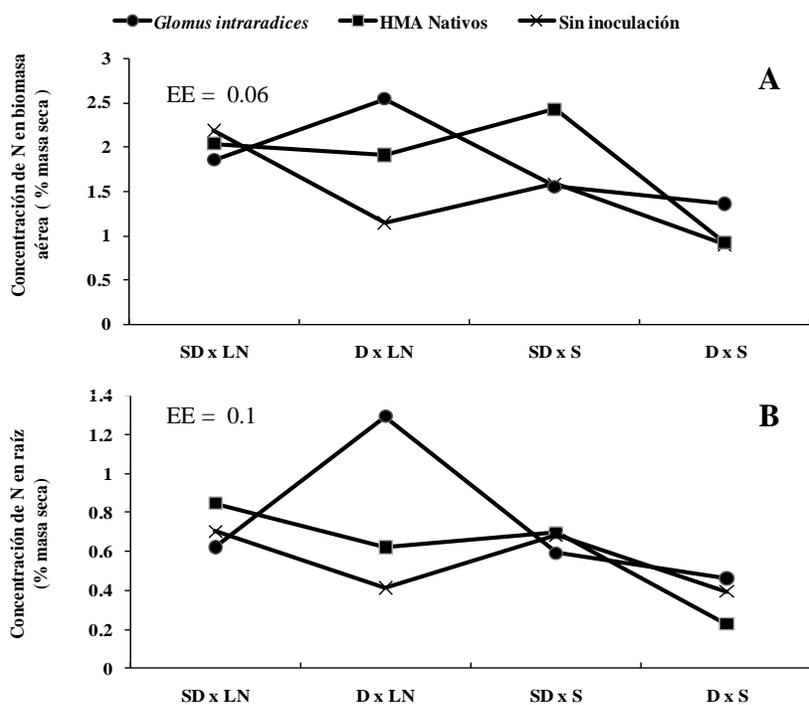


Figura 8. Respuesta de la inoculación micorrízica para la concentración de nitrógeno (N) en la biomasa aérea (A) y la biomasa de raíz (B) de plántulas de *S. macrophylla* en función de la interacción de luz y defoliación. LN=100% de luz, S=50% de luz, SD=Sin defoliación, D=50% de defoliación

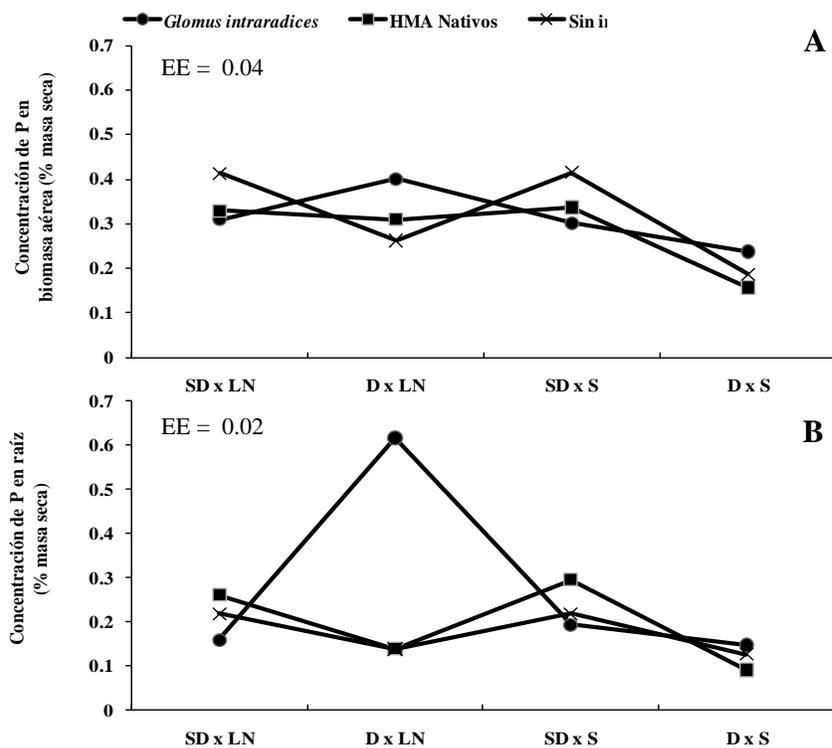


Figura 9. Respuesta de la inoculación micorrízica para la concentración de fósforo (P) en la biomasa aérea (A) y la biomasa de raíz (B) de plántulas de *S. macrophylla* en función de la interacción de luz y defoliación. LN=100% de luz, S=50% de luz, SD=Sin defoliación, D=50% de defoliación

### 3.5.3 Colonización micorrízica

El efecto de los factores luz, defoliación e inóculo micorrízico en las variables de colonización y número de esporas se presenta en el Cuadro 14. El efecto del factor luz fue solamente significativo ( $p < 0.05$ ) para la colonización total. El inóculo micorrízico y la combinación luz e inóculo presentaron un efecto altamente significativo en todas las variables. La defoliación y la interacción defoliación x inóculo micorrízico fueron significativas ( $p < 0.05$  y  $p < 0.01$ ) para estas variables, excepto para el porcentaje de arbusculos.

La colonización total registró una tendencia similar para los dos tipos de inóculo en tres de las cuatro combinaciones indicadas en la Figura 10. *G. intraradices* presentó los valores más altos de colonización en la combinación 50% de luz y sin defoliación; en contraste, en la combinación 100% de luz y 50% de defoliación, presentó los valores más bajos.

Cuadro 14. Análisis de varianza para las variables de colonización micorrízica en plantas de *S. macrophylla* en relación al efecto de la luz, defoliación e inóculo micorrizico.

