



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

CICLOS DEL CARBONO Y NITROGENO EN EL SUELO DE
BOSQUES TROPICALES SECOS:
EFECTOS DEL TIEMPO DE REGENERACION.

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I O L O G A
P R E S E N T A
VINISA SAYNES SANTILLAN

DIRECTOR DE TESIS: DR. JULIO CAMPO ALVES



ENERO 2004





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.

**ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA**



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Vinisa Saynes Santillán

FECHA: 26 de enero 2004

FIRMA: Vinisa

DRA. MARÍA DE LOURDES ESTEVA PERALTA
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

Ciclos del carbono y nitrógeno en el suelo de bosques tropicales secos: efectos del tiempo de regeneración.

realizado por Vinisa Saynes Santillán

con número de cuenta 9338539-4

quién cubrió los créditos de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dr. Julio Campo Alves

Propietario

Dra. Amada Laura Reyes Ortigoza

Propietario

Dr. Francisco Javier Alvarez Sánchez

Suplente

Dr. Leopoldo Galicia Sarmiento

Suplente

M. en C. María Guadalupe Barajas Guzmán

Consejo Departamental de Biología

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez

FACULTAD DE CIENCIAS



*A mis padres Yolanda y Aurelio
Con todo mi amor y gratitud
Gracias, les debo todo lo bueno que soy*

*A mis hermanos
Chusito, por tu apoyo y amor incondicionales
Naye, por ser mi cómplice y por tu amor
Delito, por tu ejemplo, protección y amor*

A Benji, siempre en mi corazón

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer al pilar de mi vida, a mi familia, en particular a mis papás por su incondicional apoyo moral y económico, por compartir las risas y hacer menos amargas las lágrimas. Yolistlis y Papi gracias por darme fuerza, hacer de mi casa un refugio y apoyarme en todas las decisiones que he tomado. A ustedes les debo todo lo bueno que he hecho, seré y haré. Estoy agradecida con la vida por concederme el honor de ser su hija. Gracias también a mis hermanos, a Delito por señalarme siempre con amor el camino, a Emanuel por darme tanto amor, y a Naye por ir siempre un paso adelante.

Quiero agradecer al Dr. Julio Campo, por hacer posible la realización de éste trabajo, gracias por llevarme de la mano en el camino del conocimiento y del aprendizaje, gracias por tu paciencia, gracias por no ser únicamente un asesor excepcional sino un amigo y enseñarme a transitar en el camino de la ciencia, pero sobre todo en el de la vida. Orgullosa de ser tu aprendiz, espero retribuirte un poco de tu tiempo mediante este trabajo, que sin duda es tuyo también. Gracias. Te admiro, respeto y estimo.

Al Dr. Manuel Maass, porque sin enterarse influyó decisivamente en mi rumbo por la ciencia.

A los sinodales, Dr. Leopoldo Galicia, Dra. Laura Reyes, Dr. Javier Álvarez y a la M. en C. Lupita Barajas, a todos ustedes gracias por tomarse el tiempo de revisar la tesis y por sus valiosas sugerencias para mejorar este trabajo.

Al biólogo Enrique Solís, por enseñarme a utilizar adecuadamente un laboratorio, por enseñarme las técnicas de análisis químicos, los cálculos, los programas, las sugerencias en los seminarios, por alegrarme los muestreos en el campo, por las agradables pláticas mañaneras en el laboratorio, por animarme siempre, pero sobre todo por brindarme tu amistad y tu compañía. Muchas gracias Enrique, sabes que sin ti éste trabajo no habría sido posible.

A mis dos grandes amigos Israel y Rigo, por su ayuda en el laboratorio, por sus sugerencias, por cargar tantas muestras de suelo, caminar tanto, soportar calor, frío, piquetes de avispas y aún guardar una sonrisa para mi. Pero sobre todo, gracias por alegrar mi vida con su presencia y por darme su amistad.

Al Laboratorio de Análisis Químicos, a mis amigos, Paty, Lupita Valencia, Laura, Bernardo, Edith, Ana María, Pablo y Ela por hacer más amenos los días y por animarme siempre.

Al Laboratorio de Ecofisiología Vegetal del Instituto de Ecología por el apoyo brindado, particularmente a Lupita Barajas y a Mario, quienes contribuyeron con valiosas sugerencias a la realización de ésta tesis, además de brindarme su amistad. Gracias también a Angélica, Lorena, Renato, Tere, María Esther y Betsabé por compartir conmigo momentos agradables y por darme ánimo.

A Adriana y Rafa por su grandísima ayuda en el laboratorio de Análisis Químicos.

A mis amigas de la Facultad, Nashelly y Tania por ser mis chachalacas consentidas (las únicas), mis comadres y amigas del alma, en especial quiero agradecer a Nashelly, ya que sin ti probablemente esto no estaría escrito, pues fuiste tu quien me introdujo al Instituto de Ecología. A Octavio por animarme siempre. A mis amigos Mónica (Monqui chow), Pedro y David por tanto amor, tantos abrazos, tanta confianza y tanta diversión.

Al Departamento de Edafología e Hidrociencias del Colegio de Posgraduados, particularmente al Dr. Jorge Etchévers y a la Dra. Claudia Hidalgo por abrirme las puertas de su laboratorio y por asesorarme y permitirme el uso de sus instalaciones para la realización de gran parte de los análisis químicos.

Al Biólogo Alberto Elton, por su gran interés y apoyo en el inicio de este proyecto, por su apoyo en el campo y entusiasmo.

A los propietarios de los terrenos donde se realizó el trabajo de campo Sr. Cristino García y Sra. María Martínez por estar siempre abiertos y dispuestos a cooperar a la realización de éste trabajo.

Al Ing. Alejandro Mata por las facilidades otorgadas en la Estación Biológica de la Sierra de Huautla.

A las Instituciones que contribuyeron a la realización de éste trabajo, al Instituto de Ecología, y a la Facultad de Ciencias.

Al CONACYT y al programa PROBETEL por apoyarme económicamente mediante una beca.

Al Centro de Educación Ambiental e Investigación Sierra de Huautla por permitirme el uso de la Estación Biológica.

RESUMEN

A pesar de que los bosques tropicales secos representan la mayor parte de los bosques tropicales del mundo (42 %), son ecosistemas menos estudiados y entendidos que la mayoría de los bosques localizados en las regiones tropicales húmedas y lluviosas. Además, los bosques tropicales secos están considerados entre los ecosistemas más amenazados, ya que están sujetos constantemente a tasas altas de transformación. En México, el bosque tropical seco es la principal vegetación, cubriendo aproximadamente el 14 % del área tropical, pero únicamente el 27 % de la cobertura original de los bosques tropicales secos de México se encuentran en estado conservado. Los cambios que más afectan a los bosques ocurren durante la quema, que destruyen la mayor parte de la biomasa aérea y libera nutrientes almacenados en los tejidos de las plantas (se pierde hasta el 96 y 56 % del capital aéreo de nitrógeno y de fósforo, respectivamente). Si bien se ha avanzado en la comprensión de los efectos del fuego sobre los capitales de nutrientes y de carbono, así como los cambios en la fertilidad del suelo bajo explotación agrícola o ganadera, los posibles cambios en la fertilidad del suelo durante la regeneración de la vegetación han sido menos atendidos. Por ello, en éste estudio se evaluó el efecto de la estacionalidad de las lluvias y del tiempo de regeneración sobre el carbono del suelo, la biomasa microbiana y la dinámica del nitrógeno en el suelo de bosques tropicales secos bajo vegetación madura y secundaria.

Se seleccionaron bosques tropicales secos secundarios con 10, 20 y 40 años de tiempo de abandono y un bosque maduro. En cada bosque se establecieron cuatro parcelas (12 m x 12 m). En cada parcela se colectaron cuatro muestras de 0 a 5 cm de profundidad a mediados de la estación seca (marzo), inicio de la estación de lluvias (junio) y mediados de la estación de lluvias (septiembre) del año 2002. A cada muestra se le determinó la concentración de carbono y de nitrógeno total, el carbono y nitrógeno microbianos y las transformaciones potenciales de nitrógeno (mineralización potencial de nitrógeno y nitrificación potencial).

La estacionalidad de las lluvias produjo variaciones temporales en la biomasa microbiana del suelo, ya que la biomasa fue mayor durante la estación seca y disminuyó al inicio del período de lluvias, para luego recuperarse a mediados de ésta estación. La estacionalidad de las lluvias también provocó variaciones temporales en la dinámica de las transformaciones potenciales de nitrógeno en el suelo; por ejemplo, la mineralización de nitrógeno y la nitrificación disminuyeron al inicio de la estación de lluvias para luego aumentar ya avanzada ésta estación.

La sucesión secundaria produjo cambios cuantitativos sobre la biomasa microbiana del suelo, ya que la biomasa microbiana fue menor en suelos bajo bosque maduro que en los suelos bajo bosques secundarios. La sucesión secundaria también provocó cambios cuantitativos sobre las transformaciones potenciales de nitrógeno, ya que la mineralización de nitrógeno y la nitrificación resultaron ser más bajas en los suelos bajo bosque maduro que en los suelos bajo los bosques secundarios.

Los resultados permiten concluir que la estacionalidad de las lluvias en los bosques tropicales secos genera cambios biogeoquímicos en los ciclos del carbono y del nitrógeno. Considerando los resultados de los diferentes bosques, las dinámicas del carbono y del nitrógeno parecen ser dirigidas por la alternancia de estaciones. La comparación de los suelos bajo la vegetación secundaria con los correspondientes bajo la vegetación madura indica que las magnitudes de los cambios con la estacionalidad de las lluvias y el tamaño de los compartimientos son diferentes, y sugiere que las dinámicas del carbono y del nitrógeno en el suelo, parecen haber sido alteradas como consecuencia de la transformación de la cobertura vegetal.

ÍNDICE

| | |
|---|----|
| INTRODUCCIÓN | |
| El ciclo del carbono | 2 |
| El ciclo del nitrógeno | 9 |
| Los bosques tropicales secos | 16 |
| JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS | 32 |
| HIPÓTESIS | 33 |
| SITIO DE ESTUDIO | 34 |
| MÉTODOS | |
| Muestreo | 37 |
| Análisis químicos | 38 |
| Análisis estadísticos | 41 |
| RESULTADOS | |
| Variación temporal en el C y el N del suelo | 42 |
| Efecto del tiempo de regeneración sobre el C y el N del suelo | 51 |
| DISCUSIÓN | |
| Variación temporal en el C y el N del suelo | 52 |
| Efecto del tiempo de regeneración sobre el C y el N del suelo | 57 |
| CONCLUSIONES | 61 |
| LITERATURA CITADA | 62 |

INTRODUCCIÓN

Todas las células vivientes construyen su biomasa principalmente de carbono, hidrógeno, oxígeno, nitrógeno, fósforo y azufre. Estos elementos se encuentran en el suelo en una gran variedad de formas orgánicas e inorgánicas, algunas de las cuales están disponibles para los organismos y otras no. Existe una cantidad finita de cada uno de estos elementos en el planeta, por lo que deben existir procesos para transformar los nutrientes en formas disponibles para los organismos (Tate 2000). Estos procesos conocidos como biogeoquímicos, consideran la totalidad de las interacciones biológicas, físicas y químicas asociadas con el movimiento de nutrientes entre capitales orgánicos e inorgánicos, así como la variedad de capitales biológicos y geoquímicos existentes dentro de un ecosistema (Tate 2000). El estudio de las transformaciones de estos nutrientes que soportan la vida, es el estudio de los ciclos biogeoquímicos, y son esenciales para la Ecología y las Ciencias Ambientales (Tate 2000). Los ecosistemas pueden ser comprendidos mediante el estudio de sus flujos de energía y sus ciclos de nutrientes, los cuales son determinados por el desarrollo de las comunidades microbianas y su actividad (i.e. la mineralización e inmovilización de nutrientes) (Maier et al. 2000). Además, el conocimiento de los ciclos biogeoquímicos es crucial ahora, cuando las actividades antropogénicas han transformado aproximadamente la mitad de la superficie terrestre libre de hielos afectando los ciclos globales de elementos críticos para la producción de alimentos y el mantenimiento de la diversidad biológica (Vitousek et al. 1997). Es imperativo, por lo tanto, generar y utilizar los conocimientos acerca de los ciclos biogeoquímicos en ambientes perturbados, para optimizar acciones encaminadas al mantenimiento de ecosistemas, así como para mejorar la implementación de los programas de restauración (Tate 2000).

El ciclo del carbono

El carbono (C) es el componente principal de la materia orgánica y está involucrado en todos los procesos biológicos de los ecosistemas. De hecho, las transformaciones de este elemento (ciclo del C) son las que hacen posible la continuidad de la vida en la tierra (Brady 1990).

El ciclo del C incluye componentes, como son el terrestre, acuático (mares y aguas dulces) y atmosférico (Stevenson y Cole 1999). Estos, constituyen reservorios de C que pueden actuar como sumideros o fuentes de elementos. La masa de C en estos reservorios globales es muy variable (Maier et al. 2000). La cantidad de C contenido en la materia orgánica de los suelos (MOS) (30 a 50×10^{17} g) (i.e. 9.1 % del capital total de C del planeta) es de cuatro a siete veces mayor que el contenido de C en la atmósfera (7×10^{17} g) (i.e. 1.2 % del capital total de C) y de 6 a 10 veces mayor que el que se encuentra en la biomasa terrestre (5×10^{17} g) (i.e. 0.9 % del capital total de C). En relación al contenido de C presente en los océanos (8×10^{17} g) (i.e. 1.4 % del capital total de C), el capital de la materia orgánica del suelo es de 4 a 6 veces mayor y más de 10 veces mayor que el contenido de C en las aguas continentales (3×10^{17} g) (i.e. 0.5 % del capital total de C). En contraste, la cantidad de C contenida en los sedimentos (2×10^{22} g) es mucho mayor y constituye la principal parte del capital total de C del planeta (Stevenson y Cole 1999). El ingreso anual de C al suelo es aproximadamente de 1.1×10^{17} g, lo cual representa el 15 % del CO_2 atmosférico. Una cantidad de este C regresa a la atmósfera a través de la descomposición, otra va al océano, mientras que una pequeña porción de ésta es depositada en los sedimentos (Stevenson y Cole 1999).

La fotosíntesis es el proceso mediante el cual el C presente en la atmósfera es transformado de forma oxidada (CO_2) a forma reducida (orgánica), y da como resultado la acumulación de C orgánico en los tejidos de las plantas (producción primaria bruta) (Schlesinger 1997). La eficiencia de captación de la luz solar es muy baja, ya que menos del 0.1 % de la energía solar que llega a la tierra es utilizada en la fotosíntesis. De esta energía fijada se pierde hasta el 90 % en la respiración de las plantas. Por lo tanto, resulta sorprendente que a pesar de esta aparente ineficiencia sean los organismos fotoautótrofos quienes sostienen los ecosistemas del planeta (Maier et al.2000). La magnitud de la producción primaria neta (PPN) depende del tipo de ecosistema; la PPN de los bosques es más alta en los trópicos ($8.3 \times 10^{15} \text{ g año}^{-1}$ y $4.8 \times 10^{15} \text{ g año}^{-1}$ para bosques tropicales húmedos y bosques tropicales secos, respectivamente) y declina conforme disminuye la humedad e incrementa la latitud hasta llegar a los valores más bajos en los desiertos y tundras ($1.4 \times 10^{15} \text{ g año}^{-1}$ en ambos ecosistemas) (Schlesinger 1997). La mayoría de los estimados globales de PPN terrestre tienen un rango de 45 a $65 \times 10^{15} \text{ g año}^{-1}$, mientras que en los océanos (donde ocurre el 50 % de la PPN global) es de 22 a $44 \times 10^{15} \text{ g año}^{-1}$ (Schlesinger 1997). La relación biomasa vegetal: PPN puede dar una estimación del tiempo de residencia de un átomo de C en el tejido de las plantas. Los valores globales del tiempo promedio global de residencia del C en la vegetación terrestre es de 9 años, aunque este valor varía desde 4 años en desiertos, a más de 20 años en algunos bosques (Schlesinger 1997). El efecto de los animales en la PPN es relativamente pequeño. A pesar de que la herbivoría contribuye en el control de la productividad de los bosques y la circulación de nutrientes, el consumo de los tejidos vegetales por herbivoría es menor al 20 % de la PPN terrestre, ya que globalmente los herbívoros consumen aproximadamente $3 \times 10^{15} \text{ g año}^{-1}$ (Schlesinger 1997).

El consumo humano directo de la vegetación para la obtención de alimento y combustible constituye 3.3×10^{15} g C año⁻¹ (equivalente al 6 % de la PPN terrestre global anual) (Vitousek et al. 1986). Como resultado de actividades humanas como quemas y contaminación, se ha reducido la PPN mundial terrestre de 25 a 40 % (Vitousek et al. 1986). El efecto de los humanos en la biomasa y en la PPN se refleja en los cambios que han sufrido el ciclo global del C y la composición de la atmósfera (Schlesinger 1997). La mayor parte del incremento del CO₂ atmosférico se debe a la quema de combustibles, pero una parte significativa también es provocada por la destrucción de la biomasa vegetal, especialmente en los bosques tropicales (Schlesinger 1997). La liberación neta de C proveniente de la vegetación y del suelo fue de 1.6×10^{15} g C año⁻¹, reflejando un desequilibrio del 3 % entre la PPN y la descomposición en la superficie terrestre (Houghton 1995).

