



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DINÁMICA DE NITRÓGENO Y CARBONO EN LA RESTAURACIÓN DE UN SITIO PERTURBADO DE SELVA BAJA CADUCIFOLIA EN CHAMELA, JALISCO.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

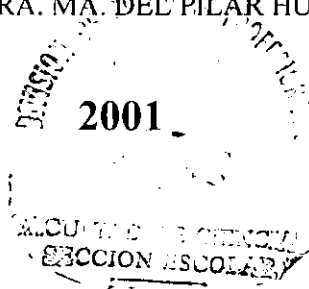
B I O L O G O

P R E S E N T A:

BERNARDO SACHMAN RUIZ



DIRECTORA DE TESIS: DRA. MA. DEL PILAR HUANTE PÉREZ



292439



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.

“Necesito buscar lo que soy en lo que escribo, que es el resultado escrupuloso y meditado de lo que veo y pienso. Es entonces en la paz de mi habitación o de un bistró, cuando puedo meterme cara a cara conmigo mismo y evitar toda fórmula amañada de literatura y poder expresarme sin esfuerzo. Sólo así me siento honesto, tenaz y firme.”
Tierra de hombres, Saint-Exupéry.

**“¡Maldito sea, por raíces y ramas!
Muchos de estos árboles eran mis amigos, criaturas que conocí en la nuez o el grano; muchos tenían voces propias que se han perdido para siempre. Y ahora hay claros de tocones y zarzas donde antes había avenidas pobladas de cantos. He sido perezoso. He descuidado las cosas. ¡Esto tiene que terminar!**
El Señor de los anillos, Tolkien.

Pero San Bernardo tenía razón: poco a poco el hombre que representa monstruos y portentos de la naturaleza para realzar las cosas de Dios por *speculum et in aenigmate* se aficiona a la naturaleza misma de las monstruosidades que crea y se deleita en ellas y por ellas y acaba viendo sólo a través de ellas.
El nombre de la rosa, Umberto Eco

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mi asesora de tesis la Dra. Pilar Huante, su excelente orientación, el gran apoyo y sobretodo la confianza que me a brindado durante la realización de esta tesis tanto en el campo como en el laboratorio. A los miembros del comité al Dr. Emmanuel Rincón, a la Dra. Christina Siebe, al Dr. Julio Campo y a la M. en C. Guadalupe Barajas, les agradezco sus valiosas y oportunas críticas, que han enriquecido considerablemente este trabajo. A las personas que integran (y a los que integraron) el Laboratorio de Ecofisiología del crecimiento (Irma, Tere, Suraya, Vania, Yani, Flor, Aidé, Rocío, Merle, Miguel e Inti) por su amistad y valiosa ayuda en el campo y el laboratorio.

A la Técnica Académica Georgina por instruirme en las técnicas de suelo y brindarme su amistad; a la Técnica Académica Irma Acosta, por instruirnos (a Germán y a mí) en las técnicas de germinación de las 39 especies; al Técnico Académico Enrique Solis, por ofrecerme su gran experiencia en el estudio de los suelos diariamente, y en especial su gran amistad y buen humor.

En Chamela, me gustaría hacer un reconocimiento y agradecer en general a toda la gente que ahí trabaja, por su seguridad, limpieza y profesionalismo, creo que es la mejor Estación de Biología en el país y ejemplo para todas las demás.

En especial quiero agradecer a las 2 personas que han trabajado conmigo arduamente para realizar este trabajo: Germán y Gustavo.

A los proyectos:

CONACyT G0011-N9607;

NSF 9981607;

CONACyT 25828-N;

DGAPA IN205399;

CONACyT J27506N

Los cuales me brindaron el apoyo económico para transporte, beca (No. 922), estancia en la estación, viáticos y material.

Yo dedico esta tesis a mi padres (Guadalupe e Ignacio) quienes por tanto tiempo me han dado su amor y apoyo; y a mi hermano Ignacio (Teddy) por su ejemplo a lo largo de mi vida.

Quisiera agradecer a Casandra por su amor y ayuda durante tanto tiempo.

A todos mis amigos: en especial a Marcela y Ulises Errasti, Eduardo Barajas (por ser la persona con la que conocí la magia y grandeza del bosque), Rodrigo (marrana), Adrián, Adriana, Argelia, Aura, Barbara's (quija), Coquis (fokis), Carolina (carroña), Carlos (Muench y Montes), Edmundo (budo), Edgar (heavy), Ericka (kiki's), Gabriel (Gabo y dr caos), Henry (jesus), Julieta (chuelton), Luis y Alejandra Naranjo, Liliana (gordito), Marisela, Marcela Varela (censurado), Omar Arellano (drososifilo), Nicolas (el superchango), Pablo (nalgas), Paola (pawis), Paloma, Tamara, Ofelia, Krivsova (kricho), del I. E. a Alejandra, Cesar, Amadeo, Juanito (por la estadística), Marta, Fernando, y en especial a la persona que siempre se me olvida, gracias por compartir conmigo las grandes experiencias que esta carrera y la UNAM nos brinda, les quiero a todas y todos.

CONTENIDO

	Página
Resumen	1
I. Introducción	2
I.1.1 La perturbación de la SBC	2
I.1.2 La restauración ecológica	3
I.1.3 Efecto de las especies en el ciclaje de nutrimentos	5
II. Marco Teórico	6
II.1.1 El suelo y la erosión	6
II.1.2 Calidad del suelo	7
II.1.3 Nutrimentos minerales del suelo	7
II.2 Interacción suelo vegetación	8
II.2.1 Conocimiento de la nutrición en las plantas	8
II.2.2 Adaptación, plasticidad y captura de nutrimentos	9
II.3 Ciclaje de nutrimentos	10
II.3.1 Ciclo del nitrógeno	10
II.3.2 Ciclo del carbono	23
II.3.3 Relación carbono:nitrógeno	25
III. Antecedentes y Objetivos	26
IV. Hipótesis	29
V. Metodología	30
V.1 Área de estudio	30
V.2 Área de trabajo	33
V.3 Especies estudiadas	34
V.4 Diseño experimental	36
V.4.1 Preparación del área experimental	36
V.4.2 Germinación y crecimiento de plántulas	38
V.4.3 Muestreo de suelo	39
V.4.4 Filtración	41
V.4.5 Cuantificación de amonio	42
V.4.6 Cuantificación de nitratos	43
V.4.7 Cuantificación de nitrógeno total, carbono total, relación carbono:nitrógeno y porcentaje de humedad	43
V.4.8 Mineralización y nitrificación	44
V.4.9 Procesamiento de resultados	45
VI. Resultados	46
VI.1 Análisis de resultados	46
VI.1.1 Amonio	46

VI.1.2	Nitratos	47
VI.1.3	Nitrógeno total	49
VI.1.4	Carbono total	51
VI.1.5	Relación carbono:nitrógeno	53
VI.2	Nitrificación	55
VI.3	Mineralización	57
VI.4	Humedad	59
VII	Discusión	61
VII.1	Efecto de las especies en las concentraciones de nitrógeno y dinámica de nutrientes	61
VII.1.1	Amonio y nitratos	61
VII.1.2	Nitrógeno total, Carbono total y la relación carbono:nitrógeno	65
VII.1.3	MANOVA anidada para NH_4^+ , NO_3^- , N_{total} y C_{total}	67
VII.1.4	Consecuencias de las tasas de mineralización y nitrificación	68
VII.1.5	Ciclaje de nutrientes y la restauración	69
VIII.	Conclusiones	72
IX.	Literatura Citada	73
	Lista de Figuras	86
	Anexos	88

Resumen

En el presente trabajo, se evaluó el efecto de la introducción de comunidades vegetales con diferente estrategia y tasa de crecimiento (20 ssp de lento, LEN; 20 ssp de rápido, RAP; y 10 ssp de lento y 10 ssp de rápido, MIX) en una hectárea de restauración que albergó durante 13 años un pastizal para ganado. Se estudio el ciclaje del nitrógeno y carbono, en comparación con el pastizal original (PAS), un sitio con herbicida (SPAS) y el ecosistema tropical joven (SEL) y maduro (MSEL), en Chamela, Jalisco, México. Se encontró un comportamiento estacional para los contenidos de NH_4^+ y NO_3^- . En el mes de febrero (secas), se encontraron los valores más altos, presentando diferencias significativas con las demás fechas. Los valores más altos anuales para NH_4^+ los tienen MSEL y SEL con 2.78 y 2.51 $\mu\text{g g}^{-1}$ respectivamente, presentando diferencias significativas con todos los tratamientos, en Febrero. Mientras que para NO_3^- , el tratamiento MIX tiene los valores más altos anuales con 1.12 $\mu\text{g g}^{-1}$, presentando diferencias significativas con los tratamientos de PAS, RAP y SPAS. Los valores bajos de nitrógeno mineral en el tratamiento RAP, afectó la concentración de N total, en donde tiene los valores anuales más bajos 1487 $\mu\text{g g}^{-1}$. Los valores más altos anuales de N total, los tiene la MSEL, presentando diferencias significativas con el tratamiento de RAP, en secas. El C total al igual que el N total, presentan diferencias significativas en los diferentes muestreos. Los valores anuales más altos de C total, los tienen la MSEL, presentando diferencias significativas con todos los tratamientos incluyendo la SEL. Aún con ello, la proporción C:N no presenta diferencias entre los sitios muestreados. La relación anual más baja la presenta la MSEL (6.9:1), y la más alta SPAS (10.1:1), lo que indica que la zona tiene una buena fertilidad. La tasa de mineralización presenta una dinámica muy parecida entre los tratamientos, la SEL y MSEL, pero en lluvias MSEL presenta diferencias con los tratamientos. La tasa de nitrificación en los tratamientos es baja y constante, por lo que presentan diferencias significativas con la SEL y MSEL. Las conclusiones son: 1) la composición vegetal es un factor importante en la dinámica del nitrógeno; 2) La introducción de árboles de la SBC con diferentes estrategias de crecimiento no tiene un efecto en la humedad de suelo, ni en la concentración de NH_4^+ , aunque en este último se registraron valores más altos en los tratamientos con árboles de la SBC que en el tratamiento SPAS. En el caso del NO_3^- se observó que el tratamiento de MIX presenta los valores significativamente más altos con respecto a los tratamientos de SPAS, PAS y RAP, lo que refleja el inicio de una tendencia hacia un uso complementario entre la estrategia de rápido crecimiento y lento crecimiento. Tampoco se observó un efecto en la concentración de nitrógeno total ni de carbono total, aunque para el N total el tratamiento de RAP presenta valores bajos, debido posiblemente al alto consumo por el alto uso de nutrientes que presenta este tipo de crecimiento. La relación C:N es muy parecida en todos los tratamientos. Las tasa de mineralización del nitrógeno y de nitrificación presentan dinámicas similares en todos los tratamientos. 3) Las concentraciones de nutrimentos más altas las presentaron la selva joven y la selva madura. 4) Existe una variación en la concentración de los nutrimentos dependiente de la estacionalidad, siendo mayores en la época de secas en el caso del amonio, nitratos y el nitrógeno total

Palabras clave: ciclo del carbono; ciclo del nitrógeno; C:N; pastizal; restauración; selva baja caducifolia (SBC);suelo; uso de suelo.

I. INTRODUCCIÓN

I.1.1 La Perturbación de la SBC

Janzen (1986) consideró a la Selva Baja Caducifolia (SBC) como la más amenazada, debido a que hoy en día queda el 0.1% del total original en la zona del Pacífico Mesoamericano. Este tipo de selva representa el 42% de la vegetación del bosque tropical en el mundo (Murphy y Lugo 1986). Sin embargo, es poco lo que se conoce acerca de su funcionamiento a nivel ecosistema (Castellanos 1991).

La SBC representaba en 1981 en México el 13% de cubierta vegetal, este valor se redujo a 7% en 1992 (Flores y Gerez 1994). La principal causa de esta reducción fue la deforestación con su subsecuente conversión a pastizal (58%), le sigue en importancia la extracción de la madera (21%), la agricultura (14%) y los incendios forestales (7%) (INE-SEDESOL 1993).

En 1992 se estimó una tasa anual de deforestación para la SBC de 163,000 hectáreas (Rincón *et al.* 1999). Las consecuencias que se provocan al propiciar la pérdida de cubierta vegetal son severas, ya que no sólo implica la destrucción de un recurso económico potencial, sino que causa daños graves en el medio al promover la transformación de ambientes naturales y reducción de la diversidad (Cervantes 1996). Según Janzen (1986) con el desarrollo de la agricultura y el pastoreo se pierde del 90-95% de las especies en los trópicos. A la pérdida de cobertura vegetal, se suma la disfunción del ciclo del agua, ya que al abrirse un claro aumenta la evapotranspiración debido al aumento de la temperatura del suelo, disminuyendo la protección de éste contra la lluvia

(Greenland *et al.* 1979), lo que afecta la capacidad de toma de agua de las plantas (Cervantes, Maass y Domínguez 1988). La erosión es uno de los procesos más drásticos en esta transformación, su intensidad depende de varios factores, como la intensidad de la lluvia, tipo de sedimentos, espesor de la capa del suelo superficial, topografía y prácticas de manejo (Morgan 1979; y Hudson 1981). Asimismo, con la pérdida de la cubierta vegetal la materia orgánica del suelo disminuye considerablemente ocasionando una reducción en los nutrientes como nitrógeno y fósforo, lo cual limita el crecimiento de las plantas (Maass 1995).

El estado actual de perturbación de las selvas bajas caducifolias, y en general de las áreas naturales en México, requiere de la reestructuración de los programas de conservación y restauración para evitar el deterioro progresivo de los recursos naturales y promover su conservación y recuperación (Rincón *et al.* 1999).

I.1.2 La Restauración Ecológica

La restauración se define como la regeneración o aproximación de un ecosistema a sus condiciones previas a la perturbación (National Research Council 1991). Esto es, la regeneración natural de un ecosistema autosustentable en el cual los procesos naturales pueden operar sin una continua intervención (Berger 1993) y tiene la finalidad de revertir el deterioro ambiental y mejorar las condiciones de vida de las especies (Vázquez-Yanes y Batis 1996). La restauración ecológica requiere de los siguientes procesos: la reconstrucción

física, el reestablecimiento de las condiciones hídricas y modificaciones químicas (Rincón *et al.* 1999).

En general, existen diversos métodos para restaurar las zonas tropicales perturbadas en la regeneración natural de los ecosistemas. Entre estos destacan:

- 1) La utilización y enriquecimiento de los bancos de semillas (Vázquez-Yanez y Orozco 1984; Vázquez-Yanez *et al.* 1997);
- 2) La regeneración con base a las estructuras de reproducción vegetativa, como la micropropagación (*in vitro*), los bulbos y los injertos (Vázquez-Yanez *et al.* 1997);
- 3) La introducción directa de plántulas de especies nativas, según Vázquez-Yanez *et al.* (1997) este método incluye tres etapas fundamentales: i) la siembra de semillas; ii) el transplante; y iii) la introducción de las plántulas al área que se va a restaurar.

Restaurar la cubierta vegetal se ha convertido en una necesidad inaplazable que debe estar sustentada en un conocimiento adecuado de la flora nativa de las diversas regiones y de la biología reproductiva de las plantas (Vázquez-Yanez *et al.* 1997). Es necesario recuperar la gran cantidad de suelos degradados y contribuir al mejoramiento del ambiente productivo y natural, lo cual enfatiza la importancia de realizar estudios ecofisiológicos de especies útiles (Rincón *et al.* 1999), que permitan generar las técnicas para su propagación y manejo, y que sean utilizadas en un sentido ecológico para dilucidar los mecanismos de colonización y regeneración de las comunidades vegetales (Huante *et al.* 1992).

I.1.3 Efecto de las especies en el ciclaje de nutrimentos

Los ecólogos han reconocido que la vegetación puede tener influencia en las propiedades del suelo, y que una sola especie de planta tiene un papel importante para determinar la fertilidad del suelo en los ecosistemas naturales (Zinke 1962). Diferentes especies de plantas pueden favorecer diferencialmente el ciclaje de nutrimentos e indirectamente por su influencia en la actividad microbiana y herbivoría (Hobbie 1992). En el caso de lugares con una fertilidad pobre, las plantas crecen lento, presentan una alta asignación de recursos a las raíces, tienen un alto uso de nutrimentos ya que se han adaptado a condiciones infértiles. Estas plantas producen pocas hojas que al caer al suelo se descomponen lentamente, (ya que la proporción C:N es alta) y por lo tanto la liberación de nutrimentos al suelo también es lenta (Chapin 1991).

En contraste en los lugares ricos en nutrimentos, las plantas asignan más recursos a las partes aéreas, tienen una tasa de crecimiento más rápida y presentan altas tasas en la toma de nutrimentos por gramo de raíz por lo que sus hojas presentan una proporción C:N bajo y al caer al suelo se descomponen rápidamente. Esto favorece la rápida liberación de nutrimentos al suelo, mismos que son rápidamente capturados por la gran actividad de la biota del lugar (Hobbie 1992).

En 1998 Hooper y Vitousek evaluaron los efectos de diferentes grupos funcionales (estos se componen de plantas con diferentes estrategias de crecimiento) de plantas en los ciclos de nitrógeno y fósforo. Concluyen que el uso

total de los recursos, incluyendo los efectos de las plantas y los microorganismos, incrementa con tiempo la diversidad de plantas en un año; también que la presencia de la vegetación tiene efecto en la retención de nitrógeno en el ecosistema; y que la composición de plantas en general el proceso de los ciclos de nutrimentos en el suelo (Hooper y Vitousek 1998).

II. Marco teórico

II.1 El suelo

II.1.1 El suelo

La erosión del suelo es un proceso que reúne varios fenómenos naturales, fácilmente influenciados por el uso que el hombre le da a la tierra. El principal por su magnitud es la escorrentía superficial. El viento, los deslaves, la capacidad de infiltración y la cobertura vegetal, son otros factores que influyen en la erosión edáfica. Estos factores provocan el transporte de los minerales que se encuentran adheridos a los coloides junto con las partículas fuera de su sitio de origen, provocando un desequilibrio que en algunos casos lleva al empobrecimiento del lugar (Solis 1993). El manejo agrícola es en la mayoría de los casos un catalizador de la erosión (Foth, 1989).

Los suelos con estructura limosa y poca materia orgánica, son los más susceptibles a la erosión; esto se debe principalmente a la baja cohesión entre las partículas primarias y al bajo peso de las mismas. Aunque la erosión afecta de una manera diferencial al suelo, se han formulado intervalos para la magnitud de la erosión, Young (1989) propone $0.004 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ para erosión moderada y 0.045

total de los recursos, incluyendo los efectos de las plantas y los microorganismos, incrementa con tiempo la diversidad de plantas en un año; también que la presencia de la vegetación tiene efecto en la retención de nitrógeno en el ecosistema; y que la composición de plantas en general el proceso de los ciclos de nutrientes en el suelo (Hooper y Vitousek 1998).

II. Marco teórico

II.1 El suelo

II.1.1 El suelo

La erosión del suelo es un proceso que reúne varios fenómenos naturales, fácilmente influenciados por el uso que el hombre le da a la tierra. El principal por su magnitud es la escorrentía superficial. El viento, los deslaves, la capacidad de infiltración y la cobertura vegetal, son otros factores que influyen en la erosión edáfica. Estos factores provocan el transporte de los minerales que se encuentran adheridos a los coloides junto con las partículas fuera de su sitio de origen, provocando un desequilibrio que en algunos casos lleva al empobrecimiento del lugar (Solis 1993). El manejo agrícola es en la mayoría de los casos un catalizador de la erosión (Foth, 1989).

Los suelos con estructura limosa y poca materia orgánica, son los más susceptibles a la erosión; esto se debe principalmente a la baja cohesión entre las partículas primarias y al bajo peso de las mismas. Aunque la erosión afecta de una manera diferencial al suelo, se han formulado intervalos para la magnitud de la erosión, Young (1989) propone $0.004 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ para erosión moderada y 0.045

kg m⁻² año⁻¹ para una erosión alta. En la zona agrícola, los rangos van de 4.5 a 45.0 kg m⁻² año⁻¹, clasificado como erosión acelerada (Morgan 1986).

El hombre puede constituirse en el factor que controla la erosión, para llegar a niveles que la misma naturaleza presenta. Por lo que se debe entender a fondo procesos como el de la erosión, la mecánica de la energía, la química, la protección y la resistencia que tienen los diferentes tipos de suelo.

II.1.2 Calidad del suelo

Forth (1988) enuncia como definición de calidad del suelo: al estado de un suelo respecto a su capacidad de abastecer elementos esenciales para el crecimiento de la planta sin la concentración tóxica de ningún elemento, en donde exista una adecuada y balanceada disposición de los elementos nutricionales que satisfacen la necesidad de la planta y sumando la capacidad amortiguadora ante cambios ambientales. Debido a los diferentes tipos y características de las plantas, lo que para una especie ciertas condiciones del suelo le son favorables, para otra especie no lo son y así sucesivamente (Forth 1988).

II.1.3 Nutrientes minerales del suelo

Por definición, un nutriente mineral tiene una función específica y esencial en el metabolismo de la planta y ningún otro mineral lo puede sustituir (Marschner 1986). Dependiendo de que tan grande sea la necesidad de la planta por el mineral para su crecimiento, se les clasifica como **macronutriente** o **micronutriente** (Marschner 1986). Otro tipo de clasificación se basa en las

propiedades fisicoquímicas, divide a los nutrimentos en no-metales (nitrógeno, azufre, fósforo, boro) y metales (potasio, calcio magnesio, fierro, manganeso, zinc, cobre; Marschner 1986). Ambas clasificaciones son poco exactas, debido a que un nutrimento puede tener varias funciones; algunas de ellas pueden estar relacionadas con las características fisicoquímicas y la concentración del nutrimento. Un nutrimento mineral puede funcionar como constituyente orgánico de estructuras, como activador de enzimas, como acarreador de cargas o como osmorregulador (Marschner 1986).

II.2 Interacción suelo-vegetación

II.2.1 Conocimiento de la nutrición en las plantas

Al iniciarse la ciencia moderna en la Edad Media, fue de gran interés el estudiar cómo las plantas crecían. Se elaboraron muchas teorías acerca de quién era el responsable. Entre las más conocidas estaban: la del agua, la del nitrato de potasio, el suelo y los jugos de la Tierra. Jan Baptista Van Helmont (1577-1644) puso 200 libras de suelo y durante 5 años crecieron sauces en él, observó sólo 2 onzas de pérdida, concluyó que el agua era la causa (tomado de Paul y Clark 1989). En 1700 se recupera otro de los experimentos de Van Helmont, con diferentes tratamientos de agua: estéril, de lluvia y de río, bajo la premisa de que si el agua era la responsable del crecimiento no importaría el tipo de agua. Descubrió que las plantas regadas con el agua que tenía más materia orgánica, eran las que más crecían (Paul y Clark 1989). En 1800 se descubre que tanto las plantas como los animales respiran y que consumen compuestos orgánicos,

gracias a la balanza analítica se cuantifica el consumo y la respiración. Liebeg concluye que la planta obtiene el carbono a partir del CO₂, el hidrógeno y oxígeno a partir del H₂O y sólo se equivoca pensando que el nitrógeno se obtiene a partir del NH₄⁺ del aire en la atmósfera (Paul y Clark 1989).

Es en el siglo pasado cuando se establece que el movimiento de nutrimentos en el suelo y su reciclaje por medio de las plantas, es regulado por tres procesos: 1) La redistribución de los minerales en el suelo, que es realizado por los organismos que lo habitan (bacterias, hongos, lombrices, termitas). 2) La asimilación de nutrimentos por parte de la vegetación, que está mediada por mecanismos de intercambio iónico entre las raíces y los coloides del suelo, en una zona conocida como la rizósfera, en la que existen microorganismos y asociaciones simbióticas que favorecen una mejor asimilación (p.e. micorrizas, bacterias fijadoras de N₂). 3) La incorporación de nutrimentos al suelo por parte de la vegetación por medio de la descomposición de la materia orgánica en el suelo (MOS) hojas, tallos, raíces, etc. (Russell 1968).

II.2.2 Adaptación, plasticidad y captura de nutrimentos

La sobrevivencia y establecimiento de las especies se debe, en gran medida, al rango de características morfofisiológicas que un fenotipo puede llegar a expresar como respuesta a las variaciones ambientales; a esta respuesta se le llama **plasticidad** (Bradshaw 1965, 1973; McNaughton *et al.* 1974). La plasticidad tiene importancia evolutiva ya que puede llegar a generar la diversidad en las respuestas a partir del genoma, presentando en el mejor de los casos una

adaptación al ambiente. Uno de los estudios de la plasticidad, se enfoca en los patrones de asignación de recursos a la parte subterránea de la planta respecto la área (relación raíz/vástago), los cuales provocan cambios a nivel de órgano hasta a nivel estructural (Bloom *et al.* 1985; Grime *et al.* 1986; Crick y Grime 1987; Campbell y Grime 1989).