FV	g/l	CM <sub>NESP</sub>	CM <sub>PCT</sub>	CM <sub>PCV</sub>	CM <sub>PCA</sub>
Modelo	15	6574.7**	1293	342.8**	46.6
Error	32	57.1	33.9	5.7	1.92
Exp	1	31.7 <sup>ns</sup>	23.8 <sup>ns</sup>	0.92 <sup>ns</sup>	0.10 <sup>ns</sup>
Luz	1	1210 <sup>ns</sup>	1086 <sup>*E</sup>	22.7 <sup>ns</sup>	106.9 <sup>ns</sup>
Luz (Exp)	1	88.0 <sup>ns</sup>	2.6 <sup>ns</sup>	20.7 <sup>ns</sup>	2.8 <sup>ns</sup>
Def	1	3834*	2117*	425**	1.47 <sup>ns</sup>
Luz x Def	1	31.7 <sup>ns</sup>	42.1 <sup>ns</sup>	44.6 <sup>ns</sup>	36.4*
Luz x Def (Exp)	2	58.7 <sup>ns</sup>	104.9 <sup>ns</sup>	2.7 <sup>ns</sup>	1.16 <sup>ns</sup>
Inóc	2	43550**	6602**	1562**	177.9**
Luz x Inóc	2	420**	614**	152.3**	69.3**
Def x Inóc	2	1577**	704.9**	513**	1.22 <sup>ns</sup>
Luz x Def x Inóc	2	1105**	35.3 <sup>ns</sup>	83.3**	26.3**

Abreviaciones: Exp=Experimento, Def= Defoliación, Inóc=Inóculo, CM= Cuadrado de la media, NESP=Número de esporas en 100 g de suelo; PCT= % Colonización total, PCV= % de vesículas, PCA= % de arbusculos.

\*\* =Significativo (p<0.01), \* =Significativo (p<0.05), NS= No significativo (p> 0.05).

§Efecto probado utilizando el efecto de Luz (Exp) como término de error.

†Efectos probados utilizando el efecto de Luz x Def (Exp) como término de error.

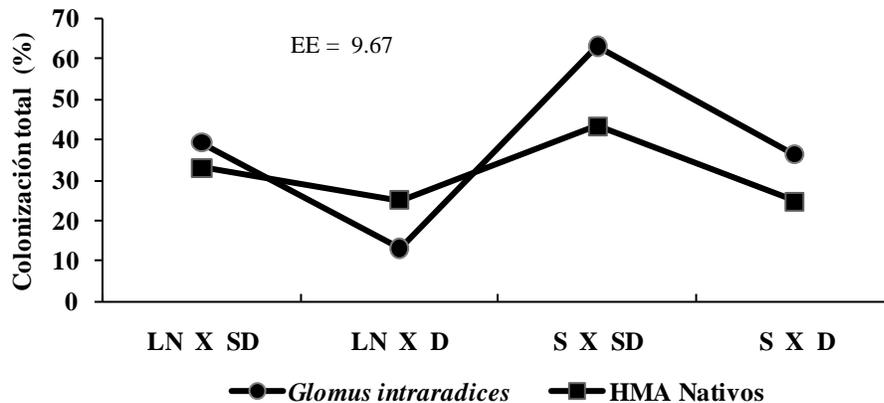


Figura 10. Colonización total en plantas de *S. macrophylla* inoculadas con *G. intraradices* y HMA nativos en función de dos niveles de luz y defoliación. LN=100% de luz, S=50% de luz, SD= Sin defoliación, D=50% de defoliación. EE= Error estándar

Cuadro 15. Porcentajes de colonización micorrízica de vesículas y arbusculos en plántulas de *S. macrophylla*, 130 días después de la inoculación con *G. intraradices* y HMA nativos para la interacción de los factores luz y defoliación.

	LN x SD		LN x D		S x SD y		S x D		EE
	Gi	In	Gi	In	Gi	In	Gi	In	
<b>Vesículas</b>	30.4	8.8	4.2	11.3	27.2	2.07	15.3	1.8	1.83
<b>Arbusculos</b>	1.3	7.07	7.3	3.6	2.2	2.8	10.5	10.02	0.75

Gi=*G. intraradices*, In=HMA nativos, SD=sin defoliación, D=50% de defoliación, LN=100% de luz, S=50% de luz, EE=error estándar.

Los porcentajes más altos de vesículas fueron aquellos de *G. intraradices* en la combinación sin defoliación y 100% de luz y para combinación sin defoliación y 50% de luz (30.4 y 27.2 respectivamente) (Cuadro 15). El inóculo nativo presentó valores más bajos respecto a *G. intraradices* en las combinaciones no defoliación y 100% de luz (8.8) y defoliación y 100% de luz (11.3). Los porcentajes más altos de arbusculos se registraron en la combinación defoliación y sombra para los dos tipos de inóculo, con valores de 10.5 para *G. intraradices* y 10.02 para el inóculo nativos. *G. intraradices* presentó los porcentajes más bajos de arbusculos en condiciones de defoliación y tanto con luz y como en sombra (Cuadro 15).

#### 4.5.4 Número de esporas

Como se indica en el Cuadro 4, los factores en estudio afectaron significativamente el número de esporas en 100 gr de suelo. La cantidad de esporas en 100 g de suelo varió en relación a los factores de estudio (Cuadro 6). El mayor número de esporas (131.7), se obtuvo con la combinación luz al 50% y defoliación utilizando inóculo nativo. En contraste, el menor número de esporas (60.2) se registró para *G. intraradices* en la combinación con luz total y sin defoliación. Las otras dos combinaciones de factores, mostraron valores intermedios.

