



00377

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA

EFFECTO DE LA FERTILIZACIÓN CON NITRÓGENO Y
FÓSFORO SOBRE LA MATERIA ORGÁNICA DEL SUELO:
IMPLICACIONES PARA LA RESTAURACIÓN DEL
BOSQUE TROPICAL SECO DE YUCATÁN

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL CON ORIENTACIÓN
EN RESTAURACIÓN ECOLÓGICA)

PRESENTA

ANA MARÍA GAMBOA CÁCERES

DIRECTOR DE TESIS: DR. JULIO CAMPO ALVES



MÉXICO, D. F.

COORDINACIÓN

FEBRERO, 2005

m. 340830



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.



POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

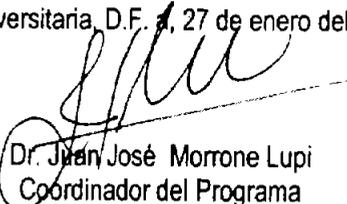
Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.
NOMBRE: Ana María Gamboa Caceres
FECHA: 4-Feb-05
FIRMA: ANACARIBAS

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 22 de noviembre del 2004, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental con orientación en Restauración Ecológica) del(a) alumno(a) **Gamboa Caceres Ana María** con número de cuenta **503450818**, con la tesis titulada: "Efecto de la fertilización con nitrógeno y fósforo sobre la materia orgánica del suelo: implicaciones para la restauración del bosque tropical seco de Yucatán", bajo la dirección del(a) Dr. Julio Campo Alves .

Presidente:	M. en C. Julia Carabias Lillo
Vocal:	Dr. Jorge Etchevers Barra
Secretario:	Dr. Julio Campo Alves
Suplente:	Dr. Fernando de León González
Suplente:	Dra. Silke Cram Heydrich

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., 27 de enero del 2005


Dr. Juan José Morrone Lupi
Coordinador del Programa

A Irene, felicidad de mi vida

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Julio Campo quiero darle un agradecimiento muy especial por integrarme a su grupo de investigación desde el primer momento que toqué a su puerta, por compartir conmigo sus conocimientos, por ser excelente tutor y por guiarme tan dedicada y amablemente en esta importante etapa de mi formación.

A los doctores Jorge Etchevers y Silke Cram por acompañarme durante el desarrollo de esta investigación y por sus valiosas sugerencias. Agradezco al Dr. Etchevers por recibirme en el Laboratorio de Fertilidad de Suelos del Colegio de Posgraduados para la realización de parte de los análisis químicos. También agradezco a la Dra. Cram por permitirme realizar parte del trabajo de laboratorio en las instalaciones del Laboratorio de Análisis Químicos y Físicos Ambientales del Instituto de Geografía-UNAM.

Muy especialmente a la Dra. Claudia Hidalgo del Laboratorio de Fertilidad de Suelos del Colegio de Posgraduados por su dedicado apoyo durante la estructuración del proyecto y por su asesoría tanto en la realización de las determinaciones de carbono y mineralogía, como en el análisis de los resultados.

A la Maestra Julia Carabias y el Dr. Fernando de León por sus valiosas correcciones y comentarios a la tesis. Particularmente al Dr. de León por su importante asesoría en el estudio de la agregación del suelo.

A Enrique Solís por ser amigo, por compartir su visión del proyecto conmigo, porque su trabajo previo en las parcelas de Yucatán fue cimiento de la presente investigación y por enseñarme de la forma más amable el manejo de las técnicas de laboratorio.

A la Dra. Helena Cottler por compartir conmigo sus conocimientos sobre suelos y muy especialmente por su apoyo y consejos durante la primera etapa de la maestría.

A Georgina García quiero darle un agradecimiento muy especial pues su apoyo ha sido esencial desde que mi viaje a México era sólo un proyecto.

A Vicente por su amistad y por compartir con nosotros sus conocimientos, enfoque y perspectivas de la restauración ecológica.

A mis compañeros de laboratorio, Vini, Edith, Lupita, Serbia, Pati, Pablo, Rigo, Israel y Arturo por su amistad. Agradezco muy especialmente a Serbia y Vini pues su colaboración fue fundamental para el avance del proyecto.

Al departamento de Recursos Naturales del Centro de Investigaciones Científicas de Yucatán por el apoyo logístico al proyecto general del cual se derivaron las muestras para el desarrollo de la presente investigación.

A Fernando Tun por haber permitido la realización de parte de estos estudios en tierras de su propiedad.

A Pastor Gómez Xequé y Lupita Chuc Puc por su colaboración en el trabajo de campo.

A Adriana y Rafa por su colaboración en el Laboratorio de Biogeoquímica.

A todos mis compañeros de la maestría, muy especialmente a Vale, Elsa, Paula, Vero y Fer por brindarme su amistad y haber podido conocer parte de lo hermoso de México en su compañía.

A Paula, Emi y Mauricio por ser nuestra familia en México durante estos dos años.

A la Fundación Packard y al Instituto de Ecología de la UNAM por brindarme la beca para el desarrollo de mis estudios de maestría.

Al CONACYT por el financiamiento de los trabajos de campo y de laboratorio (proyectos G-0011 y 31954).

Quiero agradecer muy especialmente a mi familia, Irene, Adela y Jose porque su amor y alegría me llevan siempre por caminos maravillosos.

ÍNDICE

RESUMEN

1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 <i>LIMITACIÓN POR NUTRIENTES EN BOSQUES TROPICALES: EVIDENCIAS DERIVADAS DE EXPERIMENTOS DE FERTILIZACIÓN</i>	
2. MARCO CONCEPTUAL	8
2.1 <i>EL CARBONO DEL SUELO</i>	
2.2 <i>EL NITRÓGENO DEL SUELO</i>	
2.3 <i>EL FÓSFORO EN EL SUELO</i>	
2.4 <i>LOS BOSQUES TROPICALES SECOS</i>	
2.5 <i>RESTAURACIÓN ECOLÓGICA</i>	
3. JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS	30
4. HIPÓTESIS Y PREDICCIONES	32
5. ÁREA DE ESTUDIO	33
5.1 <i>CLIMA</i>	
5.2 <i>RELIEVE Y SUSTRATO GEOLÓGICO</i>	
5.3 <i>SUELOS</i>	
5.4 <i>VEGETACIÓN</i>	
5.5 <i>USO DE LA TIERRA</i>	
6. MÉTODOS	40
6.1 <i>DISEÑO EXPERIMENTAL</i>	
6.2 <i>MUESTREO DE SUELO Y CONDICIONES CLIMÁTICAS</i>	
6.3 <i>FRACCIONAMIENTO DEL SUELO</i>	
6.4 <i>ANÁLISIS QUÍMICOS</i>	
6.5 <i>ANÁLISIS FÍSICOS</i>	
6.6 <i>ANÁLISIS ESTADÍSTICO</i>	
7. RESULTADOS	49
7.1 <i>EL BOSQUE REFERENCIA Y EL BOSQUE SUCESIONAL TEMPRANO</i>	
7.2 <i>EFFECTO DE LA FERTILIZACIÓN SOBRE LA MATERIA ORGÁNICA DEL SUELO EN EL BOSQUE REFERENCIA</i>	
7.3 <i>EFFECTO DE LA FERTILIZACIÓN SOBRE LA MATERIA ORGÁNICA DEL SUELO DEL BOSQUE SUCESIONAL TEMPRANO</i>	
8. DISCUSIÓN	76
8.1 <i>LA MATERIA ORGÁNICA EN DOS ETAPAS DE LA REGENERACIÓN DEL BTS DE YUCATÁN</i>	
8.2 <i>EVIDENCIAS DE LA LIMITACIÓN POR NUTRIENTES DEL PROCESAMIENTO DE LA MOS EN EL BTS DE YUCATÁN</i>	
8.3 <i>CONSIDERACIONES FINALES</i>	

9. CONCLUSIONES	90
10. LITERATURA CITADA	91
11. ANEXOS	104

ANEXO 1. Diagrama de difracción de rayos X.

ANEXO 2. Concentración y masa de C, N y P-total y relaciones C:N, C:P y N:P en el suelo y en sus fracciones en el bosque referencia y en el bosque sucesional temprano, Yucatán. Período entre los años 1997 y 2000.

ANEXO 3. Cálculo del secuestro de C en madera de árboles del bosque sucesional temprano luego de 3 años de fertilizaciones de suelo con P.

LISTA DE FIGURAS

1. Ciclo del C en el suelo (p. 8)
2. Ciclo del N en el suelo (p. 15)
3. Ciclo del P en el suelo (p. 17)
4. Objetivos de la restauración ecológica (p. 28)
5. Temperatura y precipitación del área de estudio (p. 34)
6. Principales cultivos del estado de Yucatán (p. 39)
7. Métodos (p. 41)
8. Temperatura y precipitación del área de estudio durante los años de muestreo (p. 42)
9. Concentración de C_{total} y $C_{orgánico}$ estimado en el suelo sin fraccionar y en fracciones en los dos bosques estudiados (p. 45)
10. Distribución en fracciones de la masa del suelo en los dos BTS estudiados (p. 49)
11. Agregados de la fracción de suelo 2000-250 μm . (p. 50)
12. Masa de C_{total} , N_{total} y P_{total} en las fracciones de suelo en los dos BTS estudiados (p. 52)
13. Concentración de C_{total} en las fracciones de suelo en el B referencia entre los años 1997 y 2000 bajo tratamientos de fertilización con N, P o N+P (p. 58)
14. Concentración de N_{total} en las fracciones de suelo en el B referencia entre los años 1997 y 2000 bajo tratamientos de fertilización con N, P o N+P (p. 59)
15. Concentración de P_{total} en las fracciones de suelo en el B referencia entre los años 1997 y 2000 bajo tratamientos de fertilización con N, P o N+P (p. 60)
16. Relación C:N en las fracciones de suelo del B referencia entre los años 1997 y 2000 bajo tratamientos de fertilización con N, P o N+P (p. 61)
17. Relación C:P en las fracciones de suelo del B referencia entre los años 1997 y 2000 bajo tratamientos de fertilización con N, P o N+P (p. 62)
18. Relación N:P en las fracciones de suelo del B referencia entre los años 1997 y 2000 bajo tratamientos de fertilización con N, P o N+P (p. 63)
19. Concentración de C_{total} en las fracciones de suelo en el BS temprano entre los años 1997 y 2000 bajo tratamientos de fertilización con N, P o N+P y parcelas testigo del B referencia (p. 66)
20. Concentración de N_{total} en las fracciones de suelo en el BS temprano entre los años 1997 y 2000 bajo tratamientos de fertilización con N, P o N+P y parcelas testigo del B referencia (p. 67)
21. Concentración de P_{total} en las fracciones de suelo en el BS temprano entre los años 1997 y 2000 bajo tratamientos de fertilización con N, P o N+P y parcelas testigo del B referencia (p. 68)
22. Relación C:N en las fracciones de suelo del BS temprano entre los años 1997 y 2000 bajo tratamientos de fertilización con N, P o N+P y parcelas testigo del B referencia (p. 69)
23. Relación C:P en las fracciones de suelo del BS temprano entre los años 1997 y 2000 bajo tratamientos de fertilización con N, P o N+P y parcelas testigo del B referencia (p. 70)
24. Relación N:P en las fracciones de suelo del BS temprano entre los años 1997 y 2000 bajo tratamientos de fertilización con N, P o N+P y parcelas testigo del B referencia (p. 71)

LISTA DE CUADROS

1. Características del suelo y la vegetación de los BTS de Yucatán estudiados (p. 36)
2. Especies de árboles con mayor valor de importancia relativa en los dos BTS estudiados (p. 37)
3. Distribución de la masa del suelo, concentración de C_{total} , $C_{inorgánico}$ y $C_{orgánico}$ estimado en el suelo y sus fracciones (p. 45)
4. Partículas agregadas y partículas no agregadas en las fracciones de suelo de mayor tamaño (p. 50)
5. Concentración de C_{total} , N_{total} y P_{total} en el suelo sin fraccionar en los dos BTS estudiados (p. 51)
6. Concentración de C_{total} , N_{total} y P_{total} en las fracciones de suelo en los dos BTS estudiados (p. 51)
7. Relaciones C:N, C:P y N:P en el suelo sin fraccionar en los dos BTS estudiados (p. 53)
8. Relaciones C:N, C:P y N:P en las fracciones de suelo en los dos BTS estudiados (p. 54)
9. Concentración de C, N y P total en el suelo del B referencia y en el BS temprano (p. 72)
10. Masa de suelo, C, N y P total en las fracciones de MOS del B referencia (p. 73)
11. Relaciones C:N, C:P y N:P en el suelo del B referencia y del BS temprano (p. 74)
12. Masa de suelo, C, N y P total en las fracciones de MOS del BS temprano (p. 75)
13. Concentración de C y N y relación C:N en el suelo de ecosistemas tropicales y subtropicales (p. 78)

RESUMEN

Se ha planteado que la regeneración del bosque tropical seco (BTS) de Yucatán está limitada por una baja disponibilidad de nutrientes (Solís y Campo 2004) y que en los suelos que sustentan estos bosques (Lithic Haprendolls) existe una gran acumulación de materia orgánica (Shang y Tiessen 2003). En este contexto, en la presente investigación se buscó estudiar la posible limitación del procesamiento de la MOS por una baja calidad en etapas iniciales del desarrollo de esta vegetación y aportar elementos al análisis de la fertilización como herramienta para la potenciación de procesos de regeneración del ecosistema.