Durante la fotosíntesis las plantas aprovechan la energía solar y los nutrientes presentes en el suelo para asimilar y transformar el CO₂ en compuestos orgánicos (Brady 1990). Estos incluyen aminoácidos, proteínas, celulosa y lignina, entre otros de los que se componen sus tejidos (Stevenson y Cole 1999). Las fracciones más grandes de la PPN regresan al suelo como materia orgánica muerta (1.1×10^{17} g año⁻¹). Los patrones globales de depósito de hojarasca son similares a los de la PPN (Schlesinger 1997), la acumulación de hojarasca disminuye conforme incrementa la latitud, de bosques tropicales a bosques boreales. Utilizando la evapotranspiración para medir patrones globales de hojarasca Meentemeyer et al. (1982) estimaron en 55×10^{15} g C año⁻¹ la producción de hojarasca terrestre.

El término de materia orgánica del suelo (MOS) se refiere al conjunto de compuestos orgánicos existentes en el suelo (Stevenson 1994). La MOS puede ser dividida en dos fracciones principales: la fracción activa (labil) y la fracción estable. En la fracción activa se

incluyen al mantillo, los compuestos orgánicos fácilmente mineralizables, la biomasa microbiana y en general a las sustancias no húmicas (Stevenson 1994). La mayoría de la materia orgánica es depositada en las capas superficiales del suelo, donde está sujeta a la descomposición por la biota edáfica (Tate 1992, Schlesinger 1997). Una vez que la materia orgánica es incorporada al suelo por medio de la biomasa microbiana, puede tener principalmente tres destinos; (1) puede ser mineralizada y reincorporarse nuevamente a la atmósfera en forma de CO_2 , (2) puede ser inmovilizada en la biomasa microbiana del suelo y (3) puede ser parcialmente modificada e incorporada a la fracción más estable de la materia orgánica, que es el humus (Tate 1992).

La fracción lábil de la MOS se caracteriza por ser rápida y fácilmente metabolizable. Esta fracción se compone de residuos vegetales como polímeros celulares (proteínas, polisacáridos, ácidos nucleicos y otros monómeros) en diferentes estados de descomposición (Stevenson 1994). Debido a que son compuestos orgánicos que se oxidan con gran facilidad, constituyen materia orgánica altamente mineralizable, y como consecuencia, son el blanco principal del ataque microbiano (Tate 1992). Cuando la biomasa microbiana descompone estos residuos vegetales se libera CO_2 a la atmósfera, donde puede ser reciclado por las plantas (Coleman et al. 1989).

Los microorganismos del suelo representan del 3 al 5 % del C total del suelo y son componentes fundamentales del hábitat terrestre, ya que tienen un papel clave en el funcionamiento del ecosistema (Ritz et al. 1994). Su participación es vital en la continuidad de ciclo del C en la Tierra porque constituyen el sistema descomponedor (Wardle 1998). Los microorganismos del suelo incorporan a su biomasa residuos senescentes de plantas y animales y los digieren (Maier et al. 2000). Finalmente, la descomposición de la materia

orgánica provoca la liberación de CO₂, H₂O y nutrientes, así como la producción microbiana de compuestos orgánicos altamente resistentes conocidos como humus (Tate 1992).

No todos los compuestos orgánicos tienen la misma tasa de descomposición. La dinámica del C en el suelo es mejor conceptualizada en dos partes: por un lado, los procesos que conducen a la descomposición rápida de la mayor parte del mantillo depositado en la superficie del suelo, y por otro los procesos que llevan a una menor producción, acumulación y descomposición del humus presente en el suelo (Couteaux et al. 1995). El humus es el reservorio terrestre de materia orgánica más importante, ya que incluso excede la cantidad de C contenida en la biomasa vegetal (Stevenson y Cole 1999). Los compuestos húmicos se acumulan en las partes más profundas del suelo y representan hasta un 80 % de la MOS (Schlesinger 1997). Estudios de cronosecuencias muestran que el humus se acumula a una tasa de 1 a 12 g C m⁻² año⁻¹ durante el desarrollo del suelo, con sus tasas más altas en condiciones húmedas y frías (Schlesinger 1997). Globalmente, la producción neta de sustancias húmicas es de 0.4 x 10¹⁵ g año⁻¹ (Brady 1990). El humus, es una mezcla compleja de compuestos orgánicos coloidales que resultan de la descomposición de residuos vegetales, o de la condensación de compuestos orgánicos solubles liberados de la descomposición de azúcares, aminoácidos, polifenoles y ligninas (Stevenson 1994). Debido a que las sustancias húmicas se forman de la síntesis secundaria de compuestos orgánicos tienen propiedades diferentes a los biopolímeros de los organismos vivos (Stevenson y Cole 1999).

La estructura del humus es poco conocida, pero contiene numerosos anillos aromáticos con grupos fenólicos y de ácidos aromáticos (Stevenson 1997). Algunos modelos han propuesto la estructura completa del humus (Stevenson 1994), pero muchos científicos creen que una gran proporción del humus es amorfo, sin peso molecular consistente

o unidades estructurales repetidas. Las fracciones más recalcitrantes del humus contienen grupos polimetileno ($C = C = C$) (Schlesinger 1997). La caracterización química tradicional del humus se ha basado en la estabilidad de los ácidos húmicos y fúlvicos en soluciones alcalinas y ácidas respectivamente. Entre las causas por las que las sustancias húmicas son tan resistentes al ataque microbiano, están su complejidad química (anillos aromáticos y una gran variedad de residuos vegetales humificados) (Tate 1992) y su protección física mediante asociaciones con arcillas y coloides minerales (Oades 1984, Stevenson 1994). Además, las sustancias húmicas pueden quedar atrapadas dentro de agregados, favoreciendo su resistencia a la descomposición microbiana (Coleman et al. 1989). El hecho de que las sustancias húmicas no se acumulen continuamente en el suelo y la identificación de una gran variedad de hongos y bacterias capaces de metabolizar las moléculas húmicas, sugiere que la mineralización eventual de las sustancias húmicas es posible (Tate 1992)

El humus tiene una influencia importante en las propiedades del suelo. Es la presencia de la MOS la que distingue el suelo de una masa inerte, producto del intemperismo de las rocas, y que da la vida al suelo, promoviendo condiciones favorables para el desarrollo de micro y macroorganismos, así como de C y fuente de energía para los mismos (Stevenson y Cole 1999). Además, la estructura física del suelo está en parte controlada por los niveles de MOS (Tate 1992) dado su papel en la formación de agregados (Stevenson 1994). Los componentes orgánicos afectan la agregación del suelo principalmente de tres maneras: (1) a través de compuestos orgánicos como ácidos húmicos y fúlvicos que actúan como agentes de unión en la cohesión de partículas de arcillas. Aunque las arcillas pueden unirse formando grupos y puentes por ellas mismas, en ausencia de compuestos orgánicos las arcillas son dispersadas fácilmente por la acción del agua. (2) La biomasa microbiana y los ingenieros del suelo producen compuestos orgánicos gelatinosos constituidos por polisacáridos que

funcionan como sustancias cementantes que unen partículas minerales formando agregados (Stevenson 1994, Lavelle y Spain 2003). (3) Los micelios de los hongos junto con raíces microscópicas de plantas contribuyen a la formación y estabilización de agregados. Tanto los micelios como las raíces rodean físicamente las partículas del suelo formando una red e incrementando así la asociación física de partículas (Tate 1992).

La agregación del suelo ejerce efectos indirectos sobre algunos de los aspectos de la estructura física del suelo ya que permite una mejor aireación del mismo. Esto se debe a que la presencia de agregados mantiene una condición granular y suelta, lo que favorece el abastecimiento de oxígeno y la penetración de las raíces de las plantas. Asimismo, la agregación mejora la infiltración, retención y transporte de agua en el suelo, lo que favorece la circulación de C y de nutrientes (Lal et al. 1998). Además de un papel importante en la estructura física del suelo, la agregación es un proceso que promueve el secuestro de C en el suelo al quedar el mismo protegido física y químicamente de la descomposición microbiana (Lal et al. 1998).

La acumulación de la MOS representa la producción neta del ecosistema (PNE) y alcanza aproximadamente 0.4×10^{15} g C año⁻¹; así, la PNE global no es mayor al 0.7 % de la PPN (Schlesinger 1997). Cuando los suelos son cultivados su contenido de materia orgánica disminuye de 20 a 30 % (Schlesinger 1997). Parte de la MOS se pierde por erosión, pero la mayor parte es oxidada a CO₂ y liberada a la atmósfera. Aproximadamente el 10 % de los suelos del planeta han sido cultivados, por lo que las pérdidas de materia orgánica de los suelos agrícolas han sido el componente principal de incremento de CO₂ atmosférico (Schlesinger 1997). La tasa actual de liberación de CO₂ del suelo (0.8×10^{15} g C año⁻¹) es un reflejo de la tasa a la cual los ecosistemas naturales, especialmente los tropicales están siendo transformados en terrenos agrícolas (Schlesinger 1997).

El ciclo del nitrógeno

El nitrógeno (N) es un elemento importante en los diferentes subsistemas del planeta, como son la litósfera, hidrósfera, atmósfera y biosfera, pero la cantidad de N contenida en cada uno de estos reservorios varía ampliamente (Schlesinger 1997, Stevenson y Cole 1999). La cantidad de N contenido en la atmósfera es superior (3.9×10^{21} g N) a la asociada a la MOS (95 a 140×10^{15} g N), la cual es hasta 4 veces mayor que el N de la biomasa de las plantas (3.5×10^{15} g N) (Stevenson y Cole 1999).

El ciclo del N regula numerosos procesos ecológicos y biogeoquímicos esenciales en los ecosistemas. Estos procesos incluyen la composición de especies, diversidad, crecimiento poblacional, productividad, descomposición, química atmosférica y circulación de nutrientes en ecosistemas terrestres, dulceacuícolas y marinos (Mosier et al. 2002). El ciclo biogeoquímico del N comienza con la fijación del N atmosférico, que transfiere una pequeña cantidad del N_2 inerte de la atmósfera a la biósfera (Schlesinger 1997, Stevenson y Cole 1999). Esta transferencia está balanceada por la denitrificación que regresa el N_2 a la atmósfera cerrando el ciclo global del N. El balance de estos procesos mantiene estable la concentración de N_2 en la atmósfera, con una tasa de recambio de 10^7 años. En ausencia de la denitrificación la mayoría del capital de N de la Tierra eventualmente sería secuestrado en los océanos y en los sedimentos orgánicos (Schlesinger 1997).

Las actividades humanas han alterado el ciclo global del N de diversas formas, pero el cambio fundamental es el gran incremento del N disponible biológicamente (llamado también N reactivo) (Mosier et al. 2002). Estas actividades antropogénicas han duplicado la tasa de transferencia del N, de formas no disponible biológicamente (N_2 atmosférico) a formas

disponibles como el NH_4 , NO_2 y NO_3 en la biosfera (Vitousek y Matson 1984, Vitousek et al. 1997). Las vías antropogénicas de fijación de N incluyen:

- (1) Fijación industrial de N para producción de fertilizantes (8.5×10^{10} g N año⁻¹; Vitousek y Matson 1984).
- (2) Establecimiento de cultivos de leguminosas (han incrementado el N disponible de 3 a 5×10^{10} g N año⁻¹; Galloway et al. 1995).
- (3) Quema de combustibles con oxidación del N_2 atmosférico y transferencia de N de reservorios geológicos a formas disponibles. Aproximadamente 2×10^{10} g N año⁻¹ son convertidos a óxidos de N, que reaccionan en la atmósfera y/o se depositan en los ecosistemas en forma gaseosa, sólida o en solución (Delmas et al. 1997).

En conjunto, las actividades humanas promueven la fijación de 1.5×10^{11} g N año⁻¹ en ecosistemas terrestres, equivalente a la fijación biológica por procesos biológicos (no antropogénicos) (Mosier et al. 2002). Además, la deforestación y la quema de la biomasa contribuyen substancialmente a la movilidad de N en la biosfera. Esto conduce a la reducción a largo plazo del almacenamiento de N en la MOS y en la vegetación, así como al incremento del flujo de N en la atmósfera y en el agua (Mosier et al. 2002).

Fijación de N

La mayor parte del N existente en la atmósfera terrestre no está disponible para la mayoría de los organismos. Esto se debe a la fuerza del triple enlace que une los dos átomos de N en el N_2 , lo que hace que esta molécula sea prácticamente inerte. El N disponible para la biota derivó originalmente de la fijación de N (Schlesinger 1997). Muchas bacterias y algas

verde-azules poseen la enzima nitrogenasa, lo cual les permite fijar N mediante la reducción del N atmosférico (N_2) en amonio (NH_4) (Schlesinger 1997).

Algunos de los microorganismos que fijan el N son de vida libre (más de 100 especies de bacterias son asimbióticas) (Maier et al. 2000), pero otros como *Rhizobium* y *Frankia* forman asociaciones simbióticas con las raíces de las plantas superiores (Schlesinger 1997). La fijación de N es especialmente conocida en las plantas leguminosas que desarrollaron una estrategia evolutiva al establecer la relación simbiótica para maximizar la fijación de N (Maier et al. 2000). La energía requerida para la fijación de N fue probablemente la fuerza evolutiva para la asociación de estas plantas con las bacterias, ya que el triple enlace que une los dos átomos de N es sumamente estable y casi inerte, por lo que su rompimiento demanda una gran cantidad de energía. La relación simbiótica entre las plantas leguminosas y las bacterias fijadoras de N cubre los requerimientos energéticos de la reacción (Lehninger et al. 1993). Globalmente, la fijación terrestre de N (140×10^{12} g N año⁻¹) es mayor que la fijación de N en los océanos (10 a 15×10^{12} g N año⁻¹). La reducción del N_2 a NH_3 tiene un costo metabólico alto, que requiere la respiración del C orgánico (Schlesinger 1997). Gustschick et al. (1981) sugieren que la fijación simbiótica en las plantas superiores no es menos eficiente que la toma de nitratos (NO_3) para las plantas. Globalmente, las plantas asignan solamente el 2.5 % de la PPN en la fijación de N (Schlesinger 1997). Las bacterias simbióticas y las algas verde-azules están ampliamente distribuidas en los ecosistemas terrestres, por lo que la fijación de N que realizan puede representar una fuente importante de N en los ecosistemas terrestres (Schlesinger 1997). La magnitud de la fijación de N en los ecosistemas terrestres varía ampliamente dependiendo de la presencia de las especies que presentan asociaciones simbióticas. Las tasas de fijación de N más altas son registradas en las especies que invaden algún sitio después de una perturbación, donde los niveles de luz son altos lo cual permite

maximizar la fotosíntesis (Vitousek y Howard 1991). En la mayoría de los casos la importancia de las plantas con fijación simbiótica de N disminuye con la recuperación de la vegetación original, y su presencia en comunidades no perturbadas frecuentemente es limitada (Vitousek y Howard 1991).

El producto final de la fijación de N es el amonio (NH_4), el que puede ser utilizado por las células microbianas para formar proteínas, componentes de paredes celulares, así como purinas y pirimidinas para formar ácidos nucleicos. Este proceso se conoce como asimilación del NH_4 o inmovilización, es decir, la transformación del N de su forma inorgánica o mineral a su forma orgánica, como aminoácidos; sin embargo el N también puede ser inmovilizado por la incorporación de NO_3 a la materia orgánica (Maier et al. 2000). El proceso que revierte la inmovilización es la amonificación o mineralización del NH_4 . Durante este proceso el NH_4 es liberado de las células microbianas muertas y en descomposición, es decir, que componentes microbianos como proteínas aminoazúcares y ácidos nucleicos se degradan a su forma mineral (Paul y Clark 1989). El hecho de que la mineralización o inmovilización microbiana predomine en el ambiente del suelo depende en gran parte de que el N sea o no un nutriente limitante. Si el N es limitante en el ecosistema, entonces la inmovilización se convertirá en el proceso dominante. Sin embargo, en ambientes donde el N no es limitante para el desarrollo de la biomasa del suelo predomina la mineralización (Maier et al. 2000). El NH_4 liberado como resultado de la mineralización puede tener tres destinos principales: (1) puede ser tomado por las plantas y microorganismos y ser incorporado en su biomasa, (2) unirse a la MOS como coloides o humus, o, (3) puede ser utilizado por los microorganismos quimioautotróficos en un proceso conocido como nitrificación (Maier et al. 2000).

Transformación del nitrógeno en el suelo

La nitrificación es el proceso de oxidación enzimática del amonio a nitratos (NO_3) mediada por microorganismos del suelo (Brady 1990). La nitrificación se lleva a cabo en dos pasos. Primero, se producen iones de nitritos (NO_2) seguido de su oxidación casi inmediata a NO_3 (Brady 1990). Las bacterias que llevan a cabo estos procesos se clasifican en dos grupos dependiendo de su capacidad para oxidar el NH_4 a NO_2 (como *Nitrosomonas*) o de oxidar los NO_2 a NO_3 (como *Nitrobacter*). En la mayoría de los hábitats ambos tipos de bacterias coexisten y los NO_2 raramente se acumulan en la naturaleza. Esto es favorable, ya que los iones de NO_2 son tóxicos para las plantas superiores y mamíferos (Brady 1990). El óxido nítrico (NO) y el óxido nitroso (N_2O) se generan como productos microbianos de la nitrificación, siendo más abundante el NO generalmente (Williams et al. 1992). Anualmente, del 1 al 3 % del N se volatiliza como NO mediante el proceso de nitrificación (flujo global de NO en los suelos naturales es de 10 a 12×10^{12} g N año⁻¹). El flujo de NO llega a ser alto en condiciones en que se estimule la nitrificación, incluyendo la fertilización con NH_4 (Schlesinger 1997).

Las bacterias nitrificadoras son muy sensibles a cambios en su ambiente y algunas de las condiciones del suelo que pueden afectarlas son (Paul y Clark 1989):

- (1) El nivel de NH_4 , ya que la nitrificación únicamente tiene lugar si existe una fuente de NH_4 para ser oxidado.
- (2) El grado de acidez del suelo, ya que existe una correlación significativa entre la producción de NO_3 y el pH, siendo el ideal para la nitrificación entre 6.6 y 8. La tasa de nitrificación en suelos agrícolas disminuye marcadamente debajo de un pH de 6, mientras que pH altos inhiben la transformación de NO_2 a NO_3 .

