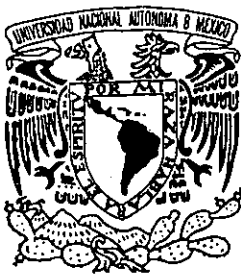


3



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

290762

BIOMASA Y ALMACENES DE CARBONO RADICAL  
EN LA REGION DE LOS TUXTLAS, VERACRUZ:  
VARIACIONES CON EL CAMBIO DE USO  
DE SUELO.

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

**B I O L O G O**

P R E S E N T A

**LUIS RAUL AHEDO HERNANDEZ**

DIRECTOR DE TESIS: DR. VICTOR JOAQUIN JARAMILLO LUQUE



2001

FACULTAD DE CIENCIAS  
SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

MAT. MARGARITA ELVIRA CHÁVEZ CANO  
Jefa de la División de Estudios Profesionales  
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:  
Biomasa y almacenes de carbono radical en la región  
de Los Tuxtlas, Veracruz: variaciones con el cambio  
de uso del suelo.

realizado por Ahedo Hernández Luis Raúl

Con número de cuenta 9052183-6 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de tesis

Propietario Dr. Víctor J. Jaramillo Luque

Propietario Dr. Felipe F. García-Oliva

Propietario Dr. F. Javier Álvarez Sánchez

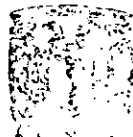
Suplente Dr. José Luis Martínez Sánchez

Suplente Dr. Miguel Martínez-Ramos

FACULTAD DE CIENCIAS  
U.N.A.M.

*Edna María Suárez Díaz*

Dra. Edna María Suárez Díaz  
Consejo Departamental de Biología



DEPARTAMENTO  
DE BIOLOGÍA

## Agradecimientos

- Al Dr. Víctor J. Jaramillo Luque, por haberme brindado el apoyo, asesoría, amistad y paciencia durante la realización de este trabajo.
- A mis sinodales de tesis: Dr. Felipe García-Oliva, Dr. Miguel Martínez Ramos, Dr. Javier Álvarez Sánchez y Dr. José Luis Martínez, les doy las gracias por la revisión, comentarios y sugerencias que ayudaron a enriquecer este trabajo.
- Al Dr. Manuel Maass por el apoyo y la comprensión brindada.
- A Lyliana Rentería por su valiosa ayuda en el trabajo de campo.
- A Georgina García y Pilar Islas por su apoyo y asesoría técnica en el trabajo de laboratorio.
- Al Ing. Heberto Ferreira por su apoyo Técnico en computo.
- A mis compañeros del Instituto de Ecología (D.F.): Enrique Solís, Teresa González, Sonia Díaz, Jorge Castellanos, Silvia Núñez, Mónica Aguilar, Rocío Esteban y Agustín Quiroz por su apoyo y amistad.
- A mis compañeros del Instituto de Ecología (Morelia-DERN): Leopoldo Galicia, Alba Zarco, Ana Burgos, Humberto Rendón, Tamara Ortiz, Andrés Camou, Carlos Anaya, Yolanda Nava, Maribel Nava, por hacer agradable el ambiente de trabajo.
- A mis "cuates" del DERN: Benjamín Ordóñez, Carlos Guerrero, René Martínez, Miguel Salinas, Vicente Salinas, Omar Chassin, ....., por su amistad.
- Al personal de la Estación de Biología "Los Tuxtlas" por las facilidades brindadas para la realización de este trabajo.
- A Lucio, Daniel, Juan, Domingo, Práxedes, ....., por su apoyo en el campo.
- A Todos aquellos que de alguna manera han participado en la realización del presente trabajo.
- Este trabajo fue parte del Proyecto "Biomasa y Almacenes de carbono en Selvas Tropicales del Sureste de México", financiado por la U.S. Environmental Protection Agency, mediante convenio de colaboración con Oregon State University. OR-821860-01-O

*Me faltan palabras para poder expresar todo lo que siento, pero éste trabajo esta,*

### **Dedicado:**

**A mis Padres<sup>†</sup>:** (Ofelia y Leopoldo) por sus grandes sacrificios, enseñanzas y amor, pero sobre todo haberme dado la vida.

**A ti Dulce María,** mi esposa, por todo el amor, alegría, y apoyo que me haz brindado, por los incontables momentos compartidos, te agradezco infinitamente ese hermoso “Lucero” que le diste a mi vida.

**A ti Lucero,** por que eres ya parte de la alegría de mi vida, adelante hija.

**A mis hermanos:** Leopoldo, Ofelia y Beatriz, por el cariño y apoyo que me han brindado.

**A mis sobrinos:** Areli, Osvaldo, Leopoldo, Eduardo, Raúl y Silvana, con mucho cariño.

**A la familia Tovar Eliosa,** por el gran apoyo, además de los grandes momentos compartidos.

**A ti Pepe,** por tu gran amistad.

**A mi abuelita Salomé<sup>†</sup>,** por el gran cariño y los valores que me enseñó.

**A Conchita<sup>†</sup>,** por el cariño y cuidados que me brindó.

# Contenido

<b>Resumen</b>	1
<b>Introducción y objetivos</b>	3
<b>Área de estudio</b>	6
<b>Métodos</b>	9
1. Biomasa radical	9
2. Determinación del carbono total	13
<b>Resultados</b>	15
1. Biomasa radical	15
1.1 Selva Alta	18
1.2 Acahuales	18
1.3 Praderas	20
2. Contribución relativa	22
2.1 Selva Alta	22
2.2 Acahuales	22
2.3 Praderas	27
3. Concentración de carbono	29
4. Almacenes de carbono	29
<b>Discusión</b>	36
<b>Bibliografía</b>	43

## Resumen

La deforestación en las regiones tropicales trae consigo cambios biogeoquímicos, como la pérdida de nutrientes, el incremento de la liberación de CO<sub>2</sub> a la atmósfera debido a la quema de la vegetación y la disminución de los almacenes de carbono contenidos en raíces y suelos. La importancia del cambio del uso del suelo en las zonas tropicales en la dinámica del C y la falta de información sobre el componente radical, hace que el principal objetivo de este trabajo sea la cuantificación de la biomasa de raíces y del almacén de C contenida en ellas en la selva alta perennifolia y en comunidades derivadas de la misma.

Para la estimación de la biomasa radical y su contenido de carbono, se excavaron trincheras de 0.5 x 2 m y 1 m de profundidad en nueve sitios de tres diferentes comunidades vegetales (tres sitios por comunidad): selva alta, acahual (8, 20 y 30 años de abandono) y pradera (12, 20 y 28 años de uso). La biomasa radical promedio de la selva alta fue 22.3 Mg ha<sup>-1</sup>. En los acahuales los valores fueron de 8.5, 5.5 y 22.5 Mg ha<sup>-1</sup> (respectivamente), mientras que en las praderas fueron de 3.1, 5.4 y 4.5 Mg ha<sup>-1</sup> (respectivamente).

El 80% de la biomasa radical en la selva alta se localizó en los primeros 60cm de profundidad, mientras que el valor promedio en los acahuales y las praderas fue de 97.3% en la misma profundidad. En la selva, las raíces mayores a 20 mm de diámetro representaron el 54.5% de la biomasa radical total. Por su parte, las raíces finas-pequeñas (0-4 mm de diámetro) y las muy grandes (> 20 mm) representaron alrededor del 30% cada una en los acahuales, mientras que en las praderas las raíces finas-pequeñas contribuyeron con el 85% de la biomasa radical, con excepción de la pradera de 28 años en la cual sólo representaron el 35%.

La biomasa radical representó el 5.0% de la biomasa total en la selva, del 6.8 a 8.5% en los acahuales y aproximadamente el 33.1% en las praderas.

En general, la concentración de carbono aumentó significativamente ( $P < 0.05$ ) con el diámetro de la raíz de un  $37.7\% \pm 1.0$  en las finas-pequeñas a  $41.1\% \pm 0.8$  en las muy gruesas (media y error estándar). Los almacenes de carbono radical fueron de  $9.2 \text{ MgC ha}^{-1}$  en la selva alta, 3.3, 2.1 y  $9.6 \text{ MgC ha}^{-1}$  en los acahuales de 8, 20 y 30 años, respectivamente, y de 1.0, 1.7 y  $1.9 \text{ MgC ha}^{-1}$  en las praderas de 12, 20 y 28 años, respectivamente.

Del almacén total de C del ecosistema, la porción subterránea (suelo+raíces) representó el 54.3% en la selva, pero las raíces sólo aportaron el 2.3%. En los acahuales, la porción subterránea representó del 64.9 al 87.6% del total del almacén de C y las raíces aportaron del 0.7 al 2.9% del almacén. En las praderas, el 94.5% del almacén total de C se localizó en la porción subterránea, aunque las raíces sólo aportaron el 0.8% de éste.

El 80.5% de la biomasa radical de la selva alta y el 80% del almacén de carbono contenido en las raíces se perdió con la transformación de la selva a praderas.



## Introducción y objetivos

En años recientes, los bosques tropicales han recibido una atención sin precedente en la investigación ecológica. El interés en estos ecosistemas es estimulado, en parte, por la alarmante proporción en que han sido modificados o destruidos completamente (Murphy & Lugo 1986). Dichos disturbios están influenciando los ciclos biogeoquímicos a escalas tanto local como global (Kauffman *et al.* 1992), debido a la alteración de los grandes almacenes de carbono en la vegetación tropical y a los efectos potenciales del rompimiento en el balance de carbono del planeta (Murphy & Lugo 1986). El cambio en el uso del suelo en las regiones tropicales es responsable, en parte, del incremento de la concentración de CO<sub>2</sub> en la atmósfera (Houghton 1990; Schimel 1995). Además, la deforestación provoca la disminución de la humedad relativa de la atmósfera y un incremento en la velocidad del viento y de la temperatura del aire (Kauffman *et al.* 1992).

Los bosques contienen de 20 a 100 veces más carbono por unidad de área que las tierras para cultivo (Houghton 1990), lo que significa que el reemplazo de los bosques por praderas o tierras para cultivo, reduce las cantidades de carbono en el suelo. La mayor proporción de los almacenes de carbono está en la materia orgánica acumulada en los suelos. Bohn (1976) estimó que los suelos contienen aproximadamente  $30 \times 10^{14}$  kg de carbono orgánico. Los bosques tropicales almacenan el 46% de todo el carbono orgánico terrestre y el 11% del carbono total en los suelos (Brown & Lugo 1982).