Se evaluó el efecto de la fertilización con nitrógeno (N) (220 kg N/ha*año), fertilización con fósforo (P) (75 kg P/ha*año) y la aplicación conjunta de estos nutrientes (N+P) (220 kg N/ha*año + 75 kg P/ha*año) sobre la materia orgánica del suelo (MOS). Los tratamientos, con 4 repeticiones cada uno, fueron aplicados aleatoriamente a parcelas de 12 m X 12 m. El fertilizante utilizado como fuente de N fue urea ($(\text{NH}_2)_2\text{CO}$), y como fuente de P se utilizó super fosfato triple ($\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$). Se analizaron muestras de suelo (0-10 cm de profundidad) correspondientes a 4 años (1 año de calibración y 3 años de fertilización). Debido a la importancia de la agregación tanto en la dinámica como estabilidad del carbono y nutrientes del suelo, se analizó el efecto de la fertilización N y P sobre la materia orgánica contenida en diferentes fracciones de suelo (2000-250, 250-50 y <50 μm). Se determinó la masa de suelo asociada a cada una de las fracciones, el C_{total} , el N_{total} , el P_{total} , las relaciones C:N, C:P y N:P del suelo sin fraccionar y de cada una de las 3 fracciones. El estudio se realizó en dos bosques secundarios de edad diferente, uno sucesional temprano (10 años) y otro sucesional tardío (60 años), el cual se utilizó como bosque "referencia".

Las parcelas testigo evidencian altas concentraciones de C_{total} y de N_{total} en estos suelos, en comparación con suelos que soportan otros ecosistemas tropicales. Particularmente resaltó la alta concentración de C_{total} (240 mg/g) y N_{total} (14 mg/g) en el suelo del bosque sucesional temprano (BS temprano) en comparación con el bosque referencia (C_{total} : 140 mg/g; N_{total} : 11 mg/g). Estos resultados pueden explicarse por la gran estabilidad de la materia orgánica en este tipo de suelos debida a la estabilidad de agregados ($\sim 90\%$) y específicamente en el caso de BS temprano a la mayor dominancia de especies leguminosas y a la menor calidad de la MOS al comienzo de la regeneración. La menor calidad y estabilización de la MOS en el BS temprano en comparación con el bosque referencia sugiere que esta etapa de la regeneración podría estar limitada por una baja disponibilidad de C y/o nutrientes.

La aplicación de N (solo) en el suelo del BS temprano no causó cambios significativos en las variables analizadas. Si bien la aplicación de P (solo) al suelo de este bosque no tuvo efecto sobre la concentración de este nutriente ni la del N_{total} en el suelo, en el primer año de su aplicación se presentó un incremento de la concentración de C_{total} en la fracción de suelo de mayor tamaño y en el suelo sin fraccionar. La aplicación de N+P no causó cambios en las concentraciones de C_{total} , N_{total} ni P_{total} en el suelo sin fraccionar, sin embargo en el segundo y tercer año de aplicación incrementó la concentración de P_{total} de la fracción de tamaño intermedio. La adición de nutrientes en el BS temprano tendió a mejorar la calidad de la MOS, lo cual se evidenció a través de la disminución

de la relación C:N del suelo sin fraccionar y las fracciones de mayor tamaño. Esta tendencia fue más clara en el tercer año de aplicación de P cuando la relación C:N del suelo disminuyó de 14.0, en las parcelas testigo, a 12.8 en las fertilizadas con este nutriente. Una mejor calidad de la MOS y especialmente de la MOS asociada a la fracción de mayor tamaño podría potenciar procesos de descomposición limitados y así favorecer la recirculación de nutrientes del suelo a la parte aérea del sistema.

Debido al papel central del P durante la regeneración, a las respuestas positivas registradas en la MOS ante su aplicación, además de los cambios en diversos procesos ecosistémicos registrados por otros autores ante la fertilización de estos suelos con P (p.e. incremento de la mineralización potencial de N, aumento del crecimiento vegetal, incremento en la asimilación de nutrientes y en la sobrevivencia y reclutamiento de plántulas), se sugiere que su utilización puede ser un aspecto importante a vincular en programas de restauración del BS de Yucatán. Con respecto a la fertilización con N, se recomienda analizar las posibles emisiones de gases nitrogenados derivados de la aplicación de este nutriente.

En este trabajo se analizó la captura de C en el suelo del BS temprano derivado de la fertilización inicial con P (3 Mg de C/ha), la posterior disminución de la concentración del C_{total} en el suelo luego de 2 años de aplicación del nutriente, y la compensación potencial de esta pérdida de C, a través del secuestro en componentes aéreos del sistema (madera) (4 Mg de C/ha luego de 3 años de aplicación de P).

Dada la consistencia de las tendencias en términos de la mejora de la calidad de la MOS en respuesta a la aplicación de nutrientes en el suelo del BS temprano podría esperarse que las mismas se hicieran significativas con el aumento del tiempo de aplicación, que en este estudio fue muy breve (3 años). Es evidente que esta hipótesis requiere de validación, pero también, que subraya la importancia de la realización de estudios por plazos más prolongados.

1. INTRODUCCIÓN

Se ha planteado que la regeneración del bosque tropical seco (BTS) de Yucatán está limitada por una baja disponibilidad de nutrientes (Solís y Campo 2004) y que en estos bosques existe una gran acumulación de materia orgánica del suelo (MOS) (Shang y Tiessen 2003). En este contexto, en la presente investigación se busca estudiar la posible limitación del procesamiento de la MOS por una baja calidad en etapas iniciales del desarrollo de esta vegetación y aportar elementos para el análisis de la fertilización como herramienta para la potenciación de procesos de regeneración del ecosistema.

Alrededor del 40% de las áreas tropicales y subtropicales del mundo presenta formaciones boscosas y de éstas el mayor porcentaje corresponde a bosques secos (42 %) (Murphy y Lugo 1986). En México, el BTS es la formación vegetal predominante después del desierto y cubre el 8 % del área total del país (SARH 1994, Trejo 1998). Rzedowski (1990) plantea que el BTS podría haber ocupado un 14 % del territorio Mexicano (~ 28 millones de ha). El BTS contiene aproximadamente el 20% de la diversidad florística del país; así mismo, un 60% del total de las especies endémicas de los BTS del mundo se encuentran exclusivamente en los BTS mexicanos (Rzedowski 1991). Trejo y Dirzo (2000) reportan que hacia comienzos de la década de los 90's un 73 % del área original de distribución de los BTS de México presentaba algún nivel de alteración.

En la Península de Yucatán los Mayas han utilizado la agricultura de temporal bajo el sistema de roza, tumba y quema (RTQ) (Pérez et al. 1981, Hernández et al. 1995), conjuntamente con la siembra de henequén (*Agave fourcroydes* Lem.) desde tiempos prehispánicos. Se ha planteado que como consecuencia de este tipo de uso y el posterior abandono de cultivos, el BTS en Yucatán corresponde actualmente a un mosaico de formaciones vegetales secundarias de edades distintas (ver Gómez – Pompa et al. 1987).

La RTQ es un sistema con dos fases, en el cual un período corto de cultivo (1-3 años) se alterna con un período de descanso o barbecho, tradicionalmente de 17 a 25 años (Pérez et al. 1981, Teran y Rasmussen 1994, Hernández et al. 1995). Debido al incremento en la densidad poblacional y la consecuente necesidad de una mayor producción de alimento, en Yucatán, muchos productores han aumentado el período de cultivo a 4 años o más y han disminuido el período de barbecho (3-6 años) (Haggan et al. 2000).

Los suelos del BTS que se estudian en este proyecto presentan una concertación de materia orgánica alta (Ceccon et al. 2002), por un desarrollo importante del horizonte A_h (J.Campo 2003 com. pers.). Shang y Tiessen (2003) plantean que los problemas asociados a la fertilidad de estos suelos

(p.e. la baja tasa de descomposición de la MOS y la baja disponibilidad de nutrientes) y a su recuperación luego del uso agrícola, exigen abordar el análisis de las propiedades de las distintas fracciones de la materia orgánica, su acumulación y mecanismos de estabilización.

La MOS está constituida por una serie de componentes de estabilidades diferentes, desde residuos recientes hasta fracciones adheridas a minerales, las cuales presentan gran estabilidad. Cada una de estas fracciones es determinante de la fertilidad del suelo, siendo las más estables las responsables del almacenamiento de nutrientes a largo plazo y determinantes de la resiliencia del suelo (Shang y Tiessen 1998). Se reconoce que los estudios sobre la estabilización de la MOS y su descomposición permiten establecer si el sistema es sustentable o si está degradado (Tiessen et al. 1994).

La estructura del suelo es un factor importante en el ciclo del carbono (C) y de nutrientes del suelo (Kay 1997), siendo determinante para la protección física de la MOS. La estructura del suelo controla el acceso de la microbiota a los sustratos e influye sobre el proceso de descomposición de la MOS (Elliot y Coleman 1988, Van Veen y Kiukman 1990). La MO lábil puede estar protegida de la descomposición dentro de los agregados del suelo o en microporos inaccesibles a la microbiota (Oades 1984, Gregorich et al. 1989). Tisdall y Oades (1982) plantean que los agregados $> 250 \mu\text{m}$ (macroagregados) están asociados con MO menos procesada, en comparación con la asociada a agregados $< 250 \mu\text{m}$ (microagregados), por lo cual proponen que la fracción de mayor tamaño es muy sensible a cambios en el manejo del suelo.

Se ha demostrado que la regeneración del BTS de Yucatán está limitada por la disponibilidad de nutrientes (Campo 2000, Ceccon et al. 2002). Dentro de las estrategias para recuperar la fertilidad del suelo y potenciar la capacidad de regeneración del ecosistema se ha sugerido la utilización de fertilizantes (Campo 2000), con lo cual es posible mejorar la disponibilidad de los nutrientes limitantes (Bradshaw 1997). Esta estrategia podría influenciar la composición florística y de formas de vida, mejorando el establecimiento de especies con mayores requerimientos (Campo 2000), así como también, favoreciendo a su vez especies de rápido crecimiento (Ceccon et al. 2003). Mejorar la disponibilidad de nutrientes como estrategia inicial para la restauración ecológica, es una intervención que favorece la recuperación de la diversidad funcional del ecosistema, al incidir sobre procesos de mineralización-inmovilización y en general sobre los flujos de materia y energía (Silver et al. 1996).

En el marco del análisis de los efectos de la limitación por N y P sobre el funcionamiento del BTS en Yucatán y sus implicaciones para la restauración, en el presente trabajo se estudian las fracciones de la MOS asociadas a tamaños de partículas 2000-250, 250-50 y $< 50 \mu\text{m}$. Estas

fracciones se analizan como indicadores de las variaciones de la calidad del suelo en respuesta a la estrategia de fertilización con N y P (aplicados separadamente o en forma conjunta). El estudio se realizó en dos bosques secundarios desarrollados en terrenos que han sido utilizados para el cultivo *milpa*-henequén, y que fueron abandonados hace 10 y 60 años; este último se utilizó en el presente estudio como bosque de referencia.

1.1 LIMITACIÓN POR NUTRIENTES EN BOSQUES TROPICALES: EVIDENCIAS DERIVADAS DE EXPERIMENTOS DE FERTILIZACIÓN

En muchos ecosistemas tropicales, la producción primaria y otros procesos ecosistémicos están limitados por la baja disponibilidad de nutrientes (Vitousek y Farrington 1997, Cleveland et al. 2002). La limitación por nutrientes se puede evidenciar cuando la tasa de un proceso (p.e. crecimiento vegetal, producción de hojarasca, descomposición de mantillo) es incrementada por la adición del nutriente, en cantidades suficientes para aumentar su disponibilidad biológica (Chapin et al. 1986). Este tipo de limitación sólo puede ser evaluada rigurosamente mediante la fertilización (Chapin et al. 1986). En general, experimentos de fertilización sugieren que la adición de N incrementa la productividad en sistemas agrícolas, bosques templados, pastizales templados y tropicales, bosques boreales y tundras alpinas (ver Vitousek y Field 1999).

Son escasos los estudios que modifican la disponibilidad de nutrientes en suelos de bosques tropicales, tanto húmedos de tierras bajas (Cleveland et al. 2002), como secos. La mayor parte de la información a este respecto en áreas tropicales se ha derivado de estudios en bosques húmedos de montaña (Tanner et al. 1990, Tanner et al. 1992, Vitousek y Farrington 1997, Cavelier et al. 2000, Hall y Matson 2003, entre otros). En BTS las únicas referencias corresponden a los análisis de la fertilización en el BTS de Yucatán, proyecto del cual hace parte la presente investigación (Campo 2000, Campo y Vázquez-Yanes 2004).

En estudios de fertilización se analiza la repuesta de diversos tipos de variables a la adición de nutrientes. Entre estas variables están, el reclutamiento de plántulas y su sobrevivencia (Ceccon et al. 2003), el incremento en el diámetro del tronco (Tanner et al. 1990, Tanner et al. 1992, Vitousek y Farrington 1997, Campo y Vázquez-Yanes 2004), la concentración de nutrientes en las hojas (Tanner et al. 1990, Vitousek y Farrington 1997, Campo y Dirzo 2003), la producción de hojarasca (Tanner et

al. 1992, Harrington et al. 2001, Campo y Vázquez-Yanes 2004), la concentración de nutrientes en la hojarasca y en el suelo (Tanner et al. 1992, Erickson et al. 2001, Harrington et al. 2001, Solís y Campo 2004), los contenidos y la acumulación de MOS (Hall y Matson 2003, Campo y Vázquez-Yanes 2004), la respiración del suelo (Priess y Fölster 2001), el $C_{\text{microbiano}}$ (Priess y Fölster 2001), las transformaciones microbianas de N (Hall y Matson 2003, Solís y Campo 2004), entre otras. También se ha analizado la relación entre esta limitación, adiciones de nutrientes y emisiones de gases de N a la atmósfera (Erickson et al. 2001, Hall y Matson 2003).

A través de estos experimentos de fertilización se ha evidenciado que la producción primaria, además de otros procesos en bosques tropicales, está limitada por la disponibilidad de nutrientes. Harrington et al. (2001) observaron que la producción primaria neta aérea (PPNA) se incrementaba con la aplicación de N en sitios con restricciones por este nutriente, mientras que en sitios limitados por P, es la adición de P la que también aumentaba la PPNA. Se han presentado incrementos en el crecimiento del tronco en respuesta a fertilizaciones con N o P (Tanner et al. 1990), o en respuesta a fertilizaciones conjuntas con N y P (Tanner et al. 1992, Vitousek y Farrington 1997, Cavelier et al. 2000). Experimentos con N y P combinados con macro y micronutrientes también mostraron incrementos en el crecimiento del tronco (Gerrish y Bridges 1984, Vitousek et al. 1987). Así mismo, la fertilización conjunta con N y P también ha evidenciado limitación de la producción de hojarasca por estos nutrientes (Tanner et al. 1992).