Estas modificaciones presentan un costo para la planta, por lo que si una planta se encuentra ante la deficiencia de algún recurso, su respuesta plástica dependerá del compromiso entre el beneficio de la captura del recurso limitante y el costo de presentar modificaciones. Estas respuestas en las plantas pueden considerarse como una parte integral de los mecanismos que favorecen la captura de nutrimentos (Grime, Crick y Rincón 1986; Grime 1987). Por ejemplo, las plantas con una tasa de crecimiento rápida tienden a no establecerse en ambientes infértiles, ya que son más sensibles a la falta de nutrimentos (Grime y Hunt 1975; Grime 1977, 1979; Chapin 1980, 1988). En cambio, las plantas de lento crecimiento están adaptadas a suelos infértiles, por su baja demanda de nutrimentos (Chapin 1980, 1988).

II.3 Circulación de nutrimentos

II.3.1 Ciclo del nitrógeno

DISTRIBUCIÓN GEOBIOLÓGICA DEL NITRÓGENO

El 98% del nitrógeno en el mundo está en la litósfera, formando compuestos junto con el carbono de muchos de los minerales que existen en las rocas. En las rocas ígneas se encuentra el 97.8% del nitrógeno, en forma de nitritos de hierro o

titanium y otros metales o en forma de amonio (NH_4^+), detenidos en la estructura primaria de los silicatos; este tipo de roca no aporta una cantidad importante de nitrógeno al medio (Haynes 1986). El 0.2% del nitrógeno se encuentra en las rocas sedimentarias; aunque es muy bajo, su aportación al medio es importante. En la atmósfera se encuentra cerca del 2% restante. Se cree que proviene de la litosfera, hoy en día aún hay varios volcanes que liberan grandes cantidades. En contraste, en el suelo sólo se encuentra el 0.02% del nitrógeno que se puede hallar en la atmósfera. Los suelos productivos contienen cerca de 4000 kg/ha, de los cuales el 90% es inaccesible para la biota, ya que se encuentra fijado en las arcillas (Foth 1989). Sólo el 1% está disponible para microorganismos y plantas. Las formas más accesibles son: el NH_4^+ que es muy volátil y el NO_3^- soluble en agua y por lo tanto fácilmente lixiviable. El nitrógeno que se encuentra en la biosfera, es una parte muy pequeña del total (Figura 1), por lo que la vida depende de su movilidad (Foth 1989). La reserva más próxima de nitrógeno para las plantas y los organismos es la atmósfera. El aire puro tiene el 78%, estos son 77,350 Mg por hectárea de nitrógeno. Considerando la demanda de nitrógeno que presenta la biosfera, la atmósfera podría abastecerla durante un millón de años (Foth, 1989). El rango actual de liberación de nitrógeno en la atmósfera por la biosfera es prácticamente igual a la tasa de nitrificación, lo que origina un *cuasi-equilibrio* (Foth, 1989).

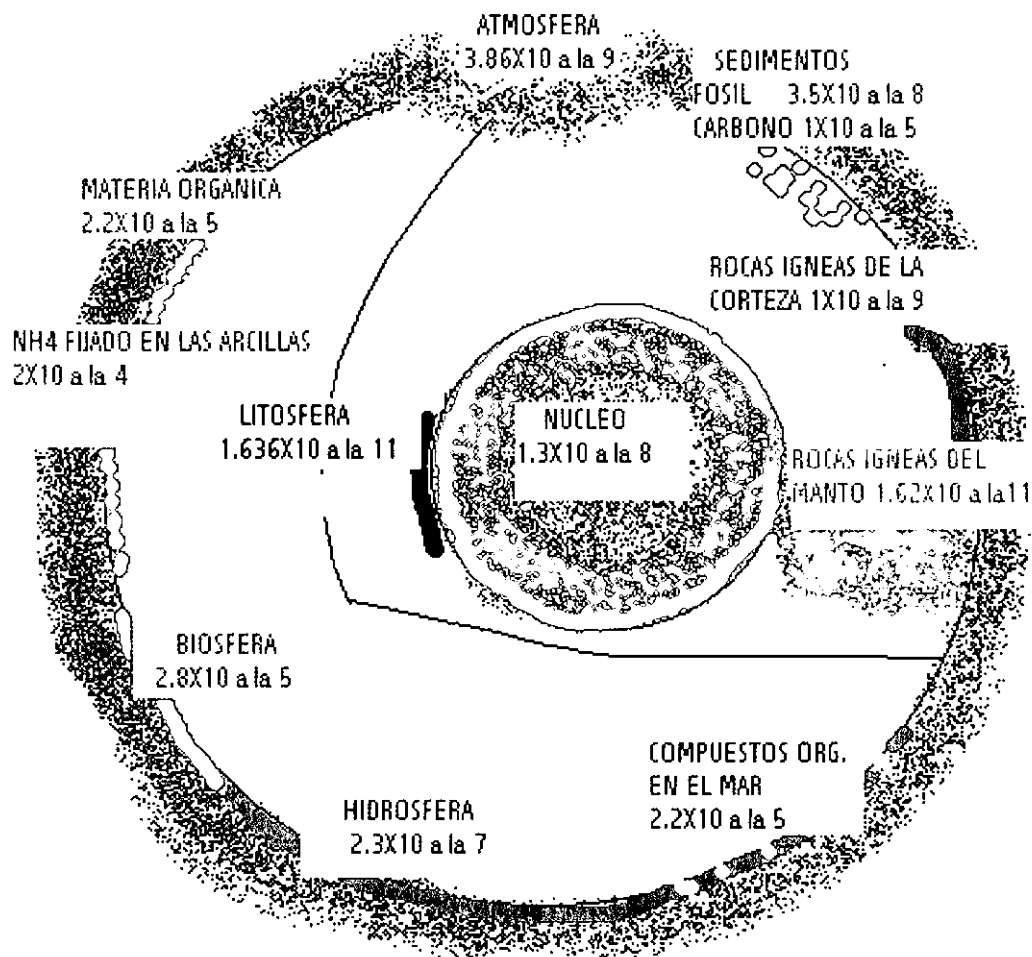


Figura 1. El nitrógeno en la Tierra. Se observa que la mayoría del nitrógeno se encuentra en la litosfera y en las rocas ígneas del manto, en contraste con la biosfera y la materia orgánica. (Datos de Paul y Clark 1989).

El nitrógeno es el macronutriente de mayor demanda para las plantas y el cuarto más abundante en su composición, sólo están por encima el carbono, el oxígeno y el hidrógeno (Foth 1989). Se encuentra en diferentes estados de oxidación, que están regulados por distintos organismos que habitan el suelo. La gran necesidad que tienen las plantas por el nitrógeno y su baja disponibilidad,

causa que sea el nutrimento limitante en la producción global (Fitter y Raffaelli, 2000). Aún con esto, las formas de NH_4^+ y NO_3^- , pueden llegar a ser contaminantes y tóxicas. El seguimiento del nitrógeno en la naturaleza llevó a Lohis en 1913 (tomado de Paul y Clark 1988) a formular el concepto de "Ciclo del Nitrógeno". Identifica al N_2 como Instituto y reconoce a los aminoácidos, las proteínas, NH_4^+ , NO_2^- y NO_3^- como formas alternativas del nitrógeno. En las décadas subsecuentes procesos abióticos como lixiviación, volatilización y descomposición son reconocidos y se utiliza al nitrato como fertilizante (Figura 2).

Un paso fundamental en el "Ciclo del nitrógeno" es la incorporación al suelo del N_2 por varios factores, este proceso se le conoce como **fijación** y se divide en no biológica y biológica:

FIJACIÓN NO BIOLÓGICA

Parte de la fijación del nitrógeno en el suelo, es originada a partir de descargas eléctricas, la quema de combustibles fósiles, quema de bosques y por las emisiones del magma. Las formas principales liberadas del nitrógeno son el amonio y el nitrato, los cuales son incorporados al suelo por la precipitación (Fig. 2). Mediante este sistema, se incorpora aproximadamente el 28% del nitrógeno total del suelo, el 72% restante es debido a los fijadores biológicos (Foth, 1989). Osswall (1983) calculó que la cantidad de nitrógeno emitida por la industria al año, equivale a la fijada por los microorganismos.

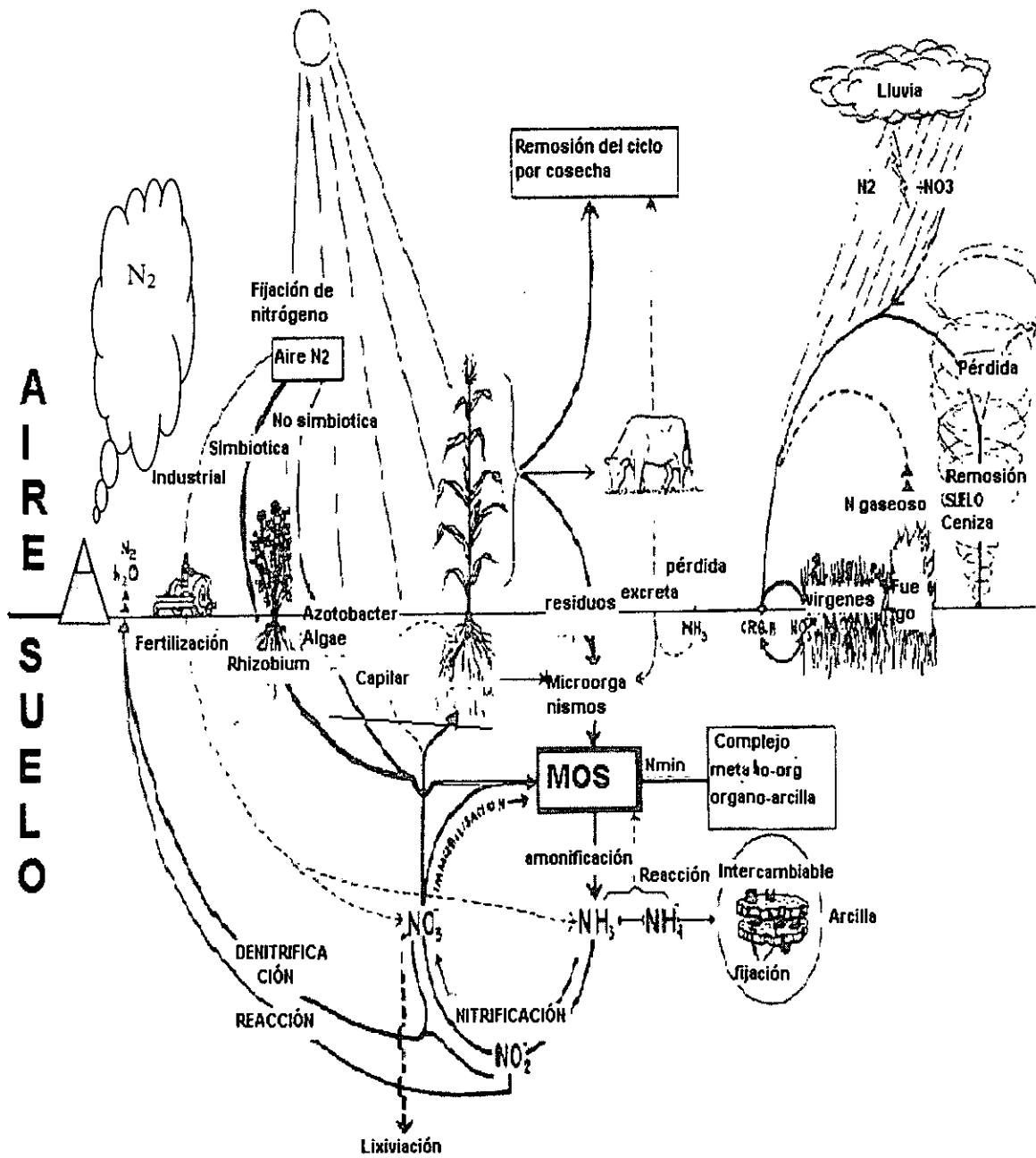


Figura 2. El ciclo del nitrógeno. En donde se observan los cambios que tiene el nitrógeno a partir de efectos biológicos, químicos y físicos en el ambiente. (Tomado de Paul y Clark 1989)

FIJACIÓN BIOLÓGICA

Debido a la cantidad de nitrógeno incorporado a través de la biota, este proceso es considerado uno de los más importantes en la naturaleza, por ser la principal vía de entrada de este elemento a la biota. La fijación del nitrógeno se divide en 2 tipos:

1) Fijación simbiótica:

En los sistemas simbióticos, la planta hospedera provee de carbono y fotosintatos al huésped y éste aporta el nitrógeno. Los huéspedes pueden ser bacterias, Actinomycetes, algas verde-azules (Cyanobacterias) y los llamados diazótropos. Estos últimos presentan una estructura celular simple, sin núcleo y son los responsables de sintetizar la enzima nitrogenasa. Estos organismos utilizan los fotosintatos como energía y forman NH_4^+ a partir de N_2 (Foth, 1989).

El grupo de plantas que forma asociaciones simbióticas más estudiado son las Leguminosas y su simbiote *Rhizobium*, el cual fija dos veces más nitrógeno que todo el fertilizante utilizado en un año en el mundo (Foth, 1989).

2) Fijación no simbiótica:

Muchos tipos de bacterias heterotróficas son fijadoras de nitrógeno y se reportan como poco importantes para los suelos agrícolas. Estas bacterias compiten con otros microorganismos por los compuestos orgánicos y la energía disponible. En los suelos tropicales encontramos a *Azotobacter*, *Beijemickia* y *Frankia*, todas aeróbicas. También en la rizósfera existen algunas especies tropicales como *Azospirillum*. En el caso de algas verde-azules no

simbióticas, éstas viven en la superficie del suelo, pero son poco comunes (Foth, 1989).

MINERALIZACIÓN

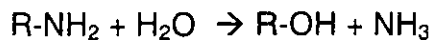
Todo el nitrógeno mineral que es formado por los microorganismos y es tomado por las raíces de la planta, se utiliza para formar compuestos orgánicos. A este proceso se le llama **inmovilización**. Al liberarse de nueva cuenta al medio estos compuestos orgánicos, son transformados a NH_4^+ , por organismos heterótrofos (como bacterias, hongos, etc); este proceso es conocido como **mineralización**. El porcentaje de mineralización para suelos bien drenados es de 2% del nitrógeno orgánico disponible al año. En suelos donde el nitrógeno llega ser del 0.05% a 0.1%, se alcanzan de 25 a 50 kg/ha mediante la mineralización (Foth, 1989). El amonio es la primera forma mineral producida. Al paso de nitrógeno orgánico al amonio se le conoce como **amonificación** (Radd y Jackson 1982). La tasa de amonificación depende de la relación C:N de los compuestos orgánicos. Mucha amonificación ocurre a proporciones de C:N bajas (Alef y Kleiner 1986).

Las 3 formas biológicas más abundantes de nitrógeno son: proteínas, pared celular microbiana (quitinas y peptidoglucanos) y los ácidos nucleicos. Por ello tienen varios caminos de degradación. Durante la descomposición de proteínas, son hidrolizados los péptidos por proteasas y peptidasas. Las proteasas son más específicas en el rompimiento de aminoácidos. En la reacción (conocida como deaminación hidrolítica u oxidativa según sea el caso), el grupo amino recibe un átomo de H^+ y el átomo de carbono un grupo OH^- . En las formas no

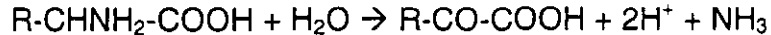
proteícas como la pared y amino azúcares (derivados de la quitina), se requieren enzimas como la quitinasa que libera el N-acetilglucosamina. Subsecuentemente, las glucosaminas son degradadas por kinasas que transfieren grupos P al ATP y forma glucosamina 6-fosfato. De esta deaminación reductiva o de la desaturativa se produce NH_4^+ . Los ácidos nucleicos se degradan en el suelo, no se acumulan, y por estar fenolados, es difícil su mineralización ya que se evaporan fácilmente (Paul y Clark, 1989).

MECANISMOS:

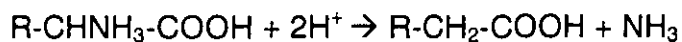
1.- Deaminación hidrolítica:



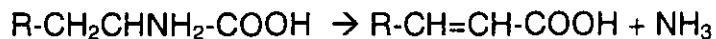
2.- Deaminación oxidativa:



3.- Deaminación reductiva:



4.- Deaminación desaturativa:



(Tomado de Alef, Nannipieri 1995)

Ya liberado el amonio, puede ser absorbido por las hojas, incorporado a la atmósfera, enriqueciendo así lagos y suelos cercanos. En suelos ácidos se fija fácilmente en arcillas, pero en los alcalinos por su carga positiva, existen pocos sitios para su fijación, por lo que se evapora.

La amonificación a partir de aminoácidos, es propuesta como un parámetro simple y rápido para estimar la actividad microbiana en el suelo (Paul y Clark, 1989).

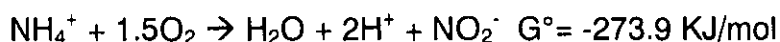
Uno de los caminos más recurrentes del amonio en el suelo, es el de ser transformado, para formar NO_2 y NO_3 . Este proceso es conocido como **nitrificación**, su estudio se basa en la importancia que tiene en la calidad del suelo. La formación de NO_3 , se conoce desde el siglo XIV, cuando el nitrato de potasio (KNO_3) se utilizó en la guerra. Según Paul y Clark (1989), es Pasteur en 1870 quien postula que la formación de NO_3 es microbiana y es análoga a la formación del vinagre a partir del alcohol. El primer experimento de la nitrificación lo hicieron Schloesing y Muntz en 1877. Agregaron agua en un tubo con suelo estéril y carbonato de calcio (CaCO_3), a los 20 días observaron que no había ya amonio y sólo nitrato. También descubrieron que calentándolo o agregando antisépticos, el proceso se detenía y agregando suelo de jardín se reiniciaba. En 1878 Warington y Rhothamsted, encuentran los dos pasos de la nitrificación, en donde están involucrados dos tipos de organismos (tomado de Paul y Clark 1988). Es hasta 1890 que Winogradsky los aísla y observa que son bacterias quimioautótrofas (Paul y Clark, op. cit.). Según Payne (1981) son *Nitrosococcus* y *Nitrosomonas*, son aeróbicas obligadas, obtienen el carbono a partir de CO_2 y carbonatos. Utilizan la energía que se genera de la oxidación del nitrógeno en forma de amonio, de la reacción conocida como la oxidación del amonio (Alef y Nannipieri 1995).

Dependiendo del nivel de oxidación en que se especialicen (NO_2 o NO_3), se clasifican. En casi todos los hábitats se encuentran ambos grupos. Es muy rara la

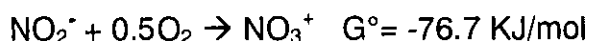
acumulación de NO₂ en la naturaleza y al cuantificarla es una parte despreciable respecto al NO₃.

MECANISMOS

1.- Oxidación del amonio:



2.- Oxidación del nitrito:



(Tomado de Alef y Nannipieri 1995)

La tasa de mineralización del nitrógeno ha sido medida en un número limitado de selvas tropicales (Vitousek y Sanford 1986). En comparación con tasas de bosque templado, las tasas de mineralización del nitrógeno son altas al igual que la producción de nitratos en alfisoles, en otros suelos infértiles (de Rham 1970; Robertson 1984) como en oxisol/ultisoles (Bernhard-Reversat, 1977).

Sólo se han realizado algunos estudios en el suelo de la selva baja caducifolia (Jaramillo y Sanford, 1986). Singh *et al.* (1989) determinó *in situ* la nitrificación y García-Méndez *et al.* (1991) midió mineralización y nitrificación con incubaciones de laboratorio. Ambos estudios muestran que la tasa más alta de nitrificación es durante la época de lluvias y que la nitrificación es baja durante la temporada de secas. Además se encontró que los picos más altos de mineralización ocurren a principios de lluvias (García-Méndez *et al.* 1991). Johnson y Wedin (1997) encontraron una correlación negativa entre la proporción C:N y la tasa de mineralización en la SBC, por lo que si hay una concentración alta

de nitrógeno total, se obtendrá una proporción C:N menor y se encontrará una mineralización mayor del nitrógeno. También encontraron que la concentración de nitrógeno total es mayor en la selva intacta y las zonas de recuperación que en los pastizales (Johnson y Wedin 1997).

FACTORES LIMITANTES DE LA MINERALIZACIÓN

El total del nitrógeno mineralizado, depende de la materia orgánica del suelo (MOS) y de las condiciones ambientales. Del 1 al 4% del nitrógeno orgánico es mineralizado en el año, cuando el suelo no es muy frío o seco para la actividad microbiana (Foth, 1989).

El agua es un limitante para los organismos, cuando falta se suprime la nitrificación, lo que provoca que el amonio sea absorbido por las raíces. Si se encuentra en exceso, el O₂ resultante de la nitrificación al no liberarse a la atmósfera, se vuelve tóxico para los nitrificadores. El contenido óptimo de agua en los suelos aireados para la mineralización, va de entre 50-67% de la capacidad de saturación (Foth, 1989).

La temperatura para la nitrificación presenta un amplio rango (5 a 40°C) y un nivel óptimo de 30-35°C (Foth, 1989). En suelos selváticos o forestales, al presentarse un disturbio como fuego o tala, se produce una alta concentración de NO₃ (Borman y Likens, 1979). Esto se debe a una alta tasa de nitrificación mayor a la inmovilización (Vitousek y Sanford, 1986). Si se libera una gran cantidad de materia orgánica, esta puede llegar a ser tóxica para los nitrificadores (Foth, 1989).

El pH es otro factor que está directamente relacionado con la nitrificación, el rango va de ligeramente ácido a ligeramente básico (6 a 8). Fuera de este rango es desfavorable para la nitrificación (Foth, 1989).

DENITRIFICACIÓN

La reducción microbiana del nitrato (NO_3) a nitrito (NO_2), continuando a los gases óxido nítrico (N_2O) y dinitrógeno (N_2), se le conoce como **denitrificación**. Se sabe que está regulada por bacterias quimioheterótrofas. En la reducción asimilatoria, las plantas verdes, bacterias, cianobacterias y hongos, reducen el NO_3 a NH_4 , como parte de la biosíntesis de aminoácidos y proteínas (Foth, 1989). En el proceso hay varios intermediarios tales como el nitrito (NO_2) y la hidroxilamina (NH_2OH). Aunque no se ve inhibido por la presencia de O_2 , el amonio es un factor de inhibición y probablemente de regulación. Existen ciertos microorganismos que utilizan al NO_3 como aceptor de electrones, en la ausencia de O_2 , produciendo NH_4 , sin obtener N_2 como producto final. Por lo que en este sistema no se pierde nitrógeno (Paul y Clark 1989).

La enzima que está involucrada en la primera reducción (de NO_3 a NO_2), se le llama nitrato reductasa. Debido a que el NO_2 es muy reactivo, la enzima que promueve la segunda reducción es altamente específica, y se conoce como nitrito reductasa, liberando al NO como intermediario (Payne, 1981). Este último compuesto es muy manejable y es trasladado hasta la membrana, donde se encuentra la última enzima reductora, la óxido nítrico reductasa, que ha sido aislada pero aún no purificada (Cooper y Smith, 1963) la cual libera como último paso al N_2 .

FACTORES QUE AFECTAN LA DENITRIFICACIÓN

El principal es la estructura del suelo, cuando hay mucha agua, se originan microambientes anaerobios, y la demanda de O_2 excede a la oferta. Esto provoca que la denitrificación disminuya y que se de la pérdida de nitrógeno en forma gaseosa como NH_4^+ (Foth, 1989).

INMOVILIZACIÓN

La inmovilización del nitrógeno consiste en la incorporación del NH_4 y NO_3 para formar compuestos orgánicos como los aminoácidos. Esta depende del crecimiento microbiano, que está limitado a la disponibilidad de carbono y otros factores abióticos. Las plantas producen un exudado en la rizósfera rico en carbono y energía, en donde los organismos heterótrofos y la planta se ven beneficiados. Al incorporar el amonio, este reacciona con el ácido α -cetoglutámico para formar ácido glutámico; es una de las reacciones más frecuentes y es reversible. También puede suceder la nitrificación entre la inmovilización y la mineralización. La inmovilización y la mineralización, son 2 subciclos en el ciclo del nitrógeno, independientes, contrarios y altamente correlacionados. Por medio de la NAD y NADP, los microorganismos pueden controlar el proceso de inmovilización-mineralización (Paul y Clark 1988).