La circulación del carbono comienza en la reserva atmosférica. La actividad respiratoria de los productores y consumidores es responsable de la devolución a la atmósfera, en forma de CO<sub>2</sub>, de una cantidad considerable de carbono fijado

biológicamente (Kormondy 1969). Los flujos mayores de C a la atmósfera se deben a la actividad respiratoria de los descomponedores al procesar los materiales de desecho y los restos muertos de otros niveles tróficos y a la respiración de las plantas (Schlesinger 1997).

La liberación del bióxido de carbono de la biota terrestre, incluyendo las emisiones del suelo, así como la derivada de la tala e incendios de los bosques, han contribuido significativamente en el aumento de su concentración atmosférica (Bouwman 1990). Actualmente la principal fuente antropogénica de CO<sub>2</sub> es la quema de combustibles fósiles. La estimación de emisiones de bióxido de carbono para 1987 fue de 5.7 GtC a<sup>-1</sup> (1 Gt = 10<sup>15</sup>g) (Bouwman 1990). En adición, las fuentes bióticas de CO<sub>2</sub> (principalmente la deforestación) contribuyeron con alrededor de 1 a 3 GtC a<sup>-1</sup>, incluyendo 0.2 a 0.9 GtC a<sup>-1</sup> por la pérdida del carbono del suelo. El incremento anual en la concentración atmosférica es de alrededor del 0.5% ó 3.6 GtC a<sup>-1</sup> (Bouwman 1990). Aproximadamente el 70% del total de las emisiones anuales de CO<sub>2</sub> a la atmósfera ocurren por la combustión de carbón, aceite y gas; el 30% se debe a la deforestación y la mayor parte de ésta ocurre en los trópicos (Bouwman 1990).

Los principales reservorios de carbono son: el carbono fósil, la atmósfera, los océanos y la biósfera terrestre. Las raíces constituyen parte del reservorio de carbono en los ecosistemas naturales y tienen un papel importante en el continuo balance del sistema, cuando la mayoría del material vivo es removido (Vogt *et al.* 1991).

El sistema radical de las plantas terrestres presenta dos funciones primarias: a) la absorción de agua y de iones disueltos y b) la de fijación en el sustrato (Fitter 1991). Además, presentan otras funciones consideradas como secundarias como almacenamiento de nutrientes, la síntesis de reguladores de crecimiento y la

propagación (Fitter 1991). Contribuyen también en el flujo de agua entre la atmósfera y el suelo, a la incorporación de materia orgánica al suelo, en el almacenamiento de carbono y en el ciclaje de nutrientes (Jackson *et al.* 1996). Junto con la hojarasca, la producción de raíces provee la entrada primaria de carbono al suelo, de tal forma que los almacenes de carbono subterráneos son más del doble de los almacenes de carbono que se encuentran sobre el suelo (Jackson *et al.* 1996).

Las selvas altas perennifolias se distribuyen en la porción Este y Sureste del país (Rzedowski 1978). Cubrían cerca del 55% del estado de Veracruz, pero para 1980 su cobertura se había reducido a menos del 9% (Toledo *et al.* 1989). En un estudio realizado por Dirzo & García (1992) basado en fotografías aéreas de la parte norte de la sierra de Los Tuxtlas, Veracruz, se indica que la tasa de deforestación para el intervalo de 1976-1986 fue del 4.3%. Ello implica que para el año 2000 sólo existiría selva en los terrenos de la reserva y en los sitios verdaderamente inaccesibles del volcán San Martín.

Dada la importancia de los bosques tropicales y su transformación en la dinámica del C, los objetivos del presente trabajo son:

- 1.- Cuantificar la biomasa radical y su contenido de carbono en la selva alta perennifolia de la región tropical húmeda de Los Tuxtlas, Veracruz.
- 2.- Determinar la variación de la biomasa radical y su contenido de carbono, de acuerdo con la profundidad del suelo y con las diferentes categorías diamétricas.
- 3.- Comparar los almacenes de carbono radical de la selva con los de acahuales y praderas resultantes de su disturbio.

## Area de estudio

El trabajo se realizó en la región de los Tuxtlas, Veracruz, dentro de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", del Instituto de Biología de la UNAM, y en los ejidos de Laguna Escondida y La Palma.

El área de estudio se encuentra ubicada en la vertiente del Golfo de México, al sureste del Estado de Veracruz, enclavada en las estribaciones del Volcán de San Martín, casi al centro de la región denominada "Los Tuxtlas". La altitud varía de los 150 m (a sólo 4 km del mar) a los 530 m.s.n.m. Se localiza aproximadamente entre los 95° 04' y 95° 09' W y los 18° 34' y 18° 36' N (Lot-Helgueras 1976)( Fig. 1).

El clima es cálido-húmedo. Los datos de la estación meteorológica Coyame situada a 15 km de la Estación, muestran un promedio de 4725.2 mm de precipitación anual, 24.3°C de temperatura media y con temperaturas medias máximas y mínimas de 29°C y 17°C respectivamente (Ibarra y Sinaca 1987). El patrón de lluvias durante el año es variable y presenta dos estaciones principalmente: una estación relativamente seca de Marzo a Mayo, y otra estación lluviosa (con cerca del 60% del total de la precipitación anual) que ocurre de Junio a Octubre. En el período de Diciembre a Febrero ocurren los "nortes" (vientos fuertes y relativamente fríos provenientes del norte), los cuales pueden alcanzar rachas superiores a los 100 km/h y pueden causar descensos en la temperatura, la cual puede llegar a 10°C por períodos cortos de tiempo y traen consigo aproximadamente el 30% de la lluvia (Ibarra y Sinaca 1987).

El tipo de vegetación predominante en "Los Tuxtlas" es la selva alta perennifolia. Las especies arbóreas características del estrato bajo del dosel (< 10 m de altura) son: *Astrocaryum mexicanum*, *Chamaedorea spp.* y *Trophis mexicana*. En el estrato medio del dosel (entre 10 y 20 m de altura) se puede encontrar comúnmente a



Figura 1. Localización del área de estudio en la región de los Tuxtlas, Veracruz, México. (Modificado de Martínez-Sánchez, 1999)

*Cymbopetalum bailloni*, *Pseudolmedia oxiphyllaria*, *Orthion oblanceolatum*, *Dendropanax arboreus*. En el estrato alto del dosel (> 20 m de altura) se encuentran como árboles comunes a *Brosimum alicastrum*, *Nectandra ambigens* y *Poulsenia armata* (Piñero *et al.* 1977; Bongers *et al.* 1988).

Las especies características de los acahuales o selvas secundarias son:

*Alchornea latifolia*, *Cecropia obtusifolia*, *Heliocarpus appendiculatus*, *Hampea nutricia*, *Cymbopetalum baillonii*, *Dendropanax arboreus*, *Pleuranthodendron lindenii*, *Parathesis lenticellata*, *Erithrina folkersii*, *Cestrum luteovirescens*, *Lonchocarpus guatemalensis*, *Acacia cornigera*, *Sapium nitidum* y *Piper hispidum* (Carabias 1980; Pennigton & Sarukhán 1968; Sinaca com. pers.).

En las praderas (*sensu* Dávila-Aranda y Manrique-Forceck 1990) existen dos clases de pastos: los nativos o "gramas" (*Paspalum conjugatum*, *Axonopus compressus* y *Panicum spp*) y los introducidos, en este caso con el "pasto africano" o "estrella africana" (*Cynodon plectostachyus*) (Laborde 1996).

La transformación de la selva a pradera o tierras de cultivo se da por el procedimiento de la roza, tumba y quema. El "chapeo" se realiza en enero y la quema entre mayo y junio (Sinaca com. pers.). El ganado utilizado en las praderas es del tipo cebú (*Bos indicus*) y criollo (*Bos taurus*) (Laborde 1996).

## **Métodos**

### **1. Biomasa radical**

El muestreo se llevó a cabo en tres comunidades vegetales: selva alta perennifolia, así como, acahuales y praderas derivados de la transformación de la selva alta perennifolia. El trabajo de campo se realizó entre septiembre de 1995 y abril de 1996.

Se escogieron tres sitios para cada tipo de comunidad vegetal. Los sitios de selva se ubicaron dentro de los terrenos de la Estación de Biología "Los Tuxtlas" de la UNAM y en el ejido La Laguna. Los sitios de acahual se localizaron en los terrenos de la Estación y en los ejidos de La Laguna y La Palma. Los sitios de pradera se ubicaron en los terrenos de la Estación y en el ejido La Laguna.

Los sitios de selva en los terrenos de la Estación se ubicaron de la siguiente manera: uno se encuentra sobre la vereda denominada "Lyell", mientras que otro se ubicó en el límite norte del terreno de la Estación. El tercer sitio de selva, así como los acahuales de 8 y 20 años y las praderas se ubicaron en los alrededores a la vereda vecinal que va del ejido La Laguna al ejido Lázaro Cárdenas con dirección noroeste. El acahual de 30 años se ubicó cerca del camino de terracería hacia Sontecomapan con dirección oeste (cercano a la entrada del ejido La Palma).

En el presente estudio se cuantificaron las raíces de tres sitios de selva alta, de tres acahuales de diferente edad (8, 20 y 30 años de abandono) e historia de uso y tres praderas de diferente edad (12, 20 y 28 años). El acahual de 8 años fue utilizado primero como campo de milpa por 5 años y luego como pradera 2 años; el acahual de 20 años tuvo un uso de milpa alternado con frijol y arroz durante 13 años y el acahual de 30 años tuvo un uso de milpa durante 15 años antes de ser abandonados. Las

praderas estudiadas han tenido uso ganadero durante 12, 20 y 28 años. Cabe mencionar que en los sitios de selva y acahual ya se habían hecho estudios (Hughes *et al.* 1999, 2000) por lo que fueron escogidos para la estimación de raíces. Para el caso de las praderas, los sitios fueron diferentes a los estudiados por Hughes *et al.* (1999, 2000) ya que no se permitió el uso de los terrenos para la excavación de trincheras por parte de los propietarios.

En cada uno de los sitios se trazó un cuadro de 3000 m<sup>2</sup> (50 x 60 m) utilizando cintas métricas plásticas y brújula. Sobre una línea de 60 m (línea base) se marcaron cinco puntos distantes 15 m entre ellos. En cada punto, sobre una línea de 50 m perpendicular a la línea base se determinó al azar el punto de muestreo (el cual sirvió como centro de una trinchera) (Fig. 2). La trinchera fue de forma rectangular, de 2 x 0.50 m, y la dirección del eje mayor se determinó al azar. Las trincheras fueron excavadas con picos, palas y barreta, en intervalos de 10 cm de profundidad hasta los primeros 20 cm. Posteriormente, los intervalos fueron de 20 cm hasta los 100 cm, aunque en tres trincheras de las praderas sólo se pudo llegar a 80 cm de profundidad.