En respuesta a la fertilización con P (Tanner et al. 1990, Harrington et al. 2001) se ha observado incremento en el P foliar y en la concentración de P en la hojarasca (Tanner et al. 1992, Harrington et al. 2001), lo cual sugiere que la disponibilidad de P aumenta con la aplicación de este nutriente (Tanner et al. 1990).

En respuesta a fertilizaciones con N se ha observado que se incrementa la MOS, el C y N totales (Erickson et al. 2001, Hall y Matson 2003) y el NO_3^- del suelo y que disminuye el NH_4^+ , respuestas que podrían indicar una estimulación de la nitrificación por la fertilización con N (Erickson et al. 2001). Erickson et al. (2001) registraron que las parcelas fertilizadas con N presentan una tendencia a una mayor producción de hojarasca y relaciones C:N de este compartimiento significativamente menores. Así mismo, se ha observado la tendencia a menores relaciones C:N del suelo ante fertilizaciones con N (Erickson et al. 2001, Hall y Matson 2003).

En general, las respuestas a aplicaciones de nutrientes se presentan luego de varios años de fertilización (al menos 2 años) (Tanner et al. 1990, Tanner et al. 1992, Vitousek y Farrington 1997, Hall y Matson 2003). Tanner et al. (1990) sugieren una posible inmovilización de los nutrientes adicionados en la biomasa microbiana o fijación química luego de la primera fertilización, sin

descartar una posible acumulación de los nutrientes aplicados en compartimentos u órganos vegetales no analizados.

Hall y Matson (2003) analizaron las transformaciones del N del suelo y las emisiones de gases nitrogenados en respuesta a adiciones de N en BTH de montaña limitados por N, P o por ambos nutrientes. Estos autores sugieren que en suelos limitados por N, el N adicionado vía fertilización puede ser inmovilizado en la biomasa microbiana y posteriormente almacenarse en la MOS. En sitios limitados por P, se presenta poca inmovilización de N en la biomasa microbiana y por lo tanto no se incrementa la reserva de N en la MOS; asociado a esto se podría presentar entonces mayores emisiones de gases de N a la atmósfera en comparación con el sitio limitado por N.

1.1.1 EVIDENCIAS DE LA LIMITACIÓN POR NUTRIENTES DEL BOSQUE TROPICAL SECO DE YUCATÁN

Como parte del estudio de la limitación por nutrientes del funcionamiento del BTS en Yucatán se han evaluado varios procesos ecosistémicos en dos bosques secundarios de distinta edad (bosque sucesional temprano y bosque sucesional tardío) luego de su uso agrícola y cultivo de henequén (*Agave fourcroydes* Lem.) (Campo 2000, Campo y Vázquez-Yanes 2004, Solís y Campo 2004). En estas áreas se han estudiado los patrones de circulación de nutrientes (Campo 2000), la relación entre las propiedades del suelo, la riqueza de especies vegetales y la estructura de la vegetación (Ceccon et al. 2002). También, se ha analizado el efecto de las fertilizaciones del suelo con N ó P y la fertilización con N + P sobre características de la comunidad vegetal y procesos del ecosistema, específicamente sobre los contenidos de N y P en el suelo (Campo 2000) y la dinámica de estos nutrientes (Solís y Campo 2004), su concentración en las hojas de los árboles de especies dominantes y su relación con la herbivoría (Campo y Dirzo 2003), el reclutamiento de plántulas y su sobrevivencia (Ceccon et al. 2003) y la dinámica aérea del C (Campo y Vázquez-Yanes 2004).

Campo (2000) relaciona los patrones de concentración de N y P en la hojarasca con una limitación por P al inicio de la recuperación de los BTS. Este mismo autor reporta que el P potencialmente mineralizable tiende a incrementarse con la edad del bosque, a pesar de ello persiste la limitación por este nutriente en etapas avanzadas de la regeneración. También argumenta que se podría presentar una limitación por N debido a su interacción con el P. Campo (2000) registró que la fertilización con N o con P o la aplicación conjunta de estos nutrientes causa incrementos en el crecimiento del tronco de los árboles y que en el bosque sucesional temprano se presenta una

aceleración en el tiempo de renuevo de la materia orgánica en el piso del bosque luego de la fertilización.

En estos bosques Ceccon et al. (2002) analizaron la relación entre características químicas del suelo ($C_{\text{orgánico}}$, N_{total} , P_{total} y $P_{\text{disponible}}$) y la riqueza de especies y estructura de la vegetación. Estos autores reportan que no hay un cambio en la riqueza de especies de árboles en relación con la variación en estas características del suelo; a pesar de esto, registraron en el bosque sucesional tardío un mayor número de especies de plántulas en relación con el incremento del $C_{\text{orgánico}}$ y el $P_{\text{disponible}}$ en la época de lluvias. También, se presentó una mayor área basal en el bosque de edad más avanzada.

Campo y Dirzo (2003) indican que las adiciones de N y P incrementaron las concentraciones foliares de P, lo cual resulta consistente con el planteamiento de la limitación por P en el bosque sucesional temprano. También, datos de la química foliar indican que existe acumulación de P en los tejidos vegetales con el tiempo de regeneración y que, la fertilización con N + P causa un importante incremento en la concentración de P en las hojas, respuesta que depende de la concentración inicial del nutriente.

Los resultados de Campo y Vázquez-Yanes (2004) evidencian también que la regeneración de la vegetación secundaria de este BTS está limitada por la disponibilidad de nutrientes, especialmente por P y que existe una interacción entre la limitación por N y la limitación por P. Estos autores registraron que fertilizaciones con P y con N+P incrementaron el crecimiento del tronco. También establecieron que ante la aplicación conjunta de N y P aumentó, en ambas etapas sucesionales, la producción de hojarasca. A pesar de este incremento en la producción de hojarasca, la fertilización no incrementó la acumulación de mantillo, lo cual se relaciona con la disminución en el tiempo de descomposición de éste en respuesta a fertilizaciones conjuntas en el bosque de menor edad y a la fertilización con P en el bosque sucesional tardío. Ante estas respuestas, Campo y Vázquez-Yanes (2004) sugieren que la fertilización potenció la actividad de descomposición, limitada por una baja disponibilidad de nutrientes, causada posiblemente por una baja calidad del mantillo.

Solís y Campo (2004) observaron que fertilizaciones continuas con P incrementaron el contenido de N total y su mineralización potencial en el suelo de ambas etapas sucesionales. Algunas repuestas a la fertilización variaron dependiendo del estado nutricional del bosque. Por ejemplo, en el bosque sucesional temprano, donde existe una limitación de la producción primaria por N y P (Campo y Vázquez-Yanes 2004), las adiciones de estos nutrientes se incorporaron activamente a la biomasa microbiana; entre un 15 y 30 % del N y P adicionado, respectivamente, fue inmovilizado. Las adiciones repetidas de N incrementaron la disponibilidad de N inorgánico en la estación de lluvias y adiciones conjuntas de N y P incrementaron la mineralización potencial de N del suelo al comienzo de

la estación de lluvias. En el bosque sucesional tardío, donde el P es más abundante en el suelo, la fertilización con P incrementó el N_{total} al igual que en el bosque sucesional temprano, pero en este bosque de mayor edad de regeneración la fertilización no alteró la inmovilización de N y P en la biomasa microbiana. Estos resultados sugieren que la sucesión influye en los ciclos de N y de P en este BTS.

Campo (2000) plantea que en los BTS secundarios podría presentarse una limitación de la producción primaria aérea neta debido a una baja disponibilidad de N y P, lo cual fue comprobado (Campo y Vázquez-Yanes 2004). Por esto se plantea que la fertilización puede constituirse en una estrategia que oriente la recuperación de áreas abandonadas, influenciando directamente la disponibilidad de nutrientes e indirectamente, haciendo disponibles nutrientes que están protegidos. Esto podría facilitar el establecimiento de especies que tuvieran mayores requerimientos nutricionales y favorecer la recomposición del bosque (ver Ceccon et al. 2003).

2. MARCO CONCEPTUAL

2.1 EL CARBONO DEL SUELO

En la superficie terrestre la mayor reserva de carbono (C) se presenta en la MOS ($30-50 \times 10^{17}$ g), mientras que en la atmósfera la reserva es menor (7×10^{17} g). A mayores profundidades (16 Km) la principal reserva de C se encuentra en los sedimentos orgánicos, en donde hay alrededor de $200,000 \times 10^{17}$ g de C como carbono orgánico (CO) (Stevenson y Cole 1999). Además del CO, en el suelo se presenta otra reserva de C, el carbono inorgánico ($7-8 \times 10^{17}$ g de CO_2) (Baties 1996), siendo muy importante en los horizontes subsuperficiales de suelos áridos y semiáridos (Sparks 2003). La fuente de este carbono inorgánico es litogénica (carbonatos primarios) o pedogénica (carbonatos secundarios) (Sparks 2003).

A través de la descomposición de los residuos animales y vegetales en el suelo, parte del C es liberado a la atmósfera como dióxido de carbono (CO_2) y parte de los nutrientes son mineralizados, quedando disponibles para las plantas y los microorganismos (Stevenson 1994). Durante la descomposición, parte del C es asimilado en la biomasa microbiana y parte convertido en humus estable (Stevenson 1994) (Figura 1). En general, la producción primaria y la actividad microbiológica

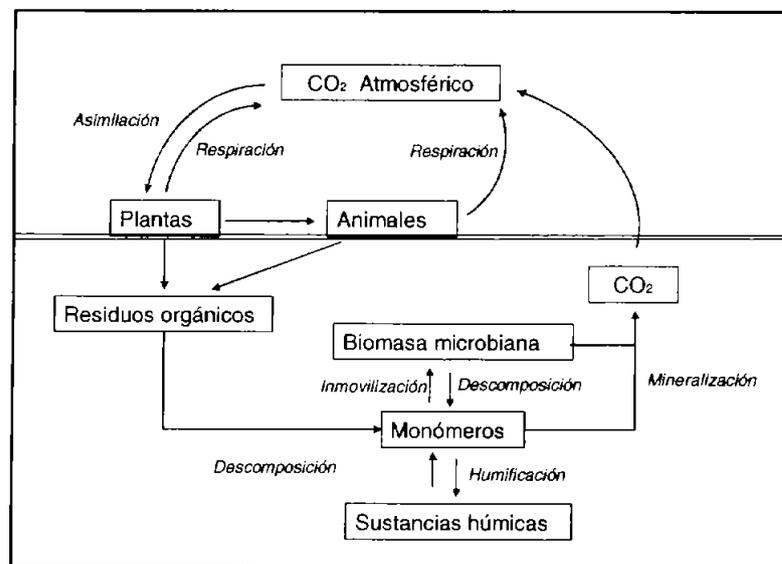


Figura 1. Ciclo del C en el suelo (Adaptado de Stevenson y Cole 1999, Tate 2000)

del suelo son los principales procesos biológicos que gobiernan la dinámica del carbono orgánico del suelo (COS) (Jastrow y Miller 1997). Estos dos procesos, y por lo tanto el ciclo del C en el suelo, están influenciados por diversos factores e interacciones (Jastrow y Miller 1997). Los ingresos de CO y la calidad de los residuos dependen del clima, la vegetación, la topografía, el suelo y las prácticas de manejo. La descomposición depende del clima, de las características químicas de la MOS, de las asociaciones químicas y fisicoquímicas MO-componentes minerales y de la localización de la MO en el suelo.

2.1.1 LA MATERIA ORGÁNICA DEL SUELO (MOS)

La MOS comprende el mantillo, la fracción ligera, la biomasa de microorganismos, los compuestos orgánicos solubles y el humus. Los primeros cuatro componentes constituyen la MOS activa o lábil, y el humus la MOS estable (Stevenson 1994). Los principales elementos constituyentes de la MOS son C (52-58 %), O (34-39%), H (3.3-4.8%) y N (3.7-4.1%) (Sparks 2003). Las características químicas y físicas de los constituyentes de la MOS son amplia y continuamente variables (Amundson 2001).

Muchas de las propiedades del suelo dependen o están influenciadas por los contenidos de MO y la actividad biológica. La formación y estabilización de agregados, la capacidad de intercambio catiónico, la circulación de nutrientes, la erodabilidad del suelo, son características y procesos edáficos determinados por la MOS y las propiedades biológicas de los suelos (Scott et al. 1999). La MO afecta favorablemente la aireación, la capacidad de campo y la permeabilidad del suelo (Stevenson y Cole 1999), de forma que reduce el encostramiento, incrementa la tasa de infiltración, reduce la escorrentía superficial, facilita la penetración de raíces, favoreciendo la acumulación de biomasa y la captura de C (Etchevers et al. 2000).

Debido a la estrecha relación de la MOS con las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo, se ha sugerido que ésta es un buen indicador de la calidad del suelo (Doran y Parkin 1994). La calidad del suelo ha sido definida como su capacidad específica para funcionar, es decir para sostener la productividad animal y vegetal, mantener o mejorar la calidad del aire y del agua, de forma que se promueva la salud animal, vegetal y humana. La calidad del suelo depende entonces de los procesos de formación y del uso y manejo (Doran y Parkin 1994).

La relación entre la MOS y la disponibilidad de nutrientes está determinada por tres componentes (Stevenson y Cole 1999): (1) MOS en forma de residuos animales y vegetales, (2) la biomasa microbiana, la cual sirve como reservorio temporal de nutrientes y (3) las sustancias húmicas, reservorio a largo plazo de C y nutrientes.