II.3.2 Ciclo del Carbono

La transformación del carbono, se conoce como el ciclo del carbono, el biociclo, o el ciclo de la vida, debido a su importancia. Las plantas asimilan el CO₂ de la atmósfera, lo convierten en compuestos orgánicos usando la energía solar. Los animales obtienen la energía y tejido del cuerpo a partir de los productos de las plantas, retornando así por pérdida o desechos el carbono al suelo. Macro- y microorganismos digieren los materiales orgánicos, dejando disponibles por medio del humus productos relativamente estables a las plantas y otros organismos (Fig. 3, Brady 1990).

Los microorganismos son llamados cestos de basura, ya que son los encargados de convertir los compuestos orgánicos a CO₂ y completar el ciclo del carbono que inicia con la fotosíntesis. Ellos obtienen la energía liberada por el rompimiento del enlace C-H. También la quema de combustibles fósiles, grandes extensiones de bosques y el cultivo intensivo, aportan una gran cantidad de CO₂ a la atmósfera a niveles que pueden llegar a tener efectos climáticos (Paul y Clark 1989). Actualmente se ha encontrado una fuerte correlación positiva entre el ciclo global de carbono, la producción biológica y la conversión de la materia orgánica del suelo (Paul y Clark op. cit.).

En 1860 el reservorio de CO₂ en Inglaterra se estimó en 260 ug-1 g, para 1986 se alcanzó las 360 ug-1 g. El carbono que existe en la biota es menor al de la atmósfera [500X10⁹ megagramos (Mg)], el carbono del suelo es aproximadamente de 1500X10⁹ Mg. Una de las partes más dinámicas del ciclo global del carbono es el intercambio constante entre la atmósfera y la biota

(plantas, constituyentes del suelo y las partes de la atmósfera). (Paul y Clark 1988).

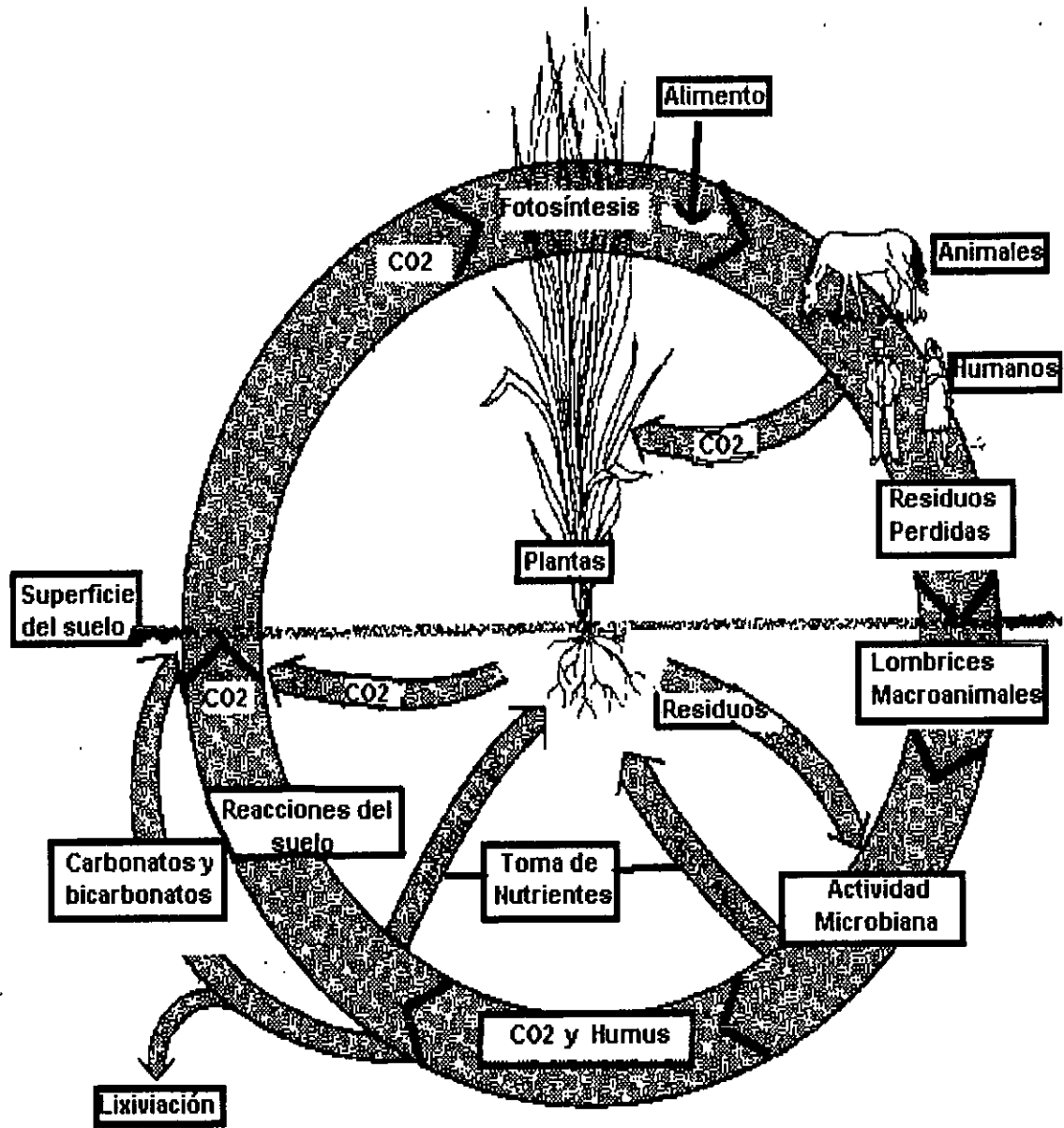


Figura 3. El ciclo del carbono, se observan los cambios que tiene el carbono en el ciclo biológico. (Brady 1990).

II.3.3 Relación C:N

La mineralización la llevan a cabo muchos organismos heterótrofos que tienen una dieta de carbono y nitrógeno. Al originarse un exceso en la mineralización, se produce un aporte mayor de NH_4^+ en el sustrato. Esto repercute en la proporción de C:N en el suelo, la cual disminuye un poco. El aumento del nitrógeno disponible puede ser utilizado por las raíces, y favorecer así al crecimiento. Cuando sucede lo contrario y aumenta la proporción C:N, a niveles de 30:1 debajo de los requerimientos de la biomasa, las raíces mueren por falta de nitrógeno (Forth 1989). Durante la descomposición del MOS, hay una continua pérdida de CO_2 , acompañado por el aumento del porcentaje del nitrógeno y el decremento de la proporción C:N (Fig. 2). La relación C:N en los microorganismos no es constante. Los hongos (en especial los ficomicetes, con celulosa en las paredes) presentan 45% de C y de 3 a 10% de N, lo que representa proporciones entre 15:1 y 4.5:1. Las bacterias tienen una proporción C:N entre 3:1 y 5:1 (Forth 1989).

III. ANTECEDENTES Y OBJETIVOS

El presente proyecto de tesis forma parte de un estudio sobre la Restauración de la Selva Baja Caducifolia (SBC). La tarea de evaluar y escoger las especies que se utilizaron con fines de restauración, ha sido un trabajo acumulativo de información sobre las características de las especies de la SBC de muchos años, que se ha realizado en su mayoría en el Laboratorio de Ecofisiología del Crecimiento en el Instituto de Ecología de la UNAM. Se tomaron los siguientes parámetros: 1) La habilidad y capacidad de las plantas para explotar la luz y los nutrimentos (Huante, Rincón y Chapin 1998); 2) La influencia de las micorrizas en el crecimiento de las plantas (Huante, Rincón y Allen 1993); 3) La respuesta en los rangos de crecimiento en diferentes condiciones de luz (Huante y Rincón 1998; Rincón y Huante 1993); 4) Los atributos del sistema radical de las plantas (Huante, Rincón y Gavito 1992; Flores 2000); 5) El uso del fósforo por las plantas (Huante, Rincón y Chapin 1995); 6) La respuesta en el crecimiento temprano a diferentes concentraciones de nutrimentos (Huante, Rincón y Acosta 1995); y 7) La tolerancia de las plantas al ambiente (Chapin, Rincón y Huante 1993).

En este estudio me Instituto en el efecto que tiene la introducción de grupos de especies con atributos conocidos (crecimiento rápido RAP, lento LEN, una combinación de ambos MIX y el pastizal original)(Tabla 1) en la recuperación de la dinámica de nutrimentos en el suelo de una zona perturbada en restauración.

Característica	Crecimiento Rápido	Crecimiento Lento
• Hábitat:		
Suministro de nutrimentos	Rápido	Lento
Productividad potencial	Grande	Poca
• Morfológicas y Asignación:		
LAR	Grande	Pequeña
SLA	Grande	Pequeña
RWR	Menor	Mayor
• Otros aspectos:		
Densidad de raíces	Menor	Mayor

Tabla 1. Características de especies de rápido y lento crecimiento. Por sus siglas en ingles LAR= índice de área foliar, SLA= área foliar específica y RWR= índice de peso de la raíz.

Objetivo general:

Determinar el efecto que tiene la composición de especies vegetales introducidas a una zona perturbada en restauración, en la humedad del suelo, la concentración de NH_4^+ , de NO_3^- , del N_{total} , del C_{total} , la tasa de mineralización, la tasa de nitrificación y la proporción C:N.

Objetivos particulares:

Evaluar comparativamente la dinámica de NH_4^+ , NO_3^- , N_{total} y C_{total} , entre una zona restaurada que durante un año albergó especies vegetales de la SBC, una Selva Joven (SEL de 15 años) y la Selva Madura (MSEL de más de 40 años).

Determinar la dinámica del NH_4^+ y del NO_3^- , temporalmente en el suelo, en condiciones *in situ* y en el laboratorio mediante incubaciones para cuantificar la tasa de mineralización del nitrógeno y nitrificación, con muestras de suelo de un sitio que durante un año albergó diferente composición de especies vegetales de la SBC, de un sitio de Selva Joven (SEL) y un sitio de Selva Madura (MSEL).

IV. HIPÓTESIS

Para este trabajo se han formulado las siguientes hipótesis:

- 1) La introducción de árboles de la SBC, con diferentes estrategias de crecimiento son la clave para la restauración de la SBC, ya que promueven la recuperación de la dinámica de nutrimentos.
- 2) Los niveles de NH_4^+ , NO_3^- , N_{total} y C_{total} tendrán variaciones dependiendo de las especies vegetales introducidas. Por la composición del tratamiento Mixto, esperamos los valores más altos, en comparación de los demás tratamientos y el pasto.
- 3) Esperamos tener una variación dependiente de la estacionalidad entre lluvias y secas específicamente, presentando los valores más altos en secas.
- 4) Los niveles de NH_4^+ , NO_3^- , N_{total} y C_{total} serán mayores para la SM y la SJ, en comparación de todos los tratamientos.

V. METODOLOGÍA

V.1 Área de estudio.

El estudio se llevó a cabo durante los años de 1999 y el 2000, dentro de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala. Esta se ubica en la región neotropical al noroeste de la provincia fisiográfica denominada Planicie Costera Suroccidental, en la subprovincia Sierras de la Costa de Jalisco y Colima. La reserva forma parte del municipio de La Huerta, en el Estado de Jalisco, con las siguientes coordenadas extremas: $19^{\circ} 22'$ – $19^{\circ} 39'$ latitud norte, $104^{\circ} 56'$ – $105^{\circ} 10'$ longitud oeste. La reserva cuenta con un área protegida de 13,142 hectáreas (Gómez-Pompa y Dirzo, 1995. Figura 4).

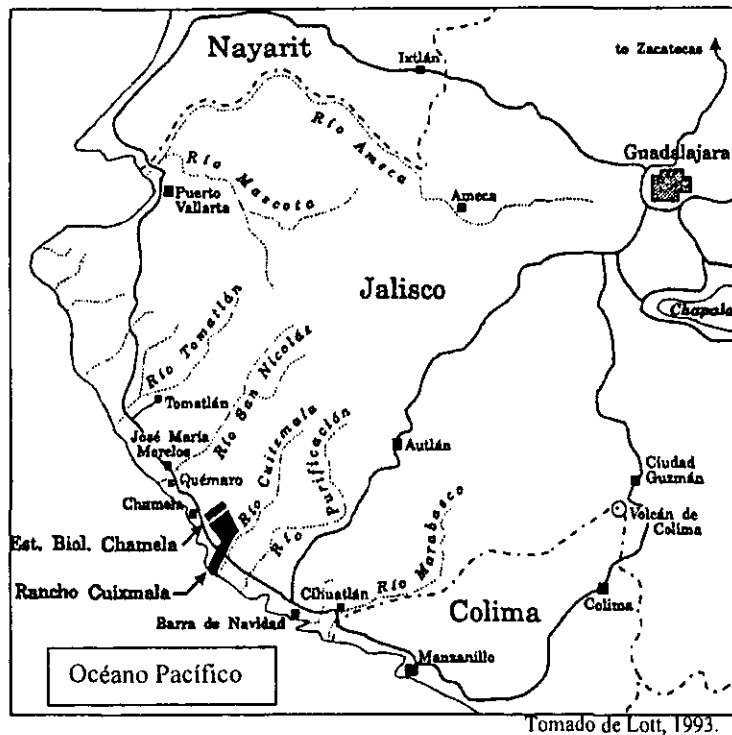


Figura 4. Mapa de ubicación de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala.

La zona presenta una topografía irregular, por lo que gran parte se clasifica como lomeríos bajos. Estos van de los 20 a 250 msnm, con excepciones de cerros

altos mayores a los 500 m (Solís, 1993). La temperatura media anual es de 24.9 °C. Los valores mínimos mensuales oscilan entre los 14.8 y 22.9°C, mientras que los máximos mensuales entre 29.1 y 32°C. La temperatura presenta un rango estrecho a lo largo del año. En enero se registra la media mensual más baja (20°C), y en agosto la más alta (27°C). La precipitación media anual en la estación es de 748 mm., el intervalo registrado a partir de 1977 a 1986 es de 585-961 mm. (Bullock, 1986). Cerca del 80% de la precipitación anual se distribuye de julio a noviembre. El clima se ha clasificado como Tropical Subhúmedo, en el extremo seco del cálido-húmedo y con un régimen de lluvias en verano. La dinámica de la precipitación delimita dos estaciones climáticas, la seca que transcurre de noviembre a junio y la húmeda de julio a octubre (Bullock 1986).

En la reserva se han identificado una gran variación en las unidades de suelo que forman un complejo de suelos entre los que destacan las siguientes unidades: regosol eútrico y luvisol crómico, que ocasionalmente se encuentra en pendientes que van de moderadas a fuertes, con mayor frecuencia en sitios planos o de pendiente suave (Solís, 1993). El relieve geológico del área es extremadamente complejo y es determinado por procesos endógenos y exógenos. Las unidades estratigráficas que afloran en la reserva están compuestas por rocas sedimentarias, volcánicas, plutónicas y volcano-sedimentarias (Gómez-Pompa y Dirzo 1995).

Esta reserva protege ambientes acuáticos y terrestres, en los que se han identificado ocho tipos de vegetación (Ceballos y Miranda, 1986; Ceballos, 1990). En la planicie costera del río Cuixmala, de aproximadamente 800 ha, se presentan numerosos tipos de vegetación como manglar, manzanillera, vegetación riparia,

carrizal, vegetación acuática, vegetación de dunas costeras y pastizales. En los lomeríos domina la selva baja caducifolia, aunque existen otros tipos de vegetación más localizados, como es la selva mediana subcaducifolia. La flora de la región es muy diversa y se ha calculado en alrededor de 1,120 especies (Lott 1985). La selva baja caducifolia es el tipo de vegetación más abundante en la región. Se caracteriza por la alta densidad de plantas en el sotobosque y dosel, y porque la mayoría de las plantas pierde las hojas durante la época seca. La altura promedio de los árboles es de 10 a 12 metros (Rzedowski, 1978). La producción de hojas está determinada por la disponibilidad de agua. En las cañadas, barrancas, cuerpos de agua más o menos permanentes, se distribuyen algunas variantes de la selva mediana. Esta última se conoce como el bosque ripario, que es un tipo de vegetación con fisonomía heterogénea, pues su altura puede variar desde los 5 a los 40 m. Se distribuye desde los 400 hasta los 2,000 m.s.n.m. También se encuentra la selva mediana subcaducifolia, la cual se distribuye en manchones a lo largo del área de distribución de la selva baja caducifolia, generalmente en zonas con mayor disponibilidad de agua. Esta se encuentra restringida a los cauces de los arroyos y su extensión es realmente limitada. Este tipo de selva mediana presenta dos estratos arbóreos bien definidos, uno de 15 m de altura y otro de 16-25 m. (Gómez-Pompa y Dirzo 1995).

La presencia humana en la zona es relativamente reciente, la tendencia inicial en el uso del suelo fue agrícola. Sin embargo, esta actividad se ve desplazada gradualmente por la introducción de ganado. La productividad de la región depende de la humedad y la topografía que presentan las áreas perturbadas. En lugares escarpados domina la agricultura temporal y pastizales.

V.3 Especies estudiadas.

ESPECIE	FAMILIA	FORMA DE CRECIMIENTO	TASA DE CRECIMIENTO
<i>Acacia angustissima</i>	Leguminosae	Arbusto	Rápido
<i>Acacia farnesiana</i>	Leguminosae	Arbusto o árbol pequeño	Rápido*
<i>Acacia sp</i>	Leguminosae	Árbol	Rápido*
<i>Albizia occidentalis</i>	Leguminosae	Arbusto o árbol pequeño	Rápido*
<i>Amphipterygium adstringens</i>	Julianaceae	Árbol	Rápido
<i>Apoplanesia paniculata</i>	Leguminosae	Árbol	Rápido
<i>Brosimum alicastrum</i>	Moraceae	Árbol	Lento*
<i>Caesalpineia coriaria</i>	Leguminosae	Árbol	Lento
<i>Caesalpineia platyloba</i>	Leguminosae	Arbusto o árbol pequeño	Lento
<i>Caesalpineia sclerocarpa</i>	Leguminosae	Árbol	Lento*
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	Leguminosae	Árbol	Lento
<i>Cedrela odorata</i>	Melianaceae	Árbol	Lento*
<i>Ceiba pentandra</i>	Bombacaceae	Árbol	Rápido*
<i>Coccoloba barbadensis</i>	Polygonaceae	Árbol	Lento *
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	Cochlospermaceae	Árbol	Rápido*
<i>Cordia alliodora</i>	Boraginaceae	Árbol	Lento
<i>Cordia elaeagnoides</i>	Boraginaceae	Árbol	Rápido*
<i>Crescentia alata</i>	Bignoniaceae	Árbol	Lento
<i>Chloroleucon mangense</i>	Leguminosae	Árbol	Lento
<i>Guazuma ulmifolia</i>	Sterculiaceae	Arbusto o árbol pequeño	Rápido*
<i>Gyrocarpus jatrophiifolius</i>	Hernandiaceae	Arbusto o árbol pequeño	Lento*
<i>Haematoxylum brasiletto</i>	Leguminosae	Árbol	Lento*
<i>Heliconia pallida</i>	Tiliaceae	Árbol	Rápido
<i>Hintonia latiflora</i>	Rubiaceae	Arbusto o árbol pequeño	Lento*
<i>Ipomoea wolcottiana</i>	Convolvulaceae	Árbol	Rápido*
<i>Lagrezia monosperma</i>	Amaranthaceae	Arbusto	Rápido*
<i>Lonchocarpus eriocarinalis</i>	Leguminosae	Árbol	Lento
<i>Luehea candida</i>	Tiliaceae	Árbol	Lento
<i>Lysiloma microphyllum</i>	Leguminosae	Arbusto o árbol pequeño	Rápido
<i>Mimosa tenuiflora</i>	Leguminosae	Arbusto	Rápido
<i>Pithecellobium dulce</i>	Leguminosae	Árbol	Rápido
<i>Plumeria rubra</i>	Apocynaceae	Árbol	Lento
<i>Recchia mexicana</i>	Simaroubaceae	Árbol	Lento
<i>Ruprechtia fusca</i>	Polygonaceae	Árbol	Lento*
<i>Spondias purpurea</i>	Anacardiaceae	Árbol	Rápido*
<i>Swietenia humilis</i>	Melianaceae	Árbol	Lento*
<i>Tabebuia donnell-smithii</i>	Bignoniaceae	Árbol	Rápido
<i>Tabebuia rosae</i>	Bignoniaceae	Árbol	Rápido*

Tabla 2. Lista de especies estudiadas en el pastizal nuevo, la nomenclatura de acuerdo con Lott (1985, 1993). Además se incluye su tasa de crecimiento (Huante, Rincón y Acosta 1995). * Indica a las especies utilizadas para el tratamiento Mixto.

Las especies fueron seleccionadas de acuerdo con su tasa relativa de crecimiento utilizando un total de 39 especies, de las cuales 19 se consideraron como especies de lento crecimiento y 20 como especies de rápido crecimiento. De este grupo de plantas, se tomaron las más representativas de cada tipo de tasa de crecimiento, para conformar el tratamiento mixto.

A las especies se les asignó un número (1 al 19 para el caso del tratamiento LEN y de 1 al 20 para los tratamientos RAP y MIX) para mantener un orden al momento de ser transplantadas (Ver tabla 2).

Las plantas que se encontraron en el pastizal, fueron en su mayoría pasto (*Panicum maximum*), algunas Cucurbitaceas (como calabaza y pepino) y algunas plántulas de *Acacia sp.* Además de individuos adultos (*Acacia sp*) que se dejan como sobra para el ganado.

La Selva Joven (con una edad de 15 años aprox.) presenta una diversidad de plantas mayor y está dominada por varias especies de *Acacia*. La Selva Madura es la que tiene una mayor diversidad, los muestreos se realizaron en una zona que presentaba varias de las especies que se utilizaron en el sitio de restauración como: *Crescentia alata*, *Coccoloba barbadensis*, *Caesalpineia platyloba*, *Recchia mexicana*, *Plumeria rubra*, *Tabebuia rosae*, *Pithecellobium dulce*; *Cochlospermum vitifolium*, *Amphipterygium adstringens* y *Acacia angustissima*.

V.4 Diseño experimental.

En el área de trabajo se marcaron 28 cuadros de 10 x 10 m. separados por pasillos de 2 m., evitando tomar en cuenta los cuadros sombreados o con influencias de algún árbol, por lo que se seleccionaron 20 cuadros en total. Estos cuadros, fueron los que se usaron para los 5 distintos tratamientos: 1) el cuadro LEN con 20 sp de plantas de lento crecimiento; 2) el cuadro RAP con 20 sp de plantas de rápido crecimiento; 3) el cuadro MIX con 10 sp de plantas de rápido y 10 sp de lento crecimiento; 4) el cuadro SPAS en el que se podó totalmente el pasto y se roció herbicida (roundup) y no se introdujeron plantas; 5) el cuadro PAS dejando el pasto original y no se introdujeron plantas. Cabe mencionar que se hicieron cuatro réplicas por cada tratamiento (Fig. 6).

V.4.1 Preparación del área experimental.

A los 16 cuadros pertenecientes a los tratamientos LEN, RAP, MIX y SPAS, fue necesario asperjar herbicida (roundup) que además de ser biodegradable tiene una vida media de 20 días, con esto se trató de asegurar que el rebrote de los pastos no sucediera. Esto se realizó aproximadamente mes y medio antes del inicio de las lluvias y del experimento. Los 12 cuadros correspondientes a los tratamientos con plantas (LEN, RAP y MIX), fueron cuadrículados quedando cuadros de 1X1 metros, en cada esquina de los cuadrados se marcó y se retiró el pasto seco. En cada marca se hicieron perforaciones con un mototaladro, de aproximadamente 30 cm de diámetro. Posteriormente se transplantaron 100 plántulas por cuadro, las cuales corresponden a las 20 especies diferentes

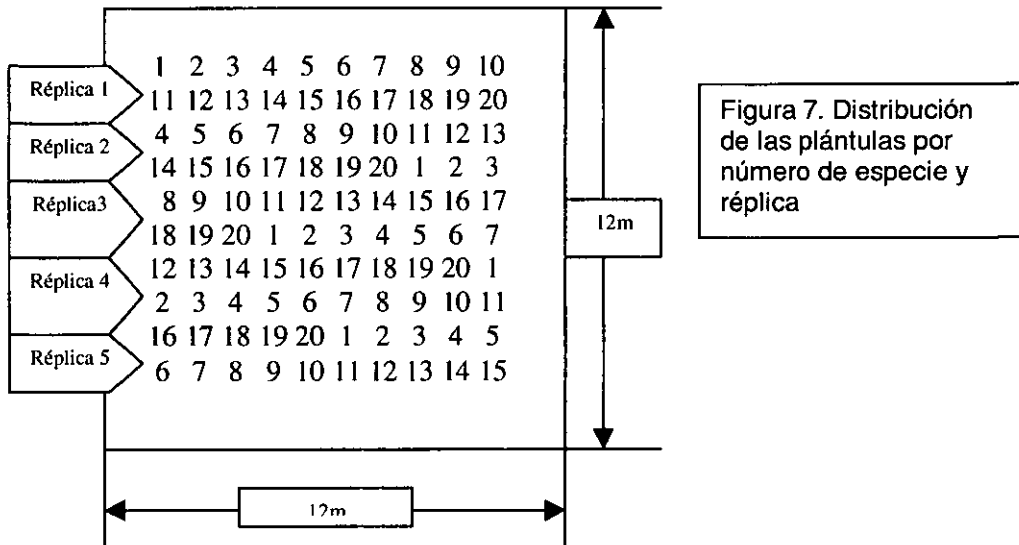


Figura 7. Distribución de las plántulas por número de especie y réplica

V.4.3 Muestreo de suelo.