La extracción de raíces se realizó manualmente y las raíces muy gruesas se obtuvieron con la ayuda de tijeras o serrucho. Con la ayuda de una malla a manera de tamiz, se separaron del suelo y de las rocas. Posteriormente se guardaron en bolsas de plástico debidamente etiquetadas para su traslado al laboratorio. No se separaron las raíces vivas de las muertas ni se distinguieron especies, así como tampoco se colectaron las raíces pivotantes. El método de muestreo se modificó en las praderas, debido a que cerca del 80% del total de la biomasa de las raíces se encontraba en la clase diamétrica de 0 - 4 mm. Esto se conocía gracias a estudios similares realizados en el trópico seco (Rentería 1997), por lo que para la estimación de esta clase se utilizó



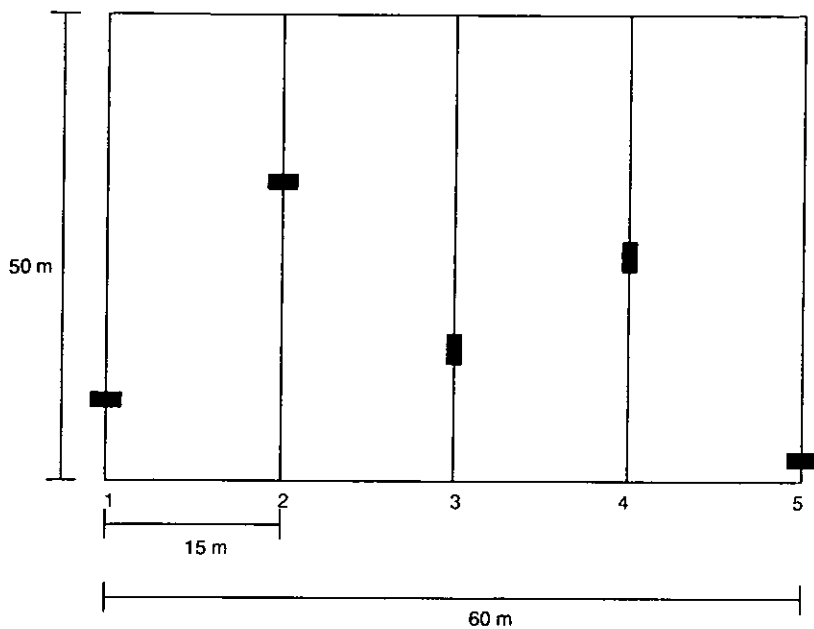


Figura 2. Representación esquemática de los transectos (1-5). La dirección y ubicación de cada trinchera sobre los transectos se determinó al azar.

un nucleador. Las clases de diámetro mayor se colectaron manualmente mediante el método descrito.

Debido a que el método de la trinchera subestimaba la cantidad de raíces finas ( $\leq 1.0$  mm) en la selva y los acahuales, se utilizó un nucleador de 10 cm de altura y 5 cm de diámetro y se obtuvieron tres núcleos por cada trinchera. Con éstos se calculó la biomasa de esta fracción en las profundidades de 0-10, 10-20 y 20-40 cm, ya que es en éstas donde se encuentra la mayor concentración de la biomasa de raíces finas (77%) (Klinge 1973).

En el laboratorio, las raíces se lavaron con agua corriente dentro de un tamiz de malla fina de 0.2 mm (para evitar la pérdida de raíces finas) y así eliminar el suelo adherido a ellas. Posteriormente se separaron en cuatro clases diamétricas: a) 0.1-4.0 mm (finas y pequeñas); b) 4.1-10.0 mm (medianas); c) 10.1-20.0 mm (gruesas) y d) > 20.1 mm (muy gruesas) (Böhm 1979). Esta separación se hizo mediante la utilización de un vernier digital, tomando en cuenta el diámetro a la mitad de la altura longitudinal de la raíz. Una vez separadas por profundidad y clase diamétrica, las raíces se colocaron en bolsas de papel etiquetadas y se secaron en un horno eléctrico a 70°C durante 72 horas para registrar su peso seco. En el caso de las raíces muy gruesas se tomó una submuestra y el peso seco se obtuvo del peso fresco total de la raíz.

## **2. Determinación del carbono total**

Se utilizó el material de dos trincheras, escogidas al azar para cada sitio de cada comunidad vegetal, para determinar la concentración de C de las raíces. Las raíces de cada trinchera se pulverizaron y se pesaron entre 20 y 40 mg de cada una de las muestras, previamente homogeneizadas. Para determinar la concentración de carbono total, se utilizó un Analizador de Carbono (UIC, Inc. modelo 5012), en el cual se cuantifica el desprendimiento de CO<sub>2</sub> por coulometría al ser incineradas las muestras. Para introducir las muestras en el tubo de incineración, se colocaron en cápsulas de porcelana. La temperatura utilizada en el analizador fue de 950°C. El tiempo determinado para la incineración total de cada muestra fue de entre 4 y 6 minutos. Todas las muestras fueron analizadas por duplicado.

La concentración de C en las raíces se analizó estadísticamente con el objeto de determinar si las raíces de diferentes diámetros o de las diferentes comunidades (selva, acahual y pradera) presentaban diferencias. Se realizó un análisis de varianza de dos vías con el programa STATISTIX de Analytical Software y se aplicó la prueba de Tukey (HSD) para la comparación de medias.

## **Resultados**

### **1. Biomasa radical**

La biomasa radical de la selva alta perennifolia se presenta como el promedio de los valores de 15 trincheras con su error estándar. En lo que respecta a los sitios de acahual (3) y de pradera (3), si se presentan de manera separada (excepto en un caso, ver Fig. 4), debido a que tienen diferentes edades y tipos de uso.

La selva alta perennifolia tuvo una biomasa subterránea de  $22.3 \pm 2.8 \text{ Mg ha}^{-1}$  (media y E.S.), mientras que en los acahuales se presentó una variación de  $5.5 \pm 0.8$  a  $22.5 \pm 4.4 \text{ Mg ha}^{-1}$  (Fig. 3). Los valores de biomasa radical en las praderas fueron los más bajos y variaron entre  $3.1 \pm 0.8$  a  $5.4 \pm 0.4 \text{ Mg ha}^{-1}$ .

Las tres comunidades vegetales presentaron diferencias en la distribución de la biomasa radical con respecto a la profundidad (Fig. 4). La selva alta presentó valores de biomasa más altos en las tres primeras profundidades, hasta los 40 cm (Fig. 4a). De los 40 a los 100 cm los valores fueron menores. En los acahuales y en las praderas, a pesar de sus diferentes edades o usos, se presentaron patrones similares de distribución de la biomasa a lo largo del perfil. Por ello, y para simplificar la interpretación, los resultados de cada comunidad se presentan como el promedio de 15 trincheras (Fig. 4 b,c). En los acahuales, los valores más altos se registraron de 0-10 cm de profundidad (Fig. 4b). En las dos siguientes profundidades (10-20 y 20-40 cm), el total de la biomasa fue menor y muy parecido entre sí y disminuyó considerablemente en los últimos 60 cm del perfil. Las praderas presentaron cerca de la mitad de la biomasa radical total en los primeros 10 cm de profundidad, disminuyendo drásticamente en el perfil con valores muy bajos en los últimos 40 cm de profundidad (Fig. 4c).

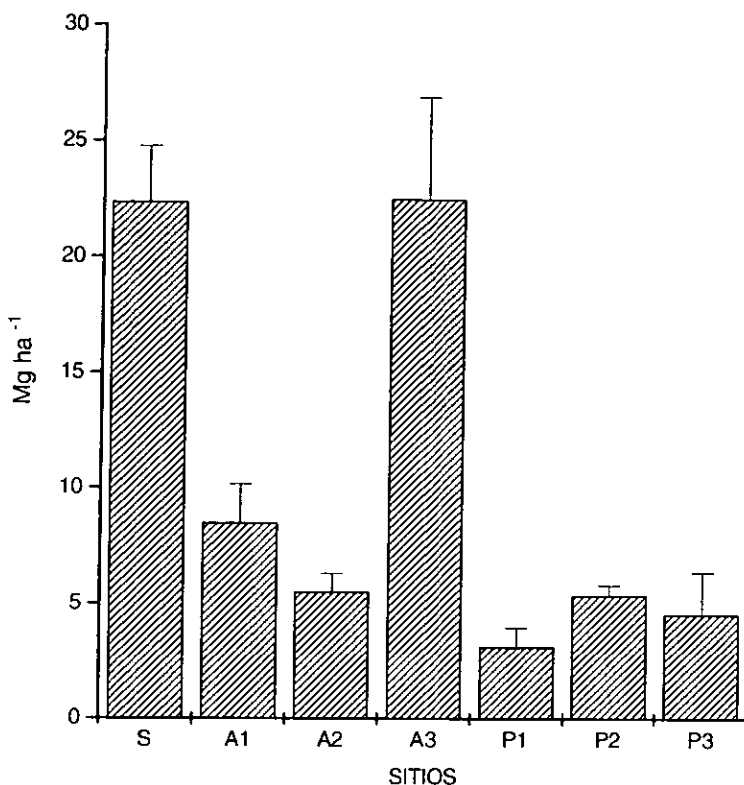


Figura 3. Biomasa radical total para cada comunidad. Cada barra representa el promedio de los valores con su error estándar ( $n= 15$  para selva alta y  $n=5$  para acahuales y praderas), e incluye todas las categorías diamétricas y todas las profundidades. S= Selva Alta A1= Acahual de 8 años, A2= Acahual de 20 años, A3= Acahual de 30 años, P1= Pradera de 12 años, P2= Pradera de 20 años y P3=Pradera 28 años.

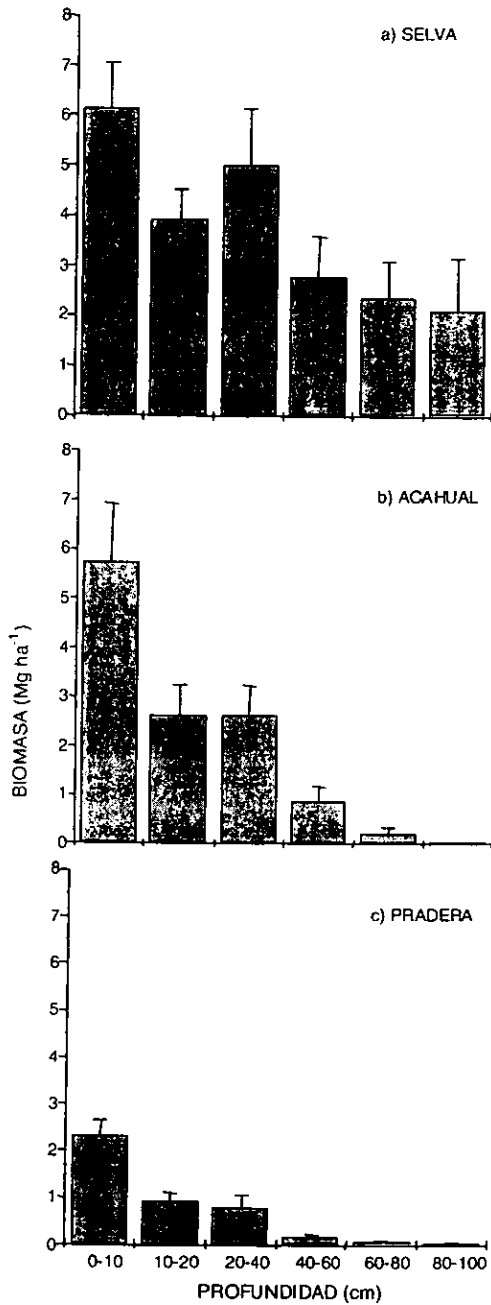


Fig. 4. Variación de la biomasa radical total con la profundidad para cada comunidad. Cada barra representa la media de quince valores con su error estándar.