La fase inicial de la descomposición de la MO a través del ataque microbiano está caracterizada por una rápida disminución de sustrato orgánico; la cantidad del C utilizado para la síntesis celular varía de 10 a 70 % y los productos de esta primera etapa son principalmente CO₂, NH₃, H₂S, ácidos orgánicos y otras sustancias incompletamente oxidadas. En etapas posteriores, compuestos orgánicos intermedios y de la biomasa son atacados por una amplia variedad de microorganismos, dando lugar a la producción de biomasa nueva y al desprendimiento de CO₂. Durante las últimas etapas se produce una descomposición gradual de los compuestos vegetales más resistentes (p.e lignina) siendo muy importante en esta fase la actividad de hongos y actinomicetes (Stevenson 1994).

Las sustancias húmicas agrupan compuestos orgánicos heterogéneos, biogénicos, en parte aromáticos, amorfos, generalmente caracterizadas por ser de coloraciones amarillo a negro y de alto peso molecular. Las sustancias húmicas se subdividen en ácidos húmicos, ácidos fúlvicos y huminas de acuerdo a su solubilidad en ácidos o bases (Stevenson 1994).

La formación de ácidos húmicos y fúlvicos es un proceso que incluye diversas etapas (Stevenson y Cole 1999):

1. Degradación de polímeros y compuestos de bajo peso molecular
2. Metabolización microbiana de monómeros
3. Recirculación del C de la biomasa, muerte celular y resíntesis de nuevas células
4. Polimerización de los monómeros en polímeros de alto peso molecular: los polifenoles derivados de la lignina y los sintetizados por los microorganismos se polimerizan para formar compuestos de color oscuro.

LA MATERIA ORGÁNICA Y LA ESTRUCTURA DEL SUELO

La estructura se refiere al arreglo tridimensional de las partículas minerales y los constituyentes orgánicos del suelo, los cuales se unen por la acción de diversos agentes en agregados (Golchin et al.1997). La estructura es determinante en la capacidad de los suelos para mantener el desarrollo radical, captar, almacenar y movilizar el agua, ciclar carbono y nutrientes y para resistir procesos

erosivos (Kay 1997). El arreglo de las partículas minerales del suelo está influenciado por la textura, tipo de arcillas, iones intercambiables y la MOS, así como también por factores como el clima, procesos biológicos, manejo y profundidad en el perfil (Kay 1997).

La MOS puede ser estable gracias a tres mecanismos principales, la recalcitrancia bioquímica, estabilización química y la protección física (Christensen 1996). Golchin et al. (1997) plantean que los flujos de C desde y hacia la MOS están directamente relacionados con la biodisponibilidad de la MO, la cual depende de su composición química y de factores externos (medioambientales, edáficos y biológicos).

La estructura del suelo juega un papel dominante en la protección física (Jastrow y Miller 1997), siendo la MOS asociada a agregados menos susceptible a la descomposición, ya que es menos accesible a la microbiota. Debido a esta protección de la MO por los agregados, existe una estrecha relación entre la MO y la formación, estabilización y degradación de los agregados del suelo (Jastrow y Miller 1997). En suelos donde la MO es el principal agente en la estabilización de agregados, el crecimiento vegetal y la descomposición del mantillo dan lugar a la formación de una estructura de tipo jerárquico (Tisdall y Oades 1982) que depende del tipo y ubicación diversas asociaciones organo-minerales (Jastrow y Miller 1997). Edwards y Bremner (1967) propusieron la existencia de dos clases de tamaños de agregados, macroagregados ($> 250 \mu\text{m}$) y microagregados ($< 250 \mu\text{m}$). Posteriormente evidencia presentada por Tisdall y Oades (1982) y Elliot (1986), entre otros investigadores, ha soportado esta división (Golchin et al. 1997).

La estructura de tipo jerárquico implica que partículas primarias se unen con restos orgánicos (de bacterias y hongos) en microagregados muy estables de 2-20 μm de diámetro, los cuales se unen junto con restos orgánicos (restos vegetales, fúngicos y fragmentos) en microagregados de mayor tamaño (20-250 μm de diámetro). Los agentes que estabilizan estos microagregados son materiales húmicos o polisacáridos fuertemente adsorbidos a las arcillas. Los microagregados se unen para formar macroagregados ($> 250 \mu\text{m}$), los cuales son estabilizados por polisacáridos o por agentes de unión temporal como raíces finas, hifas, células bacterianas y algas (Jastrow y Miller 1997). Se ha sugerido que la estabilidad de los macroagregados está controlada por prácticas de manejo y otros factores que afectan el crecimiento radical y fúngico (Tisdall y Oades 1982).

El contenido de CO en macroagregados teóricamente debería ser mayor que el contenido en microagregados, debido a que los de mayor tamaño están compuestos de microagregados más los agentes orgánicos de unión (Jastrow y Miller 1997); sin embargo, la relación entre el CO y el tamaño de agregados presenta tendencias en diversos sentidos (positivas, negativas o ausencia). Estas

diferentes tendencias pueden deberse a los diferentes procedimientos utilizados y a las diferencias en los sistemas donde se han evaluado estas variables (Angers y Carter 1996).

Otra característica hipotética de los macroagregados es que la MO asociada a este tamaño de agregado debe ser más joven y lábil. Evidencias a favor de esta hipótesis se derivan del análisis de las relaciones C:N, tasa de mineralización y de isótopos estables de C (Angers y Carter 1996); sin embargo, también hay evidencias que señalan la presencia de C reciente en ambas clases de agregados (ver Jastrow y Miller 1997).

FRACCIONAMIENTO DE LA MOS

Debido a que la MOS es un compartimento muy heterogéneo conformado por diferentes tipos de residuos de origen animal, vegetal y microbiano en diversos estados de descomposición, así como sustancias orgánicas asociadas con los componentes inorgánicos del suelo (Christensen 1992), la modelación de su dinámica requiere de su subdivisión en compartimentos más homogéneos (Cambardella y Elliot 1992, Buyanovsky et al. 1994). La compartimentalización de la MOS de acuerdo a diferencias en su susceptibilidad a la descomposición y a su longevidad en el suelo, es básica para el entendimiento tanto de su dinámica natural, como de la influencia de prácticas de manejo y cambios en el medioambiente edáfico sobre la disponibilidad de nutrientes (Stevenson y Cole 1999).

El fraccionamiento de la MOS puede abordarse a partir de metodologías químicas o físicas (Stevenson 1994). Los métodos químicos brindan información sobre los tipos de MO y los físicos sobre su localización. La combinación de métodos físicos y químicos da información sobre dónde está cada tipo de MOS (Elliot y Cambardella 1991).

Fraccionamiento físico de la MOS

El fraccionamiento físico de la MOS ha permitido estudiar la naturaleza y significancia biológica de la MO en fracciones de suelo de diferente tamaño y determinar los tipos de MO involucrados en la formación de agregados estables (Stevenson y Cole 1999).

El fraccionamiento físico de la MO, en combinación con métodos químicos, permite estudiar el grado de asociación MOS-componentes minerales y sus variaciones bajo distintos tratamientos, con el objetivo de analizar el efecto de los minerales del suelo y la agregación sobre la estabilización de la

MOS y su susceptibilidad a la descomposición (Cambardella y Elliot 1992, Christensen 1992, Parfitt et al. 1997).

Fraccionamiento físico de partículas organo-minerales primarias

Un alto porcentaje de la MOS está asociado a partículas minerales (Stevenson 1994). La estabilidad de estas asociaciones controla las transformaciones de la materia orgánica (Sollins et al. 1996) debido a que se establece una protección física de la MO (Hassink 1997). Las fracciones asociadas a tamaños de partículas arcilla o limo presentan tasas de descomposición más lentas que las de la MOS libre (Tiessen et al. 1994) y que la asociada a partículas de tamaño mayor (Hassink 1997). Además de la textura del suelo, el tipo de arcillas también podría afectar la capacidad del suelo para estabilizar la MOS (Hassink 1997).

El fraccionamiento físico de partículas organo-minerales primarias puede realizarse a través de separaciones por densidad y por tamaño de partículas (Christensen 1992). La separación por densidad se utiliza para la obtención de MOS que no está firmemente asociada a minerales del suelo. Mediante esta separación es posible obtener una fracción ligera conformada por restos vegetales o animales menos descompuestos, y una fracción sedimentada correspondiente a complejos organo-minerales conformados por MO más procesada (Elliot y Cambardella 1991, Christensen 1992). La separación por tamaños está basada en que la MO asociada a partículas minerales de diferente tamaño presenta una estructura y función diferente.

Tanto la separación por densidad como la separación por tamaños requieren procedimientos de dispersión previos; entre éstos, pueden aplicarse diversos tratamientos como agentes químicos, ultrasonido, agitación en agua o dispersantes químicos, agitación con esferas de ágata o combinaciones entre éstas técnicas. Cada una de estas opciones puede presentar efectos secundarios de tipo químico, físico y biológico sobre la MOS, como por ejemplo ruptura o abrasión de partículas primarias, cambios en la estructura o en la distribución de la MO (Christensen 1992).

Fraccionamiento físico de partículas organo minerales secundarias - agregados

La separación de agregados se realiza mediante tamizado, generalmente sobre muestras de suelo no dispersadas y permite obtener agregados de diferentes clases de tamaño (Elliot y Cambardella 1991). El tamizado se puede realizar en húmedo o en seco y el suelo puede haber sido humedecido o secado previamente antes del tamizado. Buyanovsky et al. (1994) sugieren que el fraccionamiento de la MO en agregados de diferente tamaño mediante tamizado seco o húmedo, es probablemente el método menos disruptivo para el aislamiento de complejos organo-minerales.

2.2 EL NITRÓGENO DEL SUELO

El N es requerido en grandes cantidades para el desarrollo de los organismos y está íntimamente asociado con diversas reacciones bioquímicas (Stevenson y Cole 1999); es el nutriente mineral más demandado por las plantas y después del C, H y O, el elemento más común en los vegetales (Paul y Clark 1989). Así mismo, el N es el nutriente limitante en muchos ecosistemas terrestres (Hodge et al. 2000).

En el suelo ocurre un subciclo del ciclo global del N. Los ingresos de N al suelo ocurren por fijación biológica de dinitrógeno (N_2), por adición de amonio (NH_3), nitrato (NO_3^-) y nitrito (NO_2^-) a través de la precipitación y por la depositación de restos orgánicos; las pérdidas pueden ocurrir por lixiviación, volatilización, denitrificación y en áreas agrícolas a través de la cosecha (Stevenson y Cole 1999, Vitousek et al. 2002) (Figura 2).

El N en el suelo puede estar en forma orgánica o inorgánica; esta última incluye, NH_4^+ fijado a las arcillas, NH_4^+ intercambiable adsorbido al sistema de intercambio catiónico, NH_4^+ y NO_3^- en la solución del suelo y pequeñas cantidades de NO_2^- (Barber 1984). La cantidad de N contenido en los suelos de forma orgánica o como NH_4^+ fijado es muy superior a la que se encuentra en formas inorgánicas disponibles para las plantas (Stevenson y Cole 1999).

La mayoría del N en los suelos se encuentra en forma orgánica, por lo que el contenido de CO y N_{total} de los suelos están estrechamente relacionados. La relación C:N es determinante en el balance entre la mineralización de N y su inmovilización. La relación C:N de los suelos varía generalmente entre 10:1 y 12:1 (Stevenson y Cole 1999).

Si la relación C:N de la MOS excede la relación en los descomponedores (30:1), entonces durante la descomposición no se liberará N-inorgánico y además los microorganismos complementarán su requerimientos a partir del N-inorgánico del suelo (inmovilización), disminuyendo las reservas de N-inorgánico para las plantas (Hodge et al. 2000). Si la relación C:N del sustrato es menor que la de los descomponedores se liberará entonces un exceso de N-inorgánico en el suelo. La naturaleza heterogénea de la MOS y la diversidad de microorganismos asegura que la mineralización y la inmovilización ocurran simultáneamente (Hodge et al. 2000).

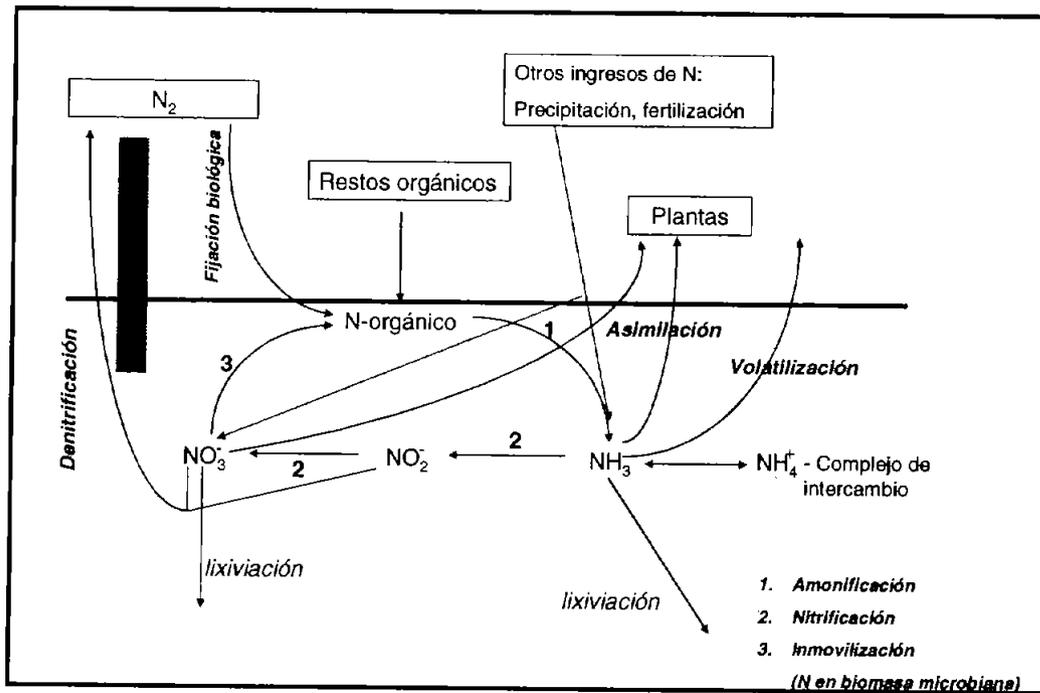


Figura 2. Ciclo del N en el suelo (Adaptado de Stevenson y Cole 1999)

2.3 EL FÓSFORO EN EL SUELO

Las principales reservas de P en la tierra son los sedimentos marinos (840×10^{18} g), seguido por las reservas en el suelo ($96-160 \times 10^{15}$ kg). El P del suelo se presenta de una amplia variedad de formas orgánicas e inorgánicas, pero principalmente en formas inorgánicas insolubles o poco solubles (Paul y Clark 1989).