Cuadro 16. Número de esporas en 100 g de suelo de plantas de *Swietenia macrophylla*, 130 días después de la inoculación con *Glomus intraradices* y HMA nativos para la interacción entre los factores luz y defoliación.

Inóculo	LN x SD	LN x D	S x SD	S x D	EE
<b>Gi</b>	60.2	88.7	84	84.2	5.7
<b>In</b>	78.0	98.25	79.5	131.7	5.7

Gi=*G. intraradices*, In=HMA nativos, SD=sin defoliación, D=50% de defoliación, LN=100% de luz, S=50% de luz, EE=error estándar.

#### 4.6 Discusión

La variación de la dependencia micorrízica de las plántulas de caoba estuvo determinada por los factores en estudio. Esto sugiere que *S. macrophylla* es una especie que presenta poca respuesta a la simbiosis micorrízica en sus primeras fases de crecimiento. Resultados similares se reportan en *Cabrlea canjerana* (Vell.) Mart. (Meliácea), al encontrar un efecto negativo en el crecimiento de las plántulas inoculadas con HMA (Pasqualini *et al.*, 2007; Danieli-Silva *et al.*, 2010). Este efecto de la inoculación se atribuye a que en los trópicos, las especies clímax con semillas grandes y alto contenido de reservas son capaces de sostener el crecimiento inicial de las plántulas, independientemente de la asociación con los HMA y la adición de fertilizantes fosfatados (Siqueira *et al.*, 1998; Zangaro *et al.*, 2000; Pasqualini *et al.*, 2007); en contraste, las especies pioneras de árboles tropicales con semillas pequeñas presentan una mayor dependencia a la asociación micorrízica para sostener su crecimiento y sobrevivencia inicial (Kiers *et al.*, 2000; Flores y Cuenca, 2004). Además las especies tropicales con raíces fibrosas son más susceptibles a la colonización micorrízica y presentan mayor respuesta en el crecimiento ante el efecto de los HMA en comparación a las especies tardías con raíces no ramificadas (Zangaro *et al.*, 2005) como es el caso de la caoba de hoja ancha.

La luz es un factor importante en el establecimiento y crecimiento de caoba (Mayhew y Newton, 1998); no obstante, se cita que *S. macrophylla* en sus primeras etapas de crecimiento (primeros seis meses) no depende de la fotosíntesis como fuente nutrimental, debido a que pueden sobrevivir con las reservas de nutrientes almacenados en su semilla (Morris *et al.*, 2000). Estas reservas, permiten a las plántulas de árboles tropicales ser tolerantes a la sombra teniendo un crecimiento adecuado (Poorter y Rose, 2005); dicho crecimiento puede afectarse debido a la pérdida de tejido fotosintético a causa de la herbivoría (Poorter *et al.*, 2004).

Los HMA pueden tener un efecto negativo en el crecimiento de las plantas asociadas (parasitismo) cuando el balance en el intercambio de nutrientes no es favorable en las plantas asociadas. Diversos factores ambientales como la baja disponibilidad de luz y alto contenido de nutrientes en el suelo (Jonhson, 1997), altos porcentajes de defoliación (Gange *et al.*, 2002; Walling y Zabinski, 2006), la defoliación en combinación con baja disponibilidad de luz (Daft y El-Giahmi, 1978) y el genotipo de los HMA y las plantas asociadas (Klironomos, 2003) pueden

modificar tal efecto. La combinación entre la defoliación y el 50% de luz modifican el funcionamiento de la simbiosis con HMA nativos y ocasiona un efecto negativo en el crecimiento de plántulas de caoba; dicho efecto puede deberse a la reducida disponibilidad de fotosintatos en las plántulas y la demanda de carbono de los HMA nativos. Cuando las plantas tropicales crecen en ambientes con baja disponibilidad de luz, el reemplazo del tejido perdido por la herbivoría representa un alto costo energético por las bajas tasas de fijación de carbono (Poorter *et al.*, 2004). La defoliación puede inhibir los efectos benéficos de la asociación micorrízica (Gange *et al.*, 2002; Gehring y Whitham, 2002; Garrido *et al.*, 2010). Los HMA nativos y *G. intraradices* mostraron un efecto diferencial en el crecimiento de *S. macrophylla* en respuesta a la defoliación y la disponibilidad de luz. Estos resultados son coherentes con aquellos que indican que el efecto de la defoliación en las plantas puede diferir de acuerdo a las especies de HMA asociadas al presentar éstos diferentes demandas de carbono (Saikkonen *et al.*, 1999; Gehring y Whitham, 2002; Saito *et al.*, 2004; Bennett y Bever, 2007). Al respecto, se ha mencionado que los HMA pueden consumir entre el 4% al 20% del carbono fotosintético total de las plantas (Jakobsen y Rosendahl, 1990). El efecto de la inoculación de *G. intraradices* en las plantas sin defoliación fue negativo; sin embargo, las plántulas inoculadas con *G. intraradices* presentaron una compensación de biomasa ante la defoliación y al recibir el 100% de luz. En este caso, los porcentajes de colonización micorrízica fueron bajos, que los beneficios de la simbiosis no son proporcionales a la colonización en la raíz (Bennett y Bever, 2009). El efecto de la defoliación en plantas micorrizadas se ha reportado previamente en especies de pastos (Saint-Pierre *et al.*, 2004; Kula *et al.*, 2005), malezas (Callaway *et al.*, 2001). Por ejemplo, plantas de *Plantago lanceolata* inoculadas con *Archaeospora trappei* no presentaron efectos benéficos ante la ausencia de la defoliación, pero la biomasa de las plantas aumentó al presentarse la defoliación (Bennett y Bever, 2007). Las plántulas inoculadas con *G. intraradices* presentaron buena compensación de crecimiento al presentar mayor contenido de fósforo y nitrógeno. Las plantas no inoculadas presentaron menor contenido de estos nutrientes en su biomasa ante la defoliación.