### **1.1 Selva Alta**

En la selva alta, el mayor valor de biomasa radical total por profundidad se registró en los primeros 10 cm y fue de  $613.1 \text{ g m}^{-2}$  (Fig. 4a, Tabla 1). La categoría diamétrica de  $> 20 \text{ mm}$  tuvo los valores más altos de biomasa radical a lo largo del perfil con un total de  $1216.1 \text{ g m}^{-2}$ . En esta categoría diamétrica se presentó el valor más alto ( $307.6 \text{ g m}^{-2}$ ) en la profundidad de 20-40 cm (Tabla 1). Sin embargo, la biomasa de las raíces más pequeñas (0-4 mm) fue similar a la de las raíces más gruesas en los primeros 10 cm de profundidad.

### **1.2 Acahuales**

En el acahual de 8 años, el valor más alto de biomasa ( $154.6 \text{ g m}^{-2}$ ) se presentó en las raíces  $> 20 \text{ mm}$  en la profundidad de 0-10 cm (Tabla 2a). En contraste con la selva, la categoría de 0-4 mm presentó el valor mayor ( $301.5 \text{ g m}^{-2}$ ; Tabla 2a), aunque no fue mucho mayor que la biomasa de las raíces  $> 20 \text{ mm}$ . En los últimos 60 cm del perfil, las categorías diamétricas de 0-4 y 4-10 mm contribuyeron con la mayor proporción de la biomasa radical. Las raíces más gruesas (10-20 y  $>20 \text{ mm}$ ) tuvieron valores muy bajos o nulos por abajo de los 40 cm de profundidad.

En el acahual de 20 años, la mayor cantidad de biomasa radical ( $217.0 \text{ g m}^{-2}$ ) se concentró en los primeros 10 cm del perfil, donde las raíces de 0-4 mm presentaron el valor más alto de biomasa en general (Tabla 2b). Las categorías diamétricas de 0-4 y mayores de 20 mm registraron los valores más altos a lo largo del perfil con  $170.7$  y  $168.9 \text{ g m}^{-2}$ , respectivamente.

Al igual que los dos acahuales anteriores, el acahual de 30 años tuvo la mayor cantidad de biomasa radical total en los primeros 10 cm de profundidad (Tabla 2c). Al

Prof.(cm)	Diámetro (mm)				Total
	0-4	4-10	10-20	> 20	
0-10	200.0 (21.9)	87.0 (18.0)	90.1 (16.6)	236.0 (77.3)	613.1
10-20	63.5 (6.7)	50.7 (6.5)	53.8 (13.5)	226.3 (63.9)	394.3
20-40	67.7 (6.3)	49.8 (5.9)	76.3 (13.0)	307.7 (98.4)	501.5
40-60	36.5 (3.4)	28.4 (5.0)	50.7 (19.6)	163.8 (63.6)	279.4
60-80	24.1 (2.9)	30.6 (7.9)	38.5 (15.0)	140.5 (65.6)	233.7
80-100	18.4 (2.6)	24.3 (7.4)	26.9 (11.3)	141.8 (93.0)	211.4
Total	410.1	270.9	336.2	1216.1	2233.3

Tabla 1. Biomasa radical ( $\text{g m}^{-2}$ ) de la selva por profundidad y categoría diamétrica. Los valores representan la media de 15 trincheras y los paréntesis señalan el error estándar.



(a) **Diámetro (mm)**

Prof.(cm)	0-4	4-10	10-20	> 20	Total
0-10	131.8 (20.5)	71.2 (14.2)	92.8 (57.5)	154.6 (78.5)	<b>450.4</b>
10-20	68.1 (20.3)	28.5 (11.0)	9.0 (2.7)	93.5 (60.0)	<b>199.1</b>
20-40	62.8 (22.6)	42.7 (15.9)	19.4 (11.5)	9.8 (7.3)	<b>134.8</b>
40-60	28.6 (6.9)	15.6 (4.9)	5.4 (4.0)	0.0 (0.0)	<b>49.6</b>
60-80	7.5 (1.8)	2.5 (1.8)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	<b>10.0</b>
80-100	2.7 (1.3)	0.7 (0.7)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	<b>3.4</b>
<b>Total</b>	<b>301.5</b>	<b>161.2</b>	<b>126.6</b>	<b>258.0</b>	<b>847.2</b>

(b)

Prof.(cm)	0-4	4-10	10-20	> 20	Total
0-10	87.2 (11.6)	39.9 (11.0)	55.8 (13.3)	34.0 (18.7)	<b>217.0</b>
10-20	26.7 (4.3)	21.6 (5.3)	14.9 (14.2)	9.1 (9.1)	<b>72.3</b>
20-40	38.0 (7.2)	17.7 (6.0)	35.8 (16.2)	39.5 (22.4)	<b>131.1</b>
40-60	11.6 (2.5)	7.5 (3.6)	4.8 (2.6)	86.2 (70.1)	<b>110.1</b>
60-80	4.5 (1.8)	2.2 (1.0)	9.2 (8.8)	0.0 (0.0)	<b>15.9</b>
80-100	2.6 (0.8)	0.4 (0.2)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	<b>3.1</b>
<b>Total</b>	<b>170.7</b>	<b>89.5</b>	<b>120.5</b>	<b>168.9</b>	<b>549.5</b>

(c)

Prof.(cm)	0-4	4-10	10-20	> 20	Total
0-10	241.8 (32.9)	146.5 (43.2)	162.1 (29.0)	499.3 (143.1)	<b>1049.8</b>
10-20	112.5 (17.6)	139.8 (27.9)	128.7 (46.3)	137.2 (45.5)	<b>518.2</b>
20-40	99.7 (24.8)	103.2 (17.6)	119.2 (28.7)	198.5 (73.8)	<b>520.7</b>
40-60	33.1 (9.3)	47.4 (29.1)	19.7 (16.7)	0.0 (0.0)	<b>100.2</b>
60-80	18.4 (4.6)	18.2 (10.3)	6.9 (4.5)	0.0 (0.0)	<b>43.5</b>
80-100	6.4 (1.8)	5.5 (2.2)	5.4 (3.3)	0.0 (0.0)	<b>17.4</b>
<b>Total</b>	<b>512.0</b>	<b>460.7</b>	<b>441.9</b>	<b>835.0</b>	<b>2249.7</b>

Tabla 2. Biomasa radical ( $\text{g m}^{-2}$ ) por profundidad y categoría diamétrica de los tres sitios de acahual. a) Acahual de 8 años, b) Acahual de 20 años y c) Acahual de 30 años. Los valores representan la media de cinco trincheras y los paréntesis indican el error estándar.

igual que en la selva, la categoría diamétrica con mayor biomasa a lo largo del perfil fue la de >20 mm con 835.0 g m<sup>-2</sup>. Sin embargo, este tamaño de raíces no se presentó por debajo de los 40 cm de profundidad.

### **1.3 Praderas**

En las praderas, los valores más altos de biomasa radical se registraron en la categoría diamétrica de 0-4 mm en la profundidad de 0-10 cm (82.0 a 298.6 g m<sup>-2</sup>) (Tabla 3 a,b,c). Así mismo, esta categoría presentó la mayor cantidad de raíces (161.70 a 496.06 g m<sup>-2</sup>) a lo largo del perfil. A excepción de la pradera de 28 años, las praderas no presentaron cantidades importantes de raíces >20 mm, y aún en ella dichas raíces no se presentaron por debajo de los 40 cm de profundidad.

(a) **Diámetro (mm)**

Prof.(cm)	0-4	4-10	10-20	> 20	Total
0-10	141.9 (25.5)	10.6 (6.6)	0.0 (0.0)	1.5 (1.5)	<b>153.9</b>
10-20	77.7 (25.7)	0.3 (0.3)	4.2 (4.2)	0.0 (0.0)	<b>82.2</b>
20-40	21.1 (3.9)	1.5 (1.5)	3.9 (3.9)	35.7 (35.7)	<b>62.2</b>
40-60	5.9 (1.8)	2.6 (2.6)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	<b>8.4</b>
60-80	2.7 (0.9)	1.7 (1.7)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	<b>4.4</b>
80-100	1.2 (0.5)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	<b>1.2</b>
<b>Total</b>	<b>250.4</b>	<b>16.7</b>	<b>8.1</b>	<b>37.1</b>	<b>312.4</b>

(b)

Prof.(cm)	0-4	4-10	10-20	> 20	Total
0-10	298.6 (30.7)	8.3 (6.8)	1.4 (0.9)	10.5 (10.5)	<b>318.8</b>
10-20	82.9 (5.9)	1.9 (1.5)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	<b>84.9</b>
20-40	64.1 (13.3)	3.0 (2.2)	5.8 (5.8)	0.0 (0.0)	<b>72.9</b>
40-60	23.3 (2.3)	5.6 (3.4)	3.2 (3.2)	0.0 (0.0)	<b>32.1</b>
60-80	16.0 (1.8)	0.6 (0.4)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	<b>16.6</b>
80-100	11.0 (0.5)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	<b>11.0</b>
<b>Total</b>	<b>496.1</b>	<b>19.4</b>	<b>10.4</b>	<b>10.5</b>	<b>536.3</b>

(c)

Prof.(cm)	0-4	4-10	10-20	> 20	Total
0-10	82.0 (15.6)	41.4 (12.3)	66.7 (25.7)	36.5 (36.5)	<b>226.6</b>
10-20	41.6 (11.1)	18.4 (8.9)	23.4 (14.1)	24.4 (15.0)	<b>107.9</b>
20-40	24.7 (11.9)	12.4 (6.3)	10.0 (5.9)	53.6 (53.6)	<b>100.7</b>
40-60	8.2 (3.5)	3.1 (2.0)	0.4 (0.4)	0.0 (0.0)	<b>11.7</b>
60-80	3.0 (1.3)	0.7 (0.6)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	<b>3.7</b>
80-100	2.1 (1.1)	1.0 (1.0)	0.5 (0.5)	0.0 (0.0)	<b>3.5</b>
<b>Total</b>	<b>161.7</b>	<b>77.0</b>	<b>101.0</b>	<b>114.5</b>	<b>454.2</b>

Tabla 3. Biomasa radical ( $\text{g m}^{-2}$ ) por profundidad y categoría diamétrica de los tres sitios de pradera. a) Pradera de 12 años, b) Pradera de 20 años y c) Pradera de 28 años. Los valores representan la media de cinco trincheras y los paréntesis indican el error estándar.