(3) La aireación del suelo, ya que el O_2 es un requerimiento obligatorio para las especies de bacterias que realizan la nitrificación. La difusión del O_2 en el suelo está controlada por su contenido de humedad y estructura.

(4) La humedad del suelo, pues afecta la aireación del mismo, por lo tanto, el nivel de agua ejerce una gran influencia sobre la producción de NO_3 . En suelos inundados se limita la difusión de O_2 , por lo que se inhibe la nitrificación. Por otro lado, la proliferación de bacterias se retarda si hay insuficiencia de agua.

(5) La temperatura del suelo afecta marcadamente la nitrificación, ya que el proceso es lento debajo de los $5^\circ C$ e inhibido a temperaturas mayores de los $40^\circ C$. El rango óptimo de temperatura para la nitrificación es de 30 a $35^\circ C$.

(6) La descomposición de la MOS, porque requiere N-inorgánico y O_2 por lo que disminuye el abasto de NH_4 y O_2 disponible para las bacterias nitrificadoras.

Son varios los posibles destinos del NO_3 en el ambiente. Debido a que el NO_3 es un anión, es muy móvil en el suelo, en el que predominan las cargas negativas. Por lo tanto, los NO_3 se mueven fácilmente con el agua, lo que podría resultar en su lixiviación (Maier et al. 2000). También pueden ser transportados a un sitio de escurrimiento, o acumularse en el suelo, como ocurre generalmente en los cultivos. Los NO_3 también pueden ser tomados por los microorganismos del suelo y plantas para ser utilizados en la síntesis de aminoácidos, a lo que se llama reducción asimilable de NO_3 (Paul y Clark 1989). En ausencia de O_2 los NO_3 pueden ser utilizados por microorganismos como un aceptor de electrones y reducirlo a NH_4 ; a esto se le llama reducción no asimilable de NO_3 , ya que aunque están siendo reducidos no son incorporados a la biomasa microbiana. Finalmente, las poblaciones microbianas pueden

utilizar los NO_3 para la obtención de energía en un proceso llamado denitrificación. Este proceso se refiere a la reducción microbiana de los NO_3 , durante la que se producen varias formas gaseosas inorgánicas, como N_2 y NO_2 (Maier et al 2000).

La denitrificación es un proceso biogeoquímico importante porque es el mecanismo primario de retorno del N_2 (originalmente derivado de la fijación biológica) a la atmósfera (Stevenson y Cole 1999). Más de 33 géneros de bacterias tienen la capacidad de realizar la denitrificación (Stevenson y Cole 1999). Los principales microorganismos involucrados son heterotróficos y pertenecen a los géneros *Alcaligenes*, *Agrobacterium*, *Bacillus* y *Pseudomonas*. Muchas bacterias quimioautótrofas (p.e. spp de *Thiobacillus*) también son capaces de utilizar los NO_3 y producir gases de N (Stevenson y Cole 1999). La secuencia probable de denitrificación y reducción del átomo de N es :



Los estimados globales de denitrificación son de 13 a 233×10^{12} g N año⁻¹ en los ecosistemas terrestres y de 110×10^{12} g N año⁻¹ en los ecosistemas marinos (Schlesinger 1997). La mayor parte de la pérdida ocurre como N_2 pero también se pierde una pequeña fracción como NO_2 durante la nitrificación y denitrificación, lo que contribuye significativamente a las emisiones globales de este gas (Schlesinger 1997).

Hay numerosos factores que afectan las tasa de nitrificación en los ecosistemas terrestres, como son los siguientes (Stevenson y Cole 1999):

- (1) Circulación pobre de agua. La humedad es un factor importante por su efecto en aireación del suelo. Conforme la humedad del suelo aumenta, el transporte de CO_2 disminuye, lo que resulta en el establecimiento de condiciones anaeróbicas. La

denitrificación es prácticamente nula en niveles de humedad menores al 75 % de la capacidad de retención de agua del suelo.

- (2) Temperatura. La denitrificación aumenta a temperaturas superiores de 25° C, disminuye a temperaturas menores de 25° C y es prácticamente nula a los 2° C.
- (3) pH. Las bacterias denitrificadoras son sensibles a pH bajos, por lo que los suelos ácidos tienen poblaciones bajas de bacterias denitrificadoras.
- (4) MOS. Uno de los requerimientos más importantes para que se lleve a cabo la denitrificación es la disponibilidad de materia orgánica lábil (de fácil degradación), ya que se ha encontrado una correlación positiva con la concentración de C orgánico total y la tasa de denitrificación.

Los bosques tropicales secos

Los bosques tropicales secos (BTS) se encuentran localizados en regiones tropicales donde existen varios meses de sequía severa (Mooney et al. 1995). Este tipo de bosques ocurren en áreas libres de hielo, donde el promedio de la biotemperatura anual (cálculo que reduce las temperaturas extremas) es mayor a los 17° C y el promedio anual de precipitación varía de 250 a 2000 mm (Holdrige 1967). Estos límites climáticos abarcan una gran cantidad de ecosistemas, desde bosques tropicales caducifolios húmedos hasta sabanas (Singh 1989). Revisiones de la distribución y estructura de los BTS en la parte norte de Latinoamérica, África y Tailandia dejan claro que la única característica climática que unifica a los BTS del mundo es la estacionalidad fuerte de las lluvias (Mooney et al. 1995). La manera en que se presentan las lluvias es la característica más distintiva de estos bosques, ya que en el transcurso del año se presentan dos estaciones marcadamente contrastantes: la estación de

lluvias y la estación seca (Rzedowsky 1978). La duración y frecuencia de los períodos secos dependen de la posición latitudinal en la que se encuentran los bosques. Los que presentan períodos más cortos y menos severos de sequía se localizan cerca del ecuador, mientras que los que se encuentran en áreas cercanas a los límites latitudinales de los trópicos presentan estaciones secas de hasta 8 meses (Murphy y Lugo 1986a). Aunque los períodos de sequía también pueden ser afectados por otros factores como la intensidad de la lluvia, nubosidad, continentalidad y elevación (Mooney et al. 1995).

No todos los BTS son caducifolios, ni todos los bosques caducifolios son BTS (Murphy y Lugo 1986a). Muchos BTS neotropicales se caracterizan por la dominancia de formas de vida caducifolias (más del 40 % de las especies leñosas), pero las especies siempre verdes pueden constituir una fracción importante de la comunidad. Los análisis de biomasa aérea de estos bosques muestran la importancia de las lianas y plantas suculentas como los cactus arborescentes. Epífitas como bromelias y orquídeas son particularmente abundantes (Medina 1995). Generalmente, los BTS son de altura menor y menos complejos florística y estructuralmente que los bosques tropicales húmedos y lluviosos. En promedio, los BTS tienen la mitad de especies de árboles que los bosques tropicales húmedos, aunque van incrementando con el gradiente de humedad. Los valores más bajos se encuentran en las áreas más secas (Murphy y Lugo 1986a).

Estudios de las características estructurales y funcionales de los BTS sugieren que la fitomasa aérea varía de 28 a 268 Mg ha⁻¹ (Martínez-Yrizar 1995). La producción anual de hojarasca varía ampliamente (de 12.6 Mg ha⁻¹ año⁻¹ a solo 1.5 Mg ha⁻¹ año⁻¹) (Martínez-Yrizar, 1995). La autora indica también que la producción de hojarasca en los BTS está fuertemente limitada por la disponibilidad de agua. La estacionalidad de la hojarasca es una

característica común en los BTS por los cambios en las lluvias, presentándose las tasas máximas de producción de hojarasca cuando la precipitación es mínima (Martínez-Yrizar y Sarukhán 1990). Los estimados de producción primaria neta son de 4.8×10^{15} g año⁻¹, PPN menor que la correspondiente a los bosques tropicales húmedos (8.3×10^{15} g año⁻¹) (Schlesinger 1997). En general, la producción primaria neta se correlaciona con la precipitación anual y con la duración del período de lluvia (Murphy y Lugo 1986a), por lo que los BTS son de menor biomasa (50×10^{15} g) que su contraparte lluviosa (156×10^{15} g). Esto sucede porque la producción de materia orgánica está limitada por la corta duración del período de crecimiento (la estación de lluvias) (Mooney et al. 1995). Debido a este corto período de crecimiento, el crecimiento diamétrico anual de los árboles es generalmente menor de 2 mm (Murphy y Lugo 1986b, Campo y Vázquez-Yanes 2003).

La producción de raíces finas está pobremente documentada a pesar de su significado ecológico (Kummerow et al. 1990). Se ha reportado que la biomasa subterránea total es de 30.9 Mg ha^{-1} , de la cual 22.7 Mg ha^{-1} (73 % de la biomasa total subterránea) son raíces gruesas y 8.2 Mg ha^{-1} (27 % de la biomasa total subterránea) son raíces finas (Castellanos et al. 1991). El 62% de la biomasa de raíces finas se localiza de los 0- 20 cm de suelo (Castellanos et al. 1991) y están fuertemente concentradas en los primeros 10 cm de suelo (Kummerow et al. 1990). Los primeros 2 cm de profundidad del suelo representan la frontera entre el mantillo y el suelo mineral y es una zona importante del suelo por su concentración de C lábil proveniente del mantillo (Kummerow et al. 1990).

Dinámica de nutrientes en los BTS

La producción primaria de los BTS está controlada por la cantidad y distribución de la precipitación anual (Martínez-Irizar 1995). Debido a que el agua tiene un papel dominante en la regulación de la estructura y dinámica de los BTS, se ha puesto poca atención al papel de los nutrientes del suelo (Murphy y Lugo 1986a). Si se supone que la disponibilidad de agua es lo que limita la producción primaria en estos bosques, se podría concluir entonces que su limitación por nutrientes no es importante (Jaramillo y Sanford 1995). Sin embargo, la limitación múltiple de recursos en el crecimiento de las plantas es frecuente en comunidades naturales (Chapin et al. 1987); por lo que es necesario verificar la suposición de que los BTS no están limitados por nutrientes (Jaramillo y Sanford 1995).

Existen fuertes evidencias de que algunos bosques tropicales están limitados por la disponibilidad de fósforo (P) (Vitousek 1984). Lugo y Murphy (1986) reportan en un estudio sobre la circulación de N, P y K para un BTS de Puerto Rico un uso eficiente del P. El 65 % de los requerimientos de P se obtuvieron de la retraslocación y la existencia de una alta relación N:P sugiere la limitación de la producción primaria neta por P. La eficiencia del uso de este elemento es de las más altas de los nutrientes que han sido estudiados en los BTS, lo que sugiere su papel clave para la producción en estos ecosistemas (Jaramillo y Sanford 1995). Recientemente, el papel de la limitación de nutrientes en el crecimiento de las plantas ha sido explorado en los BTS de Yucatán. En un estudio de BTS secundarios en México, Ceccon et al. (2003) reportan respuestas positivas a la fertilización con P en las plántulas de las especies dominantes de las etapas avanzadas de la sucesión. También, hay fuertes relaciones entre el contenido de P en el suelo y el tamaño de los árboles adultos, lo cual sugiere que este nutriente podría ser un factor limitante en el desarrollo de la vegetación (Ceccon et al. 2002). En la

misma dirección, Huante et al. (1995) reportaron evidencias de las respuestas de plántulas al suministro de P en BTS de Jalisco. Los autores identificaron dos grupos de plántulas con características ecológicas diferenciales. Por un lado, las especies de plántulas del bosque referencia mostraron mayor tolerancia a la baja disponibilidad de P, de otros nutrientes y de luz, pero crecían lentamente a pesar del suministro de nutrientes. En contraste, las especies de plántulas del bosque en etapas tempranas de regeneración presentaron requerimientos más altos de P y de luz para alcanzar su crecimiento máximo, además de que el crecimiento se redujo fuertemente con un bajo suministro de nutrientes. Además del P, Campo y Vázquez-Yanes (2003) reportan que en etapas tempranas de la regeneración el N puede ser limitante también para la PPN de los BTS. Los autores reportaron incrementos en el crecimiento de los árboles y en la producción de hojarasca después de la adición de N más P en bosques secundarios en etapas tempranas y avanzadas de la regeneración.

Las fases de mineralización e inmovilización en el suelo determinan el movimiento de nutrientes en los BTS. Ellingson et al. (2000) reportan para un BTS de Jalisco valores de las tasas potenciales de mineralización y de nitrificación de $2 \mu\text{g N g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ y de $4 \mu\text{g N g}^{-1} \text{ día}^{-1}$, respectivamente. Singh et al. (1989) reportan que la nitrificación aumenta durante la estación de lluvias; mientras que García-Méndez et al. (1991) demuestran que la mineralización de N se dispara al inicio de la estación de lluvias. Mediciones de la concentración de NH_4 , NO_3 (García-Méndez et al. 1991), y de PO_3^- (Singh et al. 1989) indican que los mismos se incrementan durante la estación seca, debido probablemente a una disminución en la demanda de nutrientes por parte de las plantas, así como a un incremento en el abastecimiento de nutrientes debido a la muerte de la biomasa microbiana (Singh et al. 1989, Srivastava 1992b y Campo et al. 1998).

La biomasa microbiana en los BTS

La biomasa microbiana es crucial para la circulación de nutrientes, ya que actúa tanto como sumidero como fuente de nutrientes para las plantas (Singh et al. 1989). Un claro ejemplo del doble papel de los microorganismos en el suelo lo constituye su actividad en los BTS. La estacionalidad de las lluvias tiene un efecto significativo sobre la actividad microbiana y los nutrientes del suelo de los BTS (Eaton 2001). Durante la estación seca se produce la acumulación de fracciones lábiles de nutrientes (Campo et al. 1998). Se ha sugerido que la acumulación de nutrientes ocurre debido a la ausencia de lixiviación (Lodge et al. 1994). Además, durante la estación seca la demanda de nutrientes por parte de las plantas se reduce sustancialmente (Singh et al. 1989) debido a la mortalidad de la mayoría de las raíces finas (Kummerow et al. 1990).

Los microorganismos del suelo son menos sensibles que las plantas a la disminución de la humedad del suelo, por lo que es posible que la biomasa microbiana tenga acceso a fuentes de agua no disponibles para las plantas. Debido a esto, la actividad microbiana continua durante la estación seca, cuando el crecimiento y demanda de nutrientes por parte de las plantas es mínima (Singh et al. 1989). Entonces, los residuos de las plantas continúan en descomposición, aún durante la estación seca, pero los productos de ésta son inmovilizados en la biomasa microbiana (Singh et al. 1989, Raghubanshi 1991, Srivastava 1992b). Como consecuencia los nutrientes se acumulan y conservan en una forma biológicamente activa, actuando la biomasa microbiana como sumidero de nutrientes (Singh et al. 1989). Singh et al. (1989) y Srivastava (1992a) sugieren a la competencia como otro factor importante en la actividad microbiana de los BTS; durante la estación seca la competencia por los nutrientes entre la biomasa microbiana y las plantas es baja a causa de la disminución de la humedad del

suelo. La acumulación de nutrientes podría provocar que durante la estación seca el C, N y P microbiano sean mayores que durante la estación de lluvias (Singh et al. 1989, Srivastava 1992a, Campo et al. 1998).

Con el inicio de la estación de lluvias, el humedecimiento del suelo genera un pulso de mineralización de nutrientes (Campo et al. 1998) y podría generar otro de materia orgánica debido a la lisis de células microbianas (Lodge et al. 1994). Este pulso puede representar una fuente importante de nutrientes para sostener el inicio del período de crecimiento de las plantas. Este crecimiento durante el período de lluvias genera una demanda elevada de nutrientes, lo que se ve reflejado en el almacén disponible en el suelo (Singh et al. 1989). Campo et al. (1998) y Jaramillo y Sanford (1995) sugieren que la mineralización de la biomasa microbiana representa una vía importante en la circulación de nutrientes en los BTS a través de toda la estación de crecimiento basándose en que el secado del suelo y la consecuente muerte de células microbianas incrementan la disponibilidad de nutrientes en el suelo (Sparling y Ross 1988). La supervivencia de la biomasa microbiana no depende únicamente de la intensidad del estrés hídrico, sino también del tipo de suelo y de la rapidez con que se seca el suelo (Stolp 1998). El repentino rehumedecimiento del suelo seco libera más C microbiano y nutrientes que el secado del suelo, porque los cambios en el potencial del agua ocurren con mayor rapidez, provocando la plasmólisis de las poblaciones microbianas (Kieft et al. 1987). El frecuente secado y humedecimiento del suelo podría provocar ciclos de mineralización-inmovilización que afectarían significativamente el movimiento de nutrientes a través del suelo, microorganismos y plantas. Al ser la lluvia estacional en los BTS, provoca un fuerte pulso de agua al inicio de la estación húmeda. Durante el período de crecimiento, la lluvia no es continua (Bullock 1986), lo que produce variaciones en la humedad del suelo. Por

lo tanto, los ciclos de mineralización-inmovilización probablemente ocurren durante todo el período de crecimiento pero con intensidad menor (García-Méndez et al. 1991).

Todo esto sugiere que la duración y severidad de la estación seca tiene un papel crítico en la circulación de nutrientes en los ecosistemas tropicales estacionales (Campo et al. 1998, Campo et al. 2000, 2001). Además, cuando uno o más elementos minerales son limitantes para el crecimiento de las plantas y microorganismos, los pulsos de mineralización de nutrientes podrían ser particularmente importantes para el funcionamiento del ecosistema (Lodge et al. 1994). También el papel de la biomasa microbiana en la regulación de la fertilidad es de importancia en estos ecosistemas, debido a que la inmovilización de N y P orgánico puede ser el mecanismo principal de conservación de nutrientes durante la estación seca. Al inicio de la estación de lluvias, la biomasa microbiana se convierte en la fuente principal de nutrientes que las plantas utilizan para crecer (Singh et al. 1989).