La defoliación redujo el porcentaje de colonización total con los dos tipos de HMA. El efecto negativo de la defoliación en la colonización micorrízica se ha reportado en herbáceas como *Plantago lanceolata* (Gange *et al.*, 2002), en especies de pastos en ecosistemas templados (Allsopp, 1998; Saito *et al.*, 2004; Ilmarinen *et al.*, 2008) y en plantas como *Medicago truncatula*

(Ijdo *et al.*, 2010). Este efecto negativo puede atribuirse a que la defoliación modifica la capacidad de la planta para fijar y asignar carbono a la raíz, lo cual influye en el funcionamiento de la simbiosis micorrízica (Allsopp, 1998). Los resultados obtenidos son opuestos a los reportados en otros estudios donde el efecto de la defoliación incrementó la colonización micorrízica, al inocular *G. intraradices* en plantas de *P. lanceolata* (Pietikainen *et al.*, 2009), *Pisum sativum* (Techau *et al.*, 2004) y diferentes especies de pastos (Eom *et al.*, 2001; Kula *et al.*, 2005; Wearn y Gange, 2007). Recientemente, se ha reportado que la colonización micorrízica en árboles tropicales aumenta ante la defoliación causada por huracanes (Vargas *et al.*, 2010). Esto se atribuye a la capacidad de los árboles para asignar carbono almacenado en el tallo a las raíces ante la pérdida de tejido fotosintético (Vargas *et al.*, 2009).

En otros estudios la defoliación no afectó significativamente la colonización micorrízica (Busso *et al.*, 2001; Saint-Pierre *et al.*, 2004; Saito *et al.*, 2004; Walling y Zabinski, 2006; Medina-Roldán *et al.*, 2008). La defoliación afectó negativamente la colonización tanto de *G. intraradices* como de los HMA nativos. Se ha reportado que la defoliación no afecta la colonización cuando el inoculo utilizado está compuesto de varias especies de HMA (Bennett y Bever, 2007). Sin embargo, otros estudios presentan evidencias de que las comunidades de HMA presentan un efecto diferencial en la colonización de las raíces ante la defoliación (Saito *et al.*, 2004). Los factores que determinan la respuesta diferencial de las plantas en función de la defoliación y la micorrización en la colonización micorrízica son desconocidos, pero se infiere que están relacionados con las reservas de carbohidratos, la habilidad para la regeneración de tejidos y el balance en la asignación de carbohidratos de las plantas (Saito *et al.*, 2004). En los ecosistemas, varios factores como la disponibilidad de nutrientes en el suelo (Hartley y Amos, 1999; Ilmarinen *et al.*, 2008; Pietikainen *et al.*, 2009), la concentración de propágulos micorrízicos en el suelo (Garrido *et al.*, 2010), el genotipo de las plantas asociadas (De Deyn *et al.*, 2009; Garrido *et al.*, 2010) y la competencia entre plantas y el intercambio de nutrientes a través de las conexiones de hifas entre plantas de diferentes especies (Callaway *et al.*, 2001; Pietikäinen y Kytöviita, 2007), influyen en el funcionamiento de las simbiosis micorrízica ante la defoliación.

El número de esporas en el suelo generalmente disminuye ante la poca disponibilidad de luz (Furlan y Fortin, 1977; Shukla *et al.*, 2008) y la interacción entre defoliación y sombra (Daft y El-Giahmi, 1978). Sin embargo, en este estudio, los resultados fueron variables, aunque en algunos casos resultó lo opuesto al encontrar mayor número de esporas en el tratamiento con 50% de luz y defoliación. Este resultado pudiera ser atribuido al efecto de la defoliación como lo indica Klironomos *et al.* (2004) al tener mayor incremento de esporas de *G. intraradices* debido a la defoliación por efecto frecuente de la herbivoría. En contraste, Ijdo *et al.* (2010) reporta que la defoliación en *Medicago truncatula* decrece la producción de esporas de *G. intraradices*.

En la mayoría de los estudios sobre las interacciones entre la micorriza arbuscular y la intensidad de luz se han empleado inóculos con una especie de HMA. Esto puede ser poco realista, debido a que en los ecosistemas naturales, varias especies de HMA colonizan plántulas de árboles tropicales al mismo tiempo (Husband *et al.*, 2002) y la intensidad de luz puede estimular el desarrollo y el funcionamiento de dicha colonización micorrizica (Furlan y Fortin, 1977). En plántulas de árboles tropicales se ha observado que la colonización total, arbusculos, esporocarpos y el número de esporas suele disminuir ante porcentajes de luz del 25-50% (Gamage *et al.*, 2004; Shukla *et al.*, 2008). Sin embargo, otras evidencias sugieren que la colonización y la respuesta en el crecimiento de las plántulas de árboles tropicales a los HMA puede ser muy variable en relación a la intensidad de luz del ambiente (Gehring, 2003) y a la especie de planta asociada (Bever, 2002; Gehring, 2003). Además los HMA pueden presentar diversas estrategias en la producción de esporas ante situaciones adversas (Ijdo *et al.*, 2010) y estrategias para colonizar las raíces (Hart y Reader, 2002; Klironomos y Hart, 2002).