## **2. Contribución relativa**

### **2.1 Selva Alta**

El porcentaje de la biomasa radical total en los sitios de selva fue mayor (27.8%) en los primeros 10 cm profundidad que en el resto del perfil (Tabla 4). Las raíces de más de 20 mm representaron el 54.3% de la biomasa total. Casi el 50% de las raíces de 0-4 mm se encontró en los primeros 10 cm del perfil. Alrededor del 70% de la biomasa radical se encontró en los primeros 40 cm de profundidad (Fig. 5), y fue la categoría de más de 20 mm la que presentó la contribución mayor (34%) en este intervalo (Tabla 4). Todas las categorías estuvieron presentes a lo largo del perfil, aunque algunas con contribuciones relativas muy pequeñas en los últimos 40 cm del mismo.

### **2.2 Acahuales**

El mayor porcentaje de la biomasa radical total en los tres sitios de acahual se presentó en los primeros 10 cm de profundidad con valores entre el 40 y 53 % (Tabla 5).

El acahual de 8 años presentó un patrón general bien definido de la distribución con la profundidad, ya que el porcentaje disminuyó en todas las categorías diamétricas conforme aumentó la profundidad (Tabla 5a). En este acahual, las raíces mayores a 20 mm de diámetro en la profundidad de 0-10 cm representaron el 18.2%, mientras que a lo largo del perfil, las raíces de 0-4 y > 20 mm representaron el 35.6 y 30.5% del total, respectivamente.

En el acahual de 20 años, la categoría de 0-4 mm en la profundidad de 0-10 cm contribuyó con cerca del 16% de la biomasa total. Al igual que en el caso anterior, las categorías diamétricas de 0-4 y >20 mm presentaron los porcentajes mayores, con

Prof. (cm)	Diámetro (mm)				Total
	0 - 4	4 - 10	10 - 20	> 20	
0-10	9.0	4.0	4.2	10.6	<b>27.8</b>
10-20	2.9	2.3	2.6	10.2	<b>18.0</b>
20-40	3.1	2.2	3.4	13.3	<b>22.0</b>
40-60	1.7	1.2	2.0	6.9	<b>11.8</b>
60-80	1.1	1.3	1.6	6.6	<b>10.6</b>
80-100	0.8	1.0	1.3	6.7	<b>9.8</b>
Total	<b>18.6</b>	<b>12.1</b>	<b>15.0</b>	<b>54.3</b>	<b>100.0</b>

Tabla 4. Contribución relativa (%) de las diferentes categorías diamétricas a la biomasa radical de la selva, en todas las profundidades. Cada valor representa la media de quince datos.

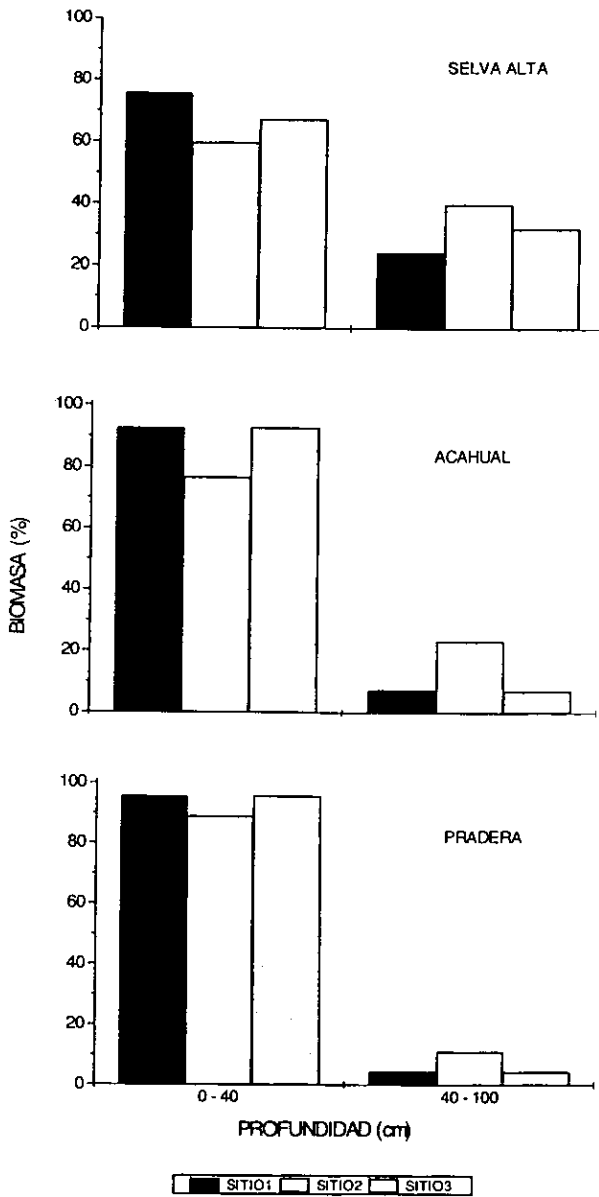


Figura 5. Porcentaje de biomasa radical en dos intervalos de profundidad en los tres sitios de cada comunidad vegetal.

(a) **Diámetro (mm)**

Prof. (cm)	0 - 4	4 - 10	10 - 20	> 20	Total
0-10	15.6	8.4	11.0	18.3	<b>53.2</b>
10-20	8.0	3.4	1.1	11.0	<b>23.5</b>
20-40	7.4	5.0	2.3	1.2	<b>15.9</b>
40-60	3.4	1.8	0.6	0.0	<b>5.9</b>
60-80	0.9	0.3	0.0	0.0	<b>1.2</b>
80-100	0.3	0.1	0.0	0.0	<b>0.4</b>
Total	<b>35.6</b>	<b>19.0</b>	<b>14.9</b>	<b>30.4</b>	<b>100.0</b>

(b)

Prof.(cm)	0 - 4	4 - 10	10 - 20	> 20	Total
0-10	15.9	7.3	10.2	6.2	<b>39.5</b>
10-20	4.9	3.9	2.7	1.7	<b>13.2</b>
20-40	6.9	3.2	6.5	7.2	<b>23.9</b>
40-60	2.1	1.4	0.9	15.7	<b>20.0</b>
60-80	0.8	0.4	1.7	0.0	<b>2.9</b>
80-100	0.5	0.1	0.0	0.0	<b>0.6</b>
Total	<b>31.1</b>	<b>16.3</b>	<b>21.9</b>	<b>30.7</b>	<b>100.0</b>

(c)

Prof. (cm)	0 - 4	4 - 10	10 - 20	> 20	Total
0-10	10.7	6.5	7.2	22.2	<b>46.7</b>
10-20	5.0	6.2	5.7	6.1	<b>23.0</b>
20-40	4.4	4.6	5.3	8.8	<b>23.1</b>
40-60	1.5	2.1	0.9	0.0	<b>4.5</b>
60-80	0.8	0.8	0.3	0.0	<b>1.9</b>
80-100	0.3	0.2	0.2	0.0	<b>0.8</b>
Total	<b>22.8</b>	<b>20.5</b>	<b>19.6</b>	<b>37.1</b>	<b>100.0</b>

Tabla 5. Contribución relativa (%) de las diferentes categorías diamétricas a la biomasa radical de los tres sitios de acahual en todas las profundidades.

a) Acahual de 8 años, b) Acahual de 20 años y c) Acahual de 30 años. Cada valor representa la media de cinco datos.

aproximadamente el 31% del total en cada caso (Tabla 5b).

En el acahual de 30 años, la categoría de más de 20 mm contribuyó con el 22.2% de la biomasa de 0-10 cm y con el 37% del total, concentrada en los primeros 40 cm de profundidad (Tabla 5c). A diferencia de los otros acahuales más jóvenes, en éste las raíces más gruesas (>20 mm) representaron un porcentaje mayor de la biomasa total que las más pequeñas (0-4 mm).

En general, las raíces de 0-4 y mayores de 20 mm contribuyeron con alrededor del 60% del total de la biomasa radical de los acahuales. Sin embargo, en ninguno de ellos se registraron raíces >20 mm por abajo de los 60 cm de profundidad, y la contribución relativa de todas las categorías diamétricas fue muy baja en esa parte del perfil. Cerca del 85% del total de la biomasa de los tres acahuales se presentó en los primeros 40 cm de profundidad (Fig. 5).

### **2.3 Praderas**

En todos los sitios, la mayor contribución relativa de raíces ocurrió en los primeros 10 cm con un promedio del 53% del total (Tabla 6). La categoría diamétrica de 0-4 mm representó casi el 50% del total de la biomasa radical en esta profundidad en las praderas de 12 y 20 años y constituyó de 80.2 a 92.5% del total (Tabla 6 a, b). En contraste, la contribución de esta categoría de raíces en la pradera de 28 años fue sólo del 36% (Tabla 6c). Las raíces de más de 20 mm representaron el 25% de la biomasa radical en la pradera de 28 años, mientras que en las más jóvenes su contribución fue mucho menor (Tabla 6). Del 89 al 96% de la biomasa radical de las praderas se concentró en los primeros 40 cm del suelo (Fig. 5). Las praderas tuvieron un patrón similar al encontrado en los acahuales con respecto a la distribución de



raíces con la profundidad, es decir, la cantidad de raíces disminuyó marcadamente conforme aumentó la profundidad en el suelo.