La problemática de los BTS

A pesar de que los BTS representan la mayor parte de los bosques tropicales del mundo (42 %), es un ecosistema menos estudiado y entendido que la mayoría los bosques localizados en las regiones húmedas y lluviosas (Brown y Lugo 1982, Murphy y Lugo 1986a, Mooney et al. 1995). Además, los BTS están considerados entre los ecosistemas tropicales más amenazados, ya que están sujetos constantemente a perturbaciones severas (Murphy y Lugo 1986a). De hecho, nunca sabremos el potencial original de los BTS debido a que muchas sabanas, matorrales o bosques secundarios probablemente se desarrollaron a partir de BTS perturbados (Murphy y Lugo 1986a) (p. e. se piensa que en la India la mayoría de los pastizales se desarrollaron en tierras que eran ocupadas por BTS, Singh 1989).

Murphy y Lugo (1986a) explican que hay razones por las que la gente habita preferencialmente los BTS más que los bosques lluviosos. Muchas de estas razones son biológicas o ecológicas. Por ejemplo, si se comparan los BTS con los bosques siempre verdes los primeros son generalmente de menor estatura, y por lo tanto son más fáciles de talar para establecer cultivos o áreas destinadas al pastoreo. Además, el clima de los BTS es más adecuado para la crianza de ganado. Por otro lado, el suelo de estos bosques son más fértiles debido a que hay menos lixiviación y las hierbas así como la vegetación sucesional tienden a ser menos agresivas en el clima de los BTS. También el impacto de las enfermedades en los humanos es menor en los ambientes secos.

En México, Cairns et al. (2000) estiman una tasa anual de deforestación mayor a los 559 km² equivalente al 1.9 % del área de bosques tropicales. Esta pérdida de bosques primarios, secundarios y fragmentados, así como el incremento de las zonas agrícolas en la región tropical de México, han producido una gran disminución de biomasa (5.61×10^{18} g) y han contribuido con el 36 % de las emisiones totales de CO₂ a la atmósfera. Una porción considerable de los bosques abiertos de México es el resultado de la transformación y perturbación de los BTS (Masera et al. 1997).

En México, el BTS es la principal vegetación de la región, cubriendo aproximadamente el 14 % del área tropical (Trejo y Dirzo 2000). Las actividades agrícolas y el incremento de la población han producido una presión considerable sobre sus comunidades de plantas, causando no solo la reducción de su cobertura sino también el deterioro de los bosques remanentes (Trejo y Dirzo 2000) y únicamente el 27 % de la cobertura original de los BTS de México son bosques conservados. En contraste con los bosques siempre verdes los BTS han recibido menos atención por parte de la comunidad científica y de quienes diseñan los planes

de manejo. Ejemplo de esto es que en las áreas protegidas los BTS están pobremente representados, a pesar de que la deforestación en términos absolutos es la más alta en este tipo de bosques (Masera et al. 1997) (únicamente el 2 % de las áreas protegidas son BTS; Ordóñez y Flores-Villela 1995).

En el estado de Morelos se estima una tasa anual de deforestación del 1.4 % (Trejo y Dirzo 2000). Cerca del 60 % de la vegetación original se ha perdido, y únicamente el 19 % de la cobertura original se encuentra en estado conservado. Las áreas cubiertas originalmente por bosques estacionales en Morelos han sido utilizadas para el establecimiento de zonas agrícolas o de pastoreo, así como para asentamientos humanos. Suponiendo que la tasa de deforestación permanezca constante, Trejo y Dirzo (2000) estiman que para el año 2080, el BTS cubrirá únicamente el 10 % de su área original. Esta situación es particularmente preocupante si se considera que el estado de Morelos, a pesar de ser uno de los estados más pequeños del país, ocupa el décimo tercer lugar en términos de diversidad total de especies de plantas (Flores-Villela y Geréz 1988) y su flora se caracteriza por un alto nivel de endemismo (Rzedowsky 1991).

Efecto del cambio del uso sobre el C, N y P de los BTS

La transformación de los BTS en cultivos y pastizales involucra talar y quemar la vegetación del sitio, manejo que se define como roza-tumba-quema. Los árboles son talados al inicio de la estación seca, y antes de la quema, los desechos leñosos son removidos. Al final de este período, las áreas taladas son quemadas y posteriormente se establecen cultivos cuando comienza el período de lluvias. Estas áreas son cultivadas de 2 a 7 años, siendo abandonadas después para comenzar el mismo proceso, pero en otra área del bosque (Kauffman et al. 1993). Este patrón de conversión ocasiona la destrucción casi total de la estructura y composición del

bosque alterando el funcionamiento del ecosistema (Maass 1995). Los cambios que más afectan a los bosques ocurren durante la quema, la cual destruye la mayor parte de la biomasa aérea (Cerri et al. 1991) y libera muchos de los nutrientes almacenados en los tejidos de las plantas (Allen 1985). Kauffman et al. 1993 reportan pérdidas significativas de C, N y P como consecuencia de las quemadas en BTS de Brasil (un consumo de hasta el 95 % de la biomasa aérea total). Reportan también, que el capital aéreo de C era de 58 Mg ha⁻¹ previo a la quema; (6 Mg C ha⁻¹ fueron extraídos antes de la quema) y el fuego volatilizó de 24 a 32 Mg ha⁻¹ y, 1 Mg ha⁻¹ adicional fueron perdidos inmediatamente por erosión eólica. Recientemente, Kauffman et al. (2003) reportaron para un BTS de México, que el consumo de biomasa después de la quema fue de 74 a 108 Mg ha⁻¹. Con una disminución de 87 a 94 % en la biomasa aérea total asociada con la transformación de la tierra, se podría esperar disminuciones similares no solo en el capital del C aéreo, sino también en el de nutrientes (Kauffman et al. 2003). Los nutrientes están más concentrados en tejidos vegetales como son hojas y ramas pequeñas, y aunque estos tejidos constituyen una pequeña porción de la biomasa aérea total, contienen una gran proporción del capital aéreo de nutrientes. Son precisamente estos tejidos los que se secan y queman con mayor facilidad (Kauffman et al. 1993). Durante la quema, el N contenido en la biomasa aérea se volatiliza (Maass 1995), perdiéndose hasta el 96 % del capital aéreo total de N (Kauffman et al 1993) y el 56 % del capital del P. Kauffman et al. (1993) reportan el 84 % del P residual aéreo fue localizado en la ceniza. Después de la quema, el 57 % de la ceniza había desaparecido, principalmente por erosión eólica. Representando una pérdida adicional de 17 kg ha⁻¹ o 48 % del capital aéreo del P. Además de la pérdida de nutrientes contenidos en la biomasa aérea, durante la transformación de los bosques se produce la liberación de nutrientes provenientes del suelo, la cual puede igualar o exceder en cantidad a los nutrientes presentes en la biomasa aérea (Giardina et al 2000b). El

N contenido en el suelo es muy sensible a las transformaciones biológicas, y es susceptible a perderse por lixiviación, volatilización, oxidación y denitrificación (Maass 1995, Matson et al. 1997). Por esto, las quemas ejercen un gran impacto en el contenido de N en el suelo (Giardina et al. 2000a). Después de la quema de un BTS en México, se perdieron 68 kg N ha^{-1} , mientras que el N mineral incrementó de 56 a 138 kg ha^{-1} (Giardina et al. 2000a). La pérdida de N total y el incremento de N mineral, sugieren que aproximadamente 150 kg ha^{-1} de N no disponible para las plantas fue transformado por el calor, del cual 82 kg ha^{-1} suministraron el incremento de N mineral y 68 kg ha^{-1} se perdieron del suelo. Además del N liberado por el calentamiento del suelo, también se pierde N de la ceniza proveniente de la vegetación consumida por el fuego. Giardina et al. (2000a) reportan que inmediatamente después de la quema la ceniza contenía 27 kg N ha^{-1} , pero 28 días después, el 74 % del N presente en la ceniza se perdieron por erosión eólica e hídrica.

La quema, favorece también la volatilización de la fracción ligera de la MOS, ya que durante este proceso se libera más CO_2 en los primeros 2 cm de profundidad del suelo (García-Oliva et al. 1999). Esto se debe a que esta parte del suelo puede alcanzar temperaturas superiores a 700°C dependiendo de la intensidad de fuego (Kennard y Gholz 2001). Aunque la quema del bosque produce la pérdida de la mayoría de la biomasa aérea, parece no haber una tendencia clara acerca del efecto de la quema sobre el C orgánico del suelo. Hay autores que reportan pocas diferencias en la concentración de nutrientes del suelo después del fuego, ocurriendo cambios muy ligeros en el contenido de C orgánico del suelo (Cerri et al. 1991, Kauffman et al. 1993). Por otro lado, se han reportado concentraciones menores de C orgánico en el suelo posterior a la quema (García-Oliva et al. 1994). Sin embargo, Kennard y Gholz

(2001) reportan que los cambios en la MOS como consecuencia de la quema dependen de la intensidad del fuego. Es decir, que el fuego de alta intensidad disminuye el contenido de materia orgánica de la superficie del suelo.

La liberación instantánea de C durante la quema es seguida del establecimiento de un nuevo equilibrio a mediano o largo plazo. Los estudios de lo que ocurre en este período (mayor a un año) reportan resultados contradictorios acerca del aumento o disminución del C del suelo cuando los bosques tropicales son transformados. Podría esperarse que la conversión de bosques en pastizales o cultivos disminuyera los niveles de C en el suelo, ya que cuando esto ocurre, la temperatura del suelo aumenta. Además, se reduce la capacidad de retención de agua del suelo y se limita el ingreso de C de las raíces. Estos factores, combinados con las altas tasas de descomposición del C del suelo, particularmente cerca de la superficie pueden resultar en la disminución de C en el suelo. El cambio de un sistema de gran biomasa a uno con baja biomasa como es el de bosques a pastizal, el pisoteo continuo del ganado y la exposición directa del suelo al viento y lluvia pueden causar efectos locales (como efectos indirectos sobre algunos aspectos de la estructura física del suelo). Estos efectos, acumulados a largo plazo, pueden transformar estas áreas en sistemas degradados, y por lo tanto, en una fuente neta de C emitido hacia la atmósfera (Fearnside y Barbosa 1998). Cerri et al. (1991), Prasad et al. (1994) y Saikh et al. (1998) reportan que la transformación de los bosques tropicales en pastizales y cultivos provoca la disminución de la MOS. Esto se debe a que se reduce el ingreso de la misma al suelo, lo que a su vez, ejerce gran influencia sobre el tamaño, actividad y composición de la biomasa microbiana. Además, la acumulación de C en los ecosistemas dominados por plantas de crecimiento rápido, como en pastizales y cultivos es menor que en ecosistemas dominados por plantas de crecimiento lento como los bosques. Las plantas de crecimiento rápido generan residuos ricos en nutrientes, por lo que tienen tasas

rápidas de descomposición, conduciendo a la disminución del almacenamiento de C en el ecosistema. En contraste, las plantas de crecimiento lento acumulan grandes cantidades de materia orgánica en el suelo con tasas lentas de descomposición, por lo que actúan como sumideros de C (Cebrián y Duarte 1995).

Lugo et al. (1986) y García-Oliva et al. (1999) reportan ganancias de C en el suelo de los pastizales. Estos últimos, reportan un contenido mayor de C en el suelo de pastizales de 3 y 7 años que en el suelo del bosque maduro. Con el uso continuo de los pastizales el contenido de materia orgánica disminuye. El incremento inicial de C orgánico se atribuye a la mezcla de raíces de plantas C_3 y C_4 en el suelo, lo que sugiere que las raíces remanentes del bosque presente previamente estaban aun presentes en el suelo del pastizal. Esto contribuye al aumento de C en el suelo.

Por otro lado, Neill y Davidson (2000) reportan en su estudio que 19 de 29 pastizales acumularon C, mientras que 10 de ellos mostraron pérdidas de C en el suelo. Los autores sugieren que la cantidad de C que tiene el bosque original, y del cual se derivó el pastizal o cultivo es un buen indicador de la ganancia o pérdida del C en el suelo. Así, los pastizales derivados de bosques con altas cantidades de C tienden a perderlo, mientras que los pastizales formados de suelos con menor cantidad de C tienden a ganarlo. Factores como la cantidad de C previamente presente en el suelo, la tasa de crecimiento de las plantas y el tipo de manejo que se de a pastizales y cultivos son importantes en la estimación del C en el suelo de un ecosistema.

La circulación de nutrientes en los bosques secundarios

Los bosques secundarios son sumideros de nutrientes (Vitousek 1984). Estos bosques

acumulan nutrientes rápidamente con el tiempo, aunque la proporción de nutrientes acumulada en la vegetación, mantillo y suelo varía para cada elemento. Las concentraciones de las formas totales de N y P del suelo exceden las existentes en la vegetación y mantillo juntas, sin importar la edad del bosque. En contraste, la cantidad de P disponible en el suelo es menor que la presente en la vegetación y en el mantillo (Brown y Lugo 1990).

Se ha propuesto (Brown y Lugo 1990b) que el papel de sumideros de nutrientes de los bosques secundarios es mayor que el de sumideros de C durante la primera década del desarrollo de estos bosques, ya que los árboles jóvenes tienden a acumular nutrientes, en contraste con los árboles viejos que tienden a reutilizarlos (Bowen y Nambiar 1984). Esto significa que una fracción significativa del almacenamiento total de nutrientes de los bosques maduros fue tomada en las etapas tempranas del desarrollo del bosque. Ya avanzada la sucesión, la concentración de nutrientes en su biomasa se diluye por el incremento en biomasa no funcional del bosque, que tiene baja concentración de nutrientes. Conforme los árboles envejecen, la eficiencia en el uso de nutrientes aumenta, al mismo tiempo que la materia orgánica se acumula, disminuyendo así la toma de nutrientes y aumentando la reutilización de los mismos. Es entonces cuando se enfatiza su papel como sumideros de C (Brown y Lugo 1990a). El uso conservativo de nutrientes varía para cada elemento, por ejemplo, Vitousek (1984) reporta que sitios con un año de abandono fueron tan eficientes en el uso de N y Ca como los bosques secundarios, pero menos eficientes en el uso del P. Esto sugiere que la vegetación pionera es menos conservativa en el uso del P, mientras que el uso eficiente del N aumenta conforme madura la vegetación (Brown y Lugo 1990). Ceccon et al. (2002, 2003) en un estudio de dos BTS secundarios en Yucatán, reportaron que los experimentos de fertilización y las características biogeoquímicas de los suelos indicaron que la regeneración de los bosques estaba limitada por la disponibilidad de nutrientes. Los resultados del estudio

mostraron respuestas positivas de las especies dominantes a la fertilización con P en bosques sucesionales jóvenes y viejos, lo que podría estar relacionado a la limitación por P en estos bosques. La dependencia de P de las plántulas en los bosques sucesionales jóvenes y tardíos indica claramente que este nutriente es un factor limitante clave durante el proceso de regeneración de los BTS secundarios de Yucatán (Ceccon et al. 2003). Sin embargo, existen evidencias de que no únicamente el P es un factor limitante durante la regeneración de los BTS, ya que Campo y Vázquez-Yanes (2003) reportan que la fertilización con N y P incrementó la PPN. Esto indica la interacción entre el N y el P durante la regeneración del bosque en Yucatán, en etapas tempranas y avanzadas de la sucesión secundaria.

JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS

La mayoría de los estudios acerca de la regulación de la fertilidad en el trópico se han realizado en regiones húmedas y lluviosas. Ante el escenario de la alta tasa de destrucción que sufren los BTS, recientemente se ha puesto mayor atención en estos ecosistemas, realizando investigaciones acerca de su fertilidad y de los efectos del cambio del uso del suelo. Si bien se ha avanzado en la comprensión de los efectos del fuego sobre los capitales de nutrientes y de C, así como sobre los cambios de la fertilidad del suelo bajo explotación agrícola o ganadera, los posibles cambios en la fertilidad del suelo durante la regeneración de la vegetación han sido menos atendidos (ver Read y Lawrence 2003) y constituyen un claro déficit en nuestro entendimiento del funcionamiento de este ecosistema en las áreas perturbadas y abandonadas. Por ello, en este estudio se planteó evaluar la dinámica del C y del N del suelo durante la sucesión secundaria en BTS, a lo largo de una cronosecuencia de 40 años, con los siguientes objetivos.

1. Determinar el efecto de la estacionalidad de las lluvias sobre (a) la biomasa microbiana y el C del suelo y (b) la dinámica del N en el suelo superficial de BTS maduros y secundarios.
2. Determinar el efecto del tiempo de regeneración de BTS sobre (a) la biomasa microbiana y el C del suelo y (b) la dinámica del N en el suelo superficial de BTS maduros y secundarios.

HIPÓTESIS

Hipótesis 1. La estacionalidad de las lluvias produce variaciones temporales en la biomasa microbiana del suelo.

Predicción: La biomasa microbiana será mayor en la estación seca y disminuirá en la estación lluviosa.

Hipótesis 2. La estacionalidad de las lluvias produce variaciones temporales en la transformación potencial de N.

Predicción: La transformación potencial de N se incrementará en la estación húmeda y disminuirá durante la estación seca.

Hipótesis 3. La sucesión secundaria produce cambios cuantitativos sobre la biomasa microbiana del suelo.

Predicción: La biomasa microbiana será mayor en el bosque maduro que en los bosques secundarios.