Los procesos del ciclo del P en el suelo incluyen su ingreso a través de los restos orgánicos, deposición húmeda y seca, procesos de mineralización-inmovilización, reacciones de fijación a la superficie de arcillas y óxidos, reacciones de solubilización y formación de minerales fosfatados (Paul y Clark 1989) (Figura 3). La cantidad total de P encontrado en la superficie del suelo puede variar ampliamente, desde concentraciones menores de 0.01% de en suelos arenosos, hasta más de 0.2 % en suelos derivados de rocas calizas (Stevenson y Cole 1999).

Durante los procesos de formación del suelo, la intemperización del material parental da lugar a la liberación de P. Esta conduce a la acumulación de formas orgánicas y formas inorgánicas solubles de P. Durante las primeras etapas de desarrollo del suelo la disponibilidad de P es alta, sin embargo, progresivamente la disponibilidad de este nutriente va disminuyendo debido a pérdidas del sistema y a su fijación en formas minerales poco solubles que no están disponibles para las plantas (Walker y Syers 1976).

El P del suelo puede encontrarse entonces como: (1) P de compuestos orgánicos o inorgánicos en solución, (2) P inorgánico débilmente adsorbido, (3) fosfatos poco solubles de Ca, Fe o Al, (4) P en formas orgánicas insolubles, (4) fosfatos fuertemente adsorbidos y/o ocluidos por hidróxidos de Fe y Al y (5) fosfato fijado a las arcillas (Stevenson y Cole 1999).

La primera forma mineral de P es la roca fosfórica o apatita. De la descomposición química de la apatita se libera ortofosfato (H_2PO_4^- es la forma dominante a pH menores de 7.2 y HPO_4^{2-} es la forma dominante por encima de pH 7.2). Muy poco ortofosfato está presente en la solución del suelo en un instante dado, usualmente menos del 1% del P total. Esta baja concentración de P en solución es debida a la precipitación como fosfatos de Fe o Al en suelos ácidos o fosfatos de Ca en suelos alcalinos o por la adsorción y posterior absorción a hidróxidos de hierro y aluminio (Mullen 1998).

Las formas orgánicas de P usualmente constituyen entre 30-50 % del total del P del suelo, aunque pueden variar en un intervalo más amplio (5-95%) (Barber 1984). Las principales formas orgánicas de P en el suelo están constituidas por inositol fosfatos, ácidos nucleicos y fosfolípidos (Barber 1984). El contenido de P de la MOS depende del material parental, clima, drenaje, cobertura vegetal, pH y profundidad del suelo (Stevenson y Cole 1999).

La mineralización del P ocurre gracias a la acción de fosfatasa de origen microbiano principalmente. Sin embargo, las raíces de las plantas también pueden producirlas (Paul y Clark 1989). Los procesos de mineralización del P y su inmovilización en la biomasa microbiana ocurren simultáneamente y la disponibilidad de fosfato soluble en el suelo dependerá en parte de la magnitud de estos dos procesos (Stevenson y Cole 1999). Tanto la mineralización como la inmovilización dependen de factores que afectan la actividad microbiana, como son la temperatura, humedad, pH, cantidad y calidad de MOS, y en el caso de sistemas manejados de la fertilización (Stevenson y Cole 1999).

El contenido de P en los restos orgánicos es un factor clave en la regulación de la concentración de fosfatos solubles en el suelo. Si la relación de $\text{C:P}_{\text{orgánico}}$ es mayor a 300 se presentará inmovilización neta; si la relación $\text{C:P}_{\text{orgánico}}$ es menor a 200 ocurrirá mineralización neta; mientras que

valores intermedios de la relación determinarán un balance entre mineralización-inmovilización (Stevenson y Cole 1999).

En el ciclo del P en el suelo es determinante la actividad microbiana, ya que como se ha señalado, esta puede liberar P de compuestos orgánicos a través de la mineralización, inmovilizar formas disponibles de P y promover la solubilización de formas minerales insolubles a través de la producción de agentes quelantes (Stevenson y Cole 1999); así mismo, la relación micorrízica permite también solubilizar P, mejorar la exploración del suelo y tomar P del suelo que se encuentra en bajas concentraciones (Paul y Clark 1989).

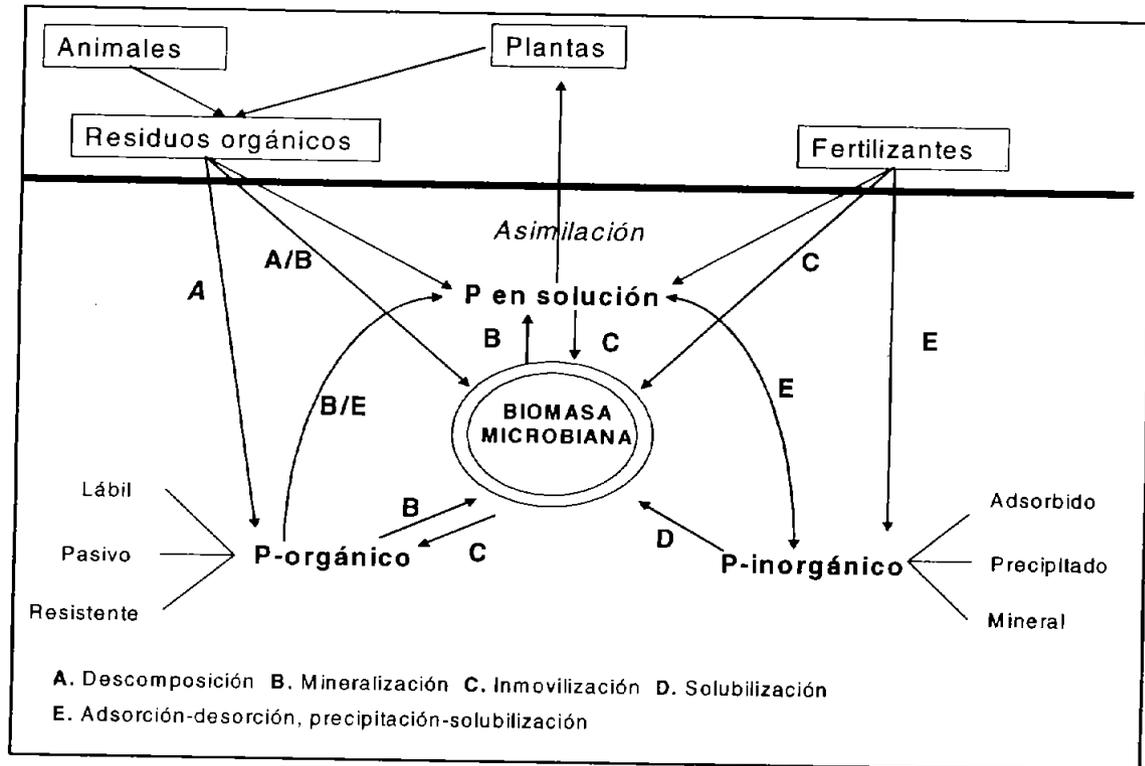


Figura 3. Ciclo del P en el suelo (Tomado de Richardson 1994)

2.4 LOS BOSQUES TROPICALES SECOS

Los bosques tropicales secos (BTS) son el tipo de cobertura vegetal más ampliamente distribuido en los trópicos (Jaramillo et al. 2003). Se presentan en áreas tropicales con una clara estacionalidad en la distribución de la precipitación (Mooney et al. 1995). En general, los bosques secos tropicales y subtropicales se presentan en áreas que no sufren congelamiento, con una media anual de temperatura superior a 17 °C, con precipitación anual entre 250 y 2000 mm y una relación entre la evapotranspiración potencial (ETP) y la precipitación (P), ETP:P entre 1 y 2 (Holdridge 1967).

El BTS ocupa el 42 % de las zonas tropicales y subtropicales cubiertas por bosques y constituye el 49 % de la vegetación de Centro América y el Caribe (Murphy y Lugo 1995). En México el 64 % de la vegetación tropical (~ 28 millones de ha) corresponde a BTS (Masera et al. 2001).

La disponibilidad de agua, medida en términos de la precipitación anual y su estacionalidad, así como su variabilidad interanual, determinan en estos bosques patrones de actividad biológica (p.e. crecimiento, reproducción, productividad) (Murphy y Lugo 1986). Sin embargo, también se sugiere que interrelaciones entre otros factores bióticos (p.e. relación planta-animal, edad de la planta) y abióticos (p.e temperatura) son determinantes de los procesos fenológicos (ver Murphy y Lugo 1986). La mayoría de los BTS están dominados por especies de árboles caducifolios, que pierden sus hojas durante la estación seca y renuevan su follaje con el inicio de la época de lluvias (Holbrook et al. 1995), siendo esta una adaptación a la estacionalidad y la sequía (Gerhardt y Hytteborn 1992).

2.4.1 PRODUCCIÓN PRIMARIA Y CICLOS DE NUTRIENTES EN LOS BTS

La cantidad y distribución de la precipitación en los BTS es determinante de la producción primaria neta (PPN) (Martínez-Yrizar 1995), así como también la duración y severidad de la estación seca es determinante en la circulación de nutrientes en BTS (Campo et al. 1998). Singh et al. (1989) plantean que la capacidad potencial para crecer a altas tasas que se presenta en BTS está estrictamente limitada por el clima y la disponibilidad de nutrientes.

La PPN de los BTS es inferior a la de los BTH. Murphy y Lugo (1986) presentan valores de 8-21 Mg/ha*año y 13-28 Mg/ha*año para BTS y BTH, respectivamente y de PPN aérea de 6-16 Mg/ha*año y 10-22 Mg/ha*año, respectivamente. La fitomasa aérea de los BTS presenta magnitudes

entre 28 y 268 Mg/ha (Martínez-Yrizar 1995). Se plantea que el estado sucesional es un factor determinante de la biomasa aérea, más que la variación de los patrones de precipitación, siendo también importante la influencia de otras características como las condiciones edáficas (p.e. disponibilidad de nutrientes) (Martínez-Yrizar 1995).

De acuerdo a la revisión realizada por Martínez-Yrizar (1995), en los BTS la producción anual de hojarasca varía entre 1.5 Mg/ha y 12.6 Mg/ha; la autora sugiere que a diferencia de los BTH, la producción de hojarasca en los BTS está limitada por la disponibilidad de agua. De acuerdo con Martínez-Yrizar y Sarukhán (1990), las tasas máximas de producción de hojarasca se presentan cuando la precipitación es mínima. Se estima que la acumulación de mantillo en el piso de BTS está entre 3.2 a 12.3 Mg/ha y su tasa de descomposición es muy variable (0.38-3.0 años) y ocurre principalmente durante la época de lluvias (Martínez-Yrizar 1995).

La biomasa de raíces finas en los BTS está fuertemente influenciada por el régimen hidrológico; incrementa durante la estación de lluvias y declina gradualmente en la estación seca (Cuevas 1995). Castellanos et al. (1991) reportan una biomasa subterránea total de 30.9 Mg/ha, de la cual un 27 % corresponde a raíces finas; la mayoría de la biomasa de raíces finas se ubica en los primeros 20 cm del suelo (62%).

Se ha planteado que la producción de hojarasca, la descomposición del mantillo, la biomasa microbiana, las raíces finas, su descomposición y la micorrización, son elementos importantes en la circulación de nutrientes en BTS (ver Jaramillo y Sanford 1995). Así mismo, la estacionalidad de las lluvias en BTS es determinante de los flujos de C y nutrientes de la vegetación al suelo, flujos que se concentran al inicio de la estación seca (Martínez-Yrizar 1995). A este respecto, varios autores han sugerido una renovación significativa de la MOS durante la estación seca en BTS (Martínez-Yrizar y Sarukhán 1990, Campo et al. 1998, García-Oliva et al. 2003).

Las fases de inmovilización-mineralización en el suelo son determinantes de los ciclos de nutrientes dentro de un ecosistema (Jaramillo y Sanford 1995). Los procesos microbianos son esenciales en las transformaciones de N (Rosswall 1982) y para la mineralización del P (Adams et al. 1989). Así mismo, la biomasa microbiana es muy importante en la conservación del N y el P (Vitousek y Matson 1984).

La caída de hojarasca es, en BTS un pulso determinante de la entrada de nutrientes al suelo (Martínez-Yrizar 1995). Durante la estación de lluvia la actividad y crecimiento de las poblaciones microbianas se incrementan, lo cual genera un aumento en la tasa de descomposición del mantillo. En la estación seca se inhibe la comunidad descomponedora y como resultado se presenta una mayor acumulación de mantillo (Swift y Anderson 1989, Xuluc-Tolosa et al. 2003).

En este tipo de ecosistemas se presentan pérdidas de nutrientes por lixiviación, principalmente durante la estación húmeda, de forma que los nutrientes solubles se acumulan durante el período seco (Campo et al. 1998). Sin embargo, al inicio de la etapa de crecimiento, la presencia de un reducido sistema de raíces finas, debido a la mortalidad de raíces durante la estación seca (Kummerow et al. 1990), sugiere una limitada retención de nutrientes por parte de las plantas (Campo et al. 1998).