(a) **Diámetro (mm)**

Prof. (cm)	0 - 4	4 - 10	10 - 20	> 20	Total
0-10	45.4	3.4	0.0	0.5	<b>49.3</b>
10-20	24.9	0.1	1.3	0.0	<b>26.3</b>
20-40	6.8	0.5	1.2	11.4	<b>19.9</b>
40-60	1.9	0.8	0.0	0.0	<b>2.7</b>
60-80	0.9	0.5	0.0	0.0	<b>1.4</b>
80-100	0.4	0.0	0.0	0.0	<b>0.4</b>
Total	<b>80.2</b>	<b>5.4</b>	<b>2.6</b>	<b>11.9</b>	<b>100.0</b>

(b)

Prof. (cm)	0 - 4	4 - 10	10 - 20	> 20	Total
0-10	55.7	1.5	0.3	2.0	<b>59.4</b>
10-20	15.5	0.4	0.0	0.0	<b>15.8</b>
20-40	12.0	0.6	1.1	0.0	<b>13.6</b>
40-60	4.4	1.0	0.6	0.0	<b>6.0</b>
60-80	3.0	0.1	0.0	0.0	<b>3.1</b>
80-100	2.1	0.0	0.0	0.0	<b>2.1</b>
Total	<b>92.5</b>	<b>3.6</b>	<b>1.9</b>	<b>2.0</b>	<b>100.0</b>

(c)

Prof. (cm)	0 - 4	4 - 10	10 - 20	> 20	Total
0-10	18.1	9.1	14.7	8.0	<b>49.9</b>
10-20	9.2	4.1	5.2	5.4	<b>23.7</b>
20-40	5.4	2.7	2.2	11.8	<b>22.2</b>
40-60	1.8	0.7	0.1	0.0	<b>2.6</b>
60-80	0.7	0.2	0.0	0.0	<b>0.8</b>
80-100	0.5	0.2	0.1	0.0	<b>0.8</b>
Total	<b>35.6</b>	<b>16.9</b>	<b>22.2</b>	<b>25.2</b>	<b>100.0</b>

Tabla 6. Contribución relativa (%) de las diferentes categorías diamétricas a la biomasa radical de los tres sitios de pradera en todas las profundidades.

a) Pradera de 12 años, b) Pradera de 20 años y c) Pradera de 28 años.

Cada valor representa la media de cinco datos.

### **3. Concentración de carbono**

El análisis estadístico mostró que la concentración de C de las raíces fue significativamente diferente ( $P= 0.035$ ) entre los diferentes diámetros. La prueba de Tukey indicó que las raíces de 0-4 mm tuvieron una concentración significativamente menor ( $37.7 \pm 1.0$ ;  $P < 0.05$ ) que las de  $> 20$  mm ( $41.1 \pm 0.8$ ; media y error estándar. En general, la concentración de C aumentó con el diámetro de la raíz (Tabla 7). Por otra parte, el análisis mostró que la concentración de C en las raíces no varió en función de la comunidad vegetal ( $P= 0.9046$ ), ni se registró interacción entre el diámetro de la raíz y la comunidad vegetal ( $P= 0.52$ ). No existieron variaciones marcadas con la profundidad.

### **4. Almacenes de carbono**

La selva y el acahual de 30 años presentaron los almacenes de C más altos, con valores de 915 y 958  $\text{gC m}^{-2}$ , respectivamente (Tabla 8). Los valores más bajos los presentaron los sitios de las praderas con 97 a 186  $\text{gC m}^{-2}$ . En general, la variación en el almacén de C en las raíces reflejó el patrón observado con la biomasa. En la selva, las raíces de la categoría diamétrica de más de 20 mm, representaron cerca del 55% (503  $\text{gC m}$ ) del total del almacén de C a lo largo del perfil (Tabla 9). En los primeros 60 cm se concentró el 80% del total del almacén de C radical.

En los acahuales el almacén de C disminuyó con la profundidad. En los primeros 10 cm se encontró entre el 40 y el 50% del total (Tabla 10), mientras que en los últimos 20 cm de profundidad, su valor fue inferior al 1%. Cerca del 80% del carbono radical se encontró en los primeros 40 cm de profundidad. Las categorías diamétricas de 0-4 y más de 20 mm, representaron entre ambas alrededor del 60% del

almacén de carbono en las raíces.

Los tres sitios de pradera presentaron un patrón similar de disminución del almacén de carbono con la profundidad (Tabla 11). En los primeros 40 cm se encontró aproximadamente el 90% del total. Las raíces de 0-4 mm representaron el 64% del almacén de C radical.

**Diámetro (mm)**

<b>Com. Veg.</b>	<b>0-4</b>	<b>4-10</b>	<b>10-20</b>	<b>&gt; 20</b>
<b>Selva</b>	39.7 (1.4)	39.0 (1.1)	39.6 (1.3)	40.3 (1.7)
<b>Acahual</b>	37.6 (1.5)	38.4 (1.1)	39.4 (0.9)	41.5 (1.2)
<b>Pradera</b>	35.9 (2.0)	39.9 (1.8)	40.9 (0.7)	41.6 (1.7)

Tabla 7. Concentración de carbono (%) en la biomasa radical de cada comunidad vegetal por categoría diamétrica. Cada valor representa la media de seis datos, el paréntesis indica el error estándar.

	<b>Total (Mg ha<sup>-1</sup>)</b>
<b>Selva alta</b>	9.15
<b>Acahual 8 años</b>	3.25
<b>Acahual 20 años</b>	2.11
<b>Acahual 30 años</b>	9.58
<b>Pradera 12 años</b>	0.97
<b>Pradera 20 años</b>	1.73
<b>Pradera 28 años</b>	1.86

Tabla 8. Almacenes de carbono radical para cada comunidad vegetal.

PROF. (cm)	DIAMETRO (mm)				TOTAL
	0-4	4-10	10-20	> 20	
<b>0-10</b>	84.5 (9.6)	35.1 (7.7)	37.0 (6.8)	100.7 (32.9)	257.3
<b>10-20</b>	26.4 (2.9)	18.8 (2.3)	21.0 (5.7)	91.9 (27.6)	158.0
<b>20-40</b>	27.5 (2.9)	19.2 (2.4)	30.8 (5.7)	129.6 (43.8)	207.0
<b>40-60</b>	14.2 (1.4)	11.3 (2.1)	21.1 (8.4)	65.4 (25.5)	112.1
<b>60-80</b>	9.4 (1.3)	12.2 (3.3)	15.5 (6.3)	59.2 (27.6)	96.4
<b>80-100</b>	7.2 (1.1)	10.0 (3.1)	10.9 (4.6)	56.0 (36.9)	84.1
<b>TOTAL</b>	169.2	106.6	136.2	502.9	914.9

Tabla 9. Almacén de carbono ( $\text{gC m}^{-2}$ ) de la selva por profundidad y categoría diamétrica. cada valor representa la media de quince datos; los paréntesis indican el error estándar.

(a) DIAMETRO (mm)

PROF. (c)	0-4	4-10	10-20	> 20	TOTAL
0-10	51.5 (8.0)	27.3 (5.5)	33.6 (20.8)	61.1 (31.0)	173.6
10-20	25.7 (7.7)	11.0 (4.3)	3.2 (1.0)	36.5 (23.4)	76.4
20-40	23.8 (8.6)	17.1 (6.4)	7.5 (4.4)	4.9 (3.7)	53.3
40-60	9.8 (2.4)	5.5 (1.7)	2.3 (1.7)	0.0 (0.0)	17.6
60-80	2.6 (0.6)	0.8 (0.6)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	3.4
80-100	0.6 (0.3)	0.3 (0.3)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	0.9
<b>TOTAL</b>	<b>114.1</b>	<b>62.0</b>	<b>46.5</b>	<b>102.5</b>	<b>325.1</b>

(b)

PROF. (c)	0-4	4-10	10-20	> 20	TOTAL
0-10	36.0 (4.8)	15.0 (4.1)	19.8 (4.7)	13.5 (7.4)	84.3
10-20	9.5 (1.5)	7.6 (1.9)	5.4 (5.2)	3.7 (3.7)	26.3
20-40	14.5 (2.8)	6.4 (2.2)	13.9 (6.3)	15.3 (8.7)	50.1
40-60	4.5 (1.0)	2.8 (1.3)	1.9 (1.1)	33.5 (27.2)	42.7
60-80	1.7 (0.7)	0.8 (0.4)	4.1 (3.9)	0.0 (0.0)	6.5
80-100	0.9 (0.3)	0.2 (0.1)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	1.1
<b>TOTAL</b>	<b>67.2</b>	<b>32.8</b>	<b>45.1</b>	<b>66.1</b>	<b>211.1</b>

(c)

PROF. (c)	0-4	4-10	10-20	> 20	TOTAL
0-10	102.7 (14.0)	64.4 (19.0)	70.3 (12.6)	223.4 (64.0)	460.8
10-20	46.4 (7.3)	59.0 (11.8)	51.5 (18.5)	61.7 (20.5)	218.6
20-40	35.6 (8.9)	42.9 (7.3)	51.8 (12.5)	85.0 (31.6)	215.2
40-60	13.2 (3.7)	19.2 (11.8)	8.3 (7.0)	0.0 (0.0)	40.6
60-80	6.9 (1.7)	6.6 (3.7)	3.1 (2.0)	0.0 (0.0)	16.6
80-100	2.5 (0.7)	2.0 (0.8)	2.0 (1.2)	0.0 (0.0)	6.5
<b>TOTAL</b>	<b>207.3</b>	<b>194.0</b>	<b>187.0</b>	<b>370.1</b>	<b>958.4</b>

Tabla 10. Almacenes de carbono ( $\text{gC m}^{-2}$ ) radical en acahual por categoría diamétrica y profundidad. a) Acahual de 8 años, b) Acahual de 20 años y c) Acahual de 30 años. Cada valor representa la media de cinco datos; el paréntesis indica el error estándar.