Hipótesis 4. La sucesión secundaria produce cambios cuantitativos sobre la transformación potencial de N.

Predicción: La transformación potencial de N será mayor en el bosque maduro que en los bosques secundarios.

SITIO DE ESTUDIO

El estudio se desarrolló en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, ubicada en la parte central del estado de Morelos, ($18^{\circ} 20'10''$ y $18^{\circ} 34'20''$; $98^{\circ} 51'20''$ y $99^{\circ} 08' 15''$) (Dorado 1997). Comprende los municipios de Tepalcingo y Tlaquiltenango. La Reserva está situada en un área ocupada por tres provincias fisiográficas: su parte oriente y una porción importante del sur que se halla dentro del Eje Neovolcánico, en la subprovincia del Sur de Puebla. La zona occidental pertenece a la Sierra Madre del Sur, subprovincia de los Lagos y Volcanes de Anáhuac, por lo que se aprecian lomeríos intrincados y mesetas con altitudes de 900 a 1400 msnm (Sánchez 2002). El clima es cálido y subhúmedo con dos estaciones contrastantes: la estación seca (de noviembre a mayo) y la estación de lluvias (de junio a octubre) (García 1988). El promedio de temperatura anual es de 24.5° C (Holdrige 1967), siendo las temperaturas más altas de 26 a 27° C durante el mes de mayo. El promedio anual de precipitación es de 1039 mm año^{-1} , y menos del 5% de la lluvia se presenta en invierno (Dorado 1997).

En la Reserva se encuentra una variedad considerable de rocas. Las estructuras más notables y abundantes son las rocas ígneas mientras que las rocas más antiguas son las sedimentarias, litológicamente clasificadas como calizas y depósitos marinos interstratificados de arenisca y lutitas. Los suelos dominantes son entisoles del suborden Orthens El tipo de vegetación que caracteriza esta región corresponde a la de los bosques tropicales caducifolios (Rzedowsky 1978), también llamados bosques tropicales secos. Las características principales del BTS reside en que la mayor parte de las especies vegetales pierden sus hojas por períodos de cinco a siete meses, en la época seca del año. Los árboles en general presentan un tamaño reducido, variando su altura normalmente de 4 a 10 m

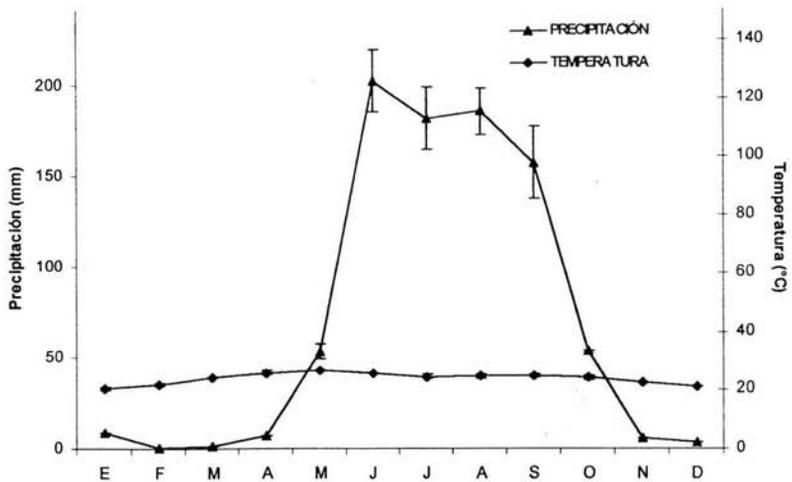


Figura 1. Precipitación y temperatura mensual en el sitio de estudio (1956-2001; INEGI, www.INEGI.gob.mx)

(CEAMISH-INE 1998). Existen varias especies que dominan el paisaje, siendo las más comunes las Fabaceas *Conzattia multiflora*, *Lysiloma acapulcensis*, *L. divaricata* y varias especies de los géneros *Bursera* (Burceraceae) y *Ceiba* (Bombaceae). En las zonas alteradas hay asociaciones de vegetación secundaria formadas principalmente por arbustos espinosos mimosoideos con especies como *Acacia farnesiana*, *A. cochliacantha*, *A. pennatula*, *A. bilimekii*, *Mimosa polyantha*, *M. benthamii*, *Pithecellobium acatlens* y *Prosopis laevigata* (CEAMISH-INE 1998).

La Sierra de Huautla fue decretada área protegida en 1993 (Dorado 1997), pero la creación de una reserva genera profundas implicaciones socioeconómicas para las comunidades rurales que dependen del acceso a los recursos naturales del área para autoconsumo. En la Sierra de Huautla 12 comunidades dependen directamente de la Reserva. La mayoría de los habitantes practica la agricultura, a pesar de que el suelo restringe severamente estas actividades por ser pedregoso y poco profundo. Además, la mayoría de los terrenos presentan pendientes pronunciadas, donde la labor manual es la única opción. La vegetación natural es explotada por las comunidades y destinada al consumo local. Ganado de tipo vacuno, así como chivos y cabras son criados por los habitantes de la región (Dorado1997).

MÉTODOS

Muestreo

Los sitios de estudio comprendieron BTS secundarios de tres edades: bosque sucesional temprano (BS10 con 10 años de abandono), bosque sucesional intermedio (BS20, con 20 años de abandono), bosque sucesional tardío (BS40, con 40 años de abandono) y BTS maduro (BM); teniendo una réplica para cada edad. El muestreo se realizó a mediados de la estación seca (marzo), inicio de lluvias (junio) y a mediados de lluvias (septiembre) del año 2002. En cada sitio se establecieron 8 parcelas (12 m x 12 m), con un espacio de amortiguamiento de 8 m entre las parcelas de cada sitio, abarcando un espacio aproximado de 1 hectárea. De cada parcela se colectaron 4 muestras del suelo superficial (0 a 5 cm de profundidad) mediante un muestreo sistemático. La profundidad seleccionada se debió a que los primeros centímetros de suelo bajo BTS concentran la mayor parte de las raíces (Castellanos et al. 1991), tienen una alta inmovilización y mineralización de nutrientes (Campo et al. 1998) y una gran proporción del capital de C orgánico del suelo (García-Oliva et al. 1999). Las 4 muestras de cada parcela se mezclaron en el laboratorio para formar una muestra compuesta por parcela. A cada muestra compuesta se le determinó la concentración total de C y de N, así como la concentración de C-microbiano, N-microbiano, y las tasas potenciales de mineralización de N y de nitrificación. Todas las muestras fueron procesadas o incubadas durante la primera semana siguiente al muestreo. Las muestras compuestas fueron pasadas a través del tamiz (2 mm) y una submuestra de 10 g de cada una de ellas fue secada a peso constante para determinar su contenido de humedad.

Análisis químicos

Determinación de la concentración de C y de N total

La concentración de carbono (C) total fue determinada por medio de un autoanalizador de C (TOC), modelo Shimadzu 505A. Las muestras fueron molidas previamente en un molino de ágata, hasta hacer pasar el suelo por un tamiz muy fino (malla 10). Posteriormente se determinó el contenido de C total en 0.1 g de suelo para cada muestra (Harris 1992). La concentración total de nitrógeno (N) fue determinada mediante la digestión Kjeldahl (Anderson e Ingram 1993). La digestión de 0.5 g de suelo se realizó en tubos digestores de 250 ml, a los que se añadieron 10 ml de H₂SO₄ concentrado. Los tubos fueron colocados en un bloque digestor, a 360° C durante 180 minutos. Posteriormente los tubos fueron aforados y su contenido filtrado (Whatman No.1) recuperando la solución en viales para su posterior análisis mediante procedimientos automatizados utilizando un auto analizador de N y P (AA II bicanal).

Determinación del C y N microbianos

La determinación del C y N microbianos se realizó con el método de fumigación-extracción (Jenkinson y Ladd 1981, Vance et al. 1987, Jordan y Beare 1991) al día siguiente del muestreo. Este método mide la cantidad de C o de N orgánico total en muestras fumigadas y muestras no fumigadas (Horwarth y Paul 1994). Para la extracción de las muestras no fumigadas se pesaron 10 g de cada muestra de suelo en vasos de plástico y se les añadió K₂SO₄ 0.5 M como extractante en una proporción de 5:1, (extractante : peso del suelo). El

suelo y el extractante se agitaron a velocidad baja durante 1 h. Después de la agitación, el suelo en suspensión fue filtrado, recuperando la solución en viales y congelándola para su posterior análisis. Para la extracción de las muestras fumigadas se pesaron otros 10 g de suelo, que se colocaron en vasos de precipitado de cristal y fueron humedecidas a capacidad de campo. Las muestras de suelo fueron colocadas en desecadores de cristal y fumigadas (50 ml de CHCl_3 libre de alcohol). Se permitió la entrada de aire al desecador hasta que el cloroformo burbujeó vigorosamente. La fumigación se repitió tres veces permitiendo la entrada de aire al desecador entre cada una de las fumigaciones. Se permitió el paso del aire una cuarta vez dejando que el CHCl_3 burbujee vigorosamente durante 2 minutos. Posteriormente la válvula del desecador se cerró (para no permitir la entrada de aire) y cada desecador fue colocado en la oscuridad a 25°C durante 24 h. Finalmente las muestras fueron extraídas de la misma manera que las muestras no fumigadas. El C orgánico disuelto de cada uno de los extractos se analizó en un autoanalizador de C (TOC) modelo Shimadzu 505A. La cantidad de C soluble de los extractos de las muestras fumigadas y no fumigadas se utilizó para determinar la biomasa de C expresada como:

$$\text{Biomasa de C} = \text{C}_f - \text{C}_{nf} / K_C$$

Donde:

C_f es el C del extracto de la muestra fumigada

C_{nf} es el C del extracto de la muestra no fumigada

K_C es la proporción de C de la biomasa microbiana mineralizada a CO_2 durante el periodo de incubación. ($K_C = 0.35$ Horwarth y Paul 1994).

La determinación del N total del extracto de las muestras fumigadas y no fumigadas se determinó con la digestión de Kjeldahl. La biomasa de N se calculó como el flujo de N de la muestra fumigada menos el de la muestra no fumigada:

$$\text{Biomasa de N} = N_f - N_{nf} / K_N$$

Donde:

N_f es el N total del extracto de la muestra fumigada

N_{nf} es el N total del extracto de la muestra no fumigada

K_N es la eficiencia de extracción del N microbiano orgánico e inorgánico del suelo ($K_N = 0.68$, (Horwarth y Paul 1994).

Determinación de la transformación potencial de N

La mineralización potencial de N fue determinada como el cambio en el capital del N inorgánico del suelo en el tiempo (t) (Hart et al. 1994). Para ello, dos días después del muestreo se pesaron dos submuestras de 10 g de suelo, las que se colocaron en vasos de plástico NALGENE de 150 ml. Una de las submuestras de suelo fue extraída al comienzo de la incubación con 50 ml de KCl 2 N (sin incubar), para determinar las concentraciones iniciales de nitrato (NO_3) y de amonio (NH_4) (Maynard y Kalra 1993). La segunda submuestra fue humedecida con agua destilada, mantenida con humedad a capacidad de campo e incubada a 25° C durante 15 días antes de la extracción con KCl. La mineralización potencial de N fue calculada restando las concentraciones finales de NO_3 y NH_4 (15 días) a las concentraciones iniciales de NO_3 y NH_4 . La nitrificación se determinó como la diferencia de la concentración final de NO_3 menos la concentración inicial.

La cantidad de NO_3 y NH_4 de los extractos se determinó en un autoanalizador de N y P (AA II Bicanal).

La mineralización potencial de N (TMN) se calculó como:

$$\text{TMN} = (\text{NH}_4 + \text{NO}_3)_{\text{tf}} - (\text{NH}_4 + \text{NO}_3)_{\text{to}}$$

Donde:

tf es la concentración de NO_3 y NH_4 a los 15 días

to es la concentración inicial de NO_3 y NH_4

La nitrificación potencial (TN) se calculó como:

$$\text{TN} = (\text{NO}_3)_{\text{tf}} - (\text{NO}_3)_{\text{to}}$$

tf es la concentración de NO_3 a los 15 días

to es la concentración inicial de NO_3

Análisis estadísticos

En cada parcela de muestreo se realizaron pruebas estadísticas con test “*a posteriori*” (Tukey), usando el programa STATISTICA (Stat Soft, Inc. 1984-1999 M.R.) para rectificar diferencias entre sitios. Los análisis con valores de $p < 0.05$ se consideraron significativos. La comparación entre fechas de muestreo para un mismo sitio, se realizó también con un análisis de la varianza de una vía, y en caso de la existencia de diferencias significativas ($p < 0.05$) se efectuó el test de Tukey de diferencias honestas.

RESULTADOS

Variación temporal en el C y el N del suelo

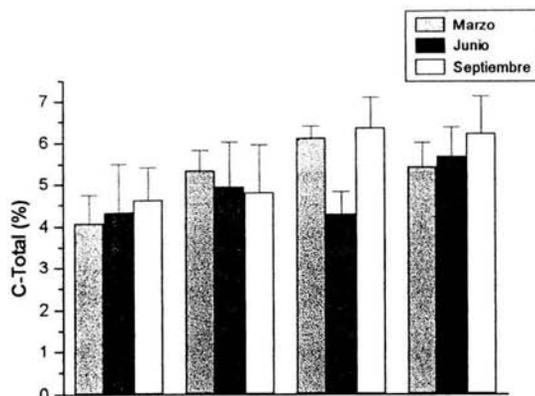
La concentración de C total en el suelo varió entre 4.1 a 6.3 % (figura 2a). Su variación entre estaciones resultó significativa únicamente en el caso del BS20, donde los valores más altos se presentaron a mediados de lluvias (septiembre; 6.3 ± 0.7 %) y los más bajos al inicio de la misma estación (junio; 4.3 ± 0.5 %) ($F= 5.790$, $p= 0.024$). La concentración de N total en el suelo varió de 0.14 a 0.36 % (figura 2b). La variación estacional en la concentración total de N en el suelo no resultó significativa para ninguno de los bosques. La relación C : N total varió de 15 a 32 y en ninguno de los bosques se registraron diferencias significativas en este cociente entre muestreos (figura 2c).

El C microbiano varió entre fechas de muestreo de 200 a 1200 $\mu\text{g C g}^{-1}$ (ver figura 3a). La variación entre estaciones en la concentración de C microbiano fue significativa, excepto en el BS20. El suelo de los BM y el BS40 presentó el mismo patrón estacional, con acumulación de C microbiano durante la estación seca (marzo) siendo sus valores entre 3 y 4 veces mayores a los correspondientes para el inicio de la estación húmeda (junio) ($F= 12.938$, $p= 0.002$; $F= 6.125$, $p= 0.020$, respectivamente). En cambio, en el BS10 la concentración más alta de C microbiano se registró en junio, en marzo tuvo valores intermedios, y en septiembre presentó los valores más bajos ($F= 5.221$, $p= 0.048$).

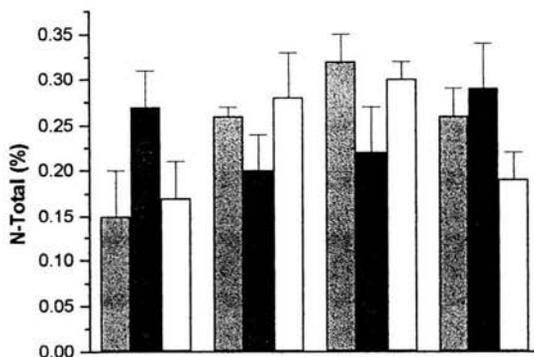
La concentración de N microbiano en el suelo varió de 38 a 76 $\mu\text{g N g}^{-1}$ (figura 3b). De forma consistente, en todos los bosques el N microbiano presentó sus valores máximos durante la estación seca (marzo), pero la variación entre muestreos resultó significativa

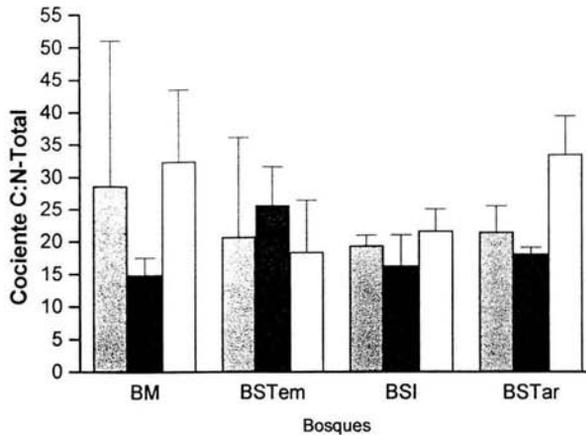
Figura 2. Concentración de C-total (a), N-total (b) y cociente C:N-total (c) del suelo superficial (0-5 cm de profundidad) de BTS, en los meses de marzo, junio y septiembre de 2002, en la Sierra de Huautla, Morelos. Los valores representan medias de 4 muestras \pm E.E.

a



b



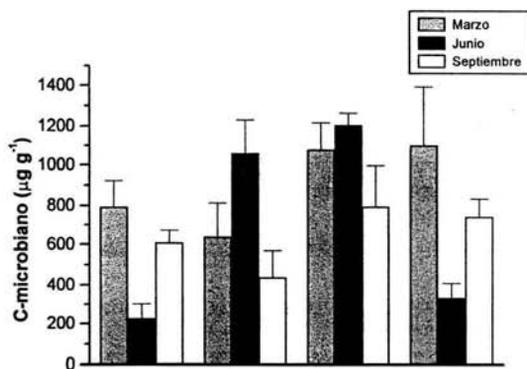


solamente en los suelos del BM y del BS40, donde disminuyó progresivamente con el transcurso de la estación lluviosa, alcanzando sus valores más bajos en septiembre ($F= 7.769$, $p= 0.010$; $F= 22.235$, $p= 0.0003$).