Para la toma de suelo, se marcaron en cada cuadro 3 subcuadros de 50cm², con un arreglo diagonal y central respecto a cada cuadro, con la leyenda de inferior (I), medio (M) y superior (S). Se tomó al azar el sitio de la toma del suelo dentro de cada subcuadro, sin repetir en muestreos subsecuentes un mismo sitio (ver Figura 8).

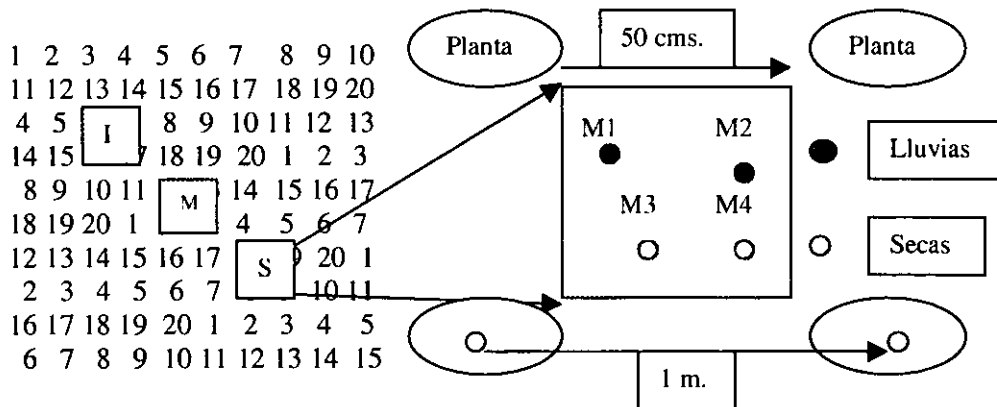


Figura 8. Se observa el arreglo que tuvieron los subcuadros dentro del cuadrante con la siguiente terminología: Inferior (I), Medio (M) y Superior (S), esto se realizó con el fin de tener bien identificado cada muestra de suelo. En la ampliación se observa la ubicación del subcuadro de 50 cm², además se especifica el lugar del subcuadro en donde se tomó el suelo, el M1 corresponde a los 0 días de haber iniciado el experimento en el mes de Junio, el M2 corresponde a los 55 días en el mes de Agosto, el M3 corresponde a los 110 días en el mes de Noviembre y el M4 corresponde a los 165 días en el mes de Febrero.

V.4.2 Germinación y Crecimiento de plántulas.

Por otra parte, para la obtención de las plántulas que fueron utilizadas en el experimento, se germinaron semillas de 39 especies. En algunos casos se tuvieron que escarificar con ácido sulfúrico, para favorecer su germinación. Todas las semillas se hidrataron aproximadamente durante 24hrs. Ya hidratadas se colocaron en charolas de plástico con arena de sílice húmeda. Las semillas se consideraron germinadas una vez que emergió la radícula y después de cinco días se transplantaron a macetas de plástico de 2kg. Las macetas fueron previamente preparadas con una mezcla de suelo colectado en el pastizal y arena de río (en una proporción 3:1 respectivamente). Las plántulas crecieron por un mes en un invernadero, con plástico transparente en el techo y plástico blanco en las paredes. El trabajo de germinación y de crecimiento inicial de las plántulas se realizó en la Estación de Biología Chamela de la Universidad Nacional Autónoma de México, misma en donde se ubica el invernadero.

Al cumplir el mes de edad se transplantaron en la hectárea, se marcaron con etiquetas de aluminio de 3 x 5 cm., con un rótulo que especificaba la especie, el tratamiento (LEN, RAP, o MIX.), el número del cuadro (1, 2, 3, 6, 7, 8, 11, 12, 13, 16, 17 ó 18) y la réplica de la plántula (R1, R2, R3, R4 ó R5).

La distribución de los individuos en los diferentes cuadros se realizó de la siguiente manera: se plantaron en hileras de 10 de tal forma que por réplica se ocuparon dos hileras, con un arreglo distinto en cada réplica (Figura 7), para asegurar que los individuos de cada especie se encontraran en todo el cuadro y no agrupadas en cada sección de este.

dependiendo del tratamiento, por lo que en cada cuadro hubo 100 individuos, 5 por especie.

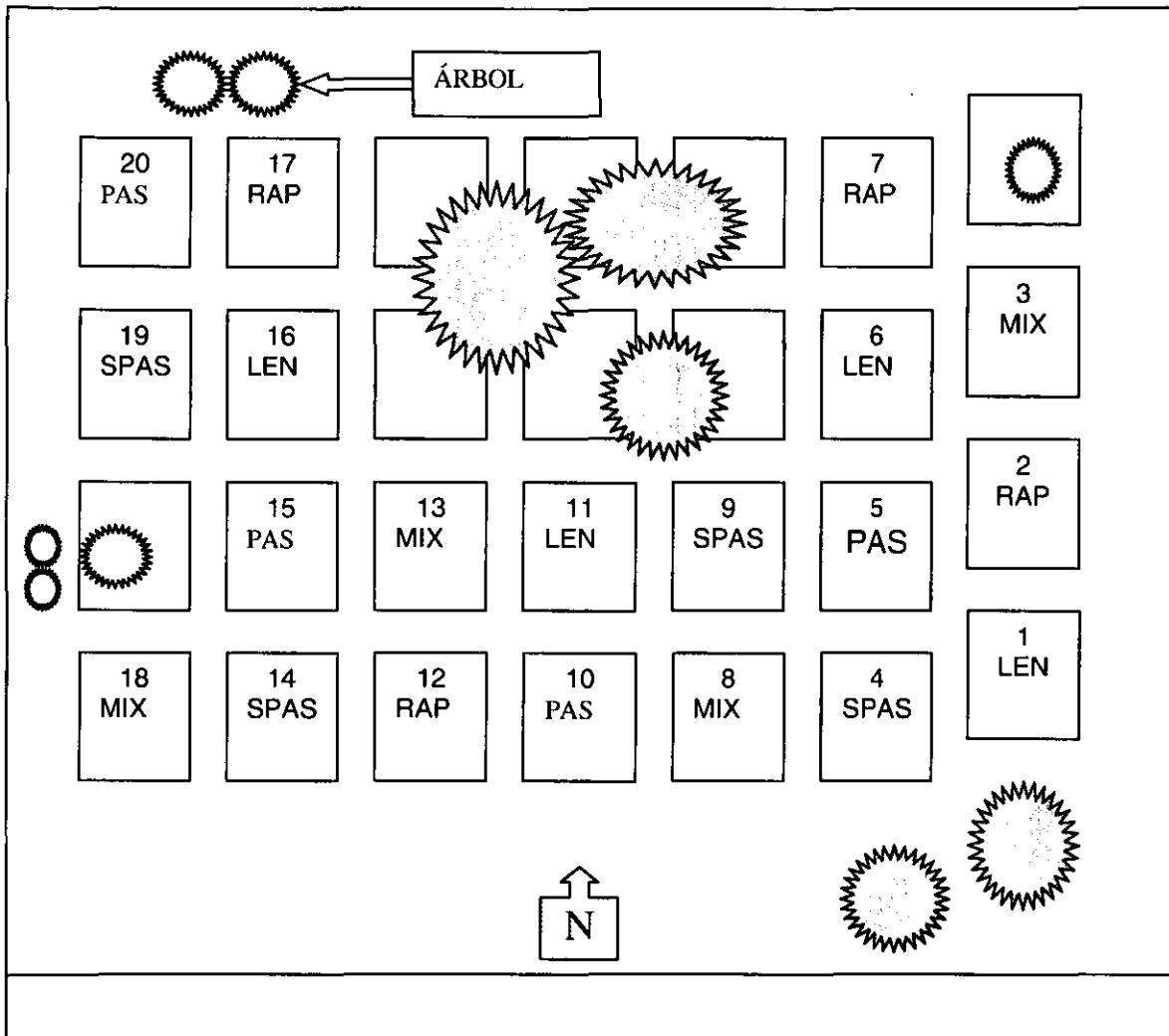


Figura 6. Distribución de los tratamientos en el área de trabajo, se fraccionó la hectárea en 27 cuadrantes de 10X10 m. donde se señala la distribución de los tratamientos donde : LEN tiene plantas de lento crecimiento, RAP plantas de rápido crecimiento, MIX plantas de lento y rápido, SPAS sin plantas y con herbicida y PAS con el pasto original. Se utilizaron los cuadros que no se encontraban influenciados por la sombra de los árboles. Además el arreglo permite que no queden juntas las réplicas de los tratamientos, p. e. no queda pegado un MIX con otro MIX y así sucede con todos los tratamientos.

Los cuatro muestreos de suelo se hicieron en lapsos de 55 días; el primero (M1) fue en el día 0 del experimento durante el mes de Junio, al inicio de lluvias; el segundo muestreo (M2) fue a los 55 días de haberse iniciado el experimento durante Agosto; el tercero (M3) fue a los 110 días en el mes de Noviembre, ya al final de la época de lluvias; y el último muestreo (M4) fue a los 165 días en el mes de Febrero, ya iniciada la época de secas. Este calendario de muestreo nos asegura un muestreo constante, cubriendo así los eventos más significativos de la estacionalidad: el inicio de lluvias en Junio (0 días), lluvias en Agosto (55 días), fin de la época de lluvias Noviembre (110 días) y la época de sequía Febrero (165 días).

El suelo se muestreó en los primeros 5 cm de profundidad con: un tubo de PVC de 2 pulgadas de diámetro por 20 cm de longitud, marcado con tinta indeleble a los 5 cm; un martillo de goma; una espátula de 15 cm²; y un cono de unicel con alambre de aluminio (sonicador) para empujar el sustrato al recipiente sin que perdiera su estructura.

Un día anterior del regreso al Instituto de Ecología de cada salida, se realizó la colecta de suelo por las mañanas. En vasos de gelatina previamente perforados lateralmente para la ventilación, se colocó el suelo guardándose éstos en envases tipo *copro*. Las tapas fueron marcadas con tinta indeleble señalando el número de muestreo, número de cuadro, posición (SUP, MED O INF) y el número de repetición (R0, R1, R2 o R3). Los envases contaban con papel filtro humedecido en la base para evitar que se deshidratara el suelo y mantener la humedad constante (ver Figura 9). Inmediatamente después de haber realizado la colecta de suelo, las muestras se metieron en hieleras con una temperatura de 8 a 10 °C

transportándose a la estación para ser refrigeradas a 4°C y por último transportadas en hieleras al Instituto de Ecología en Ciudad Universitaria.

Una vez en el Instituto de Ecología, se refrigeraron y acomodaron por el número de incubación R0 0días, R1 10días, R2 20días y R3 30días. Al día siguiente las incubaciones 1, 2 y 3 se dejaron a una temperatura de 25 °C, sin luz en cámaras de incubación Lab-Line. Mientras la inicial o tiempo 0 (R0), se procesaba en el laboratorio inmediatamente.

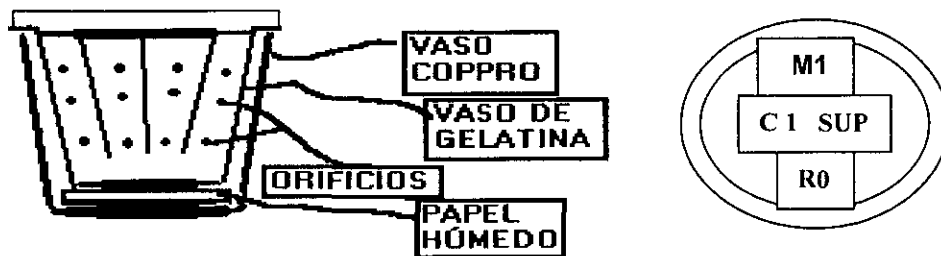


Figura 9. Esquema del vaso *coppro* con el vaso de gelatina, se observan los orificios y el papel húmedo, esto con el fin de mantener en buen estado las muestras durante su transporte y las incubaciones. La tapa contiene la información del muestreo, el cuadro, la posición dentro del subcuadro y repetición.

V.4.4 Filtración.

Para cada una de las muestras, se pesaron 20 g de suelo colectado, previamente tamizado a través de una malla de 1 mm. Se le agregaron 100 ml. de KCl al 2M y se agitó durante 30 min. a 250 r.p.m., inmediatamente se filtraron con papel Whatman del No. 1 y el sobrenadante se guardó en frascos de Nalgene de 200 ml. a 4 °C. (Alef y Nannipieri 1995).

V.4.5 Cuantificación de amonio por colorimetría.

El sobrenadante se dejó en reposo durante 24 hrs. El día en que se elaboró la técnica, se prepararon los siguientes reactivos: se disolvieron 62.6 g de fenol en etanol, y se le agregaron 18.5 ml. de acetona, aforándolo hasta 100 ml. con etanol guardándolo a 4°C; se disolvieron 27 g, de hidróxido de sodio en agua desionizada y se aforó a 100 ml; se disolvieron 16.6 ml. de cloralex en agua desionizada y se aforó a 100 ml. Poco antes de ser usados, se mezclaron 20 ml. de las soluciones de fenol e hidróxido de sodio, aforándolos a 100 ml. con agua desionizada. Del sobrenadante, se tomaron 50 ml., y se le agregaron 4 ml. de NaOH/Fenol, más 3 ml. del Hipoclorito (cloralex), se dejó reposar durante 90 min. y después se leyó en el espectrofotómetro (SPECTRONIC GENESYS 2 1999 E.U.) a 630 nm, en el modo de concentración. Simultáneamente a las muestras, se elaboró a partir de Sulfato de Amonio la curva patrón, con las soluciones de 0.5 ug-1 g, 1 ug-1 g, 1.5 ug-1 g y 2 ug-1 g; el blanco fue la solución de KCl al 2M y se les realizaron los mismos pasos de la técnica arriba descrita (Alef y Nannipieri 1995). Se hizo una relación concentración-absorbancia, resultando una recta. Debido al número tan grande de muestras, fue necesario corroborar si el resultado de la técnica cambiaba en el tiempo que transcurría para realizar la medición en el espectrofotómetro. Con la curva patrón y 10 muestras, se corrió la técnica y durante 3 horas se leyeron en el espectrofotómetro. No se presentó ningún cambio significativo en la concentración (datos no presentados).

V.4.6 Cuantificación de nitratos por colorimetría.

Para la cuantificación de nitratos, se tomaron 2.5 ml. del sobrenadante, se le añadieron 5 ml. de ácido salicílico, se agitó levemente y dejó reposar durante 30 min. Después se le agregaron 50ml. de hidróxido de sodio al 4M. Se dejó reposar una hora y se leyeron las muestras en el espectrofotómetro (SPECTRONIC GENESIS 2 1999 E. U.) a una longitud de onda de 410 nm., en el modo de concentración. Como curva de calibración se prepararon varias concentraciones de Nitrato de Potasio, 0.5 ug-1 g, 1 ug-1 g, 1.5 ug-1 g y 2 ug-1 g; el blanco consistió en sólo KCl al 2M, y se siguió de la misma forma que en la determinación de amonio (Alef y Nannipieri 1995). Además se realizó una curva absorbancia-concentración, obteniendo como relación una recta. Debido al número tan grande de muestras, fue necesario corroborar si el resultado de la técnica cambiaba en el tiempo. Con la curva patrón y 10 muestras, se corrió la técnica, y durante 3 horas se leyeron las muestras en el espectrofotómetro, sin presentar ningún cambio significativo en la concentración (datos no presentados).

V.4.7 Cuantificación N_{total} , C_{total} , proporción C:N y

porcentaje de humedad.

De cada muestra, además de los 20g pesados para la cuantificación de nitratos y amonio, se pesaron aparte 5.3g Se secaron en un horno (BOEKEL 107801) a 30°C durante 72hrs. Las muestras se trasladaron a un desecador (Pyrex) con silica gel para evitar que se humedecieran, se realizó el pesado y con la diferencia de pesos (seco y húmedo) se calculó el porcentaje de humedad para

cada muestra. Anteriormente se cuantificó la humedad en la Estación de Biología y en el Instituto de Ecología de 20 muestras, para saber si existían diferencias significativas en el trayecto de traslado, los resultados no registraron cambios significativos en la humedad (datos no presentados).

En los muestreos de los 55 y 165 días, en la réplica R0, se cuantificó el N_{total} y C_{total} . En un molino de café (KRUPS 203), se homogeneizó el suelo seco y se tamizó con una abertura de 355 μm , guardándose en viales. En una microbalanza (Thermo Quest) se pesaron las muestras en un rango de 5 a 6 miligramos, en cápsulas de estaño para muestras sólidas (CE instruments). Las muestras ya pesadas, se analizaron en el autoanalizador elemental (NC2500 de Thermo Quest, CE instruments), para cuantificar N_{total} y C_{total} . Se usó como estándar Ciclohexanona-2,4-dinitrofenilidrazona el cual tiene 51.79% de carbono y 20.14% de nitrógeno (CEDFNI de CE instruments).

Para calcular la proporción de C:N, se dividió el carbono total entre el nitrógeno total (Alef y Nannipieri 1995).

V.4.8 Mineralización y nitrificación.

La mineralización, fue determinada por la fórmula:

Mineralización = $[(NH_4^+ - Na \text{ y } NO_3^- - Na) - (NH_4^+ - Nb \text{ y } NO_3^- - Nb)] / t \times \text{peso seco de 1 g de suelo}$ (Alef y Nannipieri 1995).

La nitrificación fue determinada por la fórmula:

Nitrificación = $[(\text{NO}_3^- \text{Na}) - (\text{NO}_3^- \text{Nb})] / t \times \text{peso seco de 1 g de suelo}$ (Robertson y Vitousek 1981).

En donde:

$\text{NH}_4^+ \text{Na}$ = es la concentración inicial de amonio después de la incubación.

$\text{NO}_3^- \text{Na}$ = es la concentración inicial de nitratos después de la incubación

$\text{NH}_4^+ \text{Nb}$ = es la concentración control de amonio

$\text{NO}_3^- \text{Nb}$ = es la concentración control de nitratos

t = tiempo de incubación

dwt = es el peso de 1 g de suelo seco

V.4.9 Procesamiento de datos.

Para evaluar estadísticamente los datos obtenidos en el tiempo y en los diferentes tratamientos, se realizó un ANOVA de una vía, para cada variable (amonio, nitratos, etc.) y para obtener las diferencias significativas entre los diferentes tratamientos una prueba de Tukey. Ambas pruebas en el programa de STATISTICA de Stat Soft, Inc. 1984-1999 M. R.

VI. RESULTADOS

VI.1 Análisis de resultados

VI.1.1 Amonio

Los valores más altos de amonio, se registraron en el mes de febrero (Fig. 10), presentando diferencias significativas con respecto a las demás fechas ($p=0.000$, Anexo 1). Es en la fecha del mes de Febrero en donde se presentan diferencias significativas entre todos los tratamientos con respecto a la Selva Joven y la Selva Madura ($p=0.0008$, Fig. 11). Los valores más altos en el promedio anual los presenta la Selva Madura (MSEL) 2.78 ug-1 g , seguida de la Selva Joven (SEL) con 2.51 ug-1 g y los niveles más bajos el tratamiento Sin Pasto (SPAS) con 1.02 ug-1 g (Fig. 11).

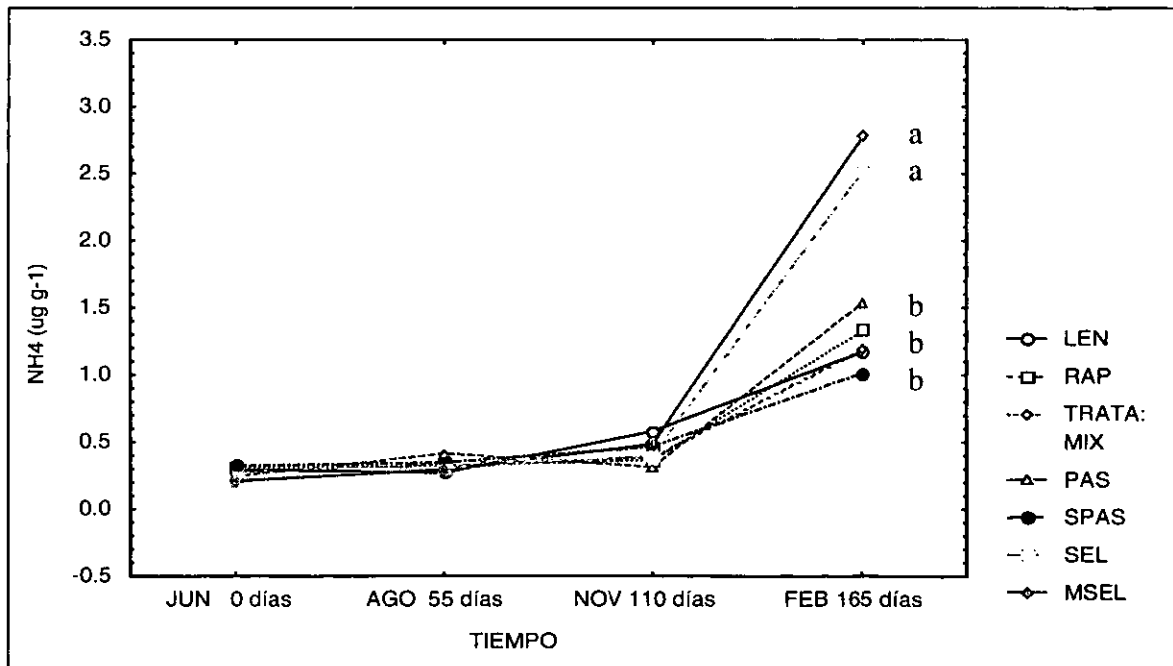


Figura 10. Los promedios de concentración de amonio para cada tratamiento durante las cuatro fechas de muestreo. Los recuadros señalan las diferencias significativas, que forman dos grupos. En donde: LEN corresponde al tratamiento con especies de lento crecimiento; el RAP a

especies de rápido crecimiento; el MIX a una composición de especies de lento y rápido crecimiento; el SPAS al tratamiento con herbicida y poda; el PAS al pasto original; la SEL a la selva joven; y a la MSEL la selva madura o sin perturbar.

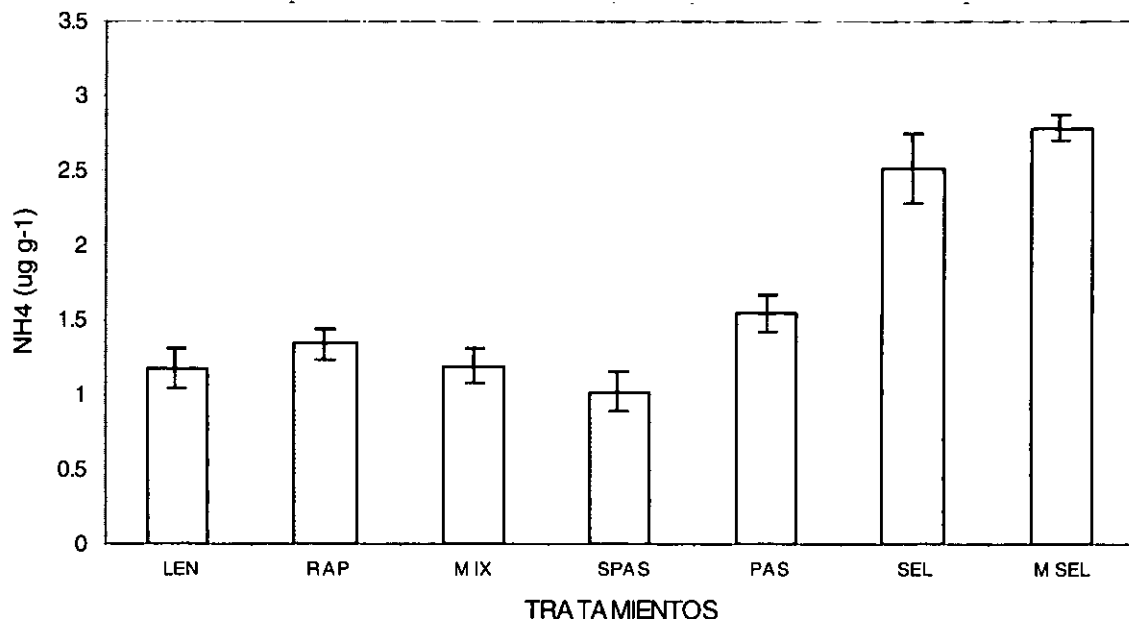


Figura 11. Promedio anual de concentraciones amonio para todos los tratamientos. Se marca el error estándar para cada tratamiento. Se observa que la MSEL tiene los valores más altos (2.78 $\mu\text{g g}^{-1}$) y los más bajos el tratamiento SPAS (1.02 $\mu\text{g g}^{-1}$).