En este contexto, se ha reconocido la importancia de la biomasa microbiana en la circulación de nutrientes en el BTS, ya que ésta actúa como reserva y fuente de nutrientes para las plantas (Singh et al. 1989). Los estudios de Singh et al. (1989) evidencian una relación directa entre la tasa de crecimiento vegetal y la biomasa microbiana en BTS. Durante la estación seca, cuando la actividad vegetal es baja, se acumulan nutrientes en formas biológicamente activas en la biomasa microbiana, los cuales son liberados cuando comienza el período de lluvias e inicia la etapa de crecimiento de las plantas (Singh et al. 1989). Se ha sugerido que la plasmólisis microbiana al inicio de la época de lluvia tiene como consecuencia la liberación de estos nutrientes, debido al repentino humedecimiento del suelo seco (Kief et al. 1987); además el incremento de las poblaciones consumidoras de microorganismos como protozoos, microartrópodos y nemátodos también sería clave en la liberación de los nutrientes inmovilizados (ver Singh et al. 1989). Evidencia del papel de la biomasa microbiana en el ciclo de nutrientes en BTS se derivan de los estudios de Saynes (2004) en Morelos (Sierra de Huautla). En la citada investigación se registró un incremento en el C y N microbianos durante la estación seca; el $C_{\text{microbiano}}$ fue 1 a 2 veces mayor al registrado para la época de lluvias, mientras que el $N_{\text{microbiano}}$ presentó valores muy superiores en la época de sequía (7 a 9 veces superior al registrado en la época húmeda). Al inicio de la época de lluvias, Saynes (2004) registró una importante disminución de la concentración de C y N en la biomasa microbiana. Las poblaciones microbianas parecen recuperarse a mediados de la época de lluvias cuando se registró una alta concentración de $C_{\text{microbiano}}$.

Jaramillo y Sanford (1995) y Campo et al. (1998) han sugerido que este mecanismo de liberación de nutrientes por la mineralización de la biomasa microbiana, no solo opera al inicio de la etapa de crecimiento, sino que es fundamental para el flujo de nutrientes durante toda esta etapa. Debido a que durante este período la precipitación no es continua (Bullock 1986), si no que se presentan pulsos de humedecimiento del suelo, se podría favorecer que los ciclos de mineralización-inmovilización se presenten a lo largo de la etapa de crecimiento (García-Méndez et al. 1991).

Kundu (1990) plantea la importancia de la descomposición del mantillo como fuente de nutrientes en ecosistemas tropicales, resaltando la importancia de la mineralización de nutrientes al inicio de la época de lluvias. Sin embargo, Raghubanshi et al. (1990) plantean que la biomasa

microbiana contribuye al inicio de la estación de lluvias con más nutrientes (32 kg/ha de N y 13.2 kg/ha de P) que los derivados de la descomposición del mantillo durante toda la estación de lluvias (22 kg/ha de N y 1.4 kg/ha de P) y sugieren la importancia de la descomposición del mantillo en la última etapa de la estación de crecimiento.

Entre los macronutrientes N, P, K, Ca y Mg, el P es el nutriente que se utiliza más eficientemente (sensu Vitousek 1984) en los BTS (Jaramillo y Sanford 1995). De acuerdo a Lugo y Murphy (1986) en su estudio sobre el ciclo del P en un BTS de Puerto Rico, el mayor almacén de P se encontró en el suelo (98%); además se presentan altas tasas de translocación de P (65% del P necesario para satisfacer la PPN) y bajas tasas de liberación a través de descomposición del mantillo. El N y el K presentaron también un mayor almacén en el suelo (91 y 96 % respectivamente), sin embargo, su circulación es más rápida y menos conservativa que la circulación del P.

Este uso eficiente del P en BTS sugiere un papel clave de este nutriente en el ecosistema (Jaramillo y Sanford 1995), y como lo ha sugerido Vitousek (1984) para bosques tropicales, podría ser un factor muy importante en la regulación de la producción primaria de BTS (Jaramillo y Sanford 1995, Campo et al. 2001a). Estudios sobre balance de este nutriente (P) en el BTS de Chamela, México, demuestran su retención en el ecosistema mediante procesos internos de circulación que regulan su dinámica (Campo et al. 2001a). Así mismo, experimentos de fertilización controlada, mediante los cuales es posible evidenciar la limitación por nutrientes (Chapin et al. 1986), han sugerido que la PPN (Campo y Vázquez-Yanes 2004) y la sobrevivencia y reclutamiento de plántulas (Cecon et al. 2003), en bosques secundarios de Yucatán están limitados por N y P (ver apartado que trata las evidencias de la limitación por nutrientes del BTS de Yucatán).

Campo et al. (2000) estudiaron los ciclos de Ca, K y Mg en el BTS de Chamela (México) y plantean que la hojarasca es la principal ruta de retorno de Ca y Mg al suelo. Durante la estación seca, la concentración de estos elementos en el piso de este bosque incrementa posiblemente como resultado de la disminución de la actividad microbiana y de la lixiviación (Campo et al. 1998) así como por el incremento en la acumulación de mantillo (Martínez-Yrizar y Sarukhán 1990).

2.4.2 TRANSFORMACIÓN DE LOS BTS

Los BTS del mundo han sufrido un fuerte proceso de transformación, lo cual ha causado una disminución considerable de su cobertura en los últimos años (Jha y Singh 1990). Se estima que los BTS han sido transformados en una proporción mayor que otros bosques tropicales (Murphy y Lugo

1986, Maass 1995). Debido a que muchas sabanas, matorrales y BTS secundarios se desarrollan a partir de BTS perturbados, es difícil conocer la cobertura original de los BTS (Murphy y Lugo 1986).

Los patrones de uso de las áreas de BTS están tradicionalmente dominados por una explotación agrícola para la producción de cultivos de exportación (p.e. caña de azúcar, algodón y plátano), cultivos de subsistencia (p.e. maíz, arroz, sorgo, frijoles) y uso para ganadería extensiva (ver Sabogal 1992). Como resultado de este tipo de explotación los BTS se han reducido a parches o habitats fragmentados (Janzen 1988).

Trejo y Dirzo (2000) reportan que hacia comienzos de la década de los 90's en México sólo persistía 27 % del BTS (~ 7.5 millones de ha) en condiciones inalteradas con respecto al área original de distribución, 27 % como zonas alteradas (fragmentadas pero que aún podían evidenciarse a escalas 1:4,000,000), 23 % en condiciones degradadas (fragmentos con área <1ha y con pocos árboles remanentes) y 23 % reemplazado por cambio de uso, principalmente para agricultura y pastoreo.

De forma general, la dinámica de transformación del BTS en México inicia con la RTQ, continua con un uso agrícola por unos pocos años, el cual puede ser luego reemplazado por pastos como *Panicum maximum* Jacq y *Cenchrus ciliaris* L. (De-Ita 1983) o dejado en descanso para su reutilización agrícola luego de determinado período de tiempo. Este período, tradicionalmente era de 10 a 20 años (Brady 1996) pero actualmente se ha reducido (p.e en los BTS de Yucatán entre 6-8 años)(Teran y Rasmussen 1994).

La conversión del BTS a tierras de cultivo mediante RTQ genera cambios diversos en la estructura y función del ecosistema, afecta la productividad, los procesos hidrológicos, la circulación de nutrientes, incrementa procesos erosivos y genera pérdida de biodiversidad (Maass 1995).

CAMBIOS EN EL CICLO HIDROLÓGICO E INCREMENTO DE LOS PROCESOS EROSIVOS

Luego del clareo de la cobertura vegetal, la evaporación del agua aumenta como resultado del incremento en la temperatura. La transpiración y la interceptación por parte del dosel disminuyen, haciendo que el flujo evapotranspirativo total disminuya (ver Maass 1995). Adicionalmente, la deforestación y los cambios en la cobertura vegetal debidos al uso agrícola, causan un aumento de la susceptibilidad del suelo al impacto de las gotas de lluvia, lo que da lugar a la formación de costras, causando la disminución de la capacidad de infiltración del suelo, el incremento en la escorrentía superficial y el aumento en la erosión hídrica (Maass et al. 1988, Maass 1995). El mayor riesgo de erosión ocurre durante e inmediatamente después de la siembra ya que en este período la cobertura

vegetal es mínima y generalmente corresponde con el inicio de la temporada de lluvias (Maass 1995). También son importantes los procesos de erosión eólica. Kauffman et al. (1993) reportan después de quemas, una pérdida del 57 % de las cenizas por erosión eólica.

VARIACIÓN EN LA DISPONIBILIDAD DE NUTRIENTES ASOCIADA CON LA DISMINUCIÓN DE LA BIOMASA AÉREA, Y CAMBIOS EN ALGUNAS PROPIEDADES DEL SUELO

La remoción de leña y la quema causan una gran pérdida de biomasa aérea (Cerri et al. 1991, Kauffman et al. 1993). Después de los procesos de la quema de un BTS de México, Kauffman et al. (2003) reportan una disminución de la biomasa aérea total de 87-94 % y el consumo de 74 – 108 Mg/ha de biomasa.

En las actividades de RTQ se pierden nutrientes por la remoción de desechos leñosos previo a la quema, durante la combustión y por procesos de erosión y lixiviación posteriores a la quema (Kauffman et al. 1993). Se ha registrado que la quema de la biomasa vegetal incrementa las bases intercambiables del suelo y la disponibilidad de P en los horizontes superficiales y causa importantes pérdidas de C, N y S a la atmósfera (Juo y Manu 1996, Giardina et al. 2000a).

Se plantea que durante las quemas, los nutrientes del suelo pueden seguir alguna de tres rutas: (1) perderse a través de volatilización o transporte de partículas, (2) ser depositados como cenizas o (3) permanecer en restos orgánicos no quemados (Kauffman et al. 1993).

Durante las quemas, los componentes de la biomasa aérea que presentan mayores concentraciones de nutrientes, hojas, mantillo y restos finos de madera (60 % del N y P de la biomasa aérea) son los principales combustibles (ver Kauffman et al. 1993). Las pérdidas de N durante la combustión se deben a la volatilización del amonio y del ácido nítrico, las cuales se incrementan con la temperatura y a la oxidación térmica de la MOS, que a temperaturas superiores a lo 300°C causa la pérdidas de N en forma de óxidos de N y N₂ (ver Giardina et al. 2000a).

Se estima que la quema causa la liberación del 30 al 90 % del contenido total de C y N en la biomasa aérea (Buschbacher et al. 1988, Kauffman et al. 1993), así como también importantes pérdidas de P (Kauffman et al. 1993, Giardina et al. 2000 b). Además de las pérdidas de C, N y P por volatilización, estos elementos, y los cationes pueden ser perdidos vía transporte convectivo durante la quema (Kauffman et al. 1993, Giardina et al. 2000a, Giardina et al. 2000b).

En un estudio de los efectos del fuego sobre la biomasa y la dinámica de nutrientes en un BTS de Brasil, Kuffman et al. (1993) reportan que el 96 % de N y el 56 % del P de la biomasa aérea se

perdieron durante la combustión. Durante el consumo de la biomasa, Kauffman et al. (1993) registraron una disminución de la concentración de C, N y P y un incremento en la concentración de Ca, lo cual relacionan con las temperaturas de volatilización de estos elementos. La volatilización del N comienza a los 200 °C, la de algunas formas de P orgánico puede ocurrir a 300 °C, mientras que la del Ca excede los 1200 – 1400 °C; estas últimas temperaturas no se alcanzan en los fuegos utilizados en el sistema de RTQ.

La cantidad de elementos minerales liberados a través de la quema depende del total de nutrientes contenidos en la biomasa y de la intensidad del fuego (Juo y Manu 1996). De acuerdo a la revisión realizada por Giardina et al. (2000a) en promedio 3% de N, 49 % de P, 50 % de Ca y 57 % de K del total de la biomasa aérea retornan al suelo en forma de cenizas.

La magnitud de estos cambios en las propiedades químicas del suelo está influenciada por la composición química de las cenizas y la mineralogía y carga del suelo. Sin embargo, el incremento en la disponibilidad de nutrientes como P, Ca, Mg y K pueden ser a corto plazo si el sistema suelo no puede almacenar esta gran entrada de nutrientes solubles y evitar posteriores pérdidas a través de lixiviación, escorrentía y erosión (Juo y Manu 1996).

Además de la disminución de la biomasa y los cambios ocurridos en los nutrientes del suelo, se ha asociado un incremento del pH del suelo y de la capacidad de intercambio catiónico con la quema de la biomasa vegetal (Juo y Manu 1996, Giardina et al. 2000a). Así mismo, en suelos ácidos las cenizas neutralizan los niveles de Al soluble e intercambiable (Juo y Manu 1996). También se ha planteado que la RTQ afecta la estructura del suelo, lo cual se evidencia en incrementos en la densidad y disminución en la porosidad del suelo (Guariguata y Ostertag 2001)

CAMBIOS EN LA MOS Y LA BIOMASA MICROBIANA

Las altas temperaturas afectan la naturaleza y cantidad del COS (Luizao et al. 1992). La quema puede tener efectos profundos sobre la biomasa microbiana y su capacidad para llevar a cabo sus funciones. Dependiendo de la temperatura, el tiempo y la profundidad del calentamiento del suelo, puede alcanzarse una completa esterilización del suelo o la eliminación de determinadas poblaciones microbianas (ver Giardina et al. 2000a). Se ha planteado la reducción del ingreso de CO como la principal causa de la disminución de la biomasa microbiana (Srivastava y Singh 1991, Prasad et al. 1994). Sin embargo, la adición de cenizas generalmente incrementa la actividad microbiana y las

tasas de mineralización de nutrientes por la adición de C lábil, los cambios en el pH del suelo y la adición de nutrientes (ver Giardina et al. 2000a).

A corto plazo, la rápida liberación de nutrientes derivada de la RTQ puede tener efectos benéficos sobre la producción de cultivos (Juo y Manu 1996). Sin embargo, estos beneficios pueden ser de corto tiempo y como se dijo anteriormente depende de la capacidad del suelo para almacenar la gran entrada de nutrientes solubles (Juo y Manu 1996). En sistemas agrícolas de RTQ, la disminución de los nutrientes del suelo durante la fase de cosecha puede acelerarse por la falta de una cobertura vegetal continua y por incrementos en la frecuencia de RTQ y cultivo (Juo y Manu 1996).

La disminución de la biomasa aérea y los cambios en la disponibilidad de nutrientes derivados de las actividades de RTQ y de la erosión y lixiviación posteriores, tienen importantes efectos sobre la productividad del sitio a largo plazo (Kauffman et al. 1993). Los bajos niveles de biomasa aérea causan disminución en los ingresos orgánicos al suelo vía hojarasca y disminuyen el C y N mineralizable (Brown y Lugo 1982).