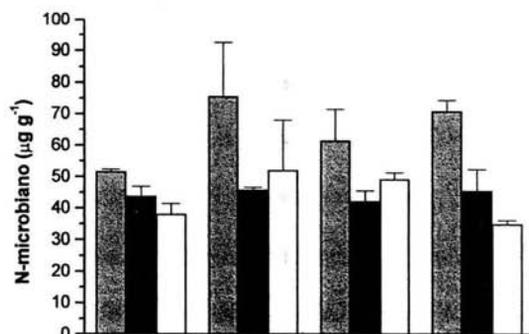
La relación C microbiano : N microbiano varió de 6 a 39 (figura 3c). Su variación entre muestreos generalmente resultó significativa ($F= 8.937$, $p= 0.007$; $F= 11.317$, $p= 0.009$; $F= 11.810$, $p= 0.003$; para los suelos del BM, del BS10 y del BS40, respectivamente), excepto en el BS20. Su variación entre fechas de muestreo reflejó principalmente, los patrones de variación del C microbiano. Así, en el BM y en el BS40 la inmovilización de N por gramo de biomasa de suelo al inicio de la estación lluviosa (i.e. junio) fue mínima. Interesantemente, la inmovilización relativa (i. e., $gN/g C$) fue alta en septiembre y no difirió significativamente de la correspondiente al mes de marzo. En los BS10 y BS20, en cambio, la inmovilización relativa de N fue mayor al comienzo de la estación lluviosa.

Figura 3. Concentraciones de C-microbiano (a), N-microbiano (b) y cociente C microbiano:Nmicrobiano en el suelo superficial (0-5 cm de profundidad) de BTS en los meses de marzo, junio y septiembre de 2002, en la Sierra de Huautla, Morelos. Los valores representan medias de 4 muestras \pm E.E.

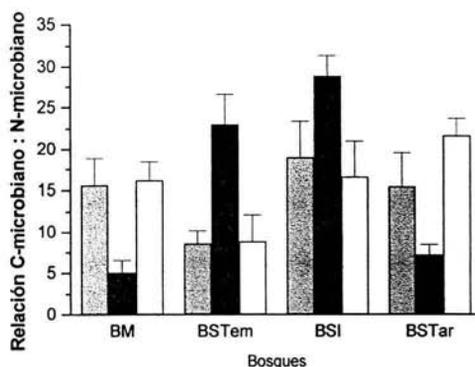
a



b



C



La variación entre fechas de muestreos en la concentración de NO_3 en el suelo resultó significativa en todos los bosques ($F= 11.487$, $p= 0.003$; $F= 36.812$, $p= 0.0004$; $F= 270.774$, $p= 0.0000001$; $F= 7.512$, $p= 0.012$, para el BM, BSTem y BSTar, respectivamente), siendo su rango de 10 a 116 $\mu\text{g g}^{-1}$ (Cuadro 1). Los datos muestran de forma consistente la existencia de un patrón temporal con altos contenidos de NO_3 en el suelo muestreado en septiembre, y valores mínimos en junio.

La variación temporal en la concentración de NH_4 en el suelo resultó significativa en el BM y en el BS40 ($F=10.073$, $p= 0.005$; $F= 6.999$, $p= 0.014$, respectivamente) (cuadro 1).

Cuadro 1 Concentración inicial de NO₃, de NH₄ y relación NO₃ : NH₄ en suelo superficial (0-5 cm de profundidad) de bosques tropicales secos en la Sierra de Huautla, Morelos*. Los valores son medias de 4 muestras ± E.E.

| Estación / Bosque | NH ₄ (µg g ⁻¹) | NO ₂ (µg g ⁻¹) | NO ₂ : NH ₄ |
|----------------------------------|--|--|-----------------------------------|
| Mediados de secas (marzo) | | | |
| Maduro | 58.597 ± 9.508 <i>A</i> | 6.822 ± 0.879 <i>A</i> | 8.814 ± 1.593 <i>A</i> |
| Sucesional de 10 años | 54.013 ± 3.825 <i>B</i> | 16.870 ± 6.443 | 3.865 ± 1.305 <i>B</i> |
| Sucesional de 20 años | 62.895 ± 9.871 <i>B</i> | 11.142 ± 1.512 | 6.292 ± 2.176 <i>B</i> |
| Sucesional de 40 años | 42.730 ± 4.715 <i>A,B</i> | 13.416 ± 3.945 <i>A</i> | 3.978 ± 1.738 <i>B</i> |
| Inicio de lluvias (junio) | | | |
| Maduro | 12.177 ± 2.967 <i>B</i> | 2.911 ± 0.577 <i>b B</i> | 4.150 ± 0.398 <i>A,B</i> |
| Sucesional de 10 años | 13.790 ± 6.346 <i>C</i> | 5.855 ± 3.868 <i>ab</i> | 4.655 ± 2.666 <i>B</i> |
| Sucesional de 20 años | 9.563 ± 6.258 <i>C</i> | 16.673 ± 5.787 <i>a</i> | 1.623 ± 0.087 <i>B</i> |
| Sucesional de 40 años | 15.734 ± 3.628 <i>B</i> | 4.421 ± 1.316 <i>ab B</i> | 4.041 ± 1.246 <i>B</i> |

Cuadro 1. Continuación**Mediados de lluvias****(septiembre)**

| | | | |
|------------------------------|-----------------------------|--------------------------|--------------------------|
| Maduro | 77.474 ± 20.902 <i>ab A</i> | 3.232 ± 0.874 <i>b B</i> | 29.749 ± 11.221 <i>B</i> |
| Sucesional de 10 años | 86.852 ± 14.061 <i>ab A</i> | 4.129 ± 0.308 <i>ab</i> | 20.942 ± 2.388 <i>A</i> |
| Sucesional de 20 años | 116.393 ± 4.037 <i>a A</i> | 6.196 ± 0.993 <i>a</i> | 20.454 ± 4.718 <i>A</i> |
| Sucesional de 40 años | 51.874 ± 16.179 <i>b A</i> | 3.355 ± 0.396 <i>b B</i> | 15.291 ± 3.773 <i>A</i> |

Promedio

| | | | |
|------------------------------|-----------------|----------------|----------------|
| Maduro | 49.416 ± 10.701 | 4.322 ± 0.671 | 14.253 ± 4.680 |
| Sucesional de 10 años | 51.522 ± 11.888 | 8.951 ± 2.831 | 9.821 ± 3.101 |
| Sucesional de 20 años | 62.951 ± 14.139 | 11.337 ± 2.133 | 9.456 ± 2.925 |
| Sucesional de 40 años | 36.779 ± 6.741 | 7.064 ± 1.821 | 7.777 ± 2.030 |

Letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre sitios (para un mismo tiempo).

Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre tiempos (para un mismo sitio).

*Los valores de transformación del N presentados, corresponden a las tasas potenciales de mineralización y nitrificación

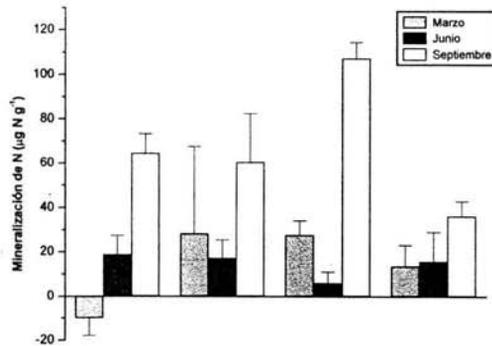
Estos bosques presentaron el mismo patrón estacional con acumulación de NH_4 durante la estación seca. La contribución relativa del NO_3 y el NH_4 al N inorgánico del suelo varió significativamente entre fechas de muestreo. Si bien el NO_3 siempre fue la forma dominante de N mineral en el suelo a lo largo del estudio, sus valores más bajos se presentaron al comienzo de la estación lluviosa y los más altos a mediados de la misma estación.

La figura 4 muestra la variación temporal de la mineralización potencial de N y de la nitrificación potencial en los suelos estudiados. La variación temporal en la mineralización potencial de N (figura 4a) generalmente resultó significativa ($F= 48.556$, $p= 0.00001$; $F= 16.920$, $p= 0.0008$; $F= 9.929$, $p= 0.005$; para el BM, BS20 y BS40, respectivamente), excepto en el BS10, donde no se registraron diferencias estadísticas entre fechas de muestreo. La mineralización potencial de N varió de -10 a $107 \mu\text{g N g}^{-1}$ de suelo día^{-1} . Los datos muestran claramente que en todos los bosques la mineralización potencial de N fue significativamente más alta en septiembre, en comparación con los meses de marzo y junio. En general, la mineralización de N se incrementó entre 2 y 7 veces en septiembre, respecto a sus valores en las otras fechas de muestreo. Interesantemente, se observaron valores negativos en los suelos de la estación seca, bajo vegetación madura.

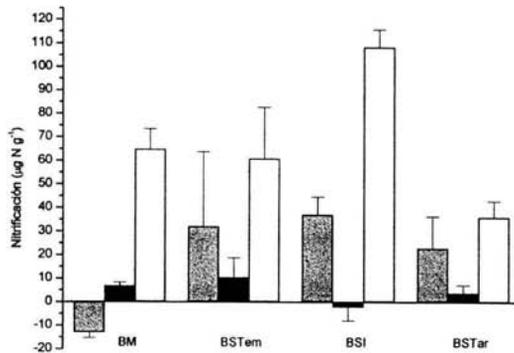
La variación entre fechas de muestreo en la nitrificación potencial (figura 4b), como en el caso de la mineralización potencial de N, generalmente resultó significativa en todos los bosques ($F= 59.147$, $p= 0.000007$; $F= 176.091$, $p= 0.000001$; $F= 5.250$, $p= 0.048$, para el BM, BS20 y BS40 respectivamente) excepto en el BS10. La nitrificación potencial varió de -0.13 a $108 \mu\text{g N g}^{-1}$ de suelo día^{-1} . En los suelos donde la nitrificación varió significativamente entre fechas de muestreo, los valores más altos se presentaron en septiembre y los más bajos en marzo y en junio, siguiendo el patrón temporal presentado por la mineralización de N.

Figura 4. Mineralización potencial de N (a) y nitrificación potencial (b) (tiempo de incubación de 15 días) en suelo superficial (0-5 cm de profundidad) de BTS en los meses de marzo, junio y septiembre de 2002, en la Sierra de Huautla, Morelos. Los valores representan medias de 4 muestras \pm E.E.

a



b



Efecto del tiempo de regeneración sobre el C y el N del suelo

La concentración de C y de N total tendió a ser más alta en los sitios con vegetación secundaria que en el BM, aunque la diferencia entre bosques resultó significativa entre el BS20 y el BM ($F= 2.92$, $p= 0.044$; $F= 3.10$, $p= 0.036$, respectivamente) (figuras 2a y 2b). La relación C total:N total no presentó diferencias significativas entre bosques.

La concentración de C microbiano fue afectada por el tiempo de regeneración y reflejó el contenido total de C en el suelo, ya que presentó un patrón muy similar a éste. Las concentraciones más altas se presentaron en los bosques secundarios, pero solo fue en el BS10 donde se presentó un contenido de C microbiano significativamente mayor que el correspondiente al BM ($F= 4.03$, $p= 0.01$) (figura 3a). A diferencia del patrón presentado por la concentración de C microbiano, el N microbiano no presentó efectos del tiempo de regeneración, ya que no se registraron diferencias significativas entre bosques. Reflejando la concentración de C microbiano, la relación C microbiano : N microbiano presentó el mismo patrón del efecto del tiempo de regeneración, ya que el suelo del BM presentó una inmovilización de N relativa significativamente más baja que los bosques secundarios, siendo la inmovilización de N significativamente más alta en el suelo del BS20.

No se registraron diferencias significativas en la concentración de NO_3 y de NH_4 entre bosques. A pesar de ello, los bosques con menor tiempo de regeneración (BS10 y BS20) tendieron a presentar las concentraciones más altas de N inorgánico, mientras que el BM y el BS40 presentaron las concentraciones más bajas.

La transformación potencial de N presentó la misma tendencia que la concentración de

N inorgánico. Aunque las diferencias no resultaron significativas, la mineralización potencial de N y nitrificación potencial tendieron a disminuir con el tiempo de regeneración, y fueron los suelos del BM y del BS40 los que presentaron los valores más bajos, mientras que los suelos de los bosques BS10 y BS20 presentaron los valores más altos.

DISCUSIÓN

Variación temporal en el C y el N del suelo

Si bien la concentración total de C y de N en el suelo así como la relación C: N no fueron afectadas por la estacionalidad de las lluvias, esto no significa que las fracciones de C sean estáticas temporalmente. García-Oliva et al. (2003) sugieren que el C y el N procesados por actividad microbiana durante la estación de crecimiento son estabilizadas preferencialmente en microagregados, reduciendo la probabilidad de pérdida de las formas lábiles de nutrientes por descomposición microbiana o por lixiviación. Además proponen que la mayoría de los microagregados podrían unirse para formar macroagregados al final de la estación húmeda.

La concentración de C microbiano (200 a $1200 \mu\text{g C g}^{-1}$) reportada en el presente trabajo resultó alta en comparación con los valores que han sido reportados para otros BTS (108 a $946 \mu\text{g C g}^{-1}$; Srivastava y Singh 1988, Singh et. al. 1989, Raghubanshi 1991, Srivastava 1992a, Srivastava 1992b, Galicia 2001, Eaton 2001, Hernández-Hernández y Hernández 2002). En cambio, los valores correspondientes al N microbiano (38 a $76 \mu\text{g N g}^{-1}$) están dentro del rango reportado en la literatura (17 a $88 \mu\text{g N g}^{-1}$; por los mismos autores). Por lo tanto, el valor de la relación C microbiano: N microbiano en los suelos de la

Sierra de Huautla es mayor que el reportado para otros BTS, y sugiere una actividad neta de la biomasa del suelo. La biomasa microbiana del suelo constituye el sistema desintegrador, que regula la circulación de nutrientes, el flujo de energía, y por lo tanto de manera indirecta la productividad de las plantas y del ecosistema (Wardle 1998). En los BTS, la biomasa microbiana además de ejercer estas funciones ha sido propuesta como la fuente principal de nutrientes en el inicio de la estación de crecimiento de las plantas, así como un mecanismo de conservación de nutrientes disponibles durante la estación seca (Singh et al. 1989). Varios autores han reportado que durante la estación seca las concentraciones de C microbiano y de N microbiano son las más altas dentro del ciclo anual (Singh et al. 1989, Raghubanshi 1991, Srivastava 1992a, Jaramillo y Sanford 1995, Wardle 1998, Eaton 2001, García-Oliva et al. 2003). Los datos generados en el presente trabajo confirman el aumento en la concentración del C y del N microbianos durante la estación seca; el C microbiano en la estación seca fue entre 1 y 2 veces mayor que en la estación de lluvias, mientras que el N microbiano resultó entre 7 y 9 veces mayor que el correspondiente a los meses de la estación húmeda; cambios que indican el importante papel de la biomasa microbiana del suelo en el ciclo del N.

El efecto que tienen las primeras lluvias de la estación húmeda sobre la biomasa microbiana parece presentar tendencias contradictorias (ver Figura 3). Se ha reportado que la acumulación de materia orgánica durante la estación seca favorece la actividad microbiana durante los primeros eventos de lluvia de la estación húmeda, así como la depredación de la biomasa microbiana (Singh et al. 1989, Srivastava 1992a y Prasad et al. 1994, Eaton 2001). Halverson et al. (2000) señalan que el cambio rápido en el potencial hídrico del suelo causado por el rehumedecimiento del suelo después de que éste ha pasado por un período de sequía prolongado, puede provocar un choque osmótico a los microorganismos induciendo la lisis celular y la liberación de solutos intracelulares. Fierer y Schimel (2002) reportan que

después de algunos eventos de rehumedecimiento del suelo la comunidad microbiana podría ajustarse al choque osmótico, disminuyendo la mortalidad de las poblaciones microbianas en eventos posteriores de lluvias, lo que podría favorecer la recuperación de la biomasa microbiana durante la época de lluvias. Cuando se aproxima el final de la estación de lluviosa, los últimos eventos de lluvia podrían permitir la recuperación de las poblaciones microbianas después de los meses más lluviosos, mientras que la biomasa microbiana representaría un sumidero importante de nutrientes durante la estación seca. La información generada en éste trabajo acerca del patrón de la biomasa microbiana durante el inicio de las lluvias parece ajustarse a esta segunda propuesta, ya que en el mes de junio (inicio de lluvias) se registró una disminución drástica de la biomasa microbiana, como lo indica el C microbiano en el BM y en el BS40. Esto sugiere que el rehumedecimiento del suelo podría haber causado un choque osmótico sobre la biomasa microbiana provocando la disminución de la concentración de C y N microbianos (ver junio, figura 3b). A pesar de esta disminución de las poblaciones microbianas en el inicio de las lluvias, en septiembre (mediados de la época de lluvias) los datos mostraron una recuperación de las poblaciones microbianas, ya que en este mes, se presentó el segundo pico de acumulación de C microbiano registrado durante el período de estudio.