(a) DIAMETRO (mm)

PROF. (cm)	0-4	4-10	10-20	> 20	TOTAL
0-10	38.7 (6.9)	4.0 (2.5)	0.0 (0.0)	0.5 (0.0)	43.1
10-20	21.8 (7.2)	0.1 (0.1)	1.7 (1.7)	0.0 (0.0)	23.5
20-40	6.4 (1.2)	0.7 (0.7)	1.6 (1.6)	16.3 (16.3)	24.9
40-60	2.2 (0.7)	1.1 (1.1)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	3.3
60-80	0.9 (0.3)	0.7 (0.7)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	1.7
80-100	0.4 (0.2)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	0.4
<b>TOTAL</b>	<b>70.3</b>	<b>6.7</b>	<b>3.2</b>	<b>16.8</b>	<b>96.9</b>

(b)

PROF. (cm)	0-4	4-10	10-20	> 20	TOTAL
0-10	91.3 (9.4)	3.6 (2.9)	0.6 (0.4)	4.4 (4.4)	99.9
10-20	22.0 (1.6)	0.8 (0.6)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	22.7
20-40	24.4 (5.1)	1.3 (1.0)	2.6 (2.6)	0.0 (0.0)	28.2
40-60	8.6 (0.9)	2.4 (1.5)	1.3 (1.3)	0.0 (0.0)	12.3
60-80	6.5 (0.7)	0.3 (0.2)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	6.8
80-100	3.3 (0.8)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	4.3
<b>TOTAL</b>	<b>156.1</b>	<b>8.3</b>	<b>4.5</b>	<b>4.4</b>	<b>173.3</b>

(c)

PROF. (cm)	0-4	4-10	10-20	> 20	TOTAL
0-10	31.7 (6.0)	17.1 (5.1)	28.5 (11.0)	13.1 (13.1)	90.4
10-20	17.5 (4.7)	7.7 (3.7)	9.4 (5.6)	11.4 (7.0)	46.0
20-40	9.7 (4.7)	4.5 (2.3)	4.0 (2.3)	23.3 (23.3)	41.6
40-60	3.2 (1.4)	1.3 (0.8)	0.2 (0.2)	0.0 (0.0)	4.7
60-80	1.2 (0.5)	0.3 (0.2)	0.0 (0.0)	0.0 (0.0)	1.4
80-100	0.9 (0.5)	0.4 (0.4)	0.2 (0.2)	0.0 (0.0)	1.5
<b>TOTAL</b>	<b>64.2</b>	<b>31.2</b>	<b>42.2</b>	<b>47.9</b>	<b>185.5</b>

Tabla 11. Almacenes de carbono radical ( $\text{gC m}^{-2}$ ) en pradera por categoría diamétrica y profundidad. a) Pradera de 12 años, b) Pradera de 20 años y c) Pradera de 28 años. Cada valor representa la media de cinco datos; el paréntesis indica el error estándar.

## Discusión

La biomasa radical en Los Tuxtlas ( $22.3 \text{ Mg ha}^{-1}$ ) resultó baja al compararla con la de sitios en suelos oligotróficos como los reportados por Klinge en selvas amazónicas (1973, 1975, 1978; Tabla 12), y que van de 28.1 hasta  $132.0 \text{ Mg ha}^{-1}$ . Este último valor es el más alto reportado en trabajos similares. Por otra parte, Stark & Spratt (1977), encontraron  $55.6 \text{ Mg ha}^{-1}$  de biomasa radical a una profundidad de 60 cm de suelo en un bosque tropical de Venezuela. Mientras que Sanford & Cuevas (1996) y Jackson *et al.* (1996), reportaron valores promedio de 32 y  $49 \text{ Mg ha}^{-1}$ , respectivamente, basados en la recopilación y comparación de numerosos estudios en bosques tropicales húmedos. En un trabajo más reciente, Delaney *et al.* (1997) reportaron un ámbito de variación entre  $52.6\text{--}67.0 \text{ Mg ha}^{-1}$  para bosques tropicales húmedos de Venezuela, aunque estos valores fueron calculados por medio de un cociente raíz-tallo promedio de 0.22 y no por cuantificación directa. La biomasa radical de la selva de Los Tuxtlas a los 50 cm de profundidad y en la categoría diamétrica de 0-4 mm ( $3.7 \text{ Mg ha}^{-1}$ ) fue similar a la reportada por Gower (1987) en uno de sus sitios de estudio ( $3.7 \text{ Mg ha}^{-1}$ ) para la misma profundidad y categoría diamétrica, así como, con contenido de nitrógeno semejante en el suelo. La estimación de la biomasa radical del presente trabajo se ubica, en general, dentro del ámbito encontrado en trabajos similares, pero tiende hacia los valores bajos.

El valor de la biomasa radical del acahual de 30 años fue más alto que el reportado por Hopkins (1996) en un acahual de edad similar en Australia. Encontró que la biomasa radical a 20 cm de profundidad era de  $11.6 \text{ Mg ha}^{-1}$ , mientras que en el acahual de 30 años del presente estudio fue de  $15.7 \text{ Mg ha}^{-1}$  a la misma profundidad. Así también, la biomasa de raíces de la selva de Los Tuxtlas y del acahual de 30 años

Localización	Tipo de Bosque	Profundidad (cm)	Biomasa Radical (Mg/ha)	Autor
Amazonas	Tierra Firme	107	39.7	Klinge 1973
	Campina	89	28.1	Klinge 1973
	Campina	90	31.0	Klinge 1975
	Caatinga	51	132.0	Klinge 1978
San Carlos Río Negro	Bosque Tropical Lluvioso	50	55.6	Stark and Spratt 1977
Los Tuxtlas	Bosque Tropical Lluvioso	100	22.3	Este estudio
La Selva	Bosque Tropical Lluvioso	50	3.7	Gower 1987
La Selva	Bosque Tropical Lluvioso	50	6.6	Gower 1987
Varios sitios	Bosque Tropical Lluvioso	-	49.0	Sanford & Cuevas 1996
Varios sitios	Bosque Tropical Lluvioso	-	55.7	Jackson et. al. 1996
North Queensland	Bosque Tropical Secundario	20	11.6	Hopkins 1996
Los Tuxtlas	Bosque Tropical Secundario	20	15.7	Este estudio

Tabla 12. Biomasa radical total en algunos bosques tropicales húmedos y acahuales.

fue similar (22.3 y 22.5 Mg ha<sup>-1</sup>, respectivamente), a pesar que la biomasa aérea en pie del acahual (241.1 Mg/ha, fue bastante menor en comparación con la de la selva (382 Mg ha<sup>-1</sup>; Hughes *et al.* 1999). Ello sugiere que la tasa de producción de la biomasa de raíces es mayor que la de la biomasa aérea en la sucesión. Por otra parte, a pesar de la similitud en total, se observó que las raíces >20 mm se presentaron a lo largo del perfil de 1 m en la selva, mientras que en el acahual casi el 100% se concentraron en los primeros 40 cm del suelo. Más aún, la biomasa de esta categoría diamétrica en el acahual de 30 años representó el 69% de la de la selva. Es decir, aunque la biomasa total de raíces fue similar, la distribución con la profundidad y entre las categorías diamétricas no lo fueron.

La mayor biomasa radical en el acahual de 8 años (8.5 Mg ha<sup>-1</sup>) en comparación con la del acahual de 20 (5.5 Mg ha<sup>-1</sup>) podría atribuirse a los diferentes tiempos de uso (7 y 13 años respectivamente) previo a la sucesión secundaria. Hughes *et al.* (1999) mostraron que el tiempo de uso explicó el patrón de desarrollo de la biomasa aérea mejor que la edad del acahual. Ese patrón es consistente también en la producción de biomasa subterránea en dichos acahuales pero no concuerda con lo reportado por Williams-Linera (1983) en el sentido de que la biomasa aérea, y en este caso la subterránea, aumenta linealmente con la edad del acahual. Además, el acahual de 8 años presentó árboles grandes (>70 cm de diámetro), mientras que el de 20 años no (Hughes *et al.* 1999). Esto podría explicar también el hecho de que las raíces >20 mm fueron más abundantes en el acahual de 8 años que en el de 20 años.

Hughes *et al.* (1999) encontraron que la biomasa aérea de los acahuales de 8, 20 y 30 años fue de 97.4, 75.8 y 241.1 Mg ha<sup>-1</sup> respectivamente, mientras que para la selva primaria el valor fue de 382 Mg ha<sup>-1</sup>. Con estos valores se calculó que la biomasa

radical sólo representa entre el 6.8 y 8.5% de la biomasa total de los acahuales y el 5.5% de la selva. Este último valor es más bajo que el 19% reportado por Jackson *et al.* (1996) y el 12% de Sanford & Cuevas (1996) para bosques tropicales húmedos, y que el 24% calculado por Cairns *et al.* (1997) para bosques tropicales en general. Es posible que la baja proporción de la biomasa en las raíces se deba a que los suelos de origen volcánico de Los Tuxtlas son ricos en nutrientes (Hughes *et al.* 2000). Se ha propuesto que un aumento en la fertilidad del suelo y en la disponibilidad del agua conlleva una disminución en la asignación de recursos a las raíces (Mooney 1972). Aunque aún existe controversia con respecto al patrón en los bosques tropicales de suelos fértiles (Vitousek & Sanford 1986), los resultados del presente trabajo apoyarían dicho argumento. Además, si comparamos estos valores con los obtenidos por Rentería (1997) en el bosque tropical seco de Chamela, Jalisco, en donde la porción radical representa el 18.6% de la biomasa total, el patrón también sería consistente con la teoría en cuanto a la respuesta esperada con un aumento en la disponibilidad de agua. Por otra parte, los valores de contribución radical de los acahuales, ligeramente mayores que el de la selva, sugieren una tendencia a favorecer la asignación de recursos a las partes aéreas como parte del proceso de restablecimiento de la selva, en la que la competencia por la luz se vuelve más intensa (Calvo 1997).

Para el caso de las praderas, utilizando el promedio de la biomasa aérea (8.7 Mg ha<sup>-1</sup>) reportado por Hughes *et al.* (2000), se obtuvo que el coeficiente raíz-tallo es de 0.5, el cual resulta ligeramente bajo comparado con el 0.7 obtenido por Jackson *et al.* (1986) para praderas tropicales.

El reemplazo de la selva alta por praderas trae como consecuencia una disminución fuerte en la biomasa de raíces. Los valores de las praderas más viejas

(4.5-5.4 Mg ha<sup>-1</sup>) fueron incluso mucho menores que los reportados para ecosistemas tropicales dominados por gramíneas, como el "campo limpo" en Brasil, donde la biomasa de raíces a un metro de profundidad fue de aproximadamente 14 Mg ha<sup>-1</sup> (Andrade de Castro & Kauffman 1998). Sin embargo, la distribución con la profundidad fue muy similar ya que en ambos casos, aproximadamente el 50% de la biomasa se localizó en los primeros 10 cm del perfil. En contraste, tanto en la selva alta de Los Tuxtlas como en el "cerrado denso" de Brasil sólo aproximadamente el 30% de la biomasa radical se encontró en dicha profundidad. Esto sugiere que tanto el reemplazo antropogénico de la selva por pradera así como el cambio natural en el gradiente estudiado por Andrade de Castro & Kauffman (1998) implican cambios relativos similares en la distribución de las raíces con la profundidad del suelo. Dichos cambios fueron notorios aún en los acahuales, particularmente en dos de ellos (12 y 28 años), en los que más del 90% de la biomasa de raíces se concentró en los primeros 40 cm del suelo, mientras que el valor promedio para la selva fue de 68% a esta profundidad. La distribución de raíces de estos acahuales es muy similar a la reportada por Greenland & Kowal (1960) para un bosque tropical secundario de 40 años en Ghana, en el que el 85.5% de la biomasa radical se presentó en los primeros 30 cm del suelo. Esto sugiere que las raíces de los árboles de la selva explotan capas más profundas del suelo a diferencia de los árboles de los acahuales y las plantas de las praderas.