VI.1.2 Nitratos

Los valores de nitratos variaron durante las cuatro fechas de muestreo presentando diferencias significativas ($p=0.000$, Anexo 2) y los niveles más altos en el mes de Febrero (Fig. 12). En este último mes correspondiente a sequía se presentan diferencias significativas entre los tratamientos ($p=0.002$, Anexo 2). El tratamiento MIX presenta diferencias significativas con el tratamiento RAP, PAS y

SPAS; sin embargo, la MSEL, la SEL y el tratamiento LEN presentan diferencias significativas sólo con el tratamiento SPAS ($p=0.000$).

Al hacer el promedio anual se conserva la tendencia mostrada en Febrero el tratamiento MIX tiene los niveles más altos anuales con 1.06 $\mu\text{g g}^{-1}$, y los más bajos SPAS 0.47 $\mu\text{g g}^{-1}$ (Fig. 13). Cabe resaltar que el tratamiento de MSEL mantuvo los valores más altos en los muestreos de Junio, Agosto y Noviembre, correspondientes a la época de lluvias, sin presentar diferencias significativas con los otros tratamientos ($p=0.252$, Fig. 12).

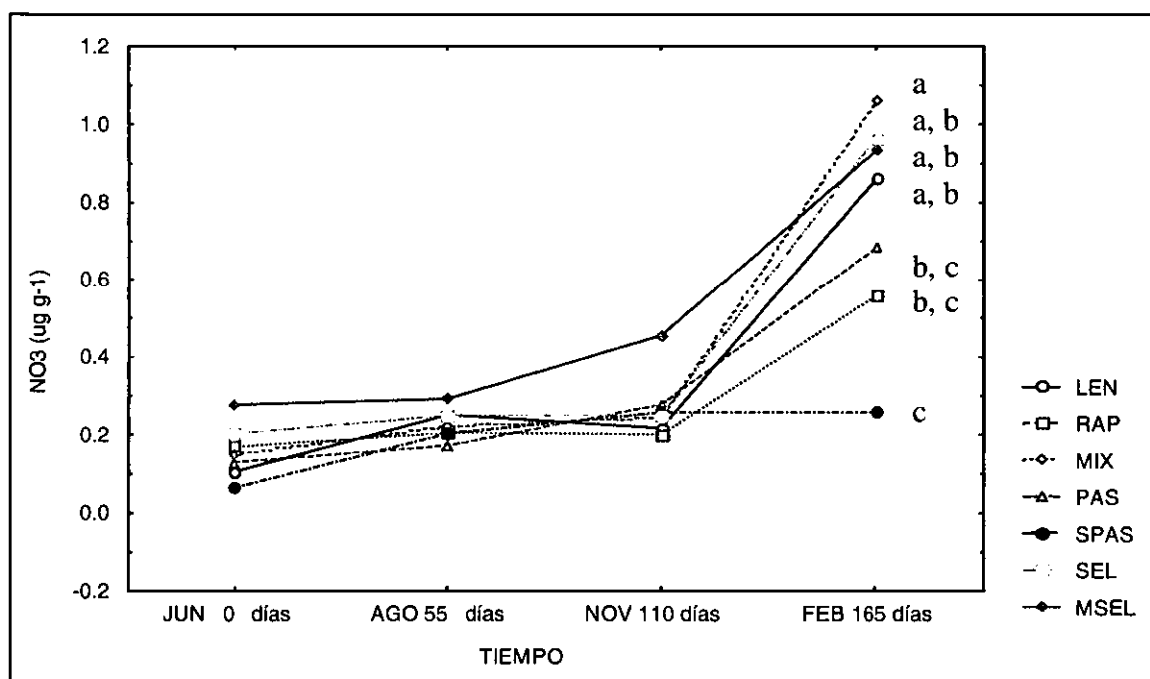


Figura 12. Los promedios de concentraciones de nitratos para cada tratamiento durante las cuatro fechas de muestreo. En el recuadro se esquematiza los tres grupos que se formaron por las diferencias significativas en el mes de Febrero; donde MIX presenta diferencias estadísticas con RAP, PAS y SPAS, mientras la MSEL y SEL, sólo presentan diferencias con SPAS.

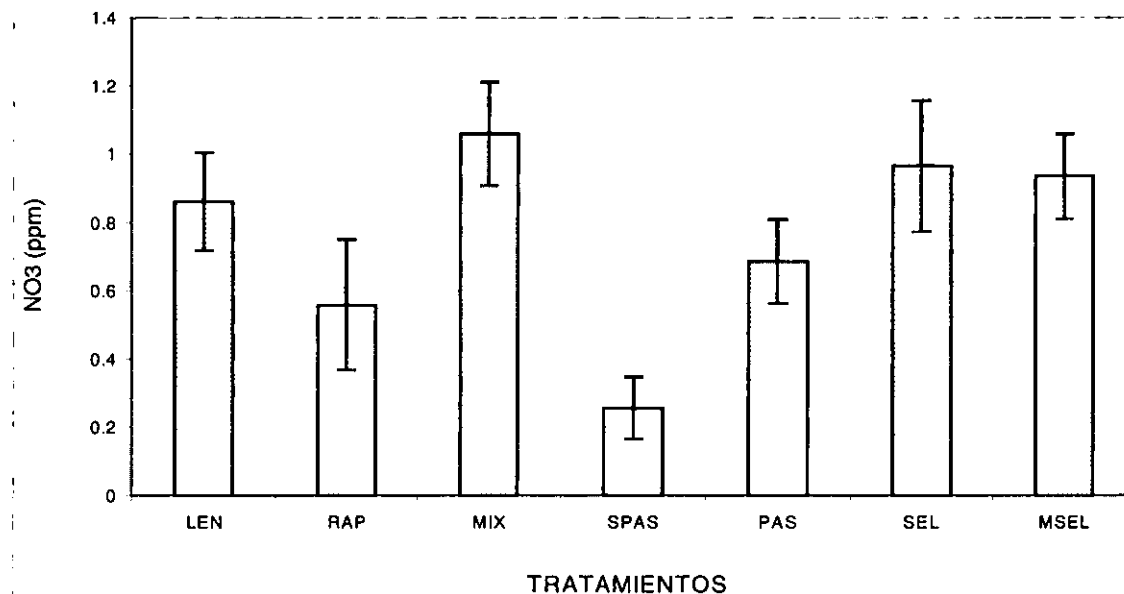


Figura 13. Promedio anual de concentraciones de nitratos para cada tratamiento. Se esquematiza el error estándar para cada tratamiento. El valor más alto lo presenta en tratamiento MIX y el más bajo el SPAS.

VI.1.3 Nitrógeno total

Los valores de nitrógeno total tuvieron variaciones en el tiempo presentando diferencias significativas ($p=0.000$, Anexo 3), se registraron los niveles más altos en el mes de Agosto correspondiente a la época de lluvias (Figura 14). En el mes de Febrero (durante la sequía), la MSEL presenta diferencias significativas con el tratamiento de RAP ($p=0.002$, Anexo 3, Fig. 15).

Al hacer un promedio anual, la MSEL presenta los valores más altos con 1776 $\mu\text{g-1 g}$ y los más bajos el tratamiento de RAP con 1487 $\mu\text{g-1 g}$ (Fig. 16).

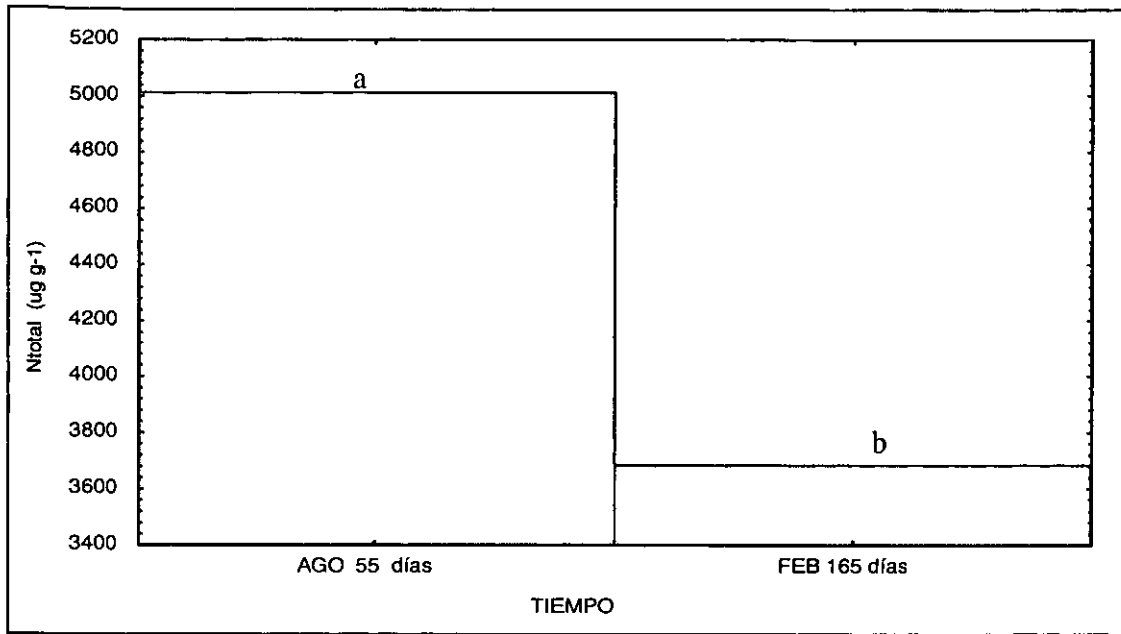


Figura 14. La concentración de nitrógeno total en el tiempo. Se observa el efecto de la estacionalidad, que a diferencia del amino y los nitratos, las concentraciones más altas se encuentran en el mes de Agosto y las más bajas en Febrero.

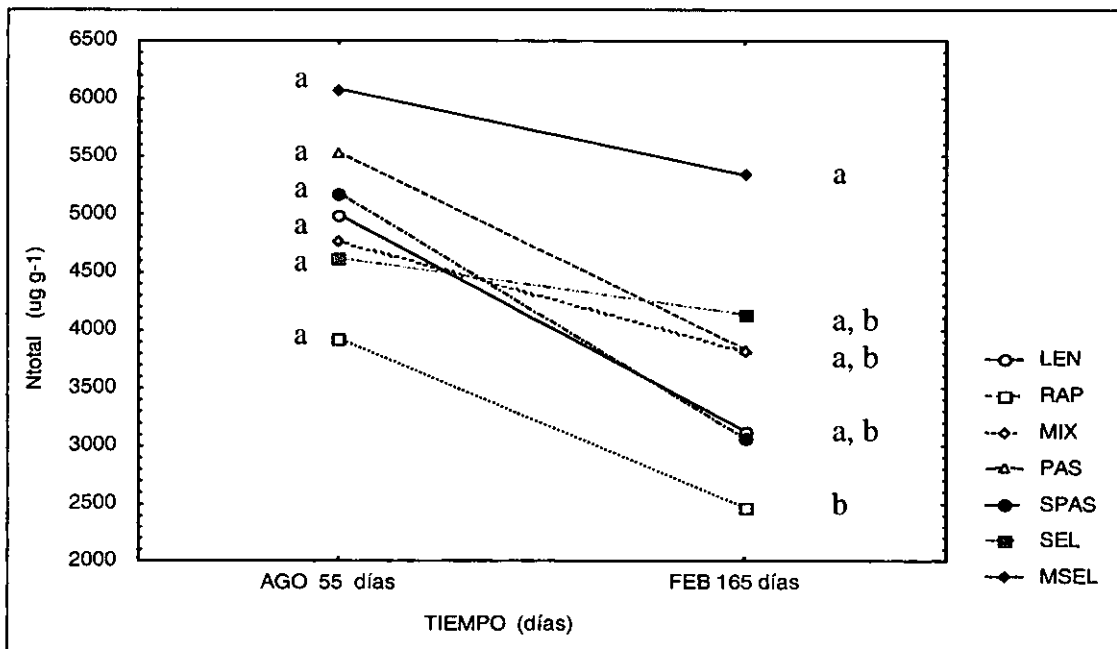


Figura 15. El promedio del nitrógeno total en cada tratamiento en las fechas de Agosto correspondiente a lluvias y Febrero correspondiente a secas.

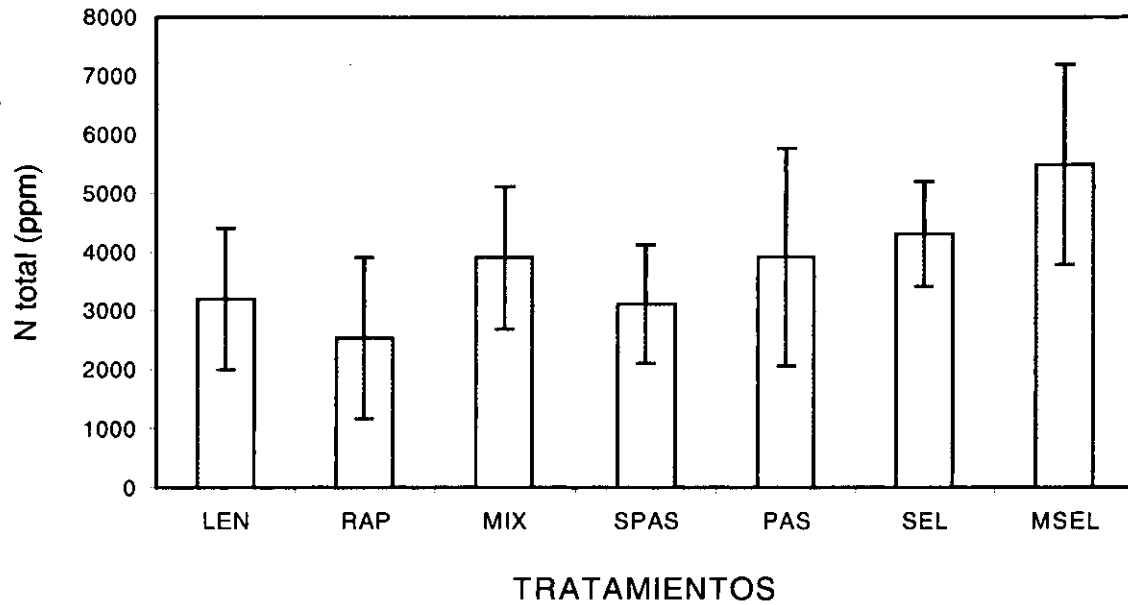


Figura 16. Los promedios anuales de concentración de nitrógeno total para todos los tratamientos. Se esquematiza el error estándar para cada tratamiento.

VI.1.4 Carbono total

Los niveles de carbono total presentan variaciones con respecto a la época del año, siendo significativamente diferentes entre las fechas de muestreo ($p=0.041$, Anexo 4, Fig. 17). La MSEL presenta diferencias significativas con los demás tratamientos, incluyendo a la SEL ($p=0.000$, Anexo 4). Por su parte la SEL presenta diferencias significativas con los tratamientos de LEN, RAP y PAS ($p=0.03$, Fig. 18).

Al realizar un promedio anual, los valores más altos los presenta la MSEL con 19491.48 $\mu\text{g}^{-1} \text{g}$ y los más bajos el tratamiento de RAP con 4003 $\mu\text{g}^{-1} \text{g}$ (Fig. 19).

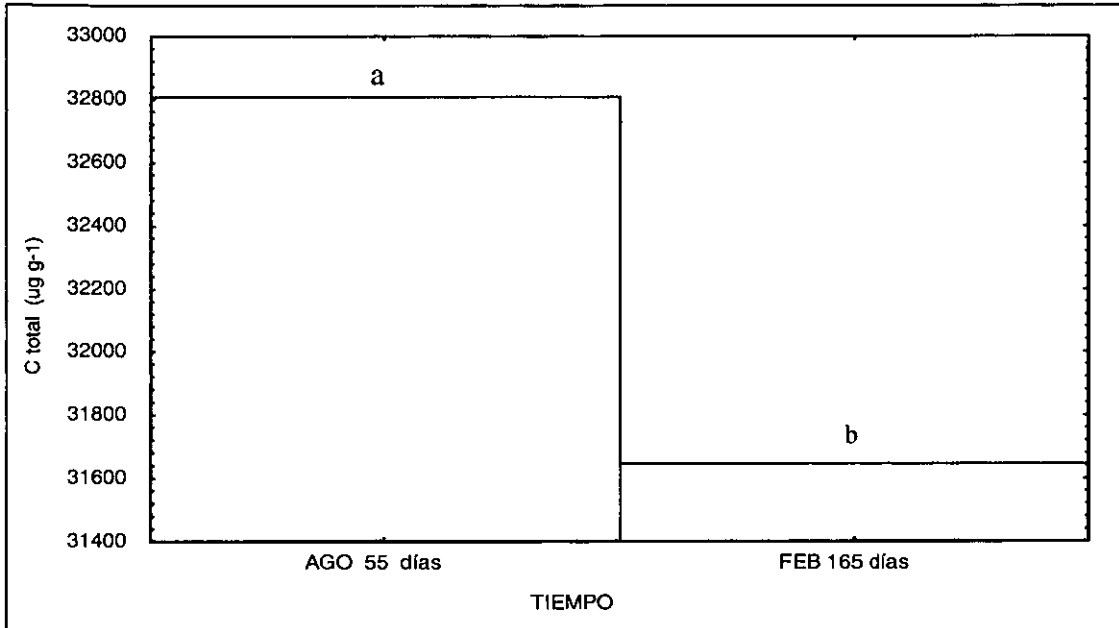


Figura 17. Promedio de carbono total en las 2 fechas de muestreo. Se observa la estacionalidad entre el mes de Agosto correspondiente a lluvias y Febrero correspondiente a secas.

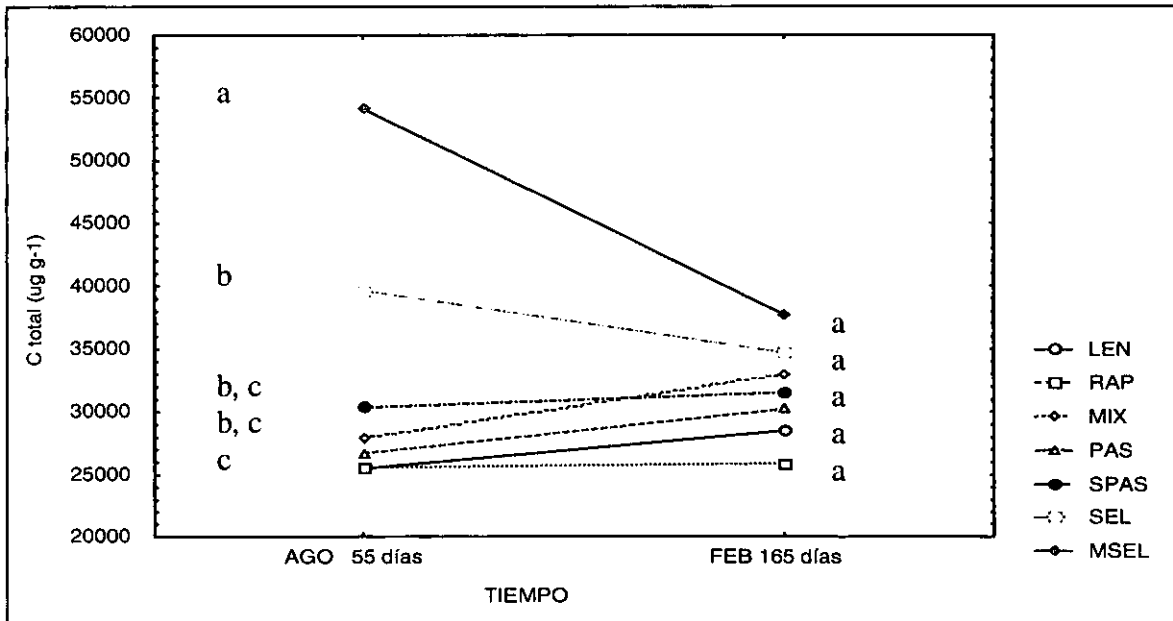


Figura 18. El promedio del carbono total en cada tratamiento en las fechas de Agosto correspondiente a lluvias y Febrero correspondiente a secas.

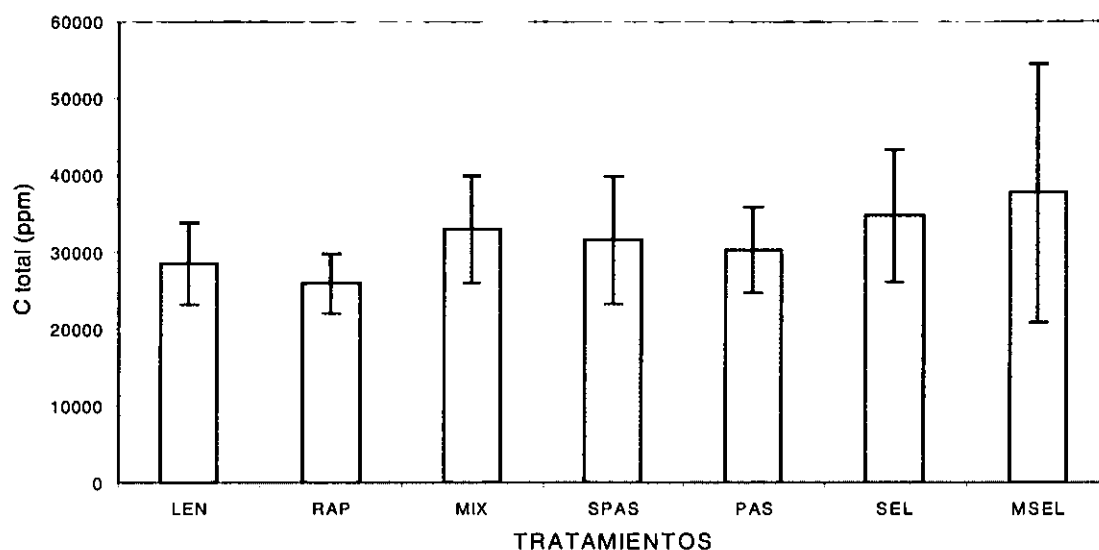


Figura 19. Promedio anual de carbono total para cada tratamiento. Se esquematiza el error estándar para cada tratamiento. Los valores más altos son para la MSEL y los más bajos para el tratamiento de RAP.

VI.1.5 C:N

La proporción C:N presenta variación durante las fechas de muestreo, presentando diferencias significativas ($p=0.000$, Anexo 5, Fig. 20). Aunque se presentan variaciones entre los tratamientos, no existen diferencias significativas ($p=0.941$, Fig. 21).

Al parecer la proporción de C:N en los tratamientos de MSEL y SEL no tienen una variación tan grande como es en el caso de los tratamientos de LEN, RAP, MIX, SPAS y PAS (Fig. 21).

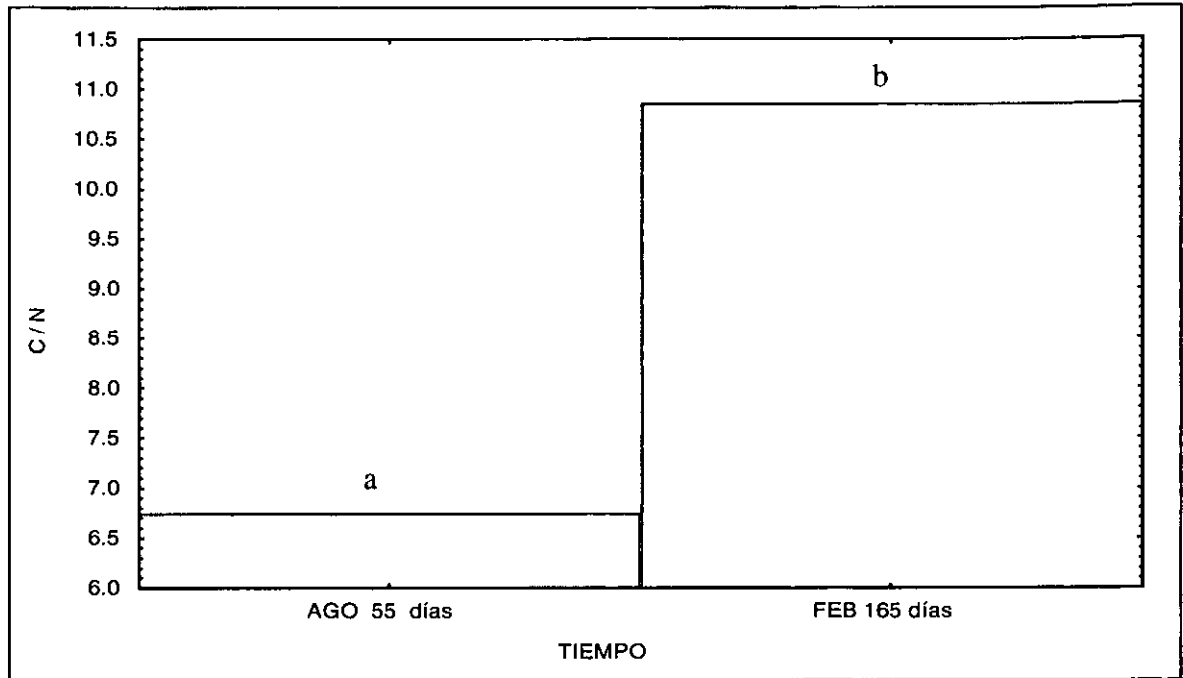


Figura 20. Promedio de la proporción C:N en las fechas de muestreo. En los recuadros se esquematiza que existen diferencias entre las fechas de Agosto correspondiente a lluvias y Febrero correspondiente a secas.