Lal et al. (2001) reportaron que la demanda inicial de nutrientes necesarios para el desarrollo de las hojas nuevas de las plantas podría ser cubierta por capitales de nutrientes extraídos antes de la senescencia de las hojas en BTS. Estos mismos autores reportan que más del 50 % del N y del P fueron traslocados de las hojas senescentes, y que este almacenamiento tiene el potencial de soportar entre 50 y 100 % y entre 46 y 80 % del desarrollo foliar en términos del área y peso, respectivamente. Esta “economía” en la conservación de nutrientes por parte de las plantas de BTS podría favorecer la recuperación de

la biomasa microbiana, si la cantidad de nutrientes que toman las plantas al inicio de la estación de crecimiento no fuera suficientemente grande como para limitar el desarrollo de las poblaciones microbianas por falta de nutrientes. El hecho de que la biomasa microbiana no solo se recupere sino que además aumente con el transcurso de la estación de lluvias sugiere que el BM así como el BS40 pueden soportar el crecimiento de la vegetación y simultáneamente mantener niveles altos de poblaciones microbianas. La demanda alta de nutrientes durante la época de lluvias tanto por parte de la biomasa microbiana como por parte de las plantas se ve reflejada en el N microbiano y en su relación con el C microbiano, ya que en septiembre se registró la concentración más baja de N microbiano y la relación C microbiano : N microbiano más alta, evidenciando una rápida mineralización durante la estación de crecimiento. En contraste, en los sitios sucesionales más tempranos (ver BS10 y BS20), la mayor acumulación de biomasa microbiana se registró al inicio de lluvias. Esto sugiere entonces la existencia de dos patrones funcionales contrastantes, uno que fue presentado en los suelos bajo la vegetación madura y la sucesional tardía, y otro presentado en los suelos bajo la vegetación sucesional temprana, cuya mayor comprensión exige el desarrollo de nuevos estudios.

La nitrificación potencial medida en éste trabajo es alta ($6 \text{ a } 107 \mu\text{g N g}^{-1} \text{ día}^{-1}$) si se la compara con la reportada en la literatura para otros BTS ($4 \text{ a } 64 \mu\text{g N g}^{-1}$; Veldkamp et al. 1999, Ellingson et al. 2000, Erickson et al. 2001). Estas tasas altas de nitrificación, así como las relaciones $\text{NO}_3 : \text{NH}_4$ altas de éste trabajo (2 a 30) en comparación con lo reportado para otros BTS (de 1 a 10; García-Méndez et al. 1991, Erickson 2001, Hughes et al. 2002) indican que los suelos de la Sierra de Huautla tienen un potencial grande de perder N en forma de óxidos o por lixiviación.

La estimación del N-inorgánico del suelo, así como de la transformación potencial de N en el suelo de los bosques tropicales son indicadores de la disponibilidad de N, y por lo tanto, de la fertilidad del suelo (Piccolo et al. 1994). A pesar de la importancia de la estimación de estos indicadores de fertilidad, la información acerca de la dinámica del N en el suelo de los BTS es escasa (García-Méndez et al. 1991). Las investigaciones en los BTS reportan evidencias de que la estacionalidad de las lluvias tiene un efecto fuerte sobre la dinámica del N-inorgánico del suelo, así como sobre sus tasas de transformación. Por ejemplo, Singh et al. (1989), García Méndez et al. (1991) y Rhoades et al. (2000), han reportado que en BTS de la India, México, y Ecuador respectivamente, la concentración más alta de NO_3 y de NH_4 se presentó durante la estación seca y la más baja durante la estación lluviosa. La información generada en el presente trabajo también muestra que el N-inorgánico del suelo es afectado por la estacionalidad de las lluvias, sin embargo no sigue exactamente el patrón estacional descrito anteriormente. Si bien la concentración de NO_3 fue alta durante la estación seca, también lo fue durante la estación de lluvias y fue baja al inicio de las mismas. Como ocurrió en éste estudio, Erickson et al. (2002) también reportaron que la concentración de NO_3 tuvo un pico durante la época de lluvias en un BTS en Puerto Rico. Estas concentraciones altas de N-inorgánico durante la estación húmeda han sido adjudicados al efecto de la composición de especies en estos bosques (Erickson et al. 2002), donde las especies leguminosas son dominantes (Gentry 1995); también en la Sierra de Huautla las leguminosas son el grupo dominante de plantas, tanto en la vegetación madura como en la secundaria (J Campo, comunicación personal). Estas plantas (i.e. las leguminosas) producen un mantillo con un contenido de N alto (ver Binkley y Giardina 1998), lo que favorece una disponibilidad de N alta en el suelo (García-Montiel y Binkley 1998, Resh et al. 2002 y Erickson et al. 2002).

La contribución del NO_3 y del NH_4 al N-inorgánico del suelo varió entre estaciones.

Si bien el NO_3 es la forma dominante del N-mineral en el suelo en ambas estaciones, durante la estación lluviosa se registró la relación $\text{NO}_3 : \text{NH}_4$ más alta, (rango de valores de 15 a 30). El hecho de que en el suelo la concentración de NO_3 sea mucho mayor que la de NH_4 indica exceso de disponibilidad de N en relación a la demanda por parte de las plantas (Erickson et al. 2002).

Efecto del tiempo de regeneración sobre el C y el N del suelo

La magnitud y dirección de los cambios en el contenido de C del suelo como resultado de la transformación de los bosques tropicales ha sido sujeta a muchos estudios dada su importancia en el ciclo global del C (McGrath et al. 2001). Los resultados de estas investigaciones parecen ser contradictorios. Algunos autores (Hughes et al. 2002 y Nepstad et al. 2001) han reportado que la concentración total de C y de N en el suelo es estable al cambio del uso del suelo, no registrando cambios como consecuencia de la transformación de los bosques. Otros autores (Raich 1983, Cerri et al. 1991, Prasad et al. 1994, Fearnside y Barbosa 1998, Saik et al. 1998 y Rhoades et al. 2000) señalan que la transformación de los bosques tropicales en cultivos o pastizales provoca la disminución del C y del N en el suelo, como resultado de las alteraciones en la cantidad y calidad del C que circula a través del sistema que reemplazó al bosque (McGrath et al. 2001). También se han reportado ganancias de C como resultado de la transformación de los bosques tropicales (Feigl et al. 1995). En el presente estudio, la concentración total de C en el suelo fue afectada por el tiempo de regeneración. Las concentraciones más altas de C-total se registraron en suelos de los bosques secundarios, en comparación con la vegetación madura. La información generada en el presente trabajo también señala que los bosques secundarios que integraron la cronosecuencia tendieron a ganar C y N conforme avanza el tiempo de regeneración. La diferencia entre los suelos de la

vegetación sucesional con la madura pudo ser resultado de una abundancia mayor de plantas leguminosas en los bosques secundarios (bosques secundarios con un rango del valor de importancia de la especie de 40 a 65 %; bosque maduro con un valor < 30 %; Cárdenas 2004), ya que los árboles asociados con bacterias fijadoras de N como son muchas leguminosas típicamente acumulan más C en el suelo (Binkley 1983, Kaye et al. 2002, Resh et al. 2002). Resh et al. (2002) estimaron que los árboles con simbiontes fijadores de N no solamente acumulan más C en el suelo que los árboles que no tienen estos simbiontes, sino que además promueven una gran retención en el suelo del C heredado (el 55 % del C secuestrado por los árboles asociados a bacterias fijadoras de N correspondía a C heredado y el 45% correspondió a la acumulación del C nuevo). Esto sugiere que en la Sierra de Huautla la mayor abundancia de plantas leguminosas en los bosques secundarios que en la vegetación madura podría ser una causa de la acumulación de C en los suelos, aunque en ello existen también diferencias en la calidad de la materia orgánica del suelo como lo indican las relaciones C : N del suelo bajo vegetación madura ($\cong 30$) y bajo vegetación secundaria (rango de 19 a 24).

Como resultado de la transformación de los BTS en pastizales y cultivos Srivastava y Singh (1991), Basu y Behera (1993) y Prasad et al. (1994) reportan la reducción de la biomasa microbiana. En cambio, la información acerca del comportamiento de las poblaciones microbianas del suelo durante la regeneración de la vegetación es escasa. En el presente trabajo se estimó el efecto del tiempo de regeneración de los bosques sobre la biomasa microbiana, y los resultados obtenidos muestran la existencia de una tendencia a que la concentración de C microbiano en los suelos bajo vegetación secundaria sea mayor que en los suelos bajo vegetación madura. También, la concentración de N microbiano fue más alta en suelos bajo vegetación secundaria en comparación con los suelos bajo vegetación madura. El aumento del C microbiano en el suelo podría estar relacionado con su acumulación en suelos

bajo bosques secundarios, como ya fuera indicado.

La circulación interna del N en un ecosistema incluye los procesos que transforman el N de una forma química a otra, o que transfieren el N entre los diferentes capitales de nutrientes del ecosistema. Entre los procesos que incluyen la circulación interna de N se encuentran la mineralización de N y la nitrificación. El entendimiento de los factores que controlan las tasas de circulación interna del N es importante, debido a los efectos que estos procesos tienen sobre la estructura y función del ecosistema (Hart et al. 1994). Dada la importancia de las tasas de transformación del N, se han realizado investigaciones que estiman el efecto que la sucesión y el cambio del uso del suelo tienen sobre la mineralización de N y la nitrificación. Los resultados de los estudios son consistentes en que la mineralización de N y la nitrificación aumenta con la edad de los bosques y disminuyen conforme aumenta el uso del suelo. Montagnini y Buschbacher (1989) reportan que después de la tala y la quema de los bosques, las tasas de mineralización y de nitrificación incrementan en los suelos tropicales, incrementando a su vez la disponibilidad de N mineral. Neill et al. (1995) reportaron un incremento inicial en las tasas de transformación de N luego de la perturbación de los bosques. Otras evidencias (Luizao et al. 1992, Reiners et al. 1994, Verchot et al. 1999 y Hughes et al. 2002) reportan en cambio que las tasas de mineralización de N y de nitrificación son más altas en suelos bajo bosques maduros que aquellos de bosques secundarios. En el presente trabajo las tasas de mineralización de N y de nitrificación tendieron a ser mayores en los suelos bajo bosques secundarios que en aquellos bajo bosque maduro. Estos resultados sugieren que la recuperación de los procesos de circulación del N en los bosques neotropicales es específica de cada sitio, y que la dinámica sucesional podría tener un efecto

fuerte en las tasas de recuperación del N inorgánico. Erickson et al. (2001) reportan que en una cronosecuencia de pastizales abandonados, los bosques sucesionales intermedios (donde había una cantidad alta de plantas leguminosas) presentaron las tasas más altas de mineralización de N y de nitrificación. Los bosques sucesionales difieren en composición de especies con los bosques originales (Erickson et al. 2002). Estos cambios en composición de las especies de los bosques, particularmente la dominancia de plantas leguminosas, incrementan la disponibilidad de N y las tasas de mineralización de N y de nitrificación (García-Montiel y Binkley 1998, Erickson et al. 2001). Este patrón es consistente con los datos generados en el presente trabajo, ya que la transformación potencial de N en suelos bajo vegetación secundaria tendió a ser comparable o mayor que la correspondiente a suelos bajo vegetación madura, indicando que la recuperación de la disponibilidad de N durante la regeneración de estos BTS es relativamente rápida.

CONCLUSIONES

Los resultados de este estudio permitieron concluir que la estacionalidad de las lluvias produjo variaciones temporales en la biomasa microbiana del suelo, ya que la biomasa fue mayor durante la estación seca y disminuyó al inicio del período de lluvias, para luego recuperarse a mediados de esta estación.

La estacionalidad de las lluvias produjo variaciones temporales en la transformación potencial de N, ya que la mineralización potencial de N y la nitrificación potencial disminuyeron al inicio de esta estación de lluvias para luego aumentar ya avanzada la estación.

La sucesión secundaria produjo cambios cuantitativos sobre la biomasa microbiana del suelo, ya que fue menor en suelos bajo bosque maduro que en suelos bajo bosques secundarios.

Con base en los datos generados en este trabajo puede concluirse que la sucesión secundaria produjo cambios cuantitativos sobre la transformación potencial de N, ya que la mineralización de N y la nitrificación resultaron ser más bajas en el bosque maduro que en los bosques secundarios.

En resumen, éstos resultados indican que la estacionalidad de las lluvias en los BTS generan cambios biogeoquímicos en los ciclos del C y del N del suelo. Este trabajo indica que combinados, los resultados de los diferentes bosques, las dinámicas del C y del N parecen ser dirigidas por la alternancia de estaciones. La comparación de los suelos bajo la vegetación secundaria con los correspondientes bajo la vegetación madura sugiere que las magnitudes de los cambios con la estacionalidad de las lluvias y el tamaño de los compartimentos indican que las dinámicas del C y del N parecen haber sido alteradas como consecuencia de la transformación de la cobertura vegetal.

LITERATURA CITADA

- Allen JC (1985) Soil response to forest clearing in the United States and the tropics: geological and biological factors. *Biotropica* 1: 15-27.
- Anderson JM e Ingram JSI (1993) Tropical Soil biology and Fertility. A Handbook Methods. CAB International. Wallingford. 221 p.p.
- Basu S y Behera N (1993) The effect of tropical forest conversion on soil microbial biomass. *Biol. Fertil. Soils* 16: 302-304
- Binkley D (1983) Ecosystem production in Douglas-fir plantations: interactions of red alder and site fertility. *For. Ecol. Manag.* 5: 215-227.
- Binkley D y Giardina C (1998) Why do tree species affect soils? The Warp and the Woof of tree-soil interactions. *Biogeochemistry* 42: 89-106.
- Brady NC (1990) The Nature and Properties of Soils. Macmillan Publishing Company, New York.
- Brown S y Lugo AE (1982) The storage and production of organic matter in tropical forest and their role in the global carbon cycle. *Biotropica* 14: 161-187.
- Brown S y Lugo AE (1990) Tropical secondary forest. *J. Trop. Ecol.* 6: 21-32.
- Bowen GD y Nambiar EKS (1984) Nutrition in Plantation Forest. Academic Press, New York.
- Bullock SH (1986) Climate of Chamela , Jalisco, and trends in the south coastal region of Mexico. *Arch. Meteorol. Geophys. Bioclimatol. Ser. B* 36:273-316.
- Bullock SH, Mooney HA, y Medina E (1995) Seasonally Dry Tropical Forest. Cambridge University Press, Cambridge. p.p. 439

- Cairns MA, Haggerty PK, Alvarez R, De Jong BHJ y Olmsted I (2000) Tropical Mexico's recent land use change: a region's contribution to the global carbon cycle. *Ecol. App.* 5: 1426-1441
- Campo J, Jaramillo VJ y Maass JM (1998) Pulses of soil phosphorus availability in a Mexican tropical dry forest: effects of seasonality and level of wetting. *Oecologia* 115: 167-172.
- Campo J, Maass JM, Jaramillo VJ y Martínez-Yrizar A (2000) Calcium, potassium and magnesium cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem. *Biogeochem.* 49: 21-36
- Campo J, Maass JM, Jaramillo VJ, Martínez-Yrizar A y Sarukhán (2001) Phosphorus cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem. *Biogeochem.* 53:161-179.
- Campo J y Vázquez-Yanes (2003) Effects of nutrient limitation on aboveground carbon dynamics during tropical dry forest regeneration in Yucatan, Mexico. *Ecosystems* (en prensa).
- Cárdenas I (2004) Contenido de N y P en hojas de *Lysiloma divaricata* y sus efectos en la descomposición. Tesis de Licenciatura. UNAM. México.
- Castellanos J, Maass JM, y Kummerow J (1991) Root biomass of a dry tropical forest in Mexico. *Plant Soil* 131: 225-228.
- CEAMISH-INE (1998) Documento técnico justificativo para la creación de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla-Cerro Frío. UAEM. Morelos.
- Cebrian J y Duarte MCM (1995) Plant growth-rate dependence of detrital carbon storage in ecosystems. *Science* 268: 1606-1607.
- Ceccon E, Huante P y Campo J (2003) Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on the survival and recruitment of seedlings of dominant tree species in two abandoned tropical dry forest in Yucatán, Mexico. *For. Ecol. Manag.* (en prensa).

- Ceccon E, Olmsted I, Vázquez-Yanes y Campo-Alves J (2002) Vegetation and soil properties in two tropical dry forest of different regeneration status in Yucatan. *Agrociencia* 36: 624-631.
- Cerri CC, Volkoff B y Andreaux F (1991) Nature and behavior of organic matter in soils under natural forest, after deforestation, burning and cultivation, near Manaus. *For. Ecol. Manag.* 38: 247-257.
- Chapin FS, Bloom AJ, Field CB y Waring RH (1987) Plant responses to multiple environmental factors. *BioScience* 37: 49-57.
- Coleman DC, Oades JM y Uehara G (1989) Dynamics of Soil Organic Matter in Tropical Ecosystems. NifTal Project, Hawaii. p.p. 249
- Delmas R, Serca D y Jambert C (1997) Global Inventory of No_x sources. *Nutr. Cycling Agroecosys.* 48: 51-60.
- Dorado O (1997) Sustainable development in the tropical deciduous forest of Mexico: myths and realities. En: Hoagland AE y Rossman AY *Global Genetics Resources: Access, Ownership and Intellectual Property Rights.* (p 263-278) *Associations of Systematics Collections*, Washington.
- Eaton WD (2001) Microbial and nutrient activity in soils from three different subtropical forest habitats in Belize, Central America before and during the transition from dry to wet season. *Appl. Soil Ecol.* 16: 219-227.
- Ellingson LJ, Kauffman JB, Cummings SDL, Sanford RL y Jaramillo VJ (2000) Soil N dynamics associated with forest deforestation, biomass burning and pasture conversion in a Mexican tropical dry forest. *For. Ecol. Manag.* 137: 41-51.