En la actualidad, la introducción de especies exógenas de HMA en actividades de restauración ecológica aun es controversial por el efecto variable que pueden tener en el funcionamiento de los ecosistemas; por ello se ha recomendado, cuando es factible, el uso de especies nativas de HMA (Schwartz *et al.*, 2006). La comunidad de HMA nativos presentó escasa habilidad en transferir fósforo y promover el crecimiento inicial de las plántulas de caoba en el presente estudio. Algunos estudios reportan que las plantas inoculadas con HMA nativos en vivero presentan mayor incremento en el crecimiento que las inoculadas con especies exógenas (Cuenca *et al.*, 1990). Sin embargo, otros estudios han encontrado resultados opuestos (Klironomos *et al.*,

2003; González y Cuenca, 2008; Yao *et al.*, 2008). Las especies de HMA pueden presentar amplio rango de compatibilidad a la repuesta en el crecimiento cuando se asocian a plántulas de árboles tropicales (Pouyu-Rojas *et al.*, 2006); dicha compatibilidad puede ser muy variable, especialmente cuando se asocian plantas y HMA nativos (Klironomos, 2003). En los ecosistemas tropicales, las etapas sucesionales de las comunidades vegetales determinan la diversidad (Husband *et al.*, 2002) y la composición de las comunidades de HMA (Allen *et al.*, 2003).

La comunidad de HMA nativos inoculada a las plántulas de *S. macrophylla* se aisló de la rizósfera de árboles maduros de caoba. En general, dicho inóculo presentó poca capacidad efectiva para promover el crecimiento de las plantas. Allen *et al.*, (2003) encontró que algunas especies pioneras y tardías de la selva seca estacional presentaron mayor crecimiento en vivero y en las primeras fases en campo con comunidades de HMA pertenecientes a sitios con etapas sucesionales tempranas y el efecto de especies HMA de sitios con árboles maduros presentó resultados positivos a negativos. Sin embargo, en análisis posteriores revelaron que las plantas inoculadas con HMA del bosque maduro presentaron mayor crecimiento y sobrevivencia en campo (Allen *et al.*, 2005).

#### **4.7 Conclusiones**

El crecimiento diferencial en *S. macrophylla* presentado por *Glomus intraradices* y el compuesto de HMA nativos en relación a la defoliación y los porcentajes de luz, indican la alta complejidad de las interacciones entre los microorganismos del suelo ante la influencia de factores como la defoliación y la intensidad de luz, los cuales suelen ser determinantes en el establecimiento de *S. macrophylla*. La defoliación es un factor que juega un papel importante en la producción de biomasa en las plántulas y determinación de la dependencia micorrízica. Por lo tanto, este estudio fue útil para entender las interacciones que determinan el crecimiento de las plántulas de *S. macrophylla* y como algunas prácticas en la producción de esta especie pueden afectar su crecimiento en fase de vivero, pero está limitado para entender los diversos factores que influyen en el crecimiento y establecimiento de las plantas en los ecosistemas. Por lo tanto, son necesarios estudios futuros que identifiquen estructural y funcionalmente a las asociaciones micorrízicas, especialmente en los ecosistemas tropicales donde las investigaciones de las interacciones de la simbiosis micorrízicas en relación a factores ambientales aun son escasas; además de explorar la

respuesta en crecimiento de las plantas y su sobrevivencia durante las etapas posteriores a la fase de vivero.

#### 4.8 Referencias

- Allen BE, Allen MF, Egerton-Warburton L, Corkidi L, Gómez-Pompa A (2003) Impacts of early- and lateral mycorrhizae during restoration in seasonal tropical forest, México. *Ecological Application* 13: 1701-1717.
- Allen MF, Allen EB, Gómez-Pompa A (2005) Effects of mycorrhizae and nontarget organisms on restoration of a seasonal tropical forest in Quintana Roo, Mexico: factors limiting tree establishment. *Restoration Ecology* 13: 325-333.
- Allsopp N (1998) Effect of defoliation on the arbuscular mycorrhizal of three perennial pasture and rangeland grasses. *Plant and Soil* 202: 117-124.
- Bennett AE, Bever JD (2007) Mycorrhizal species differentially alter plant growth and response to herbivory. *Ecology* 88: 210-218.
- Bennett AE y Bever JD (2009) Trade-offs between arbuscular mycorrhizal fungal competitive ability and host growth promotion in *Plantago lanceolata*. *Oecologia* 160: 807-816.
- Bever JD (2002) Host-specificity of AM fungal population growth rates can generate feedback on plant growth. *Plant Soil* 244: 281-290.
- Busso CA, Briske DD, Olalde-Portugal V (2001) Root traits associated with nutrient exploitation following defoliation in three coexisting perennial grasses in a semi-arid savanna. *Oikos* 93: 332-342.
- Callaway RM, Newingham B, Zabinski CA, Mahall BE (2001) Compensatory growth and competitive ability of an invasive weed are enhanced by soil fungi and native neighbours. *Ecology Letters* 4: 429-433.
- Cuenca G, Herrera R, Meneses E (1990) Effects of VA mycorrhiza on the growth of cacao seedlings under nursery conditions in Venezuela. *Plant Soil* 126: 71-78.
- Daft MJ y El-Giahmi AA (1978) Effects of defoliation and light on selected hosts. *New Phytologist* 80: 365-372.
- Danieli-Silva A, Uhlmann A, Vicente-Silva J, Stürmer SL (2010) How mycorrhizal associations and plant density influence intra- and inter-specific competition in two tropical tree species: *Cabralea canjerana* (Vell.) Mart. and *Lafoensia pacari* A.St.-Hil. *Plant Soil* 330: 185-193.

- De Deyn GB, Biere, A, van der Putten WH, Wagenaar R, Klironomos JN (2009) Chemical defense, mycorrhizal colonization and growth responses in *Plantago lanceolata* L. *Oecologia* 160: 433-442.
- Dhar PP, Mridha MAU (2006) Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in different trees of madhupur forest, Bangladesh. *Journal of Forestry Research* 17: 201-205.
- Eom AH, Wilson GWT, Hartnett DC (2001) Effects of ungulate grazers on arbuscular mycorrhizal symbiosis and fungal community structure in tallgrass prairie. *Mycologia* 93: 233-242.
- Flores C, Cuenca G (2004) Crecimiento y dependencia micorrízica de la especie pionera y polenectarífera *Oyedaea verbesinoides*, Asteraceae. *Interciencia* 29: 632-637.
- Furlan V, Fortin JA (1977) Effects of light intensity on the formation of vesicular-arbuscular endomycorrhizas on *Allium cepa* by *Gigaspora calospora*. *New Phytologist* 79: 333-340.
- Gamage HK, Singhakumara BMP, Ashton MS (2004) Effects of light and fertilization on arbuscular mycorrhizal colonization and growth of tropical rain-forest *Syzygium* tree seedlings. *Journal of Tropical Ecology* 20: 525-534.
- Gange AC, Bower E, Brown, VK (2002) Differential effects of insect herbivory on arbuscular mycorrhizal colonization. *Oecologia* 131: 103-112.
- Garrido E, Bennett AE, Fornoni J, Strauss SY (2010) Variation in arbuscular mycorrhizal fungi colonization modifies the expression of tolerance to above-ground defoliation. *Journal of Ecology* 98: 43-49.
- Gerdemann, JW, Nicolson TH (1963) Spores of mycorrhizal endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Transactions of the British Mycological Society* 46: 235-244.
- Gerhardt K (1998) Leaf defoliation of tropical dry forest tree seedlings implications for survival and growth. *Trees* 15: 88-93.
- Gehring CA, Whitham TG (1994) Interactions between aboveground herbivores and the mycorrhizal mutualists of plants. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 251-255.
- Gehring CA, Whitham TG (2002) *Mycorrhizae-herbivore interactions: population and community consequences*. In: Van der Heijden MGA, Sanders I (eds) *Mycorrhizal Ecology*. Springer, Berlin Heidelberg. New York, pp. 295-320.
- Gehring CA (2003) Growth responses to arbuscular mycorrhizae by rain forest seedlings vary with light intensity and tree species. *Plant Ecology* 167: 127-139.

- González M, Cuenca G (2008) Response of plantain plants (*Musa* AAB cv. Horn) to inoculation with indigenous and introduced arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) under field conditions. *Revista de la Facultad de Agronomía* 25: 470-495.
- Hart MM, Reader RJ (2002) Taxonomic basis for variation in the colonization strategy of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 153: 335-344.
- Hart MM, Reader RJ, Klironomos JN (2003) Plant coexistence mediated by arbuscular mycorrhizal fungi. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 418-423.
- Hartley SE, Amos L (1999) Competitive interactions between *Nardus stricta* L. and *Calluna vulgaris* (L.) Hull: the effect of fertilizer and defoliation on above- and below-ground performance. *Journal of Ecology* 87: 330-340.
- Heijden MGA van der, Boller T, Wiemken A, Sanders IR (1998a) Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecology* 79: 2082-2091.
- Heijden MGA van der, Klironomos JN, Ursic M, Moutoglis P, Streitwolf-Engel R, Boller T, Wiemken A, Sanders IR (1998b) Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396: 69-72.
- Herrera RA y Ferrer RL (1980) *Vesicular-arbuscular mycorrhiza in Cuba*. pp. 156-162. En: Mikola P (ed) *Tropical Mycorrhiza Research*. Clarendon Press Oxford.
- Husband R, Herre EA, Young JPW (2002) Temporal variation in arbuscular mycorrhizal communities colonising seedlings in a tropical forest. *Microbial Ecology* 42: 131-136.
- Ilmarinen K, Mikola J, Vestberg M (2008) Do interactions with soil organisms mediate grass responses to defoliation? *Soil Biology & Biochemistry* 40: 894-905.
- Jakobsen I, Rosendahl L (1990) Carbon flow into soil and external hyphae from roots of mycorrhizal cucumber plants. *New Phytologist* 115: 77-83.
- Johnson, NC, Graham JH, Smith FA, (1997) Functioning of mycorrhizas along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytologist* 135: 1-12.
- Kiers ET, Lovelock CE, Herre EA (2000) Differential effects of tropical arbuscular mycorrhizal fungal inocula on root colonization and tree seedling grow: implications for tropical forest diversity. *Ecology Letters* 3: 106-113.
- Klironomos JN, Hart MM (2002) Colonization of roots by arbuscular mycorrhizal fungi using different sources of inoculum. *Mycorrhiza* 12: 181-184.
- Klironomos JN (2003) Variation in plant response to native and exotic mycorrhizal fungi. *Ecology* 84: 2292-2301.

- Klironomos JN, McCune J, Moutoglis P (2004) Species of arbuscular mycorrhizal fungi affect mycorrhizal responses to simulated herbivory. *Applied Soil Ecology* 26: 133-141.
- Kula AAR, Hartnett DC, Wilson GWT (2005) Effects of mycorrhizal symbiosis on tallgrass prairie plant-herbivore interactions. *Ecology Letters* 8: 61-69.
- Mayhew JE, Newton AC (1998) *The Silviculture of Mahogany*. CABI Publishing, Wallingford, UK, 226 pp.
- Medina-Roldán E, Arredondo JT, Huber-Sannwald E, Chapa-Vargasa L, Olalde-Portugal V (2008) Grazing effects on fungal root symbionts and carbon and nitrogen storage in a shortgrass steppe in Central México. *Journal of Arid Environments* 72: 546-556.
- Mikola J, Nieminen M, Ilmarinen K, Vestberg M (2005) Belowground responses by AM fungi and animal trophic groups to repeated defoliation in an experimental grassland community. *Soil Biology & Biochemistry* 37: 1630-1639.
- Morris MH, Negreros-Castillo P, Mize C (2000) Sowing date, shade, and irrigation affect big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla* King). *Forest Ecology Management* 132: 173-181.
- Mridha MAU, PP Dhar (2007) Biodiversity of arbuscular mycorrhizal colonization and spore population in different agroforestry trees and crop species growing in Dinajpur, Bangladesh. *Journal of Forestry Research* 18: 91-96.
- Noldt G, Bauch J (2001) Colonization of fine roots of mahogany (*Swietenia macrophylla* King) by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi under plantation conditions in Central Amazon. *Journal of Applied Botany* 75: 168-172.
- Norghauer JM, Malcolm JR, Zimmerman BL (2008) Canopy cover mediates interactions between a specialist caterpillar and seedlings of a neotropical tree. *Journal of Ecology* 96: 103-113.
- Pasqualini D, Uhlmann A, Stürmer SL (2007) Arbuscular mycorrhizal fungal communities influence growth and phosphorus concentration of woody plants species from the Atlantic rain forest in South Brazil. *Forest Ecology and Management* 245: 148-155.
- Pérez-Moreno J, Read DJ (2004) Los hongos ectomicorrízicos, lazos vivientes que conectan y nutren a los árboles en la naturaleza. *Interciencia* 29: 239-247.
- Phillips JM, Hayman DS (1970) Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British Mycological Society* 55: 158-161.

- Pietikäinen A, Kytöviita MM (2007) Defoliation changes mycorrhizal benefit and competitive interactions between seedlings and adult plants. *Journal of Ecology* 95: 639-647.
- Pietikäinen A, Mikola J, Vestberg M, Setälä H (2009) Defoliation effects on *Plantago lanceolata* resource allocation and soil decomposers in relation to AM symbiosis and fertilization. *Soil Biology & Biochemistry* 41: 2328-2335.
- Poorter L, Rose SA (2005) Light-dependent changes in the relationship between seed mass and seedling traits: a meta-analysis for rain forest tree species. *Oecologia* 142: 378-387.
- Poorter L, van de Plassche M, Willems S, Boot RGA (2004) Leaf traits and herbivory rates of tropical tree species differing in successional status. *Plant Biology* 6: 746-754.
- Pouyu-Rojas E, Siqueira JO, Donizetti JGS (2006) Symbiotic compatibility of arbuscular mycorrhizal fungi with tropical tree species. *Revista Brasileira Ciência do Solo* 30: 413-424.
- Read DJ, Pérez-Moreno J (2003) Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems – a journey towards relevance? *New Phytologist* 157: 475-492.
- Saikkonen K, Ahonen-Jonnarth U, Markkola AM, Helander M, Tuomi J, Riitto M, Ranta H (1999) Defoliation and mycorrhizal symbiosis: a functional balance between carbon sources and below-ground sinks. *Ecology Letters* 2: 19-26.
- Saint-Pierre C, Busso CA, Montenegro OA, Rodríguez GD, Giorgetti HD, Montani T, Bravo OA (2004) Soil resource acquisition mechanisms, nutrient concentrations and growth in perennial grasses. *Interciencia* 29: 303-310.
- Saito K, Suyama T, Sato S, Sugawara K (2004) Defoliation effects on the community structure of arbuscular mycorrhizal fungi based on 18S rDNA sequences. *Mycorrhiza* 14: 363-373.
- Shi Z.Y., Chen Y.L., Feng G., Liu R.J., Christie P., Li X.L., 2006. Arbuscular mycorrhizal fungi associated with the Meliaceae on Hainan island, China. *Mycorrhiza* 16: 81-87.
- Shukla A, Kumar A, Jha A, Chaturvedi OP, Prasad R, Gupta A (2008) Effects of shade on arbuscular mycorrhizal colonization and growth of crops and tree seedlings in Central India. *Agroforest Systems* 76: 95-109.
- Siqueira JO, Carbone MA, Curi N, Da Silva SC, Davide AC (1998) Mycorrhizal colonization and mycotrophic growth of native woody species as related to successional groups in Southeastern Brazil. *Forest Ecology Management* 107: 241-252.
- Siqueira JO, Saggin-Júnior OJ (2001) Dependency on arbuscular mycorrhizal fungi and responsiveness of some Brazilian native woody species. *Mycorrhiza* 11: 245-255.

- Snook L (1996) Catastrophic disturbance, logging and the ecology of (*Swietenia macrophylla* King): grounds for listing a major tropical timber species in CITES. *Botanical Journal of the Linnean Society* 122: 35-46.
- Techau MEC, Bjørnlund L, Christensen S (2004) Simulated herbivory effects on rhizosphere organisms in pea (*Pisum sativum*) depended on phosphate. *Plant and Soil* 264: 185-194.
- Urcelay C, Diaz S (2003) The mycorrhizal dependence of subordinates determines the effect of arbuscular mycorrhizal fungi on plant diversity. *Ecology Letters* 6: 388-391.
- Vargas R, Trumbore SE, Allen MF (2009) Evidence of old carbon used to grow new fine roots in a tropical forest. *New Phytologist* 182: 710-718.
- Vargas R, Hasselquist N, Allen EB, Allen MF (2010) Effects of a hurricane disturbance on aboveground forest structure, arbuscular mycorrhizae and belowground carbon in a restored tropical forest. *Ecosystems* 13: 118-128.
- Walling SZ, Zabinski CA (2006) Defoliation effects on arbuscular mycorrhizae and plant growth of two native bunchgrasses and an invasive forb. *Applied Soil Ecology* 32: 111-117.
- Wearn JA, Gange AC (2007) Above-ground herbivory causes rapid and sustained changes in mycorrhizal colonization of grasses. *Oecologia* 153: 959-971.
- Yao Q, Zhu HH, Hu YL, Li LQ (2008) Differential influence of native and introduced arbuscular mycorrhizal fungi on growth of dominant and subordinate plants. *Plant Ecology* 196: 261-268.
- Zangaro W, Bononi VLR, Trufen SB (2000) Mycorrhizal dependency, inoculum potential and habitat preference of native woody species in South Brazil. *Journal Tropical Ecology* 16: 603-622.
- Zangaro W, Nishidate FR, Camargo FRS, Romagnoli GG, Vandressen J (2005) Relationships among arbuscular mycorrhizas, root morphology and seedling growth of tropical native woody species in southern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 21: 529-540.

## CONCLUSIONES GENERALES

En los viveros forestales gubernamentales del estado de Veracruz se detectaron cuatro sistemas de producción de plántulas que fueron convencional, intermedio, semitecnificado y tecnificado, donde existe una tendencia a centralizar la producción de plantas en aquellos con alto nivel de tecnificación y capacidad de producción, principalmente en los de la CONAFOR que son de orden federal. Actualmente, las instituciones dedicadas a la reforestación en México tienen como prioridad producir especies nativas como la caoba y el cedro rojo en las regiones tropicales. Sin embargo, los requerimientos para la producción de árboles nativos no se consideran o se desconocen puesto que la producción se basa principalmente en la cantidad y no en la calidad de las plantas producidas. Uno de los principales problemas que se tiene en los viveros evaluados es la escasez de semilla y la presencia de plagas y enfermedades; esto último conlleva al uso inadecuado de plaguicidas. Esta problemática representa oportunidades de mejora, por lo que se deben buscar alternativas para una mejor producción sin que esto implique un incremento en los costos de producción. En la actualidad, los sistemas de producción de plantas de caoba son variables en relación a los procedimientos, producción y objetivos, y por lo tanto en la calidad de las plantas que producen. Esta variabilidad se debe a las estrategias establecidas en los programas gubernamentales de reforestación a través de las dependencias vinculadas, además de la demanda de plantas en cada región. Finalmente es necesario evaluar la calidad de planta y el porcentaje de sobrevivencia en campo, principalmente en los nuevos sistemas de producción adoptados en viveros de áreas tropicales.

Por otro lado, el estudio de la diversidad de HMA asociados a la rizósfera de *S. macrophylla*, muestra la alta diversidad de HMA en los ecosistemas tropicales. Existe una relación entre el número y composición de especies en el suelo rizosférico y etapa de desarrollo de *S. macrophylla*. En el estudio se detectó una mayor cantidad de géneros y especies de HMA asociados con plántulas que con árboles maduros. La composición de HMA fue diferente a la reportada en la rizósfera de caoba en áreas tropicales del sudeste asiático. El conocimiento estructural y funcional de las comunidades de HMA es un factor importante que debe considerarse en el manejo de este recurso biótico para que pueda integrarse en actividades futuras de restauración ambiental especialmente en áreas degradadas de las regiones tropicales, donde la disponibilidad de nutrientes como el fósforo es un factor limitante en el crecimiento de

las plantas; por lo tanto los HMA deben ser considerados un factor clave en el crecimiento y sobrevivencia de las plantas en las etapas sucesionales tempranas de las comunidades vegetales. Finalmente el estudio en vivero mostró el crecimiento diferencial en *S. macrophylla* en relación a la inoculación con *Glomus intraradices* y HMA nativos en función a la defoliación y los porcentajes de luz, indican la alta complejidad de las interacciones entre los microorganismos del suelo ante la influencia de factores ambientales como la defoliación y la intensidad de luz, los cuales suelen ser determinantes en el establecimiento de *S. macrophylla* en áreas naturales. La defoliación es un factor que juega un papel importante en la producción de biomasa en las plántulas y determinación de la dependencia micorrízica. Además, la defoliación presentó un efecto altamente significativo en la colonización y el número de esporas producidas. Este estudio fue útil para entender las interacciones que determinan el crecimiento de las plántulas de *S. macrophylla* y como algunas prácticas en la producción de esta especie pueden afectar su crecimiento en fase de vivero, pero está limitado para entender los diversos factores que influyen en el crecimiento y establecimiento de las plantas en los ecosistemas. Por lo tanto, son necesarios estudios futuros que identifiquen estructural y funcionalmente a las asociaciones micorrízicas, especialmente en los ecosistemas tropicales donde las investigaciones de las interacciones de la simbiosis micorrízicas en relación a factores ambientales aun son escasas. Es necesario incrementar el conocimiento sobre la ecofisiología funcional de los HMA en ecosistemas tropicales y su interacción con otros organismos de la rizósfera para su eficiente manipulación de explorar la respuesta en crecimiento de las plantas y su sobrevivencia durante las etapas posteriores a la fase de vivero.

Es de gran relevancia realizar estudios que generen el conocimiento necesario para desarrollar alternativas tecnológicas que promuevan un mayor éxito de las plantaciones comerciales y de reforestación en el neotrópico. Una de las opciones más prometedoras es el estudio del manejo de los HMA, enfocados principalmente a mejorar los métodos de producción de inóculos micorrízicos para especies tropicales, donde la eficiencia de estos se pruebe en prácticas estandarizadas en vivero y se evalúe después del trasplante en campo.