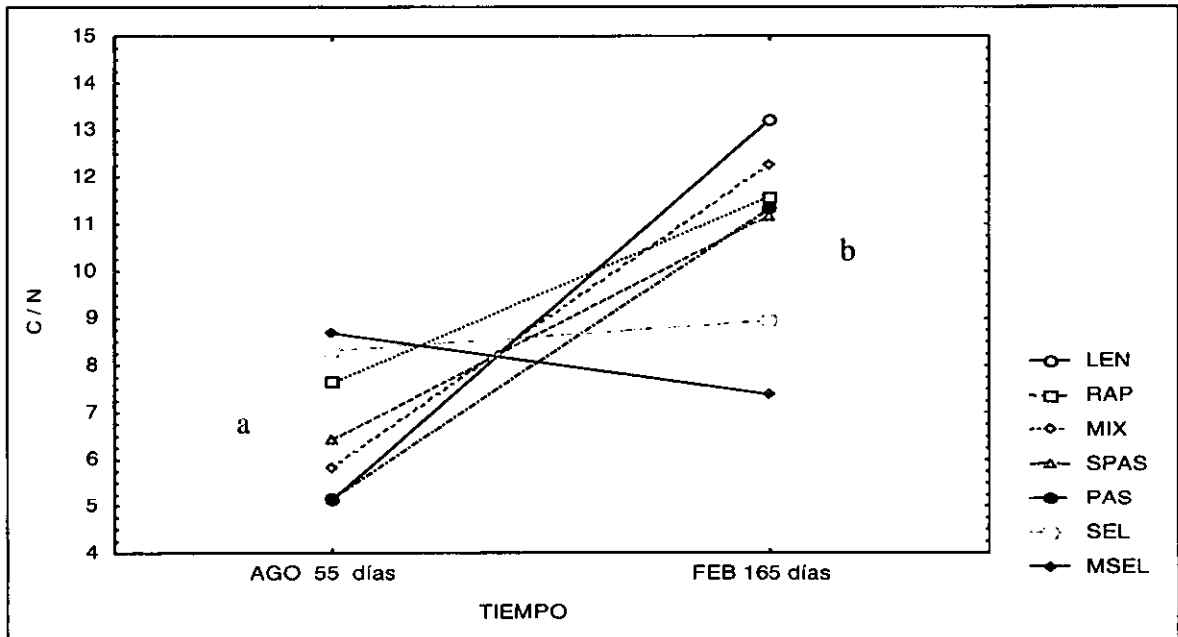


Figura 21. Promedios de la proporción C:N para cada tratamiento en las fechas de muestreo. Aunque existe una variación entre los tratamientos no se presentan diferencias significativas.

VI.2 Nitrificación

La tasa de nitrificación varía en el tiempo, dependiendo de la época del año. Al inicio de lluvias presenta el nivel más bajo, aumentando conforme se acerca la época de secas, presentándose diferencias significativas entre las distintas fechas de muestreo ($p=0.003$, Anexo 6, Fig. 22). La SEL presenta su tasa de nitrificación más alta en el mes de Agosto, lo que sesga en general los promedios en las fechas de muestreo (Fig. 22 y 23).

En general los tratamientos (LEN, RAP, MIX, SPAS y PAS) presentan una dinámica muy parecida en su tasa de nitrificación, siendo constante y relativamente baja a lo largo del año. La SEL presenta los valores más altos durante la época de lluvias (meses de Junio, Agosto y Noviembre), mientras que al inicio de secas MSEL aumenta drásticamente su tasa de nitrificación, por lo que se presentaron diferencias significativas ($p=0.000$, Anexo 6, Fig. 23) en la tasa de nitrificación con respecto a los tratamientos (LEN, RAP, MIX, SPAS y PAS) a lo largo del experimento.

Las selvas (joven y madura), presentan dinámicas diferentes a lo largo del estudio, aún con ello no se presentaron diferencias significativas entre ambas ($p=0.897$, Fig. 23).

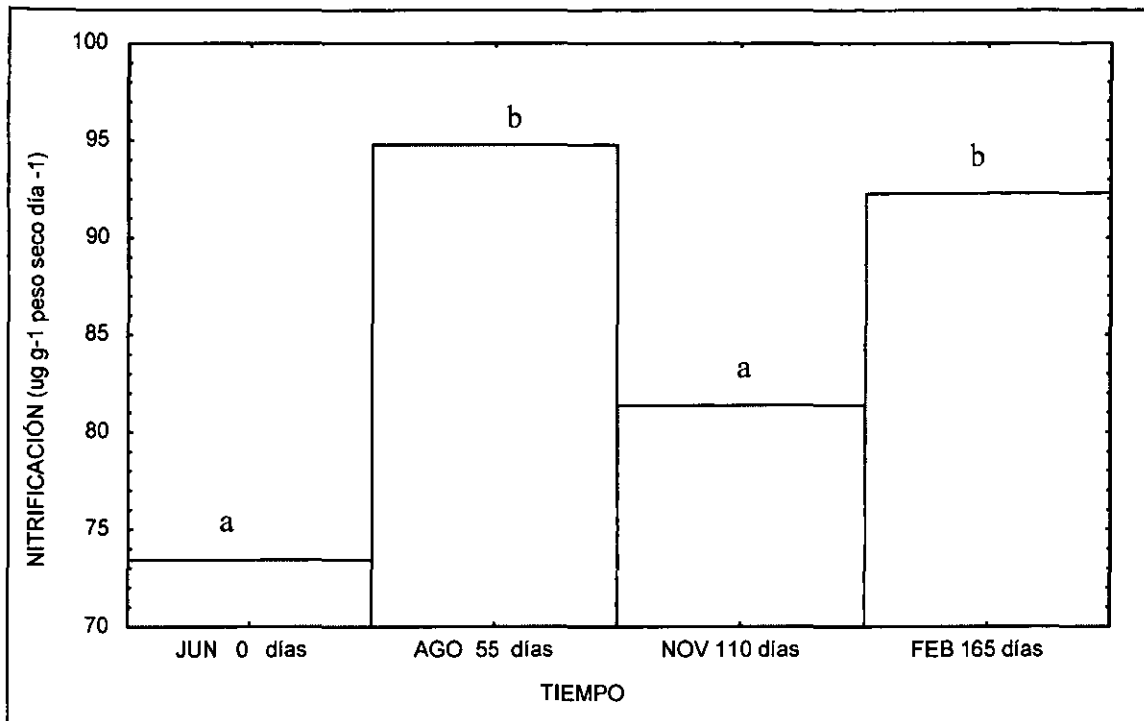


Figura 22. Promedios de la tasa de nitrificación en las fechas de muestreo. Se observa que al inicio de la época de lluvias (mes de Junio) es baja la tasa y muy variable a lo largo del año.

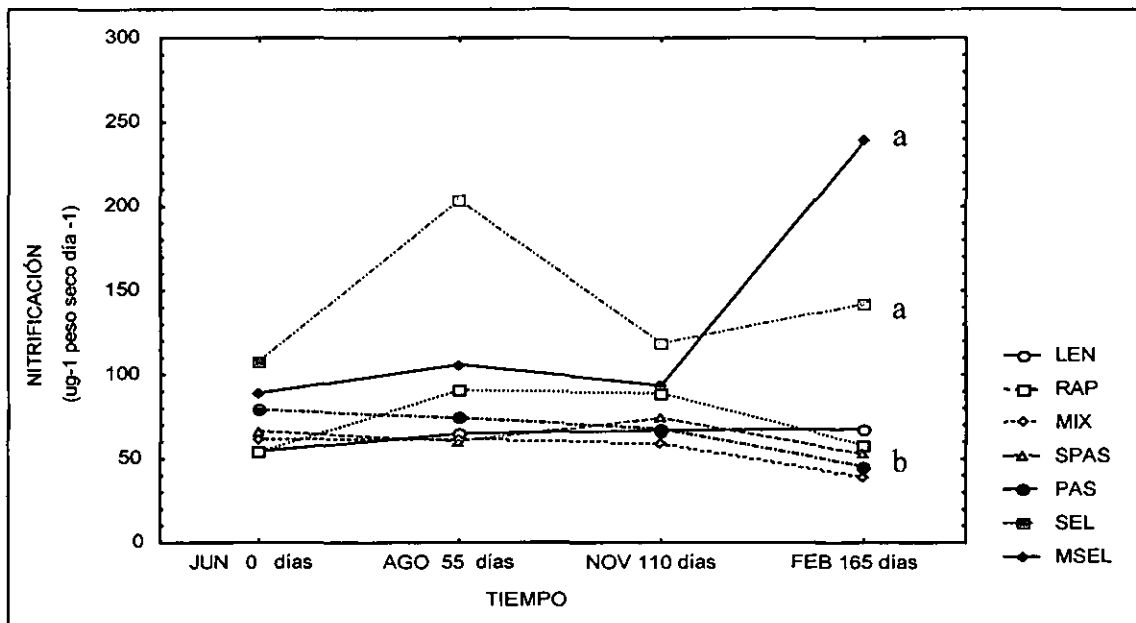


Figura 23. Promedio de la tasa de nitrificación para cada tratamiento en las diferentes fechas de muestreo.

VI.3 Mineralización del nitrógeno

La tasa de mineralización del nitrógeno varía en el tiempo en todos los tratamientos, presentando diferencias significativas entre las fechas de muestreo ($p=0.000$, Anexo 7, Fig. 24). Los tratamientos de Lento, Rápido, Sin Pasto y Pasto, presentan una dinámica muy parecida. La SEL presenta los valores más altos durante las fechas de lluvia (meses de Junio, Agosto y Noviembre), mientras que en secas (mes de Febrero) la MSEL aumenta drásticamente la tasa de mineralización, por lo que se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos a lo largo del experimento ($p=0.000$, Anexo 7, Fig. 25).

Al hacer un promedio anual, el nivel más alto de tasa de mineralización lo presenta la MSEL y la SEL con $9.82 \mu\text{g g}^{-1}$ peso seco día^{-1} y los más bajos los tratamientos de LEN y MIX con $2.07 \mu\text{g g}^{-1}$ peso seco día^{-1} (Fig. 26). En MSEL se observa una gran varianza debida a las grandes diferencias a lo largo del año en la tasa de mineralización (Fig. 26). Se observa como los niveles de mineralización varían a lo largo del año, siendo más altas en las etapas de transición de lluvias y secas (Junio y Noviembre).

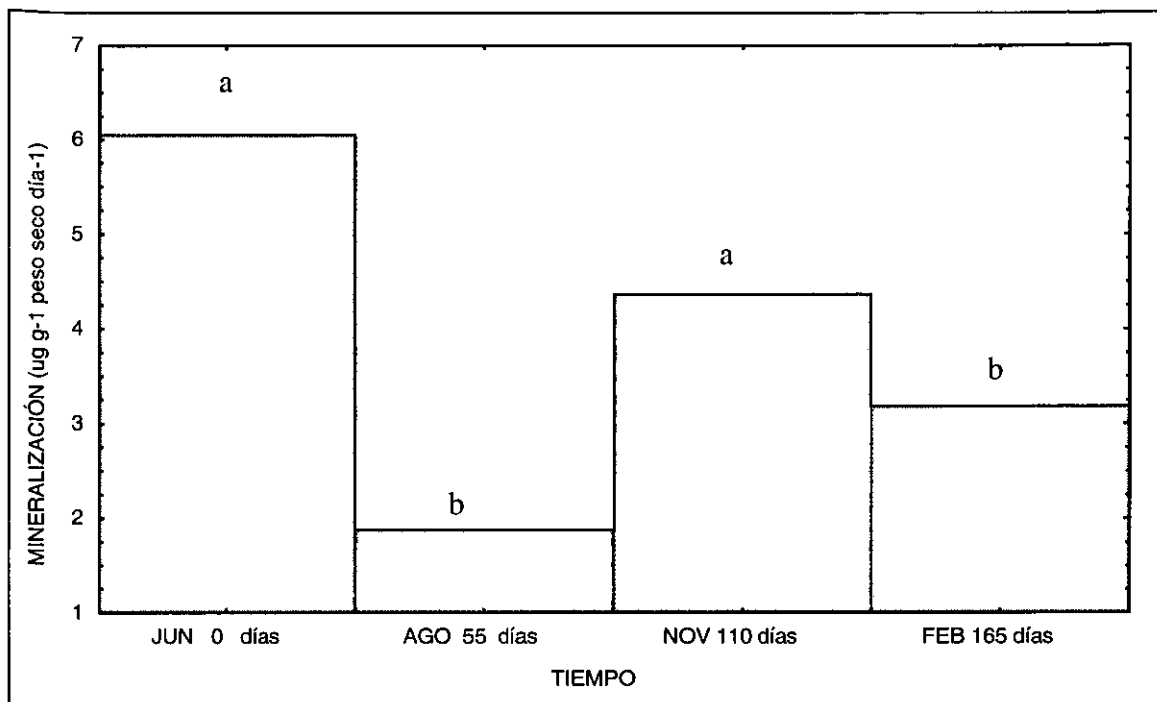


Figura 24. Promedios de la tasa de mineralización en las diferentes fechas de muestreo.

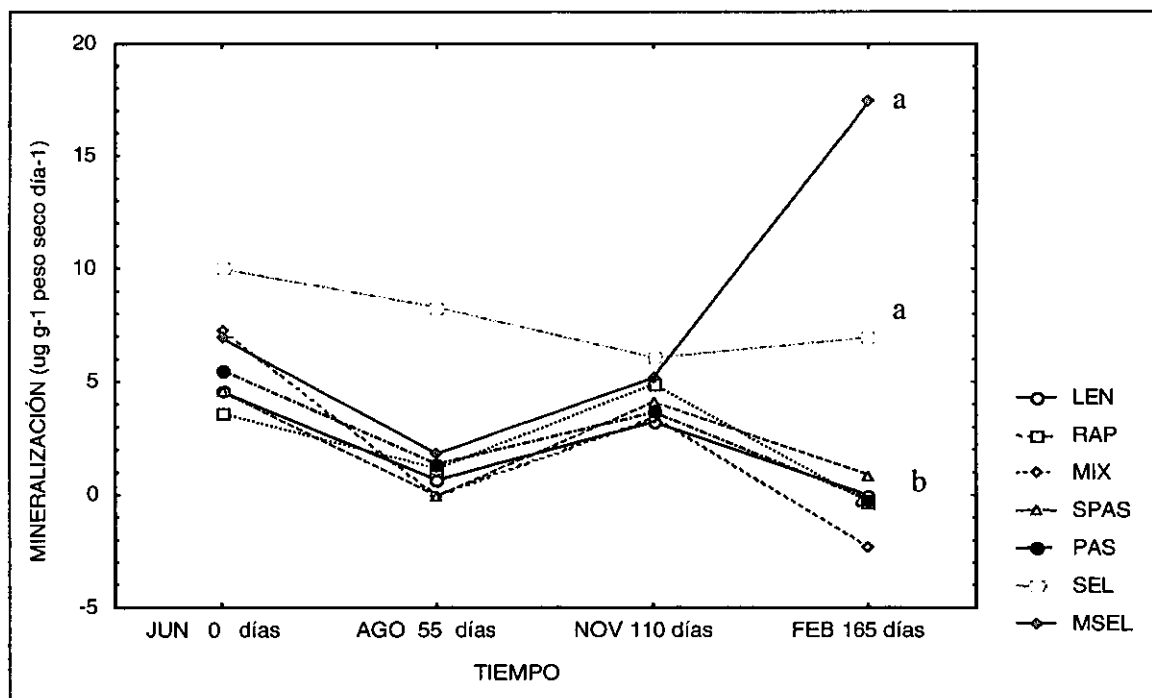


Figura 25. Promedios de la tasa de mineralización en las fechas de muestreo en todos los tratamientos.

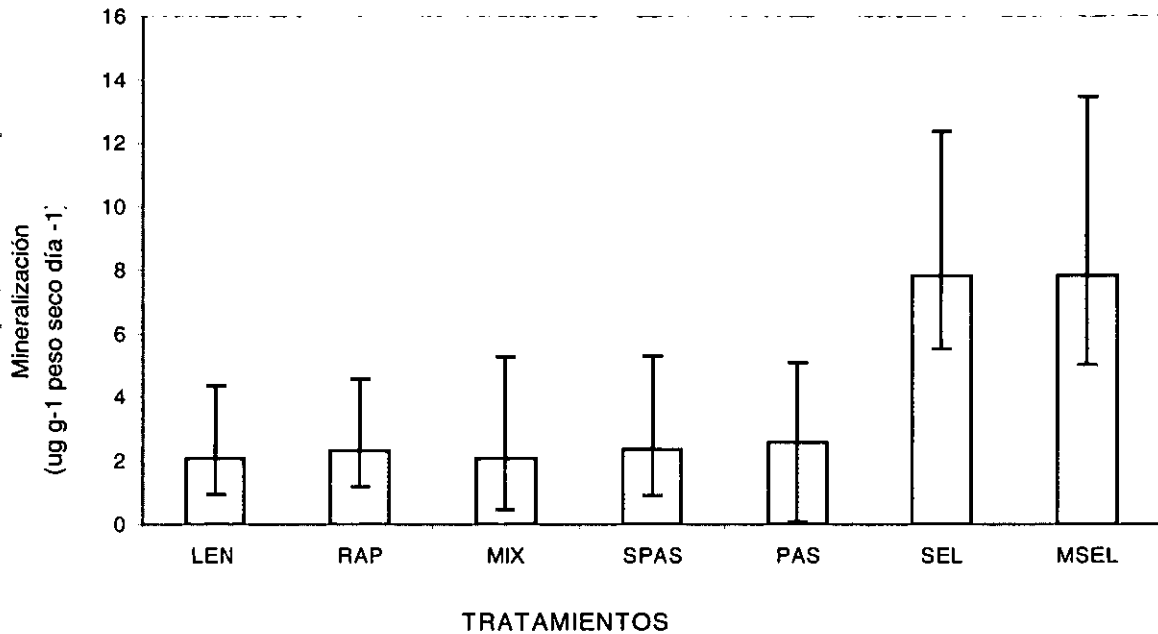


Figura 26. Promedios anuales de la tasa de mineralización en todos los tratamientos. Se esquematiza el error estándar para cada tratamiento.

VI.4 Humedad

La humedad del suelo en los sitios varió en el tiempo, presentando diferencias significativas durante el experimento ($p=0.000$, Anexo 8, Fig. 27). En los tres primeros muestreos correspondientes a la época de lluvias, no se mostraron diferencias significativas entre los tratamientos ($p=0.153$, Fig. 28). Mientras que en la época de secas los tratamientos de MIX, RAP, PAS y SEL son los que presentan una mayor humedad y registran diferencias significativas con el tratamiento de Selva Madura ($p=0.015$).

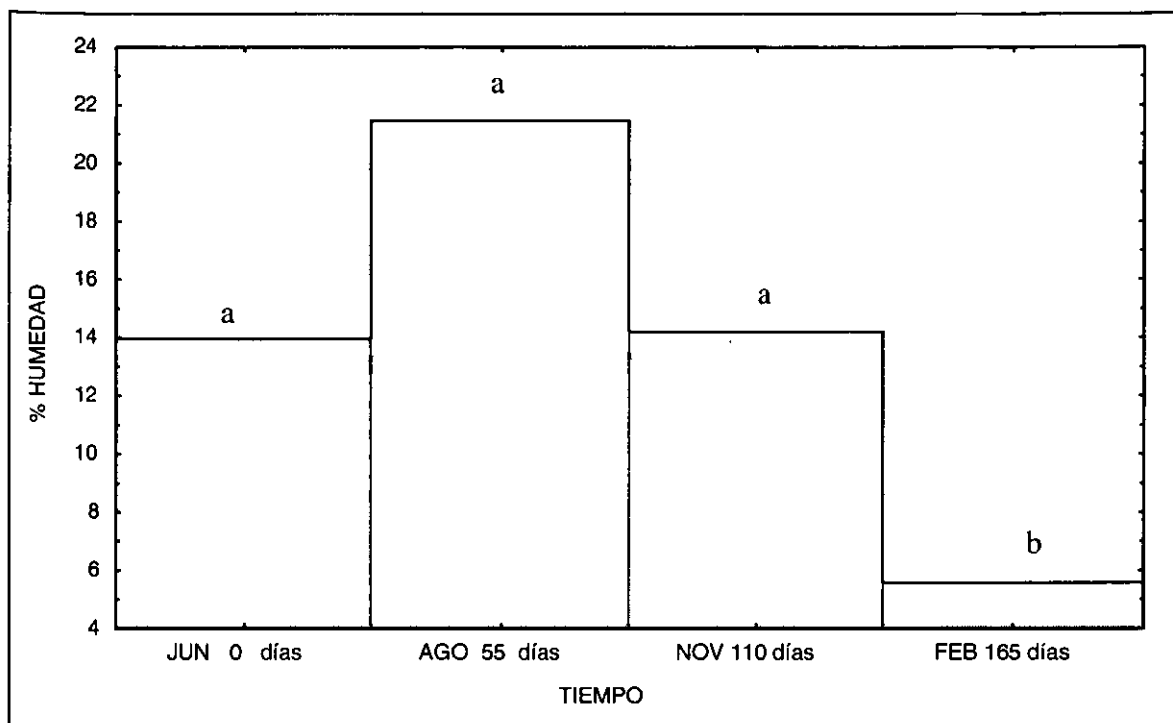


Figura 27. Promedios del porcentaje de humedad en los distintos muestreos.

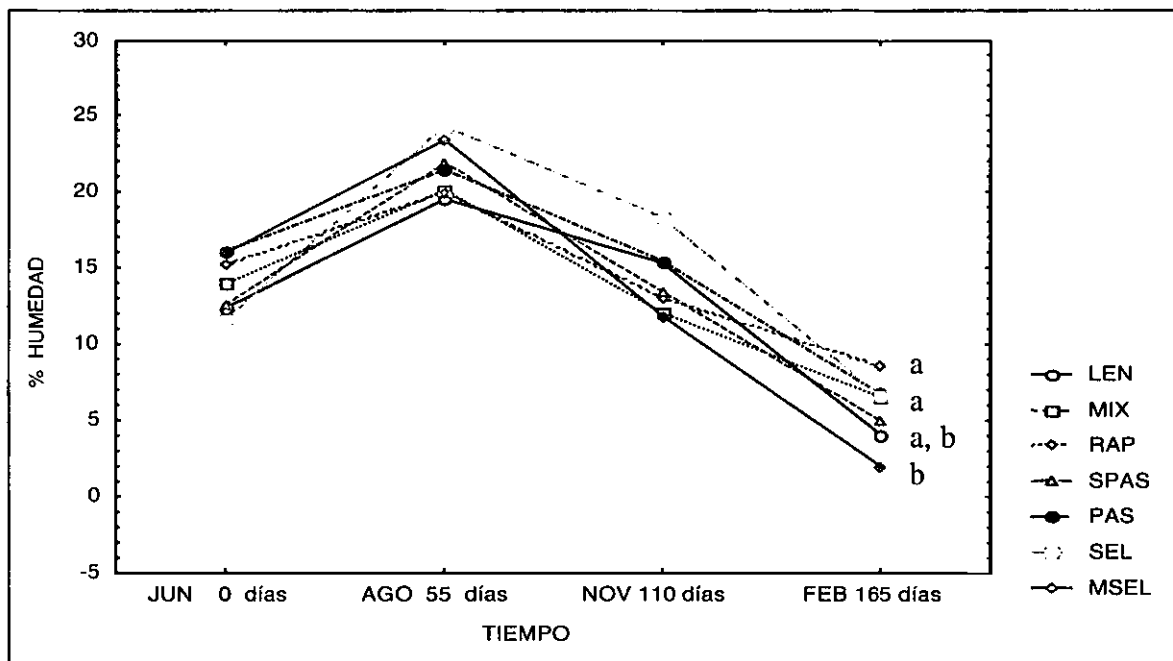


Figura 28. Promedios del porcentaje de humedad en las distintas fechas en todos los tratamientos.