En los años siguientes a la RTQ, las pérdidas de N pueden compensarse por ingresos a través de la precipitación y mediante la fijación biológica de N_2 ; las de P a partir del material parental o a través de ingresos atmosféricos. Debido a las bajas tasas de entrada de P al ecosistema (por precipitación o polvo), 0.1-0.2 kg/ha*año (Murphy y Lugo 1986, Campo et al. 2001a), la recuperación de las pérdidas de este elemento que ocurrieron durante la combustión pueden tomar mucho tiempo. Las pérdidas por volatilización de P en un BTS de Brasil reportadas por Kauffman et al. (1993) alcanzaron los 21 kg/ha y los autores plantean que su recuperación podría tomar más de un siglo.

2.4.3 DINÁMICA DE NUTRIENTES EN LOS BTS DURANTE LA REGENERACIÓN

La acumulación de biomasa aérea y nutrientes minerales durante la regeneración de los bosques luego de su degradación para uso agrícola depende de la fertilidad del suelo, el tipo de bosque y de la intensidad y frecuencia del disturbio (ver Juo y Manu 1996).

De acuerdo con Brown y Lugo (1990a), durante los primeros 15 años de la sucesión secundaria de bosques tropicales, se presenta una rápida acumulación de biomasa (> 100 Mg/ha), la cual, luego de 80 años de regeneración, en pocos casos supera los 200 Mg/ha. En un BTS de Yucatán, México, Read y Lawrence (2003) registraron un rápido incremento de la biomasa aérea durante la

sucesión; luego de 25 años de regeneración se había acumulado cerca de 60 Mg/ha, equivalentes aproximadamente la mitad de la biomasa del BTS maduro.

Así mismo, los bosques secundarios desarrollan en las primeras etapas de la regeneración un máximo de biomasa foliar, que se mantiene hasta la madurez, mientras que la biomasa de raíces finas (< 2 mm de diámetro) puede ser similar en etapas tempranas y tardías de la sucesión (Brown y Lugo 1990a). En las etapas tempranas de la sucesión es asignada biomasa principalmente a tejidos para adquisición de recursos (hojas y raíces finas), mientras que en etapas tardías se asigna más biomasa a materiales estructurales (troncos y raíces gruesas) (Guariguata y Ostertag 2001).

Brown y Lugo (1990a) plantean que los bosques secundarios acumulan rápidamente grandes cantidades de nutrientes, aunque su proporción en la vegetación, mantillo y suelo varía para cada elemento. Las cantidades de N y P totales en el suelo son superiores a las presentes en el mantillo y la vegetación juntos, tanto en bosques sucesionales tempranos como tardíos; por el contrario, el P disponible en el suelo es menor que el capital total de P presente en la vegetación y el mantillo (Brown y Lugo 1990a).

Aunque algunos autores han registrado incrementos en los nutrientes del suelo durante la regeneración de bosques tropicales (Silver et al. 1996, ver Guariguata y Ostertag 2001), otros reportan una disminución (Uhl y Jordan 1984) o una relativa estabilidad de los contenidos de nutrientes en el suelo (Hughes et al. 1999).

Solís y Campo (2004), analizaron la dinámica del N y el P en dos etapas sucesionales de BTS de Yucatán; registraron mayores concentraciones de NO_3^- y tasas potenciales de transformación de N (i.e., mineralización y nitrificación) en el bosque sucesional temprano en comparación con el bosque sucesional tardío. Los autores relacionan estos resultados con la mayor densidad de árboles, alto valor de importancia de leguminosas y mayor contenido de MOS en el bosque con menor tiempo de regeneración. En este mismo estudio se registró mayor P disponible y P_{total} en el bosque sucesional tardío que en su contraparte más joven. Se sugiere que el P se acumula a partir de la mineralización de la MOS y disolución de zonas más profundas del suelo. Los autores también plantean una importante diferencia en la circulación de nutrientes del suelo entre las dos etapas sucesionales, ya que la inmovilización de N y P en la biomasa microbiana fue mayor en el bosque de menor edad. Saynes (2004) registró en BTS de la Sierra de Huautla, mayores valores para la mineralización potencial de N y la nitrificación en bosques secundarios en comparación con un bosque maduro.

Los bosques secundarios acumulan cantidades pequeñas de nutrientes en el mantillo y retornan cantidades grandes en la hojarasca, lo cual indica una alta tasa de descomposición del mantillo (Brown y Lugo 1990a). Brown y Lugo (1990a) sugieren que la estrategia de los bosques secundarios

puede ser una rápida acumulación de nutrientes en la vegetación, un rápido retorno de estos nutrientes a través de la hojarasca, probablemente acompañado por una rápida descomposición y toma por parte de las raíces. De acuerdo con Vitousek (1984) este retorno de nutrientes a través de la hojarasca y la rápida descomposición causan una retroalimentación positiva para la producción y el crecimiento.

Brown y Lugo (1990a) proponen que la acumulación de nutrientes en la vegetación y la rápida tasa de producción y descomposición de la MOS en los primeros 20 años de desarrollo del bosque, podrían ser determinantes de la influencia de estas primeras etapas de regeneración sobre la MOS y la fertilidad del suelo, la cual disminuiría con el tiempo. Así mismo advierten que es importante analizar los cambios en las propiedades del suelo durante el desarrollo sucesional secundario, a la luz del tipo de disturbio, su intensidad y frecuencia, debido a que estos son factores determinantes de las tendencias de la fertilidad del suelo en la sucesión (Brown y Lugo 1990a).

Diversos autores sugieren que la MOS presenta una tendencia a incrementar con el transcurso de la sucesión (Aweto 1981, Brown y Lugo 1990a, Shang y Tiessen 2003), lo que se ha atribuido a la mejora en la cobertura vegetal, a la acumulación de mantillo (Aweto 1981) y a la gran producción de raíces en los bosques secundarios (ver Brown y Lugo 1990a).

Campo y Vázquez-Yanes (2004), reportan que el mantillo en BTS de Yucatán disminuye con el tiempo de regeneración. Los autores registran una masa de mantillo de 12.6 Mg/ha en el bosque de mayor edad de regeneración (60 años), mientras que en el bosque sucesional temprano (10 años de regeneración) la masa de mantillo fue de 16.5 Mg/ha; estimaron el tiempo medio de residencia del mantillo en 1.5 y 1.8 años para el bosque de mayor edad y el sucesional temprano, respectivamente; estos valores sugieren que el tiempo de residencia del C en el piso del bosque puede decrecer con el tiempo de regeneración. Experimentos de fertilización realizados por Campo y Vázquez-Yanes (2004) en estas dos etapas sucesionales del BTS sugieren que la regeneración de la vegetación que se desarrolla sobre suelos pobres en nutrientes está limitada por la disponibilidad de nutrientes, especialmente por P.

En los estudios realizados por Aweto (1981) en distintas etapas de la sucesión secundaria en Nigeria se registra una mejora en las condiciones físicas del suelo. La densidad aparente disminuye, lo que se ha explicado principalmente por el incremento de la biomasa radical; la porosidad y la capacidad de campo mejoran también de forma importante, lo que se ha relacionado con el incremento en la cantidad de la MOS.

2.5 RESTAURACIÓN ECOLÓGICA

La restauración ecológica ha sido definida (Parker 1997, Urbanska et al. 1997) como la intervención humana dentro de la dinámica de un sistema alterado o la “sucesión aplicada” con el principal objetivo de alcanzar una combinación de especies y de condiciones medio ambientales que permitan que el sistema sea autosostenible y que posea, al menos en algún grado, potencialidad para recuperarse ante disturbios posteriores

De forma estricta la *restauración ecológica* busca lograr la recomposición de especies y de las características funcionales del ecosistema previo a la perturbación (Figura 4). Sin embargo, la consecución de este objetivo depende, entre otros factores, del conocimiento de las condiciones no degradadas, del nivel de degradación, de las estrategias de recuperación del ecosistema, del conocimiento de las herramientas para recrear la composición de especies y del tiempo implicado en el proceso. Por esto, desde una perspectiva práctica, la restauración generalmente busca crear un ecosistema con determinadas características funcionales (Parker 1997, Urbanska et al. 1997) a través de procesos de renovación y mantenimiento de la salud del ecosistema (Society for Ecological Restoration 1995), es decir, que permita mantener del flujo de energía y materia en el ecosistema (Silver et al. 1996). Se ha planteado que si la restauración del ecosistema degradado no es completamente exitosa, es decir que logra una recuperación parcial de las características tanto estructurales como funcionales del ecosistema original, se habla de una *rehabilitación*. Así mismo, las intervenciones pueden tener como objetivo lograr el establecimiento de un ecosistema alternativo al original, caso en el cual se trata de un *reemplazamiento* (Bradshaw 1984) (Figura 4).

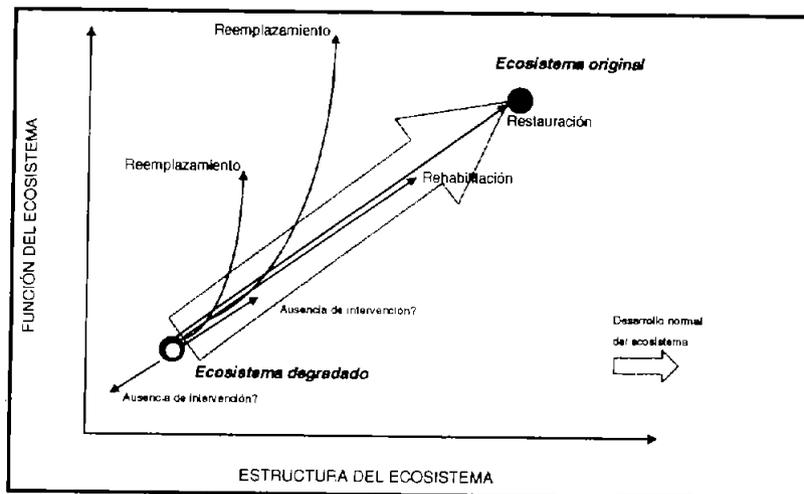


Figura 4. Objetivos de la restauración ecológica. Tomado de Bradshaw (1984).

Debido a que el suelo soporta diversos procesos que determinan el funcionamiento y desarrollo de los ecosistemas, el problema de su degradación es uno de los primeros que debe abordarse en la restauración ecológica (Bradshaw 1997). Específicamente la MOS es determinante del funcionamiento ecosistémico ya que cumple funciones básicas en la transferencia y retención de nutrientes y de energía (Silver et al. 1996), por lo cual su incorporación a programas de restauración como indicador de recuperación del sistema es muy práctica.

Lal y Stewart (1992a) plantean que la calidad del suelo y su capacidad productiva deben ser mejoradas a través de medidas que busquen prevenir procesos erosivos, mejorar la capacidad de enraizamiento, compensar las pérdidas de nutrientes a través de un uso racional de la fertilización mineral y enmiendas orgánicas, mejorar la actividad biológica del suelo, incrementar los contenidos de MOS, entre otras medidas. Los autores señalan que los sistemas de uso y manejo del suelo deben ser restaurativos y no degradativos.

Parte del éxito en las actividades que buscan la restauración de la productividad de suelos depende del conocimiento de los procesos, factores y causas del cambio en la calidad del suelo. En este contexto es fundamental establecer relaciones causa-efecto y definir los límites críticos de las propiedades del suelo que permitan establecer programas de restauración y manejo apropiados (Lal y Stewart 1992 b).

La fertilización del suelo en el BTS de Yucatán se analiza como una posible estrategia para potenciar la regeneración del ecosistema a través de la liberación de la limitación por nutrientes (específicamente N y P). La presente investigación busca aportar recomendaciones en el planteamiento de estrategias de *rehabilitación* de este ecosistema. De forma estricta, en Yucatán no existen BTS "*originales*", ya que las áreas de su distribución han sido tradicionalmente utilizadas para la producción agrícola bajo el sistema de RTQ y por lo tanto, actualmente, los BTS de la península corresponden a formaciones de tipo secundario (Gómez-Pompa et al. 1987). Esta situación dificulta la selección de un sistema de referencia (ecosistema original) que permita analizar el nivel de alcance de una intervención, *restauración* o *rehabilitación*.

3. JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS

El BTS cubre el 64 % del área de vegetación tropical de México (Maser et al. 2001). Extensas zonas originalmente cubiertas por BTS han sido utilizadas para asentamientos humanos o han sido explotadas para la agricultura (Maass 1995, Murphy y Lugo 1995). Se ha estimado que anualmente se convierten a la agricultura, pastoreo u otros usos, de 1.4 a 1.9 % de BTS en México (Maser et al. 1997; Trejo y Dirzo 2000). De otra parte, diversos procesos ecosistémicos en bosques tropicales están restringidos por una baja disponibilidad de nutrientes (Vitousek y Farrington 1997, Cleveland et al. 2002, Campo y Vázquez-Yanes 2004), lo cual causa, a su vez, una limitación de la regeneración de la vegetación (Ceccon et al. 2003). En este sentido, como parte de programas de recuperación de la fertilidad del suelo se ha sugerido la utilización controlada de fertilizantes inorgánicos (Bradshaw 1997, Campo 2000).