Las raíces de mayor tamaño (>20 mm de diámetro) fueron mucho más abundantes en la selva que en los acahuales y las praderas, reflejando fundamentalmente las fuertes diferencias estructurales de la vegetación. Sin embargo, la presencia de dichas raíces en las praderas reflejó la presencia de árboles utilizados para dar sombra al ganado o la de plantas arbustivas o árboles invadiendo la pradera

más vieja, que fue donde tuvieron la mayor contribución. Fue notorio que en cinco de los seis sitios perturbados incluyendo al acahual y la pradera más viejos, las raíces mayores a 20 mm no se encontraron por debajo de los 40 cm de profundidad.

La variación de los almacenes de carbono siguió un patrón muy parecido al presentado por la biomasa radical de las diferentes comunidades vegetales, ya que no hubo diferencias marcadas entre ellas en la concentración de C de las raíces. De esta forma el almacén de C radical fue mayor en la selva y acahual de 30 años y menor en las praderas.

Los almacenes totales de carbono de la selva y de los acahuales se calcularon utilizando los valores reportados por Hughes *et al.* (1999). El almacén total de C en la selva fue de 404.7 MgC ha<sup>-1</sup>, donde la parte subterránea (suelo+raíces) representó el 54.2%. Sin embargo, las raíces sólo representaron el 2.3% del total. En los acahuales, los valores fueron de 286.5 a 330.5 Mg C ha<sup>-1</sup>, en los cuales el suelo y las raíces representaron del 64.9 al 87.6% del total y las raíces aportaron del 0.7 al 2.9% del almacén. Los valores del almacén de C así como el porcentaje que representa el suelo coinciden con los cálculos de Delaney *et al.* (1997) para los bosques tropicales de Venezuela. Así mismo, estos datos apoyan su argumento de que en muchos bosques tropicales más de la mitad del C del ecosistema puede encontrarse en el suelo. El porcentaje del C que se encuentra en la porción subterránea del ecosistema aumenta en los bosques secundarios o acahuales.

Para el caso de las praderas se utilizó el promedio del almacén de C obtenido por Hughes *et al.* (2000) para la biomasa aérea (ver Métodos). Los resultados mostraron que el almacén total de C fue de 177.8 MgC ha<sup>-1</sup>, donde las raíces y el suelo en conjunto representaron el 94.5% del total, aunque las raíces sólo aportaron el 0.8%

de éste.

La transformación de la selva a pradera produjo una reducción de casi el 80% ( $7.3 \text{ Mg ha}^{-1}$ ) del almacén de C en las raíces. Este valor es alto si se compara con el del bosque tropical caducifolio, en donde la reducción del almacén de C fue del 63% ( $3.8 \text{ Mg ha}^{-1}$ ) con el mismo tipo de perturbación (Rentería 1997). Aunque la diferencia en la proporción de pérdida es del 17%, en valores absolutos la reducción en la selva alta es casi el doble del valor de la reducción en el bosque tropical caducifolio.



## **Bibliografía**

- Andrade de Castro, E., and B.J. Kauffman. 1998. Ecosystem structure in the Brazilian Cerrado: a vegetation gradient of aboveground biomass, root mass and consumption by fire. *Journal of Tropical Ecology* **14**: 263-283.
- Bohn, H.L. 1976. Estimate of organic carbon in world soils. *Soil Sci. J. Am.* **40**: 468-470.
- Bömh, W. 1979. *Methods of studying root systems*. Springer-Verlag, New York.
- Bongers, F., J. Popma, J. Meave del Castillo, and J. Carabias-Lillo. 1988. Structure and floristic composition of low-land rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* **74**: 55-80.
- Bouwman, A.F. 1990. *Soils and the greenhouse effect*. John Wiley and Sons. Great Britain.
- Brown, S., and A.E. Lugo. 1982. The storage and production of organic matter in tropical forests and their role in the global carbon cycle. *Biotropica* **14**: 161-187.
- Cairns, M.A., S. Brown, E.H. Helmer, and G.A. Baumgardner. 1997. Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecología* **111**: 1-11.
- Calvo, L.M. 1997. Heterogeneidad del ambiente lumínico en el sotobosque y su efecto sobre la comunidad de hierbas en una selva tropical húmeda del sur de México. Tesis de Doctorado en Ecología, UACPyP-CCH, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Carabias, M.J. 1980. Análisis de la vegetación de la selva alta perennifolia y comunidades derivadas de ésta en una zona cálido-húmeda de México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

- Dávila-Aranda, P., y E. Manrique-Forceck. 1990. Glosario de términos agrostológicos. Instituto de Biología, U.N.A.M.
- Delaney, M., S. Brown, A.E. Lugo, A. Torres-Lezama, and N. Bello-Quintero. 1997. The distribution of organic carbon in major components in forests located in five life zones of Venezuela. *Journal of Tropical Ecology* **13**: 697-708.
- Dirzo, R., and M. C. García. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology* **6**: 84-90.
- Fitter, A.H. 1991. Characteristics and functions of roots systems. Pages 1-30. *In* Waisel, Y., A. Eshel, and U. Kafkafi, editors. *Plant roots: The hidden half*. Marcel Dekker, New York.
- Gower, S.T. 1987. Relations between mineral nutrient availability and fine root biomass in two Costa Rican tropical wet forests: A hypothesis. *Biotropica* **19**: 171-175.
- Greenland, D.J., and J.M.L. Kowal. 1960. Nutrient content of the moist tropical forest in Ghana. *Plant and Soil* **12**: 154-173.
- Hopkins, M.S., P. Redell, R.K. Hewett, and A.W. Graham. 1996. Comparison of root and mycorrhizal characteristics in primary and secondary rainforest on a metamorphic soil in North Queensland, Australia. *Journal of Tropical Ecology* **12**: 871-885.
- Houghton, R. 1990. The future role of tropical forests in affecting the carbon dioxide concentration of the atmosphere. *Ambio* **19**: 204-209.
- Hughes, R.F., J.B. Kauffman, and V.J. Jaramillo. 1999. Biomass, carbon, and nutrient dynamics of secondary forests in a humid tropical region of Mexico. *Ecology* **80**: 1892-1907.
- Hughes, R.F., J.B. Kauffman, and V.J. Jaramillo. 2000. Ecosystem-scale impacts of

- deforestation and land use in a humid tropical region of Mexico. *Ecological Applications* **10**: 515-527.
- Ibarra-Manríquez, G., y S. Sinaca. 1987. Listados florísticos de México VII. Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Jackson, R.B., J. Canadell, J.R. Ehleringer, H.A. Mooney, O.E. Sala, and E.D. Schulze. 1996. A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia* **108**: 389-411.
- Kauffman, J.B., M.K. Till, and R.W., Shea. 1992. Biogeochemistry of deforestation and biomass burning. Pages 426-56 in Dunnette, D.A. and R.J. O'Brien, editors. The science of global change: the impact of human activities on the environment. American Society Symposium Series No. 483. American Chemical Society, Washington, D.C.
- Klinge, H. 1973. Root mass estimation in lowland tropical rain forest of central Amazonia, Brazil. I. Fine root masses of a pale yellow latosol and giant humus podzol. *Tropical Ecology* **14**: 29-38.
- Klinge, H. 1975. Root mass estimation in lowland tropical rain forest of central Amazonia, Brazil. III. Nutrients in fine roots from giant humus podzols. *Tropical Ecology* **16**: 28-38.
- Klinge, H., and R. Herrera. 1978. Biomass studies in amazon caatinga forest in Southern Venezuela. 1. Standing crop of composite root mass in selected stands. *Tropical Ecology* **19**: 93-110.
- Kormondy, E.J. 1969. *Conceptos de ecología*. Editorial Alianza S.A. Madrid, España.
- Laborde, F.C. 1996. Patrones de vuelo de aves frugívoras en relación a los árboles en

pie en pastizales tropicales. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias,  
Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

Lot-Helgueras, A. 1976. La estación de biología tropical Los Tuxtlas: Pasado, presente y futuro. Páginas 31-69 *en* Gómez-Pompa, A., C. Yanes-Vázquez., S. Del Amo y A. Butanda. Regeneración de selvas. Compañía Editorial Continental S.A. México.

Martínez-Sánchez, J.L. 1999. Aspects of tropical rain forest and pasture nutrient dynamics at Los Tuxtlas, México. PhD Thesis, University of Stirling, 154pp.

Mooney, H.A. 1972. The carbon balance of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **3**: 315-346.

Murphy, P.G., and A.E. Lugo. 1986. Structure and biomass of a subtropical dry forest in Puerto Rico. *Biotropica* **18**: 89-96.

Pennington, T.D., y J. Sarukhan. 1968. Manual para la identificación de campo de los principales árboles tropicales de México. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales. México, D.F.

Piñero, D., J. Sarukhán, y E. González. 1977. Estudios demográficos en plantas. *Astrocaryum mexicanum* Liebm. I. Estructura de las poblaciones. *Bol. Soc. Bot. Mex.* **37**: 69-118.

Rentería, L. 1997. Biomasa y almacenes de carbono radical en tres comunidades vegetales en la costa de Jalisco, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

Rzedowski, J. 1978. La vegetación de México. Limusa, México.

Sanford, R.L., and E. Cuevas. 1996. Root growth and rhizosphere interactions in Tropical Forests. Pages 268-300 *in* Mulkey, S.S., R.L. Chazdon, and A.P. Smith,

- editors. Tropical forest plant ecophysiology. Chapman and Hall, N.Y.
- Schimel, D.S. 1995. Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. *Global Change Biology* **1**: 77-91.
- Schlesinger, W.H. 1997. Biogeochemistry an analysis of global change. Academic Press. San Diego, CA. USA.
- Stark, N., and M. Spratt. 1977. Root biomass and nutrient storage in rain forest oxisols near San Carlos de Rio Negro. *Tropical Ecology* **18**: 1-9.
- Toledo, V.M., J. Carabias, C. Toledo, y C. González-Pacheco. 1989. La producción rural en México: Alternativas ecológicas. Colección Medio Ambiente, núm. 6. Fundación Universo Veintiuno, México.
- Vitousek, P.M., and R.L. Sanford. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**: 137-167.
- Vogt, K.A., D.J. Vogt, and J. Bloomfield. 1991. Input of organic matter to the soils by tree roots. Pages 171-190 *In* B.L. McMichael / H. Persson, editors. Plant roots and their environment. Elsevier Science Publishers, Amsterdam.
- Williams-Linera, G. 1983. Biomass and nutrient content in two successional stages of tropical wet forest in Uxpanapa, Mexico. *Biotropica* **15(4)**: 275-284.
- Wyman, R.I. 1991. Global climate change and life on Earth. Chapman and Hall. New York, E.U.