VII. DISCUSIÓN

VII.1 Efecto de las Especies en las Concentraciones y Dinámica de Carbono y Nitrógeno.

VII.1.1 NH_4^+ y NO_3^-

Los resultados de NH_4^+ y NO_3^- que se presentan en este estudio, muestran una dinámica estacional, la concentración de ambas formas del nitrógeno es menor durante lluvias y aumenta significativamente en secas. El NH_4^+ no aumenta tan drásticamente debido muy probablemente a su fácil liberación por su volatilización al medio en forma de NH_3 (Cuevas, 1995) como en el caso de SPAS; por la tasa de captura de las plantas y la baja nitrificación (Vitousek 1984; Vitousek y Sanford 1986; y Fernández y Sanford 1995) como sucede en los tratamientos de RAP y PAS. Esto da como resultado que el NO_3^- sea la forma dominante del nitrógeno mineral en el suelo (Hook y Burke 1995) en el tratamiento MIX y en algunas ocasiones en el LEN.

La dinámica estacional influye en el decaimiento de la demanda en las plantas por la muerte radical estacional, el crecimiento vertical y de la profundidad de las raíces (Castellanos, Maass y Kummerow 1991), las propiedades del transporte del suelo, la capacidad de absorción del dosel (Reiners *et al.* 1994), el crecimiento de las poblaciones microbianas y su muerte (Lambert, Arnason y Gale 1980). Este estudio apoya lo que se ha encontrado en trabajos hechos en Chamela (García Méndez G. *et al.* 1991; Jaramillo y Sanford 1995), en otros lugares neotropicales

(Fernández y Sanford 1995; Neill *et al.* 1999; y Reiners *et al.* 1994) y también en otros ecosistemas como el semiárido (Schimel y Panton 1986).

Los niveles anuales de NH_4^+ y NO_3^- en los tratamientos de LEN y MIX son similares, mientras que en la MSEL y SEL hay casi el doble de amonio que de nitratos. En un experimento de deforestación de bosque de coníferas, se observó una concentración hasta 50 veces mayor de nitratos en la zona perturbada que en el bosque maduro, el cual presenta niveles de amonio mayores (Borman y Likens, 1979). Esto lo explican los mismos autores debido a un desfase en el suelo (de la zona perturbada) entre la mineralización (que disminuye) y la nitrificación que aumenta drásticamente con respecto a la toma de nutrientes de la vegetación en crecimiento, lo que puede favorecer la pérdida de NO_3^- por lixiviación. Lo anterior respaldaría la teoría de Haynes (1986), la cual predice la pérdida de nitrógeno en forma de NO_3^- después de un disturbio. Al observar una concentración mayor de nitratos en los tratamientos (LEN y MIX) podemos suponer que la introducción de especies de lento crecimiento favorece el mantenimiento de la concentración de nitratos a niveles similares a los sitios no perturbados.

En el tratamiento RAP se observaron niveles de nitratos bajos, esto se puede deber a las propiedades de alto uso de nitrógeno, ya que este tipo de plantas tienen una demanda alta de nutrientes (Chapin, 1980), por lo que presentan una velocidad máxima alta en la absorción de iones móviles (Veerkamp y Kuiper, 1982). También la concentración baja de nitratos en los tratamientos de RAP y PAS se pueden deber a que la captura del NO_3^- por parte de la vegetación provoca la acumulación de éstos en la biomasa, ya que las pérdidas de NO_3^- en los ecosistemas son mínimos en los estados intermedios de

la sucesión ecológica (Vitousek y Reiners 1975). Sumado a esto en plantas de rápido crecimiento se ha encontrado que los sistemas de raíces ocupan mayor volumen de suelo y si tienen buen abastecimiento de recursos se incrementa la producción de raíces laterales de 1er, 2do y 3er orden (Flores, 2000), presentando una gran capacidad de absorción (Grime, 1979). Esto se refleja en otras características del suelo como la tasa de mineralización y nitrificación que más adelante se discutirán. En cambio el tratamiento de SPAS es el que presenta las concentraciones más bajas de nitratos, esto se podría atribuir a la falta o gran disminución de la actividad microbiana, y/o a la pérdida de nitratos por la lixiviación.

Por otro lado, el dosel presenta diferencias en los distintos tratamientos, al comparar las coberturas de las plantas del cuadro Lento, con las de plantas de lento crecimiento en el cuadro Mixto, vemos que tienen una dinámica idéntica en el tiempo (Fig. 29); por otro lado vemos al tratamiento de Rápido y las plantas de rápido crecimiento en el Mixto, con una dinámica muy parecida, pero a los 200 días en secas el Rápido pierde sus hojas y su cobertura se reduce, mientras que el Mixto las mantiene por más tiempo (Fig. 29; González com. pers. 2000). Estos resultados afectarían en el tiempo a la acumulación, la formación de reserva y el reciclamiento (Chapin *et al.* 1991), procesos que Chapin *et al.* (1991) englobaban dentro del concepto de reservorio en donde los recursos que fabrica la planta pueden ser utilizados en el futuro para el mantenimiento de la biosíntesis.

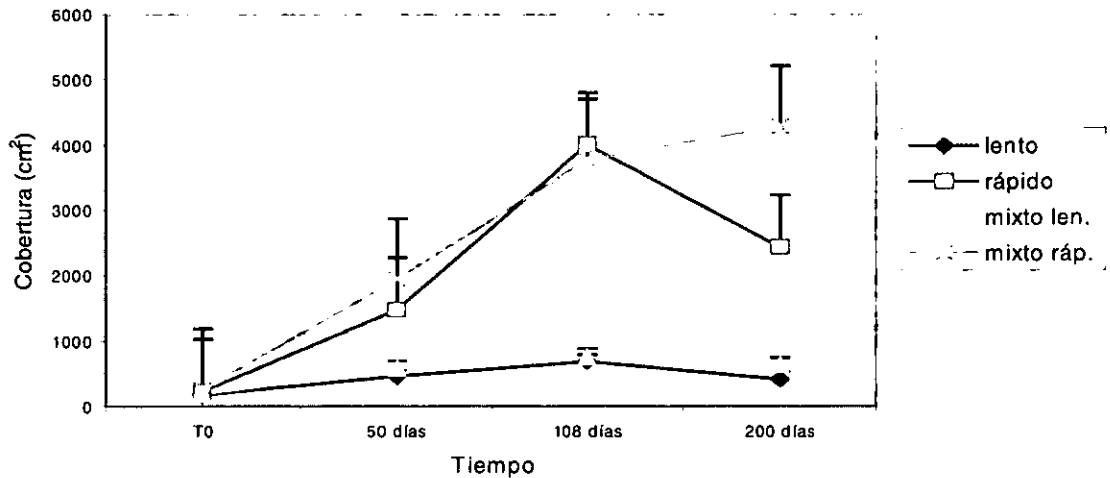


Figura 29. Coberturas de los tratamientos LEN, RAP y MIX(González 2001)

Debido a la composición vegetal remanente después del disturbio, en el pastizal utilizado para el experimento (Cucurbitaceas, pequeñas Acacias y *Panicum maximun*), se observan concentraciones bajas de NH_4^+ y NO_3^- , ésto podría deberse al buen uso del nitrógeno mineral por el pasto principalmente (Maly, Korthals y Van Dijk 2000). Con el paso del tiempo esto provocaría el empobrecimiento paulatino del suelo, ya que el retorno de nutrimentos por el pasto sería menor al que presenta la selva (Neill *et al.* 1991).

Los niveles bajos de amonio y nitratos en el tratamiento SPAS indican una gran pérdida de NH_4^+ a lo largo del experimento. Esto se puede deber a: 1) la baja producción de amonio; 2) a la pérdida por volatilización debido a la poca cobertura y al intemperismo (Neill *et al.* 1999); 3) a la baja nitrificación; ó 4) a la pérdida por lixiviación. Además, al no haber usado la quema para remover el pasto no se provocó una gran liberación de amonio; Neill (*et al.*, 1991) encontró que después de la quema, se presentan altas concentraciones de amonio en los 2 primeros meses, bajando drásticamente a lo largo del año.

VII.1.2 Nitrógeno total, Carbono total y la relación C:N

En el caso del nitrógeno total, existen valores de 2 a 4 veces más altos en la Selva Madura que los registrados para la zona. Maass (1995) reportó 1100 ug-1 g, mientras que Solis (1993) reporta 1482 ug-1 g. En el presente estudio se documenta la variación estacional, en lluvias de 3158 a 6235 ug-1 g y en secas de 2106 a 5500 ug-1 g. La única diferencia significativa, se observó en secas entre la Selva Madura y el tratamiento de Rápido, esto sugiere el alto consumo de nitrógeno de este último tratamiento. También refleja de alguna manera los niveles presentados a lo largo de los muestreos del tratamiento Rápido, los cuales fueron por lo general medios- bajos en comparación con los otros tratamientos, lo que nos da una idea de la gran competencia entre la biomasa microbiana y las raíces finas de la planta por los nutrimentos (Haynes, 1986), dando como resultado una alta inmovilización de nitrógeno en este tratamiento, por su gran eficiencia en la toma de nutrimentos (Tateno y Chapin, 1996), esto se podría que comprobar midiendo el nitrógeno total de la biomasa de las plantas.

En el primer año de crecimiento las plantas del tratamiento de Rápido y las de rápido crecimiento en el tratamiento de Mixto, presentan alturas de 172 y 174 cm en promedio, respectivamente, y una cobertura media de 4010 y 3782 cm² (González com. pers.). Esto nos habla de una diferencia muy pequeña en el crecimiento y la incorporación de biomasa e inmovilización de nitrógeno entre las plantas de rápido crecimiento en los tratamientos. La importancia de la inmovilización se basa en la retención del nitrógeno en el ecosistema (Paul y Clark, 1989). Por otro lado, la baja en la concentración del nitrógeno total se debe

también a la lixiviación, la cual de acuerdo con Hooper y Vitousek (1998) no varía por la composición vegetal, ni decrece al introducir grupos funcionales como plantas perennes, anuales y fijadoras de nitrógeno (Hooper y Vitousek, 1998). Por lo que la incorporación de nitrógeno por parte de la hojarasca y raíces muertas (también conocido como *litter*, Hooper y Vitousek 1998), será fundamental para la manutención de la fertilidad en estas comunidades sintéticas.

Los niveles de carbono total se mantienen constantes en todos los tratamientos, debido a que sólo una pequeña parte del carbono en el suelo es activo, y además el carbono total del suelo no se encuentra necesariamente en sincronía con los ciclos de nitrógeno, fósforo y azufre (Stewart, 1989). En otros estudios se ha observado este mantenimiento de los niveles de carbono total en el pastizal (Neill, Piccolo, Melillo y Cerri 1999; Fernández y Sanford 1995) por lo que el nitrógeno se convierte en el elemento clave para el conocimiento del estado de la dinámica de nutrimentos (en los distintos tratamientos).

La proporción C:N se mantiene constante en el año en la SEL y la MSEL debido a que los niveles de carbono y nitrógeno total decrecen proporcionalmente en lluvias. Por lo contrario en los tratamientos (LEN, RAP, MIX, SPAS y PAS), esta proporción aumenta en lluvias significativamente, ya que los niveles de carbono total se mantienen constantes durante el año, mientras que los de nitrógeno total decrecen durante lluvias. Si la relación C:N se mantiene alta, se podrían presentar consecuencias negativas en el crecimiento (Thornley 1972; Hirose 1987), también tendrá efectos en la translocación y en el último de los casos en la competencia (Tilman 1988; Reynolds y Pacala 1993).

Es muy probable que el tratamiento RAP mantenga baja la relación C:N en el suelo, ya que por su baja eficiencia en el uso del nitrógeno, retornará a la hojarasca el tejido vegetal con una proporción baja de C:N (Tateno y Chapin 1997). En cambio, el tratamiento LEN puede ir bajando poco a poco la proporción C:N, esto se debe a que las plantas de lento crecimiento, aunque absorben poco nitrógeno, tienen una baja concentración de este elemento en sus hojas (alta eficiencia en el uso de nitrógeno), con esto proveen una proporción alta de C:N al suelo (Tateno y Chapin 1997). Mientras en el tratamiento MIX la relación C:N es la más baja, (sin ser significativa) y que los niveles de nitrógeno total son los más altos (sin ser significativos), lo que puede reflejar el inicio de una tendencia hacia el uso complementario del nitrógeno entre ambas estrategias (rápido y lento crecimiento, en un mismo tratamiento).

En general los nutrimentos en el pastizal muestran un buen nivel de fertilidad, la proporción C:N está muy por debajo de la que Paul y Clark (1989) dan como infertil (30:1). Esto se ha encontrado en otros trabajos en donde los niveles de nitrógeno en un pastizal no cambian significativamente dentro de los primeros 10 años (Fernández y Sanford 1995; Reiners, Bouwman, Parsons y Keller 1994, Jaramillo y Sanford 1995; Neill, Piccolo, Melillo, Steudler y Cerri 1999).

VII.1.3 MANOVA anidada para NH_4^+ , NO_3^- , N_{total} y C_{total}

Al realizar la prueba de MANOVA anidando a los cuadros en los tratamientos para NH_4^+ , NO_3^- , N_{total} , obtuvimos diferencias significativas en el

tiempo entre los cuadros. Esto significa que existen diferencias entre las replicas espacialmente. También se encontró esto en la SEL y MSEL. Esto se debe probablemente a que el muestreo no fue representativo y que la posición espacial dentro de la zona de restauración influye en la concentración de NH_4^+ , NO_3^- y N_{total} . Al anidar la posición del muestreo (I, M o S) no se muestran diferencias significativas (Anexos 9, 10, 11 y 12). Aunque existen estas diferencias entre replicas, esto no influye en el efecto de los tratamientos y las diferencias que se obtuvieron en los promedios anuales de las mediciones. A las diferencias entre las replicas se les puede atribuir el que no se observe el efecto de los tratamientos en la época de lluvias. Esto se puede solucionar al realizar un muestreo con un diseño más complejo y más exacto como el del ISO-10381-1. En cambio para el carbono total al hacer estas dos pruebas, no se observan diferencias significativas entre las replicas ni por posición, esto debido probablemente a que no es un elemento tan movable como el nitrógeno.

VII.1.4 Consecuencias de las tasas de Mineralización del Nitrógeno y la Nitrificación.

Las tasas de mineralización que se obtuvieron en este estudio, son muy parecidas a las reportadas para la zona (García-Méndez *et al.* 1991, Vitousek *et al.* 1989), aunque los valores son un poco más elevados. Se presentaron los niveles más altos al inicio de lluvias, bajando un poco a lo largo de esta época y en la transición lluvias-secas observamos un incremento. Esto se puede deber a la muerte del sistema radical (menor competencia por parte de las plantas), muerte

poblacional de microorganismos, ocasionando una gran actividad para los organismos responsables de la mineralización (Vitousek 1984; Vitousek y Sanford 1986; Fernández y Sanford 1995). Este incremento sólo lo presenta la Selva Madura, la Selva Joven y los otros tratamientos bajan considerablemente su tasa de mineralización. Esto se puede atribuir a que la descomposición de la materia orgánica del suelo (MOS) es afectada por la calidad de la misma y la relación de C:N (Enríquez *et al.* 1993), ya que los tratamientos presentan una proporción C:N en el suelo mayor que la de las selvas. También se ha asumido que la tasa de mineralización es proporcional a la cantidad de nitrógeno en el suelo (Hirose y Tateno 1984), por lo que es de esperarse que se presente una baja actividad en la mineralización, ya que los tratamientos presentan niveles de nitrógeno total bajos (en comparación con las selvas).

En este estudio encontramos que la tasa de nitrificación es ligeramente más alta que la de mineralización (Figs. 24 y 27), y en algunas fechas muy parecidas, esto puede deberse a que se acumula muy poco de NH_4^+ en el suelo (Hook y Burke 1995). La tasa de nitrificación presenta su valor más bajo durante el inicio de lluvias, y va aumentando considerablemente hasta llegar a su punto más alto al final de lluvias e inicio de secas (García-Méndez 1991 y Singh 1989).

VII.1.5 Ciclaje de nutrientes y la restauración

Pocos son los estudios hechos en restauración de SBC y menor aún es el número de trabajos que abarcan la dinámica de nutrientes, aún en estudios en la selva madura (Jaramillo y Sanford 1995). Aunque últimamente se destacan los

estudios realizados en la dinámica del calcio, potasio, magnesio (Campo *et al.* 2000) y fósforo (Campo *et al.* 2001). Debido al gran efecto de la perturbación en la dinámica suelo tanto aérea como subterránea en los sitios de restauración, es relevante la forma en que se recuperan las formas de nutrientes disponibles. Esto involucra los conocimientos básicos como: 1) la recuperación de la cubierta vegetal (Aide *et al.* 2000); 2) la recuperación de la dinámica de nutrientes en el suelo (Aide *et al.* 2000); 3) la recuperación del funcionamiento del ecosistema (Holl *et al.* 2000) y la regeneración de las comunidades vegetales (Huante *et al.* 1992); y 4) el aumento de la diversidad biológica (Aide *et al.* 2000).

Las bases biológicas son una herramienta fundamental para la planeación de la restauración de sitios perturbados, por lo que será de gran importancia conocer: (1) el movimiento de nutrientes en la superficie de las raíces; (2) el transporte de nutrientes de la superficie radical hacia el interior de la planta; (3) la capacidad de formar asociaciones simbióticas con hongos y bacterias; (4) y la modificación del suelo para promover la viabilidad de nutrientes. Con estos datos, se podrá relacionar la función de toma por gramo de biomasa y la proporción de biomasa dedicada a la toma de nutrientes de la planta (Fitter y Raffaelli 2000). Con estos estudios se podría llegar a comprender mejor el proceso de conversión de un pastizal determinado, también que organismos están involucrados en transformar la MOS, los ciclos de nutrientes y las asociaciones simbióticas como las micorrizas (Johnson y Wedin 1997).

Por otro lado es importante resaltar la eficiencia de la técnica de introducción directa de plántulas de especies nativas (Vázquez-Yanes *et al.* 1997) utilizada en este estudio, ya que a los 200 días obtuvimos el 87.63% de

sobrevivencia para todas las especies (González com. pers.), en contraste con otros trabajos en donde se encontró una gran mortandad con propagación vegetativa (a partir de acodos), una baja germinación (en lluvia de semillas) y una alta sobrevivencia de hasta el 52% por introducción de plántulas (Ray y Brown 1995).

El siguiente paso desde el punto de vista de la dinámica de nutrientes, sería conocer la reacción de la dinámica del suelo ante la fertilización de una zona de restauración. Por ello sería fundamental conocer la dinámica del nitrógeno y el fósforo, saber cual es el limitante en la zona y que factores son los que originan la limitación. Se ha comprobado que en el desarrollo de un ecosistema el limitante de crecimiento para las plantas pasa de nitrógeno a fósforo (Fitter y Raffaelli 2000). Chapin (1993) añade a comunidades sintéticas N y P y concluye que no hay repercusión en la biomasa de la planta, explicando que la biomasa microbiana juega un papel más importante en la adición de nutrientes que la respuesta de las plantas. Por lo que la absorción química y la inmovilización microbiana tienen un efecto de interferencia en la adición de nutrientes y la respuesta de las plantas (Fitter y Raffaelli 2000; Campo com. pers. 2000).

Diversos autores han propuesto la utilización de la relación N:P de los tejidos vegetales como indicador del elemento limitante (Redfield 1958; Van der Drieske 1974; Ingestad 1979). Koerselman y Meuleman (1996) sugieren que si el valor es mayor de 16 en esta relación, el fósforo es el limitante y si es menor de 14 el nitrógeno es el limitante.

VIII. CONCLUSIONES

De acuerdo con los resultados obtenidos en el presente trabajo, se concluye lo siguiente:

- 1) La introducción de árboles de la SBC con diferentes estrategias de crecimiento no tiene un efecto en la humedad de suelo, ni en la concentración de NH_4^+ , aunque en este último se registraron valores más altos que en el tratamiento SPAS. En cambio se observó un efecto en el aumento significativo de la concentración de NO_3^- en el tratamiento de MIX, lo que refleja el inicio de una tendencia hacia un uso complementario entre la estrategia de rápido crecimiento y lento crecimiento. Tampoco se observó un efecto en la concentración de nitrógeno total ni de carbono total, aunque para el Ntotal el tratamiento de RAP presenta valores bajos, debido posiblemente al alto consumo por el alto uso de nutrientes que presenta este tipo de crecimiento. La relación C:N es muy parecida en todos los tratamientos. Las tasas de mineralización del nitrógeno y de nitrificación presentan dinámicas similares en todos los tratamientos.
- 2) Las concentraciones de nitrógeno más altas las presentaron la selva joven y la selva madura.
- 3) Existe una estacionalidad en la concentración de los nutrientes, siendo mayores en la época de secas en el caso del amonio, nitratos y el nitrógeno total.

Literatura citada

Aide Mitchell T. 2000. Clues for tropical forest. *Restoration Ecology* Vol. 8 No. 4 327pp.

Aide Mitchell T., Zimmerman Jess K., Pascarella John, B., Rivera Luis, Marcano-Vega H. 2000. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: implications for restoration ecology. *Restoration Ecology* Vol. 8 No. 4 328-338pp.

Alef Kassem y Nannipieri. 1995. Methods in applied soil microbiology and biochemistry. Academic Press. Inglaterra. 576pp

Alef Kassem y Klelmer. 1986. En Methods in applied soil microbiology and biochemistry. Academic Press. Inglaterra. 576pp. Alef Kassem y Nannipieri. 1995. Inglaterra. 576pp.

Berger J. 1993. Ecological restoration and nonindigenous plant species. A Review. *Restoration Ecology* Junio: 74-82pp.

Bernhard-Reversat F. 1977. Recherches sur les variations stationnelles des cycles biogéochimiques en forest omphile de Cote d'Ivoire. Cah. ORSTOM, *Ser. Pedol.* 15:176-89pp.

Bormann F.H. y Likens G.E. 1979. Pattern and Process in a Forested Ecosystem. Springer-Verlag, Berlin y Nueva York.

Bloom A.J., F.S Chapin y H.A. Mooney. 1985. Resource limitation in plants –an economic analysis. *Anual Review of Ecology and Systematics* 16:363-392pp.

Bradshaw A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in genetics* 13:115-155pp.

- Brady Nyle C. 1990. The Nature and Properties of SOILS. Macmillan Publishing Co. E. U. 621pp.
- Bullock, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco and trends in South Coastal region of México. **Arch. Met. Geoph. Biocl.** 36:297-316pp.
- Bullock, S. H., Harold A. Mooney y Ernesto Medina. 1995. Seasonally dry tropical forest. Cambridge University Press. Inglaterra. 450pp.
- Burke I. C. 1989. Control of nitrogen mineralization in a sagebrush
- Campo Julio, Maass Manuel, Jaramillo Víctor, Martínez-Yrizar Angelina y Sarukhán José. 2000. Calcium, potassium and magnesium cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem. **Biogeochemistry** 49:21-36pp.
- Campo Julio, Maass Manuel, Jaramillo Víctor, Martínez-Yrizar Angelina y Sarukhán José. 2001. Phosphorus cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem. **Biogeochemistry** 53:161-179pp.
- Campbell B.D. y J.P. Grime 1989. A comparative study of plants responsiveness to the duration of episodes of ineral nutrient enrichment. **New Physiologist** 112:261-267pp.
- Castellanos A. Jorge. 1991. Biomasa de raíces de una Selva Baja Caducifolia de Chamela. Tesis de Licenciatura UAM Xochimilco. México D.F. 40pp.
- Castellanos J., Maass J.M., y Kummerow J. 1991. Root biomass of dry deciduous tropical forest in Mexico. **Plant and Soil** (131):225-8pp.
- Ceballos Gerardo. 1990. Comparative natural history of samll mammals from tropical forest in Western Mexico. **J. Mamm.** 71(2):263-266pp.

Ceballos Gerardo y Miranda Alvaro. 1986. Los mamíferos de Chamela Jalisco. UNAM Dirección General de Publicaciones. México, D.F. 436pp.

Cervantes L., Maass J y Domínguez R. 1988. Relación lluvia-escurrimiento en un ecosistema pequeño de cuencas de selva baja caducifolia. Ingeniería Hidráulica de México. Segunda época Vol. III

Cervantes V. 1996. La reforestación en la montaña de Guerrero: Una estrategia alternativa con leguminosas nativas. Tesis de Maestría. México Facultad de Ciencias 127pp.

Chapin Stuart. F. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11:233-260pp.