En la Península de Yucatán, el BTS ocupaba aproximadamente 1'800,000 ha (González-Iturbe et al. 2002), sin embargo, el bosque ha sido fuertemente modificado por actividades humanas y actualmente cubre alrededor de 400,000 ha. En el siglo XIX y la primera mitad del siglo XX el cultivo de henequén abarcó gran parte del área de distribución del BTS (Lerner et al. 1982). Anualmente, en el estado de Yucatán, disminuyen las áreas dedicadas a plantaciones de henequén (INEGI 1986, 2002), las cuales constituyen zonas potenciales para la regeneración del BTS. El conjunto de formaciones secundarias de BTS en Yucatán abarca desde plantaciones recientemente abandonadas hasta bosques sucesionales tardíos (Ordóñez 1986). Dentro del marco de la ecología de la restauración, estas formaciones constituyen un escenario ideal para el desarrollo de estudios sobre los procesos de recuperación de BTS que aporten en el planeamiento de programas de recuperación y manejo de estos ecosistemas. Teniendo en cuenta que la recuperación de la fertilidad del suelo es un elemento fundamental en programas de restauración ecológica, y que a su vez la materia orgánica del suelo es un componente importante de la fertilidad del suelo, en el presente proyecto se planteó como objetivo general:

Evaluar el efecto de la fertilización del suelo con nitrógeno (N) o con fósforo (P) y de la fertilización conjunta con N y P sobre la materia orgánica del suelo en el bosque tropical seco secundario de Yucatán, y analizar sus implicaciones en el planteamiento de estrategias para la restauración del ecosistema

Para lograr el cumplimiento de este objetivo, se plantearon los siguientes objetivos específicos:

1. Determinar las concentraciones de C_{total} , N_{total} y P_{total} en el suelo y su distribución en fracciones de diferente tamaño (2000-250 μm , 250-50 μm y < 50 μm) en dos etapas contrastantes de la sucesión secundaria del BTS de Yucatán
2. Estimar la calidad de la materia orgánica del suelo a partir de las relaciones C:N y C:P y determinar la relación estequiométrica N:P, en dos etapas contrastantes de la sucesión secundaria del BTS de Yucatán
3. Determinar el efecto de la fertilización con N y/o P sobre las concentraciones de C_{total} , N_{total} y P_{total} y las relaciones C:N, C:P y N:P en el suelo y en las fracciones de diferente tamaño, en dos etapas contrastantes de la sucesión secundaria del BTS de Yucatán
4. Comparar las respuestas a la fertilización entre los dos bosques y aportar recomendaciones para el planteamiento de alternativas para la restauración del BTS de Yucatán

4. HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

HIPÓTESIS 1 El tiempo de regeneración afecta la concentración del C_{total} , N_{total} y P_{total} en el suelo y en sus fracciones

PREDICCIÓN 1 Las concentraciones de C_{total} , N_{total} y P_{total} en el suelo serán mayores en el bosque referencia (bosque sucesional tardío) que en el bosque sucesional temprano.

PREDICCIÓN 2 Las concentraciones de C_{total} , N_{total} y P_{total} en las fracciones de suelo serán mayores en el bosque referencia (bosque sucesional tardío) que en el bosque sucesional temprano. Sin embargo, la distribución en fracciones del C_{total} , N_{total} y P_{total} será similar en ambas etapas de la regeneración.

HIPÓTESIS 2 El tiempo de regeneración incrementa la calidad de la materia orgánica

PREDICCIÓN El suelo del bosque referencia (bosque sucesional tardío) presentará valores menores de C:N y C:P, indicadores de la calidad de la materia orgánica del suelo, así como para la relación estequiométrica N:P, en comparación con los correspondientes al bosque sucesional temprano.

HIPÓTESIS 3 La fertilización del suelo causa una disminución de la concentración de C_{total} e incrementa la calidad de la MOS.

PREDICCIÓN En ambas etapas sucesionales el suelo de las parcelas fertilizadas presentará una menor concentración de C_{total} y valores menores de las relaciones C:N y C:P (indicadores de una mejora de la calidad de la materia orgánica del suelo) y de la relación estequiométrica N:P, en comparación con los correspondientes de las parcelas que no fueron fertilizadas. Los efectos serán más evidentes en la fracción de suelo 2000-250 μm , al ser esta la fracción más sensible a cambios en el manejo del suelo.

5. ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en dos áreas de BTS secundario en la región del Parque Nacional Dzibichaltún, estado de Yucatán (Diario Oficial de la Federación, 14 de abril de 1987), al noroeste de la Península de Yucatán (21°06' N y 89°17' O). Esta zona ha sido utilizada para la agricultura y cultivo de henequén (*Agave fourcroydes* Lem.) previa roza, tumba y quema de la vegetación natural (Ceccon et al. 2002). Uno de los bosques está ubicado dentro del área del parque y presenta vegetación secundaria con aproximadamente 60 años de regeneración luego de su uso agrícola para henequén-*milpa*; este bosque se utiliza en el presente estudio como bosque de referencia. La otra zona de BTS está ubicada fuera de los límites del parque y corresponde a una parcela de propiedad privada, la cual fue utilizada también para cultivo de henequén-*milpa*. Luego del aprovechamiento del henequén el área no fue sembrada nuevamente y el bosque presenta un período de regeneración de 10 años (bosque sucesional temprano). A pesar de que en la zona se presenta una tendencia a la disminución de los períodos barbecho (3-6 años) (Haggar et al. 2000), debido a que actualmente el propietario no se dedica al aprovechamiento agrícola de la mayoría de sus parcelas (deriva parte de sus ingresos de la renta de sus terrenos) fue posible ubicar esta área de BTS de 10 años de desarrollo (F. Tun, com. pers.).

5.1 CLIMA

La península de Yucatán se encuentra en el área intertropical, en la franja climática cálida subhúmeda, con lluvias en verano. De acuerdo a la clasificación de Köeppen modificada por García (1984), de los subtipos de clima AW presentes en la Península, el área dónde se desarrolló el presente estudio corresponde al AW₀, el menos húmedo. La temperatura anual media es de 23.9 ± 0.1 °C (media para el período 1998-2000 \pm E.E) y la precipitación anual de 1040.5 ± 191.4 mm (media para el período 1998-2000 \pm E.E), con un período de precipitación mayor entre junio y octubre (estación de lluvias)(Figura 5).

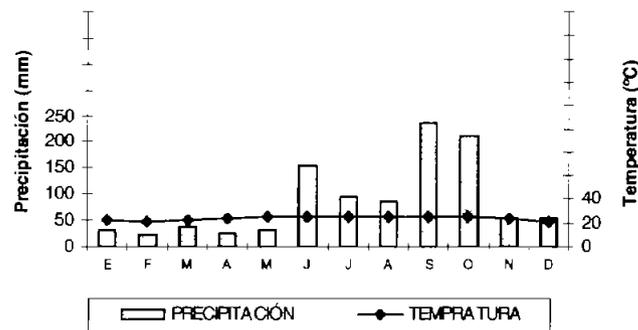


Figura 5. Precipitación y temperatura mensual en la estación Chixulub Puerto, Yucatán, México; media del período 1998-2000 (datos del Centro Meteorológico Nacional com. pers.).

5.2 RELIEVE Y SUSTRATO GEOLÓGICO

A grandes rasgos, el territorio de la Península de Yucatán presenta una topografía plana, de poca altura, con un sustrato geológico de naturaleza calcárea, el cual, vinculado con el régimen climático cálido subhúmedo, ha dado lugar al desarrollo de una topografía de tipo cárstico (Duch Gary 1988). El relieve en la zona de Dzibichaltún es plano, con una ligera inclinación de sur a norte (pendiente menor a 5%); se presentan ondulaciones y pequeñas hondonadas con un desnivel máximo que no supera los 6 m (Ordóñez 1986).

En general el sustrato geológico de Yucatán es de origen sedimentario marino y está principalmente constituido por carbonato de calcio (CaCO_3) en forma de calcita y en menor proporción bajo la forma de dolomita o dragonita. De acuerdo a Flores (1974), estos materiales se presentan en capas irregulares de depósitos lacustres y abisales con restos de organismos pelágicos, calizas arrecifales, calizas compactas dolomíticas y yesíferas, en algunos casos silicificadas. Este sustrato geológico presenta formaciones terciarias y algunas cuaternarias (Duch Gary 1988).

Dentro de los materiales geológicos que conforman el territorio de la Península es de importancia señalar la coraza calcárea exterior, la cual recubre amplias áreas del territorio, principalmente planicies del norte y oriente y cerros de la zona central. Esta coraza se genera por procesos graduales de litificación de la parte superior de los sedimentos calcáreos blandos, a través de

disolución, cristalización, compactación, desecación y recristalización, originando un material consolidado, de consistencia masiva, el cual tiende a endurecerse con el paso del tiempo. En el estrato inmediatamente inferior a la coraza calcárea se presentan calizas blandas, con espesores que varían de 1 a 5 m. Este material es poco consolidado, más permeable que la coraza calcárea y con una mayor capacidad de retención de humedad (Duch Gary 1988).

5.3 SUELOS

El origen de los suelos de Yucatán está estrechamente relacionado con la presencia de la coraza calcárea. Existen diversas hipótesis sobre el desarrollo edáfico. Para los suelos someros y pedregosos, como es el caso de los suelos del área de estudio, se ha señalado un posible origen a partir de la meteorización del material calcáreo sedimentario (Duch Gary 1988). Sin embargo, la coraza calcárea no es el único material parental posible para los suelos más profundos, sino que se reconoce también la participación de materiales depositados sobre la roca, como polvo meteórico o cenizas volcánicas (ver Duch Gary 1988).

La generación de una matriz mineral de estos suelos es limitada debido a características de la coraza calcárea; su dureza dificulta la acción de los agentes que conducen a procesos de meteorización, y la escasez de materiales residuales (2% del total del peso del material), como arcillas, sílice, óxidos de hierro y aluminio, también dificulta los procesos de formación del suelo (Duch Gary 1988).

En el estado de Yucatán se presenta una amplia variedad edáfica, formada por regosoles, histosoles, gleysoles, solanchacs, litosoles, rendzinas, cambisoles, luvisoles, nitosoles y vertisoles. La asociación litosoles-rendzinas es una de las más importantes de la entidad por su amplia distribución y extensión, siendo dominante en las zonas norte, centro y occidente (Duch Gary 1988).

Los suelos de las dos etapas sucesionales analizadas en el presente trabajo corresponden a Lithic Haprendolls, con una profundidad entre 5 y 10 cm (Solís y Campo 2004). De acuerdo a la caracterización realizada por Ceccon et al. (2002), corresponden a suelos muy orgánicos, con concentraciones similares de N_{total} en los suelos de los dos bosques y una concentración mayor de P_{total} en el suelo del bosque de mayor edad que en el bosque sucesional temprano. Thien y colaboradores (1982) reportan que en estos suelos, los contenidos de K, Ca, Mg y Na son altos y registran bajos contenidos de micronutrientes. En el Cuadro 1 se presentan algunas características de los suelos de los bosques de este estudio.

Cuadro 1. Características del suelo y la vegetación de los bosques estudiados

Parámetro	Bosque referencia	Bosque sucesional temprano	Fuente
<i>Suelo</i>			
pH (H ₂ O)	7.4 ± 0.1	7.3 ± 0.1	(Campo y Vázquez-Yanes 2004)
Densidad aparente (g/cm ³)	0.6 ± 0.1	0.5 ± 0.1	Presente estudio
Textura	Franco arcillo arenosa	Franco arcillo arenosa	Presente estudio
arena, limo, arcilla (%)	48.9 ± 4.9 : 22.1 ± 3.4 : 29 ± 2.3	56.4 ± 5.3 : 18.2 ± 1.8 : 25.4 ± 3.9	Presente estudio
Estabilidad de agregados en agua (%)	88.1 ± 2.3 a 92.0 ± 0.4	90.1 ± 2.4 a 95.9 ± 0.3	Presente estudio
Mineralogía*	calcita y cuarzo	calcita y cuarzo	Presente estudio
C-orgánico (mg/g) (estación de secas)	220 ± 39	279 ± 22	(Ceccon et al 2002)
(estación de lluvias)	197 ± 28	228 ± 23	(Ceccon et al 2002)
N-total (mg/g) (estación de secas)	10.8 ± 1.4	14.1 ± 0.7	(Ceccon et al 2002)
(estación de lluvias)	13.4 ± 1.5	13.0 ± 1.1	(Ceccon et al 2002)
P-total (mg/g) (estación de secas)	4.1 ± 0.2	2.6 ± 0.2	(Ceccon et al 2002)
(estación de lluvias)	3.7 ± 0.3	2.2 ± 0.2	(Ceccon et al 2002)
<i>Vegetación</i>			
No. de especies de árboles y arbustos**	42	33	(Ceccon et al 2002)
Especies de la familia Leguminosae (%)**	31	49	(Ceccon et al 2002)
Valor relativo de importancia de Leguminosae (%)**	43	67	(Ceccon et al 2002)
Densidad de árboles (tallos/ha)**	4015 ± 321	4328 ± 282	(Ceccon et al 2002)
Área basal (m ² /ha)**	15.0 ± 1.3	9.4 ± 0.8	(Ceccon et al 2002)
Producción de hojarasca (Mg/ha año)	8.5 ± 0.2	9.2 ± 0.6	(Campo y Vázquez-Yanes 2004)
Masa de mantillo (Mg/ha)	12.6 ± 1.0	16.5 ± 2.8	(Campo y Vázquez-Yanes 2004)
Tiempo medio de residencia de la MO en el piso del bosque (años)	1.48	1.79	(Campo y Vázquez-Yanes 2004)

* En anexo 1 se presenta el diagrama de difracción de rayos X

**-Individuos con DAP ≥ 2.5 cm

5.4 VEGETACIÓN

De acuerdo a Rzedowski (1990), el BTS caducifolio de la Península de Yucatán se presenta en la zona noroeste, donde confluye hacia el sur con formaciones tropicales secas subcaducifolias. Específicamente, la vegetación del área del Parque Nacional de Dzibichaltún, estuvo principalmente cubierta por una selva caducifolia (Miranda 1958).

Las dos áreas de BTS en las cuales se desarrolló el presente estudio están principalmente constituidas por especies de la familia Leguminosae (Cuadro 1), siendo más importante esta familia en el bosque sucesional temprano (Ceccon et al. 2002). En el bosque sucesional temprano las especies más representativas corresponden a *Acacia gaumeri* Blake, *Leucaena leucocephala* Wit y *Lysiloma latisiliquum* (L) y en el bosque referencia *Acacia gaumeri* Blake, *Bursera simaruba* (L.) y *Pithecellobium dulce* (Roxb.) de acuerdo a su valor de importancia (Cuadro 2) (Ceccon et al. 2002).

Cuadro 2. Especies de árboles (DAP \geq 