- Erickson H, Davidson EA y Keller M (2001) Nitrogen oxide fluxes and nitrogen cycling during post agricultural succession and forest fertilization in the humid tropics. *Ecosystems* 4: 67-84.
- Erickson H, Davidson EA y Keller M (2002) Former land use and tree species affect nitrogen oxide emissions from a tropical dry forest. *Oecologia* 130: 297-308.
- Fearnside PM y Barbosa RI (1998) Soil carbon changes from conversion forest to pasture in Brazilian Amazonia. *For. Ecol. Manag.* 108: 147-166.
- Feigl BJ, Steudler PA y Cerri CC (1995) Effects of pasture introduction on soil CO₂ emission during the dry season in the State of Rondonia, Brazil. *Biogeochem.* 31:1-14.
- Fierer N y Schimel J (2002) Effects of drying-rewetting frequency on soil carbon and nitrogen transformations *Soil Biol. Biochem.* 34: 777-787.
- Flores-Villela O y Geréz P (1988) Conservación en México: síntesis sobre vertebrados terrestres, vegetación y uso de suelo. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos y Conservación Internacional. México, DF
- Galicia L (2001) Efecto de dos especies de árboles remanentes en la entrada de C y N al suelo de una pradera de un ecosistema tropical estacional. Tesis de Doctorado. UNAM. México, D.F.
- Galloway JN, Schlesinger WH, Levy H II y Schnoor JL (1995) Nitrogen fixation: antropogenic enhancement-environmental response. *Global Biogeochem. Cycl.* 9: 235-252.
- García E (1988) Modificaciones al sistema de clasificación climática de Copen, (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana) Editorial Larrios, México, D.F. p.p. 255

- García-Méndez G, Maass JM, Matson PA y Vitousek PM (1991) Nitrogen transformations and nitrous oxide flux in a tropical deciduous forest in Mexico. *Oecologia* 88: 362-366.
- García-Montiel D y Binkley D (1998) Effects of *Eucalyptus saligna* and *Albizia facaltaria* on soil processes and nitrogen supply in Hawaii. *Oecologia* 113: 547-556
- García-Oliva F, Casar C, Morales P y Maass JM (1994) Forest to pasture conversion influences on soil organic carbon dynamics in a tropical deciduous forest. *Oecologia* 99: 392-396.
- García-Oliva F, Sanford RL y Kelly E (1999) Effect of burning of tropical deciduous forest soil in Mexico on the microbial degradation of organic matter. *Plant Soil* 206: 29-36.
- García-Oliva F, Svershtarova B y Oliva M (2003) Seasonal effects on soil organic carbon dynamics in a tropical deciduous forest ecosystem. *J. Trop. Ecol.* 19: 179-188.
- Gentry AH (1995) Diversity and floristic composition of neotropical dry forest. En: Bullock SH, Mooney HA y Medina E *Seasonally Dry Tropical Forest* (p 346-361). Cambridge University Press, Cambridge
- Giardina CP, Sanford RL, Dockersmith IC y Jaramillo VJ (2000a) The effects of slash and burning on ecosystems nutrients during the land preparation phase of shifting cultivation. *Plant Soil* 220: 247-260.
- Giardina CP, Sanford RL y Dockersmith IC (2000b) Changes in soil phosphorus and nitrogen during slash and burn clearing of a dry tropical forest. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 64: 399-405.
- Halverson LJ, Jones TM y Firestone MK (2000) Release of intracellular solutes by four soil bacteria exposed to dilution stress. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 64: 1630-1637.

- Hart SC, Stark JM, Davidson EA y Firestone MK (1994) Nitrogen Mineralization, Immobilization, and Nitrification. En: *Methods of Soil Analysis. Part 2 Microbiological and Biochemical Properties*. Soil Science Society of America
- Harris CD (1992) *Análisis Químico Cuantitativo*. Grupo Editorial Iberoamérica, México p.p. 355
- Hernández-Hernández RM y Hernández DL (2002) Microbial biomass, mineral nitrogen and carbon content in savanna soil aggregates under conventional and no-tillage. *Soil. Biol. Biochem.* 34: 1563-1570.
- Holdrige LR (1967) *Life Zone Ecology*. Tropical Science Center, Pergamon Press. San José, Costa Rica. 245 p.p.
- Horwarth WR y Paul EA (1994) Microbial Biomass En: *Methods of Soil Analysis. Part 2 Microbiological and Biochemical Properties*. Soil Science Society of America.
- Houghton RA (1995) Land-use change and the carbon cycle. *Global Change Biol.* 1: 275-287
- Huante P, Rincón E y Chapin FS (1995) Responses to phosphorus of contrasting successional tree-seedling species from the tropical deciduous forest of Mexico. *Funct. Ecol.* 9: 760-766.
- Hughes RF, Kauffman JB y Cummings DI (2002) Dynamics of aboveground and soil carbon and nitrogen stocks and cycling of available nitrogen along a land-use gradient in Rondonia, Brazil. *Ecosystems* 5: 244-259.
- Jenkinson DS y Ladd JN (1981) Microbial biomass in soil: measurement and turnover. En: Paul EA y Ladd JN (Eds) *Soil Biochem.* 5: 415-471.

- Jaramillo VJ y Sanford RL (1995) Nutrient cycling in tropical deciduous forest. En: Bullock SH, Mooney HA y Medina E (Eds) *Seasonally Dry Tropical Forest* (p. 346-361). Cambridge University Press, Cambridge.
- Jordan D y Beare MH (1991) A comparison of methods for estimating soil microbial biomass carbon. *Agr. Ecosyst. Env.* 34: 35-41.
- Kauffman JB, Sanford RT, Cummings DL, Salcedo HI y Sampaio EVSB (1993) Biomass and nutrient dynamics associated with slash fires in neotropical dry forest. *Ecology* 74: 140-151.
- Kauffman JB, Steele MD, Cummings DL y Jaramillo VJ (2003) Biomass dynamics associates with deforestation, fire, and conversion to cattle pasture in a Mexican tropical dry forest. *For. Ecol. Manag.* 176: 1-12.
- Kaye JP, Binkley D, Zoo X y Parrota JA (2002) Non-labil soil 15 nitrogen retention beneath three tree species in a tropical plantation. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 66: in press.
- Kennard DK y Gholz HL (2001) Effects of high-and low-intensity fires on soil properties and plant growth in a Bolivian dry forest. *Plant Soil* 234:119-129.
- Kieft TL, Soroker E y Firestone MK (1987) Microbial biomass response to a rapid increase in water potential when dry soil is wetted. *Soil Biol. Biochem.* 19:119-126.
- Kummerow J, Castellanos J, Maass JM y Larigauderie A (1990) Production of fine roots and their seasonality of their growth in a Mexican deciduous dry forest. *Vegetatio* 90: 73-80.
- Lal R, Kimble JM, Follet RF y Stewart BA (1998) *Soil Processes and the Carbon Cycle*. CRC Press, Florida.
- Lal CB, Annapurna C, Raghubanshi AS y Singh JS (2001) Foliar demand and resource economy of nutrients in dry tropical forest species. *J. Veg. Sci.* 12: 5-14.

- Lehninger AL, Nelson DI y Cox MM (1993) Principles of Biochemistry. Worth Publishers, New York.
- Lodge DJ, McDowell WH y McSwiney CP (1994) The importance of nutrient pulses in tropical forests. *Trends Ecol. Evol.* 10: 384- 387.
- Lugo AE y Murphy PG (1986) Nutrient dynamics of a Puerto Rican subtropical dry forest. *J. Trop. Ecol.* 2:55-72.
- Lugo AE, Sánchez MJ y Brown S (1986) Land-use and organic carbon content of some subtropical soils. *Plant Soil* 96: 185-196.
- Luizao RC, Bonde TA y Rosswall T (1992) Seasonal variation of soil microbial biomass- the effect of clearfelling a tropical rain forest and establishment of pasture in the central Amazon. *Soil Biol. Biochem.* 24: 805-813.
- Maier RM, Pepper IL y Gerba CP (2000) Environmental Microbiology. Academic Press, San Diego, California. p.p. 585
- Maass JM (1995) Conversion of tropical dry forest to pasture and agricultura. En: Bullock SH, Mooney HA y Medina E (Eds) *Seasonally Dry Tropical Forest* (p 346-361) Cambridge University Press, Cambridge.
- Manyard DG y Kalra YP (1993) Nitrate and Ammonium Nitrogen. En: Carter MR (Ed.) *Soil Sampling and Methods for Analysis.* (p 25-38) Lewis Publisher. Boca Raton, Florida.
- Martínez-Yrizar A y Sarukhán J (1990) Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in Mexico over a five year period. *J. Trop. Ecol.* 6: 433-444.
- Martínez-Yrizar A (1995) Biomass distribution and primary productivity of tropical dry forest. En: Bullock SH, Mooney HA y Medina E (Eds) *Seasonally Dry Tropical Forest* (p 326-341). Cambridge University Press, Cambridge.

- Masera OR, Ordóñez MJ Y Dirzo R (1997) Carbon emissions from Mexican forest: current situation and long term scenarios. *Climatic Change* 35: 265-295.
- Matson PA, Parton WJ, Power AG y Swift MJ (1997) Agricultural intensification and ecosystem properties. *Science* 277: 504-508.
- McGrath DA, Smith CK, Gholz HL y Oliveira F (2001) Effects of land use change on soil nutrient dynamics in Amazonia. *Ecosystems* 4:625-645.
- Medina E (1995) Diversity of life forms of higher plants in neotropical dry forest. En: Bullock SH, Mooney HA y Medina E (Eds) *Seasonally Dry Tropical Forest* (p 221-238). Cambridge University Press, Cambridge.
- Meentemeyer V, Box EO y Thompson R (1982) World patterns and amounts of terrestrial plants litter production. *BioScience* 32: 125-128.
- Montagnini F y Buschbacher R (1989) Nitrification rates in two undisturbed tropical rain forest and three slash and burn sites of the Venezuelan Amazon. *Biotropica* 21: 9-14.
- Mooney HA, Bullock SH y Medina E (1995) Introduction. En: Bullock SH, Mooney HA y Medina E (Eds) *Seasonally Dry Tropical Forest* (p 1-8). Cambridge University Press, Cambridge
- Mosier AR, Bleken MA, Chiawanakupt P, Ellis EC, Freney JR, Howarth B, Matson PA, Minami K, Naylor R, Weeks K y Zhu ZL (2002) Policy implications of human-accelerated nitrogen cycling. *Biogeochem.* 57/58: 477-516.
- Murphy PG y Lugo AE (1986a) Ecology of dry tropical forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17:67-88.
- Murphy PG y Lugo AE (1986b) Structure and biomass of a subtropical dry forest in Puerto Rico. *Biotropica*. 18: 89-96.

- Neill C, Piccolo MC, Steudler PA, Melillo JM, Feigl BJ y Cerri CC (1995) Nitrogen dynamics in soils of forest and active pastures in the western Brazilian Amazon Basin. *Soil Biol. Biochem.* 27: 1167-1175.
- Neill C, Piccolo M, Cerri CC, Steudler PA, Melillo JM y Brito M (1997) Net nitrogen mineralization and net nitrification rates in soils following deforestation for pasture across the southwestern Brazilian Amazon Basin landscape. *Oecologia* 110: 243-252.
- Neill C y Davidson EA (2000) Soil carbon accumulation or loss following deforestation for pasture in the Brazilian Amazon. En: Lal R, Kimble JM y Stewart BA (Eds) *Global Climate Change and Tropical Ecosystems* (p 197-211) CRC Press, Florida
- Nepstad DC, Moutinho PR y Markewitz D (2001) The recovery of biomass, nutrient stocks and deep soil functions in secondary forest. En: McClain ME, Victoris RL y Richey JE (Eds.) *The Biogeochemistry of the Amazon Basin*. New York. Oxford University Press.
- Oades M (1984) Soil organic matter and structural stability: mechanisms and implications for management. *Plant Soil* 76: 319-337.
- Ordóñez MJ y Flores-Villela O (1995) *Áreas Naturales Protegidas*. Pronatura, México, DF.
- Paul EA y Clark FE (1989) *Soil Microbiology and Biochemistry*. Academic Press, San Diego, California.
- Piccolo M, Neill C y Cerri CC (1994) Net nitrogen mineralization and net nitrification along a tropical forest-to-pasture chronosequence. *Plant Soil* 162: 61-70 .
- Prasad P, Basu S y Behera N (1994) A comparative account of the microbial characteristics of soils under natural forest, grassland and cropfield from Eastern India. *Plant Soil* 175: 85-91.
- Raich JW (1983) Effects of forest conversion on the carbon budget of a tropical soil. *Biotropica* 3: 177-184.

- Raghubanshi AS (1991) Dynamics of soil biomass C, N and P in a dry tropical forest in India. *Biol. Fertil. Soils* 12:55-59.
- Read L y Lawrence D (2003) Recovery of biomass following shifting cultivation in dry tropical forest of the Yucatan *Ecol. Appl.* 13: 85-97.
- Reiners WA, Bowman AF, Parsons WFJ y Keller M (1994) Tropical rain forest conversion to pasture : changes in vegetation and soil properties. *Ecol. Appl.* 4: 363-377.
- Resh SC, Binkley D y Parrotta JA (2002) Greater soil carbon sequestration under nitrogen fixing trees compared with *Eucalyptus* species. *Ecosystems* 5: 217-231.
- Rhoades CC y Coleman DC (1999) Nitrogen mineralization and nitrification following land conversion in montane Ecuador. *Soil Biol. Biochem.* 31: 1347-1354.
- Rhoades CC, Eckert GE y Coleman DC (2000) Soil carbon differences among forest, agriculture and secondary vegetation in lower montane Ecuador. *Ecol. Appl.* 10: 497-505.
- Ritz K, Dighton J y Giller KE (1994) *Beyond the Biomass*. John Wiley & Sons, Reino Unido.
- Rzedowsky J (1978) *La Vegetación de México*. ENCB, IPN, México, DF. p.p.439
- Rzedowsky J (1991) Diversity and origins of the Fanerogamus Flora of Mexico. En: Ramamoorthy TP, Lot A y Ita J (Eds) *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*, Oxford University Press, New York.
- Saikh H, Chandrika V y Ghosh K (1998) Changes in carbon, nitrogen and phosphorus levels due to deforestation and cultivation: a case study in Simipal National Park, India. *Plant Soil* 198: 137-145
- Sánchez JGJ (2002) Variación intraespecífica en la herbivoría y su impacto en algunos componentes del éxito reproductivo masculino y femenino de *Ipomea Pauciflora* en una selva baja caducifolia. Tesis de Licenciatura. UNAM. México, DF.

- Schlesinger WH (1997) Biogeochemistry: An analysis of global change. Academic Press, San Diego, California
- Singh KP (1989) Mineral nutrients in tropical dry deciduous forest and savanna ecosystems in India. En: Proctor J (Ed) Mineral Nutrients in Tropical Forest and Savanna Ecosystems. Blackwell Scientific Publications, Oxford
- Singh JS, Raghubanshi AS, Singh RS y Srivastava SC (1989) Microbial biomass acts as a source of plants nutrients in dry tropical forest and savanna. Nature 338: 499-500.
- Sparling GP y Ross DJ (1988) Microbial contribution to the increased nitrogen mineralization after air-drying of soils. Plant Soil 105:163-167.
- Srivastava CS (1992a) Influence of soil properties on microbial C, N and P in dry tropical ecosystems. Biol. Fert. Soils 13: 176-180.
- Srivastava CS (1992b) Microbial C, N and P in dry tropical soils: seasonal changes and influence of soil moisture. Soil Biol. Biochem. 7: 711-714.
- Srivastava SC y Singh JS (1988) Carbon and phosphorus in the soil biomass of some tropical soils of India. Soil Biol. Biochem. 20: 743-747
- Srivastava SC y Singh JS (1991) Microbial C, N y P in dry tropical forest soil: effects of alternate land-uses and nutrient flux. Soil Biol. Biochem. 23: 117-124
- Stevenson FJ (1994) Humus Chemistry. Genesis, Composition, Reactions. John Wiley & Sons, New York
- Stevenson FJ y Cole MA (1999) Cycles of Soil. John Wiley and Sons p.p. 427
- Stolp H (1988) Microbial Ecology: Organisms, Habitat and Activities. Cambridge University Press, Cambridge
- Tate RL (1992) Soil Organic Matter: Biological and Ecological Effects. Krieger Publishing Company, Florida p.p. 291

- Tate R L (2000) *Soil Microbiology*. John Wiley & Sons, Inc. USA
- Trejo I y Dirzo R (2000) Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biol. Conserv.* 94: 133-142.
- Vance ED, Brookes PC y Jenkinson DS (1987) An extraction method for measuring soil microbial biomass *Soil Biol. Biochem.* 19: 703-707.
- Veldkamp E, Davidson E A, Erickson H, Keller M Y Weiz M (1999) Soil nitrogen cycling and nitrogen oxide emission along a pasture chronosequence in the humid sub-tropics. *Soil Biol. Biochem.* 31: 387-394
- Verchot LV, Davidson EA, Cattanio JH, Ackerman, Erickson HE y Keller M (1999) Land use change and biogeochemical controls of nitrogen oxide emissions from soils in Eastern Amazonia. *Global Biogeochem. Cycl.* 13: 31-46.
- Vitousek PM (1984) Litterfall, nutrient cycling and nutrient limitation in tropical forest. *Ecology* 65: 285-298.
- Vitousek PM y Matson PA (1984) Mechanisms of nitrogen retention in forest ecosystems: a field experiment. *Science* 225: 51-52.
- Vitousek PM, Ehrlich PR, Ehrlich AH y Matson PA (1986) Human appropriation of the products of photosynthesis. *BioScience* 36: 368-373.
- Vitousek PM y Horward RW (1991) Nitrogen limitation on land in the sea: How can it occur? *Biogeochem.* 13: 87-115.
- Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J y Melillo JM (1997) Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277:494-499.
- Wardle DA (1998) Controls of temporal variability of the soil microbial biomass: a global-scale synthesis. *Soil Biol. Biochem.* 13:1627-1637.

- Williams EJ, Hutchinson GL y Fehsenfeld FC (1992) NO_x y N_2O emissions form soil. Global Biogeochemical Cycl. 6: 351-388.