Chapin F. S. 1988. Ecological aspects of plant mineral nutrition. *Advances In Mineral Nutrition* 3:161-191pp.

Chapin Stuart F. 1991. En: Response of Plants to Multiple Stress. (Mooney H.A., Winner W.E. y Pell E.J. Eds.), Academic Press. 67-88pp.

Chapin Stuart F. 1993. The evolutionary basis of biogeochemical soil development. *Geoderma* 7:223-227pp.

Chapin Stuart F., Rincón E. y Huante P. 1993. Environmental responses of plants and ecosystems as predictors of the impact of global change. *J. Biosc.* Vol. 18 No. 4 515-524pp.

Cooper G. S. Y Smith R. L. 1963. Sequence of products formed during denitrification in some diverse western soils. *Soil Sci, Soc. Am. Proc.* 27:659-662pp.

Crick J.C, J.P. Grime 1987. Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two herbaceous species of contrasted ecology. *New Phytologist* 107:403-414pp.

Cuevas, Elvira. 1995 Biology of the belowground system of tropical dry forest. En Seasonal Dry Tropical Forest Eds. Stephen H. Bullock, Harold A. Mooney y Ernesto Medina Cambridge University Press 450pp.

Darrah R. Peter. 1998. Interactions between root exudates, Mineral nutrition and plant growth. En Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences. Backhuys Publishers, Leiden The Netherlands. 159-181pp.

De Ita M. C. 1983. Patrones de producción agrícola en un sistema tropical estacional en la costa de Jalisco. Tesis de Licenciatura. Fac. de Ciencias. UNAM. México D.F.

de Rham P. 1970. L'azote dans quelques forest, savanes, et terrains de culture d'Afrique tropicale humide. *Véroff. Geobot. Inst. Eidgenössische Tech.Hochschule*, Zurich 45:

Enríquez, C.M. Duarte y K. Snad-Jensen. 1993. Patterns in decomposition rates among photosynthetic organism: the importance of detritus C:N:P content. *Oecologia* 94:457-471pp.

Fernández N. David. Y Sanford L. Jr. Robert. 1995. Effects of recent land-use practices on soil nutrients and sucesion under tropical wet forest in Costa Rica. *Conservation Biology*. Vol. 9, No. 4 915-922pp.

Fitter A. H. y Raffaelli D. G. 2000 Advances in ECOLOGICAL RESEARCH. En Mineral Nutrition of Wild Plants. Academic Press Vol. 30. Inglaterra. 2-67pp.

Flores O. Y P. Gerez. 1994. Conservación en México: Síntesis sobre vertebrados terrestres, vegetación y uso de suelo. Instituto Nacional de Investigaciones sobre recursos bióticos, conservación internacional. México. 302pp.

Flores P. Teresa. 2000. Disponibilidad de nutrientes, diseño funcional de raíces y tasa de crecimiento en 39 especies de plántulas de la Selva Baja Caducifolia de Chamela, Jalisco, México. Tesis de Licenciatura UNAM, México D.F. 150pp.

Foth D. Henry, Ellis G. Boyd. 1989. Soil Fertility. John Wiley & Sons, Inc. E.U. 212pp.

García- Méndez G. Maass J. M., Matson A. P., y Vitousek P. M. 1991. Nitrogen transformations and nitrous oxide flux in a tropical deciduous forest in Mexico. *Oecologia* (88):362-366pp.

Gómez Pompa y R. Dirzo. 1995. En: Reservas de la Biósfera y otras áreas naturales protegidas de México. INE. México. 159pp.

González Díaz Germán. 2001. Restauración ecológica creando comunidades sintéticas para determinar un modelo que acelere la sucesión en la conversión de pastizal a SBC. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, México. 88pp.

González Flores. P. C. 1992. El manejo del fuego en el sistema roza tumba y quema en la selva baja caducifolia de Chamela, Jal. Tesis de Licenciatura. Fac. de Ciencias. UNAM. México D.F.

Greenland D. y Lat R. (ed). 1979. Soil conservation and management in the humid tropics. John Wiley y Sos. Chichester.

Grime J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111.1169-1194pp.

Grime J. P. 1979. Plant Strategies and Vegetation Process. Wiley, Chichester, U. K.

Grime J.P. y R. Hunt. 1975. Relative growth rate: its range and adaptive significance in a local flora. *Journal of Ecology* 63:393-422pp.

Haynes R. J. 1986. Mineral nitrogen in the Plant-soil system. Academic Press Inc. E.U. 483pp.

Hirose T. 1987. A vegetative plant growth model: adaptive significance of phenotypic plasticity in matter partitioning. *Functional Ecology*. 1:195-202pp.

Hirose T. y M. Tateno. 1984. Soil nitrogen patterns induced by colonization of *Polygonum cuspidatum* on Mt. Fuji. *Oecologia* (Berlin) 61:218-223pp.

Holl D. K., Loik M.E., Lin E.H.V., y Samuels I. A. 2000. Tropical montane forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restoration Ecology* Vol. 8 No.4 339-349pp.

Hooper David U., Vitousek Peter M. 1998. Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. *Ecological Monographs*. 68 (1). 121-149pp.

Hook P.B., y Burke I.C. 1995. Evaluation of methods for estimating net nitrogen mineralization in a semiarid grassland. *Soil Sci. Soc. Am.* (59):831-837pp.

Huante P., Rincón E. 1998. Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. *Oecologia* 113:53-66pp.

Huante P., Rincón E. y Acosta I. 1995. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. **Functional Ecology** 9:849-858pp.

Huante P., Rincón E. y Allen B. E. 1993. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizae on seedling growth of four tree species from the tropical deciduous forest in Mexico. **Mycorrhiza** 2:141-145pp.

Huante P., Rincón E. y Chapin F. S. 1995 Responses to phosphorus of contrasting successional tree-seedling species from the tropical deciduous forest of Mexico. **Functional Ecology** 9:760-766pp.

Huante P., Rincón E. y Chapin. 1998. Foraging for nutrients, responses to changes in light, and competition in tropical deciduous tree seedlings. **Oecologia** 117:209-216pp.

Huante P., Rincón E. y Gavito M. 1992. Root system analysis of seedlings of seven tree species from a tropical dry forest in Mexico. **Trees** 6:77-82pp.

Hudson N. 1981. Soil conservation Cornell University Press. Ithaca.

Ingestad T. (1979). Nitrogen stress in birch seedlings. II N, K, P, Ca, y Mg nutrition. **Physiol. Plant.** 45:149-157pp.

Janzen, D.H. 1986. Tropical dry forest: the most endangered major tropical ecosystem. En Biodiversity, O. E. Wilson. National Academy Press Washinton. 130-7pp.

Jaramillo J. Victor y Sanford L. Robert. 1995. En Seasonally dry tropical forest. Cambridge University Press. Inglaterra. 450pp.

Johnson NC, Wedin DA. 1997. Soil carbon, nutrients, and mycorrhizae during conversion of dry tropical forest to grassland. **Ecological Applications**, vol. 7, no.1, 177-182pp.

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA

Koerselman W. Y Meuleman A.F.M. 1996. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *J. Appl. Ecol.* 33:1441-1450pp.

Lambert J.D.H., Arnason J.T. y Gale J.L. 1980. Leaf-litter and changing nutrient levels in a seasonally dry tropical hardwood forest, Belize, C.A. *Plant and Soil* (55):429-33pp.

Landon J. R. 1991. Booker Tropical Soil Manual. Longman Scientific & Technical . E.U. 477pp.

Lott E. J. 1985. Listado Florístico de la Estación de Biología Chamela Jal. I. B. UNAM. México

Lott E. J. 1993. Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela bay region, Jalisco Mexico. California Academy of Science. (148):1-60pp.

Maass J.M. 1995. En Seasonally dry tropical forest. Cambridge University Press. Inglaterra. 450pp

Maly S., Korthals G.W., Van Dijk C., Van der Putten W.H., De Boer W. 2000. Effect of vegetation manipulation of abandoned arable land on soil microbial properties. *Biol. Fertil Soils* (en prensa)

Marschner Horst. 1986. Mineral Nutrition of Higher Plants. Academic Press. E. U. 674pp.

McNaughton S.J., T.C. Folsom, T. Lee, F. Park, C. Price, P. Roeder, J. Schimits y D. Stackwell. 1974. Heavy metals tolerance in *Typha latifolia* without the evolution of tolerant raices. *Ecology* 47:1163-1165pp.

Morgan R. 1979. Soil erosion. Longman, London.

Morgan, R.P.C. 1986. Soil Erosion and Conservation. Longman Scientific & Technical. E.U. 298pp.

- Murphy P.G. y Lugo A.E. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* (17):67-88pp.
- Neill Christopher, Piccolo C. Marisa, Melillo M. Jerry, Steudler A. Paul, Cerri C. Carlos. 1999. Nitrogen dynamics in Amazon forest and pasture soils measured by ¹⁵N pool dilution. *Soil Biology and Biochemistry* (31) 567-572pp.
- Osswall, T. (1983). The nitrogen cycle. En "The major Biogeochemical Cycles and their Interactions" (B. Bolin y R.B. Cook, eds.). Wiley Nueva York. 46-50pp.
- Paul E. A., Clark F. E. 1989. Soil Microbiology and Biochemistry. Academic. Press, Inc. E.U. 273pp.
- Payne W. J. 1981. "Denitrification." Wiley, N. Y.
- Radd y Jackson. 1982. En Methods in applied soil microbiology and biochemistry. Academic Press. Inglaterra. 576pp. Alef Kassem y Nannipieri. 1995. Inglaterra. 576pp.
- Ray J. Gary, Brown J. Becky. 1995 Restoring Caribbean Dry Forests: Evaluation of tree propagation techniques. *Restoration Ecology* Vol. 3 No.2 86-94pp.
- Redfield A. C. 1958. The biological control of chemical factors in the environment. *Am. Sci.* 46:206-226pp.
- Reiners W. A., Bouwman A. F., Parsons W. F. J. Y Keller M. 1994. Tropical rain forest conversion to pasture changes in vegetation and soil properties. *Ecological Applications* 4(2) 363-377pp.
- Reynolds H. L. Y S. W. Pacala. 1993. An analytical treatment of root-shoot ratio and plant competition for soil nutrient and light. *American Naturalist* 141:51-70pp.

Rincón E., Álvarez M., González G., Huante P. y Hernández A. 1999. Restauración de selvas bajas caducifolias. *Gaceta Ecológica*. INE-SEMARNAP No. 53 62-71pp.

Rincón E. y Huante P. 1993. Growth responses of tropical deciduous tree seedlings to contrasting light conditions. *Trees* 7:202-207pp

Robertson G. P. 1984. Nitrification and nitrogen mineralization in a lowland rainforest succession in Costa Rica, Central America. *Oecologia* 61:91-104pp.

Robertson, G.P & Vitousek, P. M. 1981. Nitrification potenciales in primary and secondary succession. *Ecology* 62:376-386.

Rzedowsky, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México D. F.

Rusell, E. W. 1968. Soil conditions and Plant Growth. Longman. U. K.

Singh K.P. 1989. Mineral nutrients in tropical dry deciduous forest and savanna ecosystems in India. En *Mineral Nutrients in tropical forest and savanna ecosystems*, ed. Proctor, Blackwell Scientific publications, Oxford. 153-68pp

Schmiel D.S., y Parton W.J. 1986. Microclimatic controls of nitrogen mineralization and nitrification in shortgrass steppe soils. *Plant Soil*. (93):347-357pp

Solis V. Enrique. 1993. Características fisicoquímicas de un suelo en un ecosistema tropical estacional. Tesis de Licenciatura Inst. de Ecología. 91pp

Stevenson, F. J. 1982. Nitrogen on Agricultural Soils, Agronomy. Vol. 22 Am. Soc. Agron. Madison, Wisconsin.

Stewart John W. B. 1984. Interrelation of Carbon, Nitrogen, Sulfur and Phosphorus Cycles During Decomposition Processes in Soil. 446pp.

Tateno M. y Chapin. 1997. The logic of carbon and nitrogen interactions in terrestrial ecosystems. *The American Naturalist*. Vol. 194, No. 4, 723-744pp.

Thornley J.H.M. 1972. A balanced quantitative model for root:shoot ratios in vegetative plants. *Annals. Of Botany* 36:431-441pp.

Tilman D. 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton, N.J.

Treseder K. Kathleen y Vitousek P. M. 2001. Potential ecosystem-level effects of genetic variation among populations of *Metrosideros polymorpha* from a soil fertility gradient in Hawaii. *Oecologia* 126:266-275pp.

van den Driessche R. 1974. Prediction of mineral nutrient status of trees by foliar analysis. *Bot. Rev.* 40:347-394pp.

Vázquez-Yanez C. y Batis A. 1996. Adopción de árboles nativos valiosos para la restauración ecológica y la reforestación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 58:75-84pp.

Vázquez-Yanez C. Y Orosco S. A. 1984. Fisiología ecológica de las semillas de árboles de la selva tropical. *Ciencia y Desarrollo* 8:7-16pp.

Vázquez-Yanes C., Orosco S.A., Rojas M., Sánchez M.A. y Cervantes V. 1997. La reproducción de las plantas: semillas y meristemos. Fondo de Cultura Económica.

Veerkamp M.T. y Kuiper P.J.C. 1982. The uptake of potassium by Carex species from swamp habitats varying from oligotrophic to eutrophic. *Physiol. Plant.* 55:237-241pp.

Vitousek P. M. 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist* Vol. 119, No. 4, 553-572pp.

Vitousek P. M. 1984. Litterfall nutrients cycling and nutrient limitation in tropical forest. *Ecology* 65:285-298pp.

Vitousek P.M., Matson P. A., y Van Cleve K. 1989. Nitrogen availability and nitrification during succession: primary, secondary and old-field series. *Plant and Soil*. (115):229-239pp

Vitousek M. Peter y Reiners A. William. 1975. Ecosystem Succession and Nutrient Retention: A Hypothesis. *BioScience* Vol. 25, 376-381pp.

Vitousek P.M. y Sanford Jr. R.L. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest *Ann. Rev. Ecol. Syst.* (17):137-67pp

Walker R. Lawrence y Stuart Chapin. 1987. Interactions among processes controlling successional change. *Oikos* 50:131-135pp.

West- Eberhard M.J. 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual Review of Ecological and Systematics* 20:249-278pp.

Wischmer y Smith. 1950. En Booker Tropical Soil Manual. Landon J. R. 1991. Longman Scientific & Technical. E.U. 477pp

Young A. 1989. Agroforestry for soil conservation. BPCC Wheatons. Exeter, Inglaterra.

Lista de Figuras

- Figura 1 El nitrógeno en el mundo.
- Figura 2 El ciclo del nitrógeno.
- Figura 3 El ciclo del carbono.
- Figura 4 Mapa de ubicación de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala.
- Figura 5 Mapa de ubicación de la zona de estudio (Pastizal).
- Figura 6 Distribución de los tratamientos en el área de trabajo.
- Figura 7 Distribución de las plántulas.
- Figura 8 Distribución de los subcuadros.
- Figura 9 Esquema del vaso *coppro*.
- Figura 10 Concentración de amonio en el tiempo
- Figura 11 Promedios anuales de amonio.
- Figura 12 Concentración de nitratos en el tiempo.
- Figura 13 Promedios anuales de nitratos.
- Figura 14 La concentración del Ntotal en lluvias y secas.
- Figura 15 La concentración de Ntotal en los tratamientos.
- Figura 16 Promedios anuales de Ntotal
- Figura 17 La concentración del Ctotal durante lluvias y secas.
- Figura 18 La concentración de Ctotal en los tratamientos.
- Figura 19 Promedios anuales del Ctotal.
- Figura 20 Proporción C:N en lluvias y secas
- Figura 21 Proporción C:N en los tratamientos.
- Figura 22 Nitrificación en lluvias y secas.
- Figura 23 Nitrificación en los diferentes tratamientos.
- Figura 24 Mineralización en lluvias y secas.
- Figura 25 Mineralización en los diferentes tratamientos.
- Figura 26 Promedios anuales en la tasa de mineralización.

- Figura 27 Humedad en el tiempo.
Figura 28 Humedad en los tratamientos.
Figura 29 Cobertura de los tratamientos.

ANEXOS

Anexo 1

1-TRATA, 2-TIEMPO

	df	MS	df	MS	F	p-level
	Effect	Effect	Error	Error		
1	6	1.04883909	290	0.2647545	3.96155357	0.00079597
2	3	33.9941216	290	0.2647545	128.398666	0
12	18	1.3293252	290	0.2647545	5.02097321	6.2529E-10

Anexo 1. Prueba de ANOVA para amonio.

Anexo 2

1-TRATA, 2-TIEMPO

	df	MS	df	MS	F	p-level
	Effect	Effect	Error	Error		
1	6	0.41789338	290	0.11776831	3.54843664	0.00208883
2	3	5.92028379	290	0.11776831	50.2706032	3.4291E-26
12	18	0.21177037	290	0.11776831	1.79819489	0.02504594

Anexo 2. Prueba de ANOVA para nitratos.

Anexo 3

1-TRATA, 2-TIEMPO

	df	MS	df	MS	F	p-level
	Effect	Effect	Error	Error		
1	6	12615186	151	2692988.5	4.68445587	0.00021228
2	1	71916216	151	2692988.5	26.7049828	7.3948E-07
12	6	2089052	151	2692988.5	0.7757374	0.59015644

Anexo 3. Prueba de ANOVA para N total.

Anexo 4

1-TRATA, 2-TIEMPO

	df	MS	df	MS	F	p-level
	Effect	Effect	Error	Error		
1	6	1081250432	151	81498632	13.2670994	4.8539E-12
2	1	55068864	151	81498632	0.67570293	0.04123664
12	6	299420672	151	81498632	3.67393494	0.00195677

Anexo 4. Prueba de ANOVA para C total.

Anexo 5

1-TRATA, 2-TIEMPO

	df	MS	df	MS	F	p-level
	Effect	Effect	Error	Error		
1	6	6.47413588	142	22.3562012	0.28959015	0.94110185
2	1	644.618164	142	22.3562012	28.8339748	3.1427E-07
12	6	56.0866127	142	22.3562012	2.50877213	0.02446782

Anexo 5. Prueba de ANOVA para la relación C:N.

Anexo 6

1-TRATA, 2-TIEMPO

	df	MS	df	MS	F	p-level
	Effect	Effect	Error	Error		
1	6	50053.9258	284	1593.06433	31.4199028	6.719E-29
2	3	7284.36377	284	1593.06433	4.57254839	0.00381082
12	18	11362.6426	284	1593.06433	7.13257027	5.2573E-15

Anexo 6. Prueba de ANOVA para la tasa de nitrificación.

Anexo 7

1-TRATA, 2-TIEMPO

	Effect	Effect	Error	Error	F	p-level
1	6	291.554047	290	15.2931023	19.064415	1.0258E-18
2	3	236.767059	290	15.2931023	15.4819508	2.2819E-09
12	18	125.142426	290	15.2931023	8.18293285	1.5667E-17

Anexo 7. Prueba de Tukey para la tasa de mineralización.

Anexo 8

1-TRATA, 2-TIEMPO

	df	MS	Df	MS	F	p-level
Effect	Effect	Error	Error			
1	6	33.3386459	260	21.0959816	1.58033156	0.15308449
2	3	2748.70703	260	21.0959816	130.295288	0
12	18	34.7937012	260	21.0959816	1.64930475	0.04882975

Anexo 8. Prueba de ANOVA para la humedad.

Anexo 9

Tiempo

Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.1207577	87.3725	3	36	<.0001
Pillai's Trace	0.8792423	87.3725	3	36	<.0001
Hotelling-Lawley	7.2810431	87.3725	3	36	<.0001
Roy's Max Root	7.2810431	87.3725	3	36	<.0001

Tiempo*tratamiento

Test	Value	Approx. F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.2320204	3.8433	18	102.31	<.0001
Pillai's Trace	0.9579067	2.9708	18	114	0.0002
Hotelling-Lawley	2.5345361	4.8813	18	104	<.0001
Roy's Max Root	2.212356	14.0116	6	38	<.0001

Tiempo*cuadro anidado en tratamiento

Test	Value	Approx. F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.1258689	1.9050	57	108.17	0.0020
Pillai's Trace	1.4152878	1.7862	57	114	0.0045
Hotelling-Lawley	3.3645608	2.0463	57	104	0.0008
Roy's Max Root	2.2231066	4.4462	19	38	<.0001

Tiempo por posición anidado en tratamiento

Test	Value	Approx. F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.2657537	1.4422	42	107.56	0.0680
Pillai's Trace	1.0134848	1.3848	42	114	0.0901
Hotelling-Lawley	1.8061187	1.4908	42	104	0.0531
Roy's Max Root	1.0986777	2.9821	14	38	0.0037

Anexo 9. MANOVA anidada para amonio.

Anexo 10

Tiempo

Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.1875866	51.9705	3	36	<.0001
Pillai's Trace	0.8124134	51.9705	3	36	<.0001
Hotelling-Lawley	4.3308713	51.9705	3	36	<.0001
Roy's Max Root	4.3308713	51.9705	3	36	<.0001

Tiempo*tratamiento

Test	Value	Approx. F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.4206938	2.0357	18	102.31	0.0138
Pillai's Trace	0.7064706	1.9508	18	114	0.0182
Hotelling-Lawley	1.0909003	2.1010	18	104	0.0105
Roy's Max Root	0.7659486	4.8510	6	38	0.0009

Tiempo*cuadro anidado en tratamiento

Test	Value	Approx. F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.0924056	2.3203	57	108.17	<.0001
Pillai's Trace	1.6237129	2.3596	57	114	<.0001
Hotelling-Lawley	3.7348233	2.2715	57	104	0.0001
Roy's Max Root	1.7474377	3.4949	19	38	0.0005

Tiempo*posicion anidado en tratamiento]

Test	Value	Approx. F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.2916868	1.3186	42	107.56	0.1295
Pillai's Trace	0.9843941	1.3256	42	114	0.1225
Hotelling-Lawley	1.5840335	1.3075	42	104	0.1382
Roy's Max Root	0.8577811	2.3283	14	38	0.0196

Anexo 10. MANOVA anidada para nitratos.

Anexo 11

Tiempo

Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.3528847	69.6839	1	38	<.0001
Pillai's Trace	0.6471153	69.6839	1	38	<.0001
Hotelling-Lawley	1.8337871	69.6839	1	38	<.0001
Roy's Max Root	1.8337871	69.6839	1	38	<.0001

Tiempo*tratamiento

Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.8804183	0.8602	6	38	0.5327
Pillai's Trace	0.1195817	0.8602	6	38	0.5327
Hotelling-Lawley	0.1358237	0.8602	6	38	0.5327
Roy's Max Root	0.1358237	0.8602	6	38	0.5327

Tiempo*cuadro anidado en tratamiento

Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.2974196	4.7245	19	38	<.0001
Pillai's Trace	0.7025804	4.7245	19	38	<.0001
Hotelling-Lawley	2.3622534	4.7245	19	38	<.0001
Roy's Max Root	2.3622534	4.7245	19	38	<.0001

Tiempo*posicion anidado en tratamiento

Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.7427211	0.9402	14	38	0.5274
Pillai's Trace	0.2572789	0.9402	14	38	0.5274
Hotelling-Lawley	0.3464003	0.9402	14	38	0.5274
Roy's Max Root	0.3464003	0.9402	14	38	0.5274

Anexo 11. MANOVA anidada para nitrógeno total.

Anexo 12

Tiempo

Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.9486672	2.0562	1	38	0.1598
Pillai's Trace	0.0513328	2.0562	1	38	0.1598
Hotelling-Lawley	0.0541104	2.0562	1	38	0.1598
Roy's Max Root	0.0541104	2.0562	1	38	0.1598

Tiempo*tratamiento

Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.5630094	4.9157	6	38	0.0008
Pillai's Trace	0.4369906	4.9157	6	38	0.0008
Hotelling-Lawley	0.7761691	4.9157	6	38	0.0008
Roy's Max Root	0.7761691	4.9157	6	38	0.0008

Tiempo*cuadroanidado en tratamiento

Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.7246631	0.7599	19	38	0.7354
Pillai's Trace	0.2753369	0.7599	19	38	0.7354
Hotelling-Lawley	0.3799517	0.7599	19	38	0.7354
Roy's Max Root	0.3799517	0.7599	19	38	0.7354

Tiempo*posicion anidado en tratamiento

Test	Value	Exact F	DF Num	DF Den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.5908895	1.8793	14	38	0.0617
Pillai's Trace	0.4091105	1.8793	14	38	0.0617
Hotelling-Lawley	0.6923638	1.8793	14	38	0.0617
Roy's Max Root	0.6923638	1.8793	14	38	0.0617

Anexo 12. MANOVA anidada para carbono total.

NOTA: Los ceros que se presentan en las tablas, no son ceros absolutos, sino cifras con muchas decimales que por razones de espacio se toman como cero.