



Boletín de la Sociedad Botánica de México

ISSN: 0366-2128

victoria.sosa@inecol.edu.mx

Sociedad Botánica de México

México

Álvarez Sánchez, Javier; Guadarrama, Patricia; Sánchez Gallen, Irene; Olivera, Diego
Restauración de ambientes deteriorados derivados de la selva tropical húmeda: el uso de los hongos
micorrizógenos arbusculares

Boletín de la Sociedad Botánica de México, vol. Sup, núm. 80, junio, 2007, pp. 59-68

Sociedad Botánica de México

Distrito Federal, México

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=57708007>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

RESTAURACIÓN DE AMBIENTES DETERIORADOS DERIVADOS DE LA SELVA TROPICAL HÚMEDA: EL USO DE LOS HONGOS MICORRIZÓGENOS ARBUSCULARES

JAVIER ÁLVAREZ-SÁNCHEZ¹, PATRICIA GUADARRAMA, IRENE SÁNCHEZ-GALLEN Y DIEGO OLIVERA

Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito Exterior s/n, Ciudad Universitaria, México 04510, D.F., México.

¹Autor para la correspondencia: Tel. (55) 5622-4835; correo-e: fjas@ciencias.unam.mx

Resumen: Se analizó el efecto de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) sobre el crecimiento y la supervivencia de plántulas de una especie dependiente de luz (*Piper auritum*) y una tolerante a la sombra (*Rollinia jimenezii*), las cuales fueron trasplantadas a áreas deterioradas derivadas de una selva tropical húmeda en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. En invernadero se realizó un experimento considerando tres factores: especie, micorrización (con o sin HMA) y suelo (de selva o de pastizal). Se hizo un análisis clásico de crecimiento para siete variables y los análisis de varianza correspondientes mostraron que el factor micorrización produjo diferencias significativas para el peso seco de hojas, la Proporción de Área Foliar (PAF) y la Tasa de Asimilación Neta (TAN); en especial la interacción especie \times HMA fue una fuente muy importante de variación. Después de 120 días, las plántulas fueron trasplantadas a dos sitios en un pastizal donde se sembraron al azar de acuerdo con el tratamiento; siete meses después fueron cosechadas. En este segundo experimento, *Piper* obtuvo las mayores medias y fue diferente significativamente de *Rollinia* en casi todas las variables de crecimiento, mientras que el factor suelo no generó ninguna diferencia significativa y el factor micorrización sólo produjo diferencias en tres variables; el nivel sin HMA (M-) produjo los valores mayores en la Tasa Relativa de Crecimiento (TRC) y Área Foliar Específica (AFE), y el nivel con HMA (M+) tuvo el mismo efecto en la TAN. La combinación especie \times micorrización fue significativa y la combinación *Piper* sin micorrizas obtuvo la media con los valores mayores. La triple interacción fue solamente significativa para la TRC, siendo la media menor y diferente para *Rollinia* con micorrizas en suelo de selva. Sin embargo, la presencia de HMA promovió la supervivencia en campo en las dos especies. El uso de especies pertenecientes a diferentes gremios permite tener mayores posibilidades de éxito en la restauración, ya que tienen respuestas ecofisiológicas diferentes de acuerdo con las condiciones ambientales prevalecientes; el uso de HMA antes del trasplante aseguró un mayor crecimiento en *Piper* pero no en *Rollinia*, pero la supervivencia en campo fue mayor para ambas con M+; asimismo, en la mayoría de los casos el suelo de selva determinó la mayor respuesta en *Rollinia*, y el de pastizal en *Piper*.

Palabras clave: dependiente de luz, hongos micorrizógenos arbusculares, restauración, selva húmeda, tolerante a la sombra.

Abstract: The influence of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) on the growth and survival of seedlings of a light dependent (*Piper auritum*) and a shade tolerant (*Rollinia jimenezii*) tree species was analyzed in the context of degraded environments derived from the tropical rain forest at Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. An experiment with three factors, soil (from tropical rain forest or pasture), mycorrhization (with or without AMF), and species was carried out in a greenhouse. A classical growth analysis was performed with seven variables, and ANOVAs showed significant differences for dry leaf weight, Leaf Area Ratio and Net Assimilation Rate (NAR); the AMF \times species interaction was particularly important. After 120 days, seedlings were transplanted into two sites within a pasture and randomly placed according to the treatment factors; seedlings were harvested after seven months. In this second experiment, *Piper* obtained the largest mean values and was significantly different from *Rollinia*, whereas the soil factor did not produce any significant differences, and the factor mycorrhization only produced differences in three variables; seedlings without AMF (M-) had the highest Relative Growth Rate (RGR) and Specific Leaf Area (SLA) values, whereas those with the AMF (M+) treatment had the largest TAN values. The AMF \times species interaction was significant, the higher values being those obtained for *Piper* without AMF. The triple interaction was significant only for RGR, the mean being smaller and different for *Rollinia* with mycorrhizae in forest soil. However, survival did increase under AMF treatments for *Rollinia* and for *Piper* growing on pasture soil. We recommend the use of both pioneer and late successional species for ecological restoration; in particular, *Piper* and *Rollinia* seedlings should be inoculated with AMF, as this procedure increases their survival after transplanting.

Key words: Arbuscular mycorrhizal fungi, light dependent species, restoration, shade tolerant species, tropical rain forest.

La deforestación es la principal causa de la pérdida de la vegetación en los ecosistemas tropicales. Este proceso se origina principalmente por la explotación forestal, la apertura de campos de cultivo y potreros, y el crecimiento

y desarrollo de infraestructura urbana (Geist y Lambin, 2001, 2002). A nivel mundial, se ha estimado que los bosques tropicales están siendo destruidos a una tasa anual de 4% de su extensión (Dobson *et al.*, 1997). En México,

durante la década de los ochenta, 75% de la deforestación ocurrió en las selvas húmedas (Hughes *et al.*, 2000; Guevara *et al.*, 2004).

Una consecuencia inmediata de la deforestación es la disminución de la cobertura vegetal y la fragmentación de la vegetación original en parches de diferentes tamaños, que traen como resultado el deterioro biológico de dicha vegetación y el de las comunidades existentes en ella (Dirzo, 2001). Este deterioro tiene diferentes grados y se puede presentar en varios niveles, observándose desde extinciones poblacionales locales hasta cambios en el ciclo del CO₂ atmosférico, del agua y de los nutrientes (Lüttge, 1997).

La recuperación de un ambiente degradado como los potreros o las comunidades vegetales de los parches está determinada por varios factores. Uno de los más importantes, dado su papel fundamental en el desarrollo y permanencia de las comunidades vegetales (Wardle, 2002), es la biota edáfica original. En este sentido, un grupo muy relevante de organismos que habitan en el suelo y que se relacionan con las plantas son los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA). Estos hongos forman una asociación mutualista con las plantas, denominada micorriza arbuscular. Su función más importante es incrementar la absorción de nutrientes, sobre todo P y N (Smith y Read, 1997), y agua del suelo, lo que se refleja en una mayor producción de biomasa y un mejor estado hídrico de las plantas, confiriéndoles ventajas ante condiciones estresantes como la falta de agua disponible o la presencia de patógenos y competidores (Varma y Hock, 1999); todo esto repercute en un mayor crecimiento, supervivencia y establecimiento vegetal. Una característica particular de los HMA es su potencial de inocular a una gran variedad de especies vegetales; sin embargo, en fechas recientes se ha destacado la importancia de la identidad de las especies, tanto vegetales como fúngicas, ya que se ha encontrado que la magnitud de los beneficios que obtenga una especie de planta depende de la especie de hongo que la esté colonizando y viceversa, es decir, existe una respuesta diferencial entre ambos simbiosomas que determina en mucho el éxito ecológico de ambas especies (Van der Heijden *et al.*, 1998a, 1998b; Van der Hart *et al.*, 2003).

La recuperación de sitios de selva húmeda degradados utilizando HMA es una vía poco explorada que resulta muy atractiva por todas las ventajas mencionadas que conllevan dichos hongos. La inoculación de HMA provenientes de la vegetación original previa al trasplante en campo puede subsanar la falta de éstos en los ambientes deteriorados, ya que algunos estudios sobre el efecto de la deforestación y la fragmentación sobre la comunidad de los HMA han reportado que en algunas zonas de pastizal tropical su diversidad disminuye, mientras que su abundancia de esporas aumenta, en comparación con la selva colindante (Cuenca *et al.*, 1998a, 1998b); en contraste, otros estudios no muestran cambios en la diversidad y riqueza entre pastizales y selva (Picone, 2000) o entre

fragmentos grandes y pequeños (Mangan *et al.*, 2004), pero sí en su composición.

Una alternativa para solucionar la degradación ambiental en las selvas húmedas sería no inducir ningún cambio, permitiendo que los sitios degradados y abandonados se regeneren naturalmente, pero este proceso es muy lento. Otra posibilidad es la intervención que consiste en que, una vez identificados algunos procesos y/o componentes específicos críticos para la recuperación de tales sitios en el contexto de la sucesión ecológica, puedan ser manipulados de manera artificial, acelerándolos y alcanzando la restauración ecológica de la selva (Dobson *et al.*, 1997).

La restauración ecológica se define como “el proceso de asistencia para la recuperación de un ecosistema que ha sido degradado, dañado o destruido” (SER, 2004). Ésta debe tomar en cuenta un intervalo crítico de variabilidad de la biodiversidad y de los procesos ecológicos, haciendo énfasis en la sucesión ecológica y en los atributos de historia de vida de las especies (Cuenca *et al.*, 2004; Héroult *et al.*, 2005), y tratando de reproducir un ecosistema de referencia (Aronson y Le Floch, 1996; Hobbs y Norton, 1996; Young, 2000; Maluf de Souza y Ferreira, 2004).

Para alcanzar estos objetivos, es recomendable, por un lado, elaborar un programa para el establecimiento de una comunidad vegetal que pueda madurar en el sitio, que contemple la reintroducción de especies clave de los diferentes estadios sucesionales, junto con especies que hayan permanecido después del disturbio (Bradshaw, 1997) o que arriben después de él. Por otro lado, es deseable llevar a cabo una recuperación del suelo debido a que el establecimiento de un sistema funcional estable a largo plazo requiere del desarrollo de una microbiota nativa (Perry y Amaranthus, 1990; Haselwandter, 1997), todo con el fin de constituir un ecosistema lo más parecido al que existió antes de los disturbios.

En los sistemas tropicales húmedos, la mayoría de las especies vegetales estudiadas están asociadas con los HMA (Varela y Guadarrama, 2003), los cuales influyen en el restablecimiento de las especies vegetales al incrementar su desempeño (Janos, 1996). Por ello, la restauración de estos ecosistemas utilizando HMA tendrá como resultado un exitoso establecimiento y un mejor crecimiento vegetal (Siqueira *et al.*, 1998), y facilitará la determinación de la dirección del proceso sucesional (Aziz *et al.*, 1995).

El objetivo de este estudio fue analizar la supervivencia y el crecimiento de dos especies (una dependiente de luz y otra tolerante a la sombra) de una selva húmeda, utilizando los hongos micorrizógenos arbusculares como una herramienta para que, a partir de ello, se establezcan las primeras pautas para la restauración ecológica de esta selva.

Área de estudio

Este estudio se realizó en un invernadero ubicado en la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” del Instituto

de Biología (Universidad Nacional Autónoma de México) y en un pastizal cercano que ocupó su lugar luego del cambio por un uso de suelo a potrero, donde existen algunos árboles remanentes.

La Estación “Los Tuxtlas” se localiza en el estado de Veracruz, a altitudes de 150 a 530 m s.n.m. (González-Soriano *et al.*, 1997). El clima es cálido-húmedo (García, 1988), la precipitación total promedio anual es de 4,725.2 mm y la temperatura media es de 24.3°C. La vegetación predominante es una selva alta perennifolia (*sensu* Miranda y Hernández-X., 1963).

Los suelos son ultisoles y alfisoles, jóvenes, pardos, eutróficos, con pedones desarrollados y diferenciados, influenciados por la materia orgánica. Presentan gran abundancia de materia orgánica en los primeros centímetros de profundidad (varía entre 1.64 y 11.11%), su capacidad de intercambio catiónico fluctúa entre 5.2 y 46.9, y presentan toxicidad de Al y Mn, con deficiencias de Ca y Mg; el pH varía entre 5.3 y 6.8. Su textura es arenosa, limosa y arcillo-limosa (Flores-Delgado *et al.*, 1999; Sommer-Cervantes *et al.*, 2003).

Materiales y métodos

Se recolectaron semillas de diferentes individuos de dos especies arbóreas de la selva tropical húmeda: una especie dependiente de luz (*Piper auritum* Kunth), y una especie tolerante a la sombra (*Rollinia jimenezii* Saff); para ambas especies se utilizará en adelante sólo el epíteto genérico. Las semillas fueron lavadas con hipoclorito de sodio al 5% durante 10 minutos y enjuagadas con agua corriente; posteriormente fueron puestas a germinar en el invernadero en charolas rellenas con arena de construcción (tamaño 20/30) esterilizada a vapor.

Crecimiento de plántulas en invernadero. De las plántulas que emergieron, se seleccionaron diez al azar por cada especie y se cosecharon cuando alcanzaron una altura mínima de 10 cm (cosecha inicial para el experimento en invernadero). Las plantas fueron separadas en raíz, tallo y hojas; antes del secado, a las hojas se les midió el área de la lámina con un medidor de área foliar Delta-T Devices LTD. Las muestras fueron secadas durante 48 h en un horno a 80°C y se obtuvo el peso seco de cada estructura.

Las plántulas restantes se transplantaron a bolsas de 2 kg con el fin de aplicar los diferentes tratamientos. Para ello se consideraron dos factores (suelo y micorrización) con dos niveles cada uno. El suelo provino de selva (S) o de pastizal (P), y la micorrización consistió en inoculación con HMA (M+) o sin inoculación (M-). En total hubo cuatro tratamientos por especie, con 50 repeticiones por tratamiento. Para el análisis estadístico, se consideró a la especie como otro factor de variación.

Para el nivel M+ se utilizó suelo sin esterilizar recolec-

tado en distintos sitios de selva (SM+) o de pastizales cercanos a la Estación (PM+). El suelo se mezcló con arena estéril en una proporción de volumen 3:1 (suelo:arena). Para obtener los tratamientos (SM-) y (PM-) se procedió de la misma forma que en los tratamientos anteriores; ya hecha la mezcla suelo:arena ésta se esterilizó en autoclave sin presión durante una hora, reposando 24 horas y volviendo a ponerla en autoclave una hora más al día siguiente.

Las plántulas se regaron las veces que fuese necesario para mantener el sustrato húmedo. Al cabo de 120 días las plántulas fueron cosechadas (14 plántulas para *Rollinia* en total y 17 para *Piper*) y separadas por estructuras; se midió su área foliar y se secaron para obtener la cosecha final.

Crecimiento de plántulas en campo. De las plántulas restantes fueron seleccionados 20 individuos por tratamiento y transplantados directamente a dos sitios en un pastizal (sin aclimatación). Para evitar alguna posible contaminación entre tratamientos por el inóculo, las plántulas fueron colocadas en bloques por tratamiento (separados al azar entre sí) en cuadros de 20 × 20 m por sitio. En cada sitio y bloque se sembraron las plántulas al azar (separadas entre sí 1 m) de acuerdo con el tratamiento (SM+, SM-, PM+ y PM-; 20 repeticiones por tratamiento).

Después de siete meses todas las plántulas fueron cosechadas (para SM+, ocho de *Rollinia* y siete para *Piper*; para SM-, cuatro de *Rollinia* y ocho de *Piper*; para PM+, siete de *Rollinia* y seis de *Piper*; y para PM-, cuatro de cada una de las dos especies). La determinación del área foliar, así como la separación de las estructuras y de los pesos secos correspondientes, se realizaron siguiendo el mismo procedimiento que en el experimento de invernadero.

Se analizó la supervivencia y el crecimiento de las plántulas en invernadero y en campo. Para esto último se llevó a cabo un análisis clásico de crecimiento (Hunt, 1982) en el que se consideraron únicamente dos cosechas, la inicial y la final, utilizando las variables (y sus fórmulas correspondientes) que se muestran en el cuadro 1.

Para evaluar el efecto de los factores sobre cada variable de respuesta se realizó un análisis de varianza (ANDEVA) de tres vías y se aplicó la prueba de comparación múltiple de medias de Tukey para discernir grupos (Zar, 1999); para ello se utilizó el paquete estadístico STATISTICA (STATSOFT INC., 2001). Antes de aplicar el ANDEVA, se verificó que los datos cumplieran con los supuestos de normalidad y homocedasticidad; de no hacerlo, fueron transformados con logaritmo natural (Zar, 1999).

La supervivencia se analizó a través de la comparación de curvas, por pares de tratamientos, de acuerdo con Pyke y Thompson (1986); los valores calculados fueron cotejados con los valores de χ^2 , con g.l. = 1.

Cuadro 1. Variables consideradas en los experimentos de invernadero y campo, de acuerdo con un análisis clásico de crecimiento (Hunt, 1982).

Variable	Abreviatura; unidades; fórmula
Peso seco de hojas	H; g
Peso seco de tallos	T; g
Peso seco total ¹	PST; g; PST = R+T+H
Tasa relativa de crecimiento ²	TRC; g g ⁻¹ día ⁻¹ ; TRC = (logPST ₂ - logPST ₁)/(T ₂ -T ₁)
Proporción de área foliar ³	PAF; cm ² g ⁻¹ ; PAF = AF / PST
Área foliar específica	AFE; cm ² g ⁻¹ ; AFE = AF / H
Tasa de asimilación neta ⁴	TAN; g cm ⁻² día ⁻¹ ; $TAN = \left(\frac{PST_2 - PST_1}{T_2 - T_1} \right) \left(\frac{\log AF_2 - \log AF_1}{AF_2 - AF_1} \right)$

¹ Para el cálculo de esta variable, R = peso seco de raíces (este dato no se tomó en cuenta para el caso de campo).

² T₁ = día inicial, T₂ = día final.

³ AF = área foliar; cm².

⁴ PST₂ y PST₁ corresponden al peso seco final e inicial, respectivamente; T₁ = día inicial, T₂ = día final; AF₂ y AF₁ corresponden al área foliar final e inicial, respectivamente.

Resultados

Crecimiento de plántulas en invernadero. Considerando el factor especie, solamente produjo diferencias significativas

en T y PAF (cuadro 2); los valores promedio más altos de T correspondieron a *Rollinia* y los de PAF a *Piper*. Por su parte, el factor suelo generó diferencias significativas únicamente en T; el valor promedio más alto correspondió a selva. Finalmente, el factor micorrización generó diferencias significativas en H, PAF y TAN; los valores promedio más altos correspondieron a M+ en los dos primeros casos y a M- en el último (cuadro 2).

Con respecto a las interacciones, la interacción especie × suelo fue significativa para H, PST, TRC y AFE; los valores promedio más altos se obtuvieron para *Rollinia* con suelo de selva (figura 1). Por otro lado, para la interacción especie × micorrización, la única que no fue significativa fue PAF; en general, las combinaciones *Rollinia* con micorizas y *Piper* sin micorizas fueron los niveles con los valores más altos (figura 1). Con respecto a la interacción suelo × micorrización, ésta fue significativa para T, PST, TRC, PAF y TAN; los valores más altos fueron para suelo de selva con micorizas (figura 1). Finalmente, la interacción especie × micorrización × suelo fue significativa para H, T, PAF, AFE y TAN (cuadro 2); en general el valor más alto se obtuvo para *Rollinia* con micorizas en suelo de selva.

Crecimiento de plántulas en el campo. Considerando todos los tratamientos, sobresale el hecho de que el factor especie tuvo efectos significativos sobre seis de las siete variables de respuesta, siendo T la excepción; los valores promedio más altos fueron los de *Piper* para H, PST, TRC, AFE y

Cuadro 2. Promedios (+ E.E.) y resumen de los análisis de varianza realizados para las variables de crecimiento del experimento en invernadero. M+: con micorizas; M-: sin micorizas; S: suelo de selva; P: suelo de pastizal; Sp: especie; Ro: *Rollinia*; Pi: *Piper*; H: peso seco hojas; T: peso seco tallo; PST: peso seco total; TRC: tasa relativa de crecimiento; PAF: proporción de área foliar; AFE: área foliar específica; TAN: tasa de asimilación neta. P: nivel de significancia, ns: no significativo (P > 0.05). Letras diferentes indican diferencias significativas.

Especie	Micorrización	Suelo	n	H	T	PST	TRC	PAF	AFE	TAN
<i>Rollinia jimenezii</i>	M+	S	4	1.581 ± 0.337 b	1.459 ± 0.252 c	4.959 ± 1.060	1.737 ± 0.178	10.337 ± 1.027 b	32.064 ± 2.294 ab	0.0010 ± 0.00008 c
	M+	P	3	0.673 ± 0.061 b	0.782 ± 0.119 bc	2.482 ± 0.167	1.245 ± 0.047	7.573 ± 0.799 ab	27.816 ± 1.641 ab	0.0010 ± 0.00030 c
	M-	S	3	0.073 ± 0.016 a	0.291 ± 0.029 b	0.690 ± 0.022	0.523 ± 0.013	3.028 ± 0.709 ab	28.553 ± 2.398 ab	0.0006 ± 0.00010 bc
	M-	P	4	0.044 ± 0.012 a	0.172 ± 0.023 b	0.496 ± 0.075	0.398 ± 0.049	6.939 ± 1.822 a	128.713 ± 59.117 c	0.0003 ± 0.00004 ab
<i>Piper auritum</i>	M+	S	4	0.078 ± 0.041 a	0.175 ± 0.040 b	0.706 ± 0.114	0.560 ± 0.065	9.849 ± 6.024 ab	77.821 ± 5.588 bc	0.0009 ± 0.00020 bc
	M+	P	4	0.405 ± 0.107 b	0.046 ± 0.029 a	0.492 ± 0.096	0.437 ± 0.061	56.115 ± 5.429 c	70.375 ± 1.658 bc	0.0002 ± 0.00003 a
	M-	S	5	0.644 ± 0.147 b	0.406 ± 0.136 b	2.462 ± 0.605	1.212 ± 0.172	10.300 ± 2.001 b	35.909 ± 2.036 abc	0.0010 ± 0.00030 c
	M-	P	4	0.688 ± 0.165 b	0.679 ± 0.179 bc	8.770 ± 3.454	2.079 ± 0.406	2.989 ± 1.018 ab	26.770 ± 1.605 a	0.0040 ± 0.00100 d
Factor	gl									
Especie	1	ns		P < 0.001 (Ro)	ns	ns	P < 0.01 (Pi)	ns	ns	ns
Suelo	1	ns		P < 0.05 (S)	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Micorrización	1	P < 0.01 (M+)		ns	ns	ns	P < 0.001 (M+)	ns	ns	P < 0.05 (M-)
Sp × S	1	P < 0.01		ns	P < 0.05	P < 0.05	ns	P < 0.05	ns	ns
Sp × M	1	P < 0.001		P < 0.001	P < 0.001	P < 0.001	ns	P < 0.001	P < 0.001	P < 0.001
S × M	1	ns		P < 0.05	P < 0.05	P < 0.05	P < 0.001	ns	ns	P < 0.01
Sp × S × M	1	P < 0.05		P < 0.05	ns	ns	P < 0.001	P < 0.05	ns	P < 0.001
Error	23									

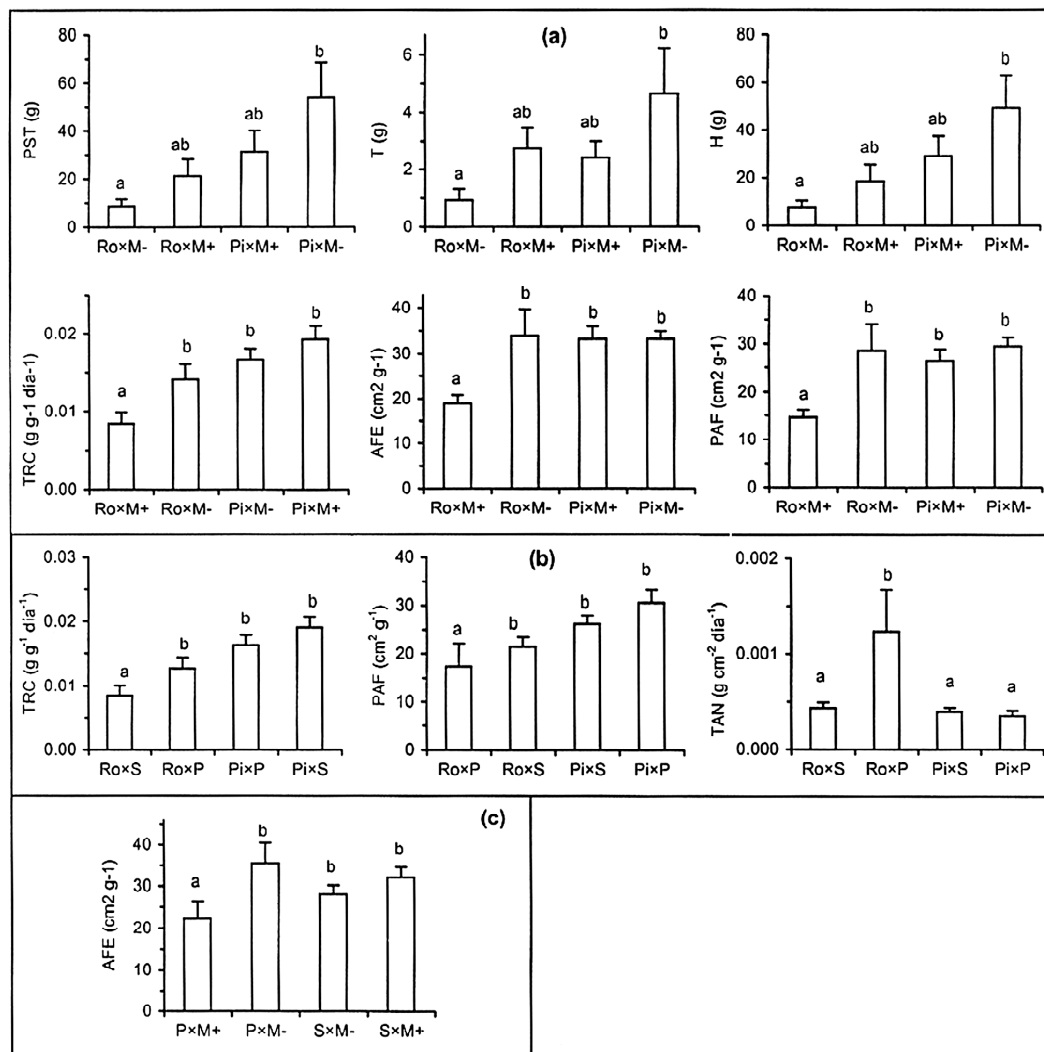


Figura 1. Promedios (± 1 EE) de las variables de crecimiento que resultaron significativas en el experimento de invernadero para las dobles promociones. Los conjuntos de gráficas corresponden a las siguientes interacciones: especie \times micorrización (a); especie \times suelo (b); suelo \times micorrización (c). H: peso de hojas; T: peso de tallo; PST: peso seco total; TRC: tasa relativa de crecimiento; AFE: área foliar específica; TAN: tasa de asimilación neta. M+: tratamiento con inóculo de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA); M-: tratamiento sin HMA. Letras diferentes indican diferencias significativas de acuerdo con la prueba de Tukey.

LAR, y el de *Rollinia* para TAN (cuadro 3). El factor suelo no generó diferencias significativas, mientras que el factor micorrización solamente produjo diferencias significativas para PAF, AFE y TAN; en este caso los valores más altos correspondieron al tratamiento sin micorrizas para las dos primeras, y con micorrizas para la última (cuadro 3).

La interacción especie \times suelo solamente fue significativa para TRC, PAF y TAN; para TRC y TAN, *Rollinia* en suelo de selva tuvo los valores promedio más bajos; para PAF *Rollinia* en suelo de pastizal se separó de los otros niveles con los valores más bajos (figura 2). La interacción especie \times micorrización fue significativa para H, T, PST,

TRC, PAF y AFE; los valores más altos fueron en general en *Piper* sin micorrizas (figura 2). Por otra parte, la interacción suelo \times micorrización fue significativa para AFE; esta variable tuvo los menores valores en pastizal con micorrizas (figura 2), y la triple interacción fue solamente significativa para TRC, siendo *Rollinia* con micorrizas en suelo de selva la que obtuvo la media menor (cuadro 3).

Supervivencia de plántulas. En el caso de *Piper*, en los tratamientos con suelo de selva, la supervivencia fue significativamente mayor sin HMA ($\chi^2 = 54.69$, $P < 0.05$) (figura 3a); para los tratamientos con suelo proveniente del pasti-

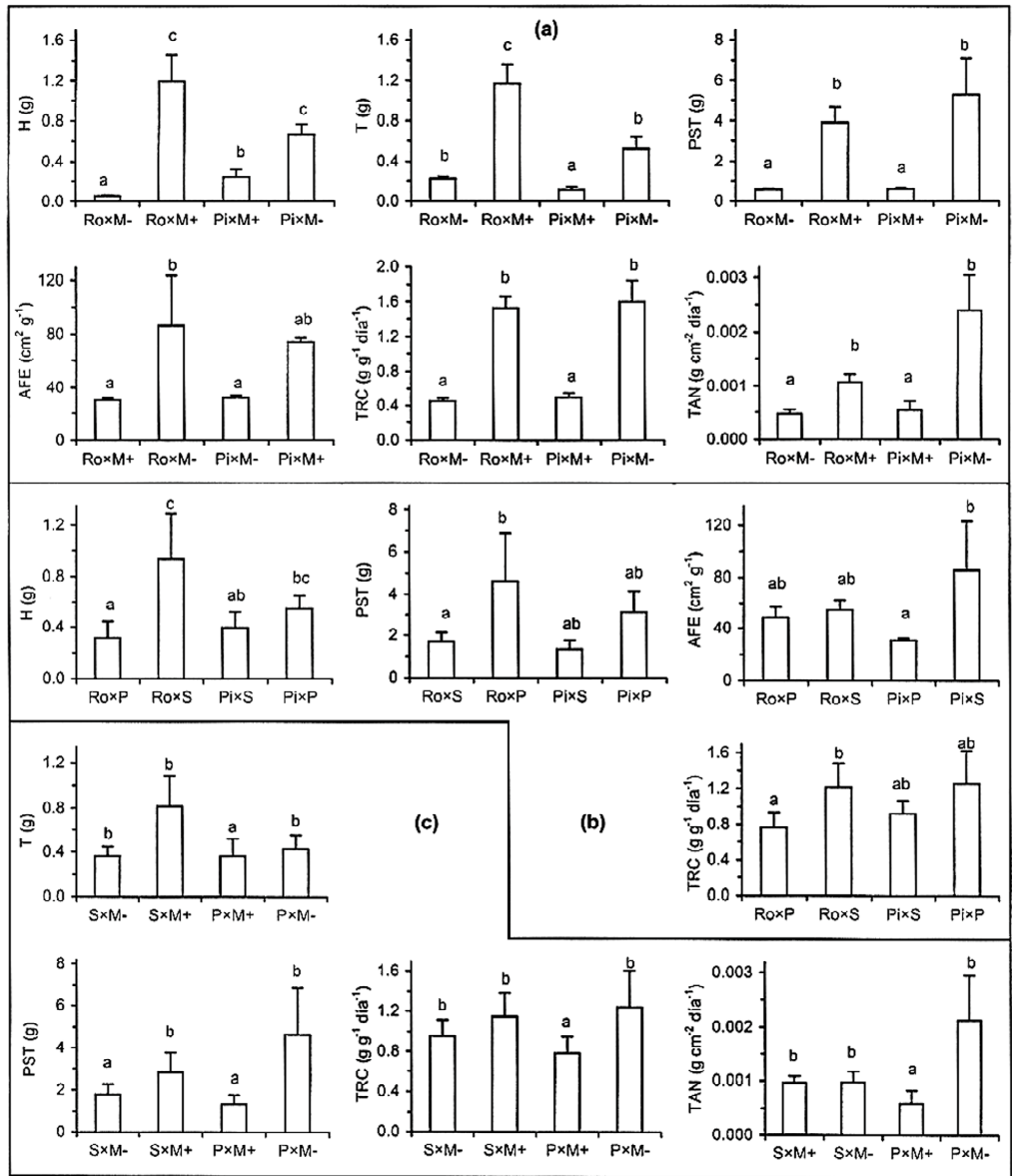


Figura 2. Promedios (± 1 EE) de las variables de crecimiento que resultaron significativas para el experimento de campo para las dobles interacciones. Los conjuntos de gráficas corresponden a las siguientes interacciones: especie \times micorrización (a); especie \times suelo (b); suelo \times micorrización (c). H: peso de hojas; T: peso de tallo; PST: peso seco total; TRC: tasa relativa de crecimiento; PAF: proporción de área foliar; AFE: área foliar específica; TAN: tasa de asimilación neta. M+: tratamiento con inóculo de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA); M-: tratamiento sin HMA. Letras diferentes indican diferencias significativas de acuerdo con la prueba de Tukey.

zal, la supervivencia fue significativamente mayor con HMA ($\chi^2 = 12.47$, $P < 0.05$) (figura 3b). Para *Rollinia*, la supervivencia fue significativamente mayor en los tratamientos micorrizados, sin importar el origen del suelo ($\chi^2 = 13.08$, $P < 0.05$ para suelo de pastizal; $\chi^2 = 37.25$, $P < 0.05$ con suelo de selva) (figuras 3c y 3d).

Discusión

A diferencia de lo que ocurrió en el experimento de invernadero, en el campo el factor especie produjo diferencias significativas; en el primer caso *Rollinia* tuvo los valores promedio más altos, mientras que *Piper* los tuvo en el campo. Respecto al factor suelo, éste no fue significativo;

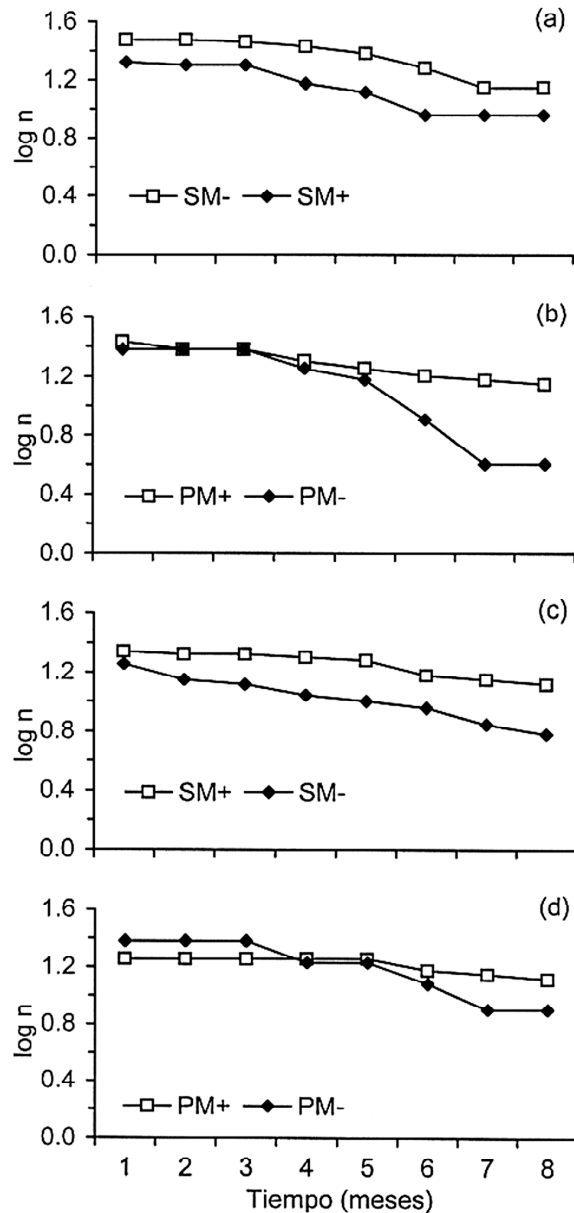


Figura 3. Supervivencia en campo de las plántulas de *Piper auritum* (a, b) y *Rollinia jimenezii* (c, d) a lo largo del tiempo. S: suelo de selva; P: suelo de pastizal; M+: tratamiento con inóculo de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA); M-: tratamiento sin HMA.

sin embargo, una vez trasplantadas al campo, las plántulas de *Rollinia* sobrevivieron más sin importar el origen del suelo, mientras que las de *Piper* tuvieron mayor supervivencia con suelo de pastizal.

Se ha determinado que las especies de rápido crecimiento responden positiva y rápidamente a los cambios en el

ambiente (Grime *et al.*, 1986; Huante *et al.*, 1992); éste parece ser el caso de *Piper*. Por otra parte, se ha reportado que las especies con un crecimiento más lento (como *Rollinia*) tienden a resistir los cambios en las condiciones ambientales más que responder a ellos, positiva o negativamente. Sin embargo, en nuestro experimento no fue así, ya que en el campo esta especie tuvo valores más bajos que los obtenidos en invernadero.

Con respecto al factor micorrización, éste tuvo efectos significativos sobre las plántulas, particularmente en variables relacionadas con el peso de la hoja (H y PAF), su actividad fotosintética (indirectamente indicada por TAN) y su grosor (indirectamente indicado por AFE) (Rodríguez, 2006); en invernadero, los mayores valores promedio fueron obtenidos en H y PAF en los tratamientos con micorrizas, mientras que en campo PAF y AFE obtuvieron los mayores valores en los tratamientos sin el inóculo micorrízico. En el caso de TAN, los valores más altos correspondieron a los tratamientos sin micorrizas en invernadero y con micorrizas en campo. Ello indica que en el invernadero, las plantas son poco eficientes, aun con micorrizas, pues tuvieron bajo peso con respecto al área foliar. Por otro lado, en el campo podría considerarse que hay indicios indirectos de que hubo una mayor actividad fotosintética con la presencia de las micorrizas, en virtud de los valores mayores de TAN.

Considerando la interacción especie \times micorrización, la respuesta de *Rollinia* en la TRC fue favorable en el invernadero, pero no en campo; en cambio, en *Piper* sí hubo un efecto positivo por la micorrización en la TRC en campo. Esto indica que la presencia de los HMA en *Rollinia* representó un gasto energético que disminuyó su TRC.

En el caso de *Piper*, las hojas fueron más delgadas en campo (mayor AFE, Huante *et al.*, 1992), lo que les permitió una más eficiente captación de radiación (Morrison y Reeke, 1995; Rodríguez, 2006), y repercutió en una mayor fijación de biomasa, pues los valores de PAF fueron menores siempre y cuando tuvieran micorrizas. En *Rollinia*, si bien hubo cambios, los valores tendieron a ser menores que en invernadero, lo cual indica que se trata de una especie menos eficiente en comparación con *Piper* en presencia de micorrizas.

La interacción micorrización \times especie fue diferente significativamente en la mayoría de las variables, tanto en campo como en invernadero. Esto puede deberse a la capacidad de respuesta diferencial (*mycorrhizal dependency* o *mycorrhizal responsiveness*) de una especie de planta a una especie de hongo, lo que ha sido señalado como un factor importante en el éxito de la relación mutualista (Habe y Manjunath, 1991).

En otras investigaciones se ha encontrado un incremento en la biomasa de los hospederos debido a la inoculación por HMA (Hart y Reader, 2004; Lekberg y Koide, 2005). En nuestro estudio esto ocurrió en varias ocasiones para el

Cuadro 3. Promedios (+ E.E.) y resumen de los análisis de varianza realizados para las variables de crecimiento del experimento en el campo. M+: con micorrizas; M-: sin micorrizas; S: suelo de selva; P: suelo de pastizal; Sp: especie; Ro: *Rollinia*; Pi: *Piper*; H: peso seco hojas; T: peso seco tallo; PST: peso seco total; TRC: tasa relativa de crecimiento; PAF: proporción de área foliar; AFE: área foliar específica; TAN: tasa de asimilación neta. P: nivel de significancia, ns: no significativo ($P > 0.05$). Letras diferentes indican diferencias significativas.

Especie	Micorri-	Suelo	n	H	T	PST	TRC	PAF	AFE	TAN	
	zación										
<i>Rollinia jimenezii</i>	M+	S	8	11.88 ± 3.98	2.40 ± 0.67	14.28 ± 4.15	0.005 ± 0.001 a	18.64 ± 0.96	24.34 ± 1.732	0.0005 ± 0.00007	
	M+	P	7	26.00 ± 14.39	3.14 ± 1.38	29.14 ± 14.14	0.012 ± 0.002 b	9.98 ± 1.96	12.64 ± 1.677	0.0020 ± 0.00060	
	M-	S	4	8.75 ± 3.33	1.40 ± 0.74	10.15 ± 3.95	0.014 ± 0.002 b	26.94 ± 5.73	31.61 ± 6.499	0.0004 ± 0.00006	
	M-	P	4	6.75 ± 4.80	0.45 ± 0.12	7.20 ± 4.75	0.014 ± 0.003 b	30.29 ± 10.28	36.20 ± 10.617	0.0004 ± 0.00020	
<i>Piper auritum</i>	M+	S	7	37.29 ± 14.41	3.04 ± 1.02	40.33 ± 14.51	0.021 ± 0.002 b	23.99 ± 2.63	32.54 ± 3.400	0.0004 ± 0.00009	
	M+	P	6	19.17 ± 7.28	1.67 ± 0.37	20.83 ± 7.61	0.017 ± 0.002 b	29.27 ± 4.38	33.77 ± 5.460	0.0004 ± 0.00009	
	M-	S	8	58.00 ± 20.23	6.06 ± 2.23	64.06 ± 21.43	0.017 ± 0.002 b	28.00 ± 2.32	32.25 ± 2.600	0.0004 ± 0.00003	
	M-	P	4	32.00 ± 6.07	1.83 ± 0.67	33.83 ± 5.56	0.016 ± 0.002 b	32.46 ± 2.13	34.83 ± 1.890	0.0003 ± 0.00002	
Factor	g.l.										
Especie	1	$P < 0.01$ (Pi)		ns	$P < 0.01$ (Pi)		$P < 0.001$ (Pi)	$P < 0.01$ (Pi)		$P < 0.01$ (Pi)	$P < 0.05$ (Ro)
Suelo	1	ns		ns	ns		ns	ns		ns	ns
Micorrización	1	ns		ns	ns		ns	$P < 0.01$ (M-)		$P < 0.01$ (M-)	$P < 0.01$ (M+)
Sp × S	1	ns		ns	ns		$P < 0.05$	$P < 0.05$		ns	$P < 0.05$
Sp × M	1	$P < 0.05$		$P < 0.05$	$P < 0.05$		$P < 0.05$	$P < 0.05$		$P < 0.01$	ns
S × M	1	ns		ns	ns		ns	ns		$P < 0.05$	ns
Sp × S × M	1	ns		ns	ns		$P < 0.05$	ns		ns	ns
Error	40										

experimento en invernadero, ya que se observa que en las fuentes de variación que involucran el factor micorrización fueron significativas para H, T, PST y TRC (cuadro 2). En el campo, este efecto en la biomasa de las plántulas fue determinado por la especie, ya que hubo diferencias significativas en H, PST y TRC, y ello es reforzado por el resultado de la interacción suelo × especie × micorrización para la TRC. Esto ocurrió claramente en el caso de *Piper*.

Antes de realizar un trabajo de restauración a gran escala, se ha sugerido la necesidad de desarrollar pruebas experimentales con especies nativas para estudiar su adaptabilidad, a partir de su crecimiento y supervivencia (Haggar *et al.*, 1998), así como su respuesta fisiológica ante diferentes condiciones y recursos (Medina, 1995) debido a que las especies tropicales han mostrado poseer un amplio intervalo de respuesta ante la variación de las condiciones ambientales (Haggar *et al.*, 1998). Este estudio es un avance en ese sentido, al probar la potencialidad de las plántulas de dos especies para ser utilizadas en la restauración ecológica.

Estudios realizados en sistemas tropicales demuestran la necesidad de usar a los HMA como una herramienta en la restauración de sitios perturbados. Pouyú-Rojas y Siqueira (2000) encontraron que plántulas inoculadas con HMA tuvieron valores mayores en altura y biomasa que plantas no inoculadas, mientras que Allen *et al.* (2003), en un estudio realizado en una selva seca estacional de la península

de Yucatán, encontraron que plantas nativas inoculadas con HMA y transplantadas a un sitio perturbado tuvieron valores mayores en altura, cobertura, biomasa, diámetro del tallo y en su tasa de crecimiento, con respecto a los obtenidos con plantas sin inóculo. De acuerdo con los resultados de este trabajo, la inoculación previa de las plántulas de especies pioneras (dependientes de luz) y sucesionalmente tardías (tolerantes a la sombra) con hongos micorrizógenos arbusculares es recomendable en la restauración ecológica, ya que las plántulas tendrían una ventaja con respecto a las no micorrizadas; los resultados para TAN, TRC para *Piper* en el campo y la mayor supervivencia de *Rollinia* también en el campo apoyan esta conclusión. En el caso de *Rollinia*, la inoculación debería realizarse previamente al trasplante, porque si bien las diferencias encontradas no fueron significativas, en general sí fueron más altos los valores en algunas variables de respuesta.

Las primeras especies de plantas nativas que se deben introducir son las que posean altas tasas de crecimiento como las pioneras, ya que éstas pueden facilitar el proceso sucesional y promover el establecimiento de otras especies, hasta alcanzar una estructura y una composición semejantes a la vegetación original (Guariguata y Ostertag, 2001; Leopold *et al.*, 2001). La respuesta favorable de *Piper* al trasplante hace de ella una especie útil en términos de la restauración, independientemente de que no haya respondido a la micorrización. Si bien dicha introducción

de especies dependientes de luz propicia el inicio de la sucesión secundaria, es importante también considerar la persistencia o la ausencia de la cobertura de los pastos, así como el número de plántulas colonizadoras que lleguen al sistema a través de semillas originarias de otras fuentes externas (Maluf de Souza y Ferreira, 2004). Esto generará las condiciones necesarias para el establecimiento de otras especies, principalmente nativas y leñosas de la región (Engel y Parrota, 2001; Guariguata y Ostertag, 2001; Meli, 2003), como podría ser el caso de *Rollinia*, la cual mostró un crecimiento más lento después del trasplante, pero una mayor supervivencia en los tratamientos con HMA.

Agradecimientos

Los autores agradecen a Oswaldo Núñez, Alejandro Astudillo, Juan Carlos Peña, Braulio Gómez Chagala, Zenet García y al Sr. Juan Gómez por su ayuda en el trabajo de campo. Asimismo, queremos agradecer a Consuelo Bonfil por sus valiosos comentarios al primer manuscrito, así como a los revisores anónimos por sus sugerencias que enriquecieron en mucho este trabajo. Esta investigación fue realizada gracias al apoyo de los proyectos PAPIIT-UNAM 205599 y 235402 y SEMARNAT-CONACYT 2002 C01-668.

Literatura citada

Allen E.B., Allen M.F., Egerton-Warburton L., Corkidi L. y Gómez-Pompa A. 2003. Impacts of early- and late-seral mycorrhizae during restoration in seasonal tropical forest, Mexico. *Ecological Applications* **13**:1701-1717.

Aronson J.C. y Le Floch E. 1996. Vital landscape attributes: missing tools for restoration ecology. *Restoration Ecology* **4**:377-387.

Aziz T., Sylvia D.M. y Doren R.F. 1995. Activity and species composition of arbuscular mycorrhizal fungi following soil removal. *Ecological Applications* **5**:776-784

Bradshaw A.D. 1997. The importance of soil ecology in restoration science. En: Urbanska K.M., Webb N.R. y Edwards P.J. Eds. *Restoration Ecology and Sustainable Development*, pp. 33-64, Cambridge University Press, Cambridge.

Cuenca G., De Andrade Z. y Escalante G. 1998a. Diversity of Glomalean spores from natural, disturbed and revegetated communities growing on nutrient-poor tropical soils. *Soil Biology and Biochemistry* **30**:711-719.

Cuenca G., De Andrade Z. y Escalante G. 1998b. Arbuscular mycorrhizae in the rehabilitation of fragile degraded tropical lands. *Biology and Fertility of Soils* **26**:107-111.

Cuenca G., De Andrade Z., Lovera M., Fajardo L. y Meneses E. 2004. The effect of two arbuscular mycorrhizal inocula of contrasting richness and the same mycorrhizal potential on the growth and survival of wild plant species from La Gran Sabana, Venezuela. *Canadian Journal of Botany* **82**:582-589.

Dirzo R. 2001. Tropical forests. En: Chapin III F.S., Sala O.E. y Huber-Sannwald E. Eds. *Global Biodiversity in a Changing Environment: Scenarios for the 21st Century*, pp. 251-276,

Springer-Verlag, Berlín.

Dobson A.P., Bradshaw A.D. y Baker J.M. 1997. Hopes for the future: restoration ecology and conservation biology. *Science* **277**:515-522.

Engel V.L. y Parrota J.A. 2001. An evaluation of direct seeding for reforestation of degraded lands in central São Paulo state, Brazil. *Forest Ecology and Management* **152**:169-181.

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

García M.C. 1988. Landscape ecological approach for forest conservation. A case in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. Tesis de Maestría, International Institute for Aerospace Survey and Earth Sciences, Enschede, Holanda, 163 pp.

Geist H.J. y Lambin E.F. 2001. What drives tropical deforestation? A meta-analysis of proximate and underlying causes of deforestation based on sub-national case study evidence. LUCC International Project Office, Louvain-la-Neuve, Bélgica.

Geist H.J. y Lambin E.F. 2002. Proximate causes and underlying driving forces a nonrenewable resource. *Science* **177**:762-765.

González-Soriano E., Dirzo R. y Vogt R.C. 1997. *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F.

Grime J.P., Crack J.E. y Rincón E. 1986. The ecological significance of plasticity. En: Jennings D.H. y Trewavas A.J. Eds. *Plasticity in Plants*, pp 5-29, Symposia of the Society for Experimental Biology No. 40. The Company of Biologists, Cambridge.

Guariguata M.R. y Ostertag R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* **148**:185-206.

Guevara S., Laborde J. y Sánchez-Ríos G. 2004. *Los Tuxtlas, el Paisaje de la Sierra*. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa.

Habte M. y Manjunath A. 1991. Categories of vesicular-arbuscular mycorrhizal dependency of host species. *Mycorrhiza* **1**:3-12.

Haggar J.P., Briscoe C.B. y Butterfield R.P. 1998. Native species: a resource for the diversification of forestry production in the lowland humid tropics. *Forest Ecology and Management* **106**:195-203.

Hart M.M. y Reader R.J. 2004. Do arbuscular mycorrhizal fungi recover from soil disturbance differently? *Tropical Ecology* **45**:97-111.

Hart M.M., Reader R.J. y Klironomos J.N. 2003. Plant coexistence mediated by arbuscular mycorrhizal fungi. *Trends in Ecology and Evolution* **18**:418-423.

Haselwandter K. 1997. Soil micro-organisms, mycorrhiza, and restoration ecology. En: Urbanska K.M., Webb N.R. y Edwards P.J. Eds. *Restoration Ecology and Sustainable Development*, pp. 65-80, Cambridge University Press, Cambridge.

Héroult B., Honnay O. y Thoen D. 2005. Evaluation of the ecological restoration potential of plant communities in Norway spruce plantations using a life-trait based approach. *Journal of Applied Ecology* **42**:536-545.

Hobbs R.J. y Norton D.A. 1996. Towards a conceptual framework for restoration ecology. *Restoration Ecology* **4**:93-110.

- Huante P., Rincón E. y Gavito M. 1992. Root system analysis of seedlings of seven tree species from tropical dry forest in Mexico. *Trees* **6**:77-82.
- Hughes F.R., Kauffman J.B. y Jaramillo V. 2000. Ecosystem-scale impacts of deforestation and land use in a humid tropical region of Mexico. *Ecological Applications* **10**:515-527.
- Hunt R. 1982. *Plant Growth Analysis*. Edward Arnold, Londres.
- Janos D.P. 1996. Mycorrhizas, succession, and the rehabilitation of deforested lands in the humid tropics. En: Frankland J.C., Magan N. y Gadd G.M. Eds. *Fungi and Environmental Change*, pp. 129-162, Cambridge University Press, Cambridge.
- Lekberg Y. y Koide R.T. 2005. Is plant performance limited by abundance of arbuscular mycorrhizal fungi? A meta-analysis of studies published between 1988 and 2003. *New Phytologist* **168**:189-204.
- Leopold A.C., Andrus R., Finkeldey A. y Knowles D. 2001. Attempting restoration of wet tropical forest in Costa Rica. *Forest Ecology and Management* **142**:243-249.
- Lüttge U. 1997. *Physiological Ecology of Tropical Plants*. Springer-Verlag, Berlín.
- Maluf de Souza F. y Ferreira J.L. 2004. Restoration of seasonal semideciduous forests in Brazil: influence of age and restoration design on forest structure. *Forest Ecology and Management* **191**:185-200.
- Mangan S.A., Eom A.H., Adler G.H., Yavitt J.B. y Herre E.A. 2004. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi across a fragmented forest in Panama: insular spore communities differ from mainland communities. *Oecologia* **141**:687-700.
- Medina E. 1995. Physiological ecology of trees and application to forest management. En: Lugo A.E. y Lowe E. Eds. *Tropical Forest: Management and Ecology*, pp. 289-307, Ecological Studies 112, Springer-Verlag, Berlín.
- Meli P. 2003. Restauración ecológica de bosques tropicales. Veinte años de investigación académica. *Interciencia* **28**:581-589.
- Miranda F. y Hernández-X. E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **29**:20-179.
- Morrison D. y Reeke E. 1995. Pattern of defoliation and its effect photosynthesis capacity on *Oenothera biennis*. *Journal of Ecology* **83**:759-767.
- Perry D.A. y Amaranthus M.P. 1990. The plant-soil bootstrap: microorganisms and reclamation of degraded ecosystems. En: Berger J.J. Ed. *Environmental Restoration*, pp. 94-102, Island Press, Washington D.C.
- Picone C. 2000. Diversity and abundance of arbuscular-mycorrhizal fungus spores in tropical forest and pasture. *Biotropica* **32**:734-750.
- Pouyú-Rojas E. y Siqueira J.O. 2000. Micorriza arbuscular e fertilização do solo no desenvolvimento pós-transplante de mudas de sete espécies florestais. *Pesquisa Agropecuária Brasileira Brasília* **35**:103-114.
- Pyke D. y Thompson J. 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecology* **67**:240-245.
- Rodríguez J. 2006. Efectos de la defoliación inducida sobre el crecimiento de tres arbustos ribereños de la Sierra Tarahumara bajo condiciones de crecimiento en rizotróf. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 79 pp.
- SER [Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group]. 2004. The SER International Primer on Ecological Restoration. <www.ser.org/content/ecological_restoration_primer.asp>
- Siqueira J.O., Carneiro M.A. C., Curi N., da Silva R.S.C. y Davide A.C. 1998. Mycorrhizal colonization and mycotrophic growth of native woody species as related to successional groups in Southeastern Brazil. *Forest Ecology and Management* **107**:241-252.
- Smith S.E. y Read D.J. 1997. *Mycorrhizal Symbiosis*. 2a. ed. Academic Press, Cambridge.
- Sommer-Cervantes I., Flores-Delgadillo L. y Gutiérrez-Ruiz M. 2003. Caracterización de los suelos de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. En: Álvarez-Sánchez J. y Naranjo-García E. Eds. *Ecología del Suelo en la Selva Tropical Húmeda de México*, pp. 17-67, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa.
- STATSOFT INC. 2001. STATISTICA for Windows. Ver. 6.0. <www.statsoft.com>
- Van der Heijden M.G.A., Boller T., Wiemken A. y Sanders I.R. 1998a. Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecology* **79**:2082-2091.
- Van der Heijden M.G.A., Klironomos J.N., Ursic M., Moutoglis P., Streitwolf-Engel R., Boller T., Wiemken A. y Sanders I.R. 1998b. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* **396**:69-72.
- Varela L. y Guadarrama P. 2003. El papel de las micorrizas en los trópicos. En: Álvarez-Sánchez J. y Naranjo-García E. Eds. *Ecología del Suelo en la Selva Tropical Húmeda de México*, pp. 274-285, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa.
- Varma A. y Hock B. 1999. *Mycorrhiza. Structure, Function, Molecular Biology and Biotechnology*. Springer-Verlag, Berlín.
- Wardle D.A. 2002. *Communities and Ecosystems. Linking the Aboveground and Belowground Components*. Princeton University Press, Nueva Jersey.
- Young T. 2000. Restoration ecology and conservation biology. *Biological Conservation* **92**:73-83.
- Zar J. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Upper Saddle River, Nueva Jersey.

Recibido: 21 de septiembre de 2005

Versión corregida: 9 de abril de 2007

Aceptado: 13 de abril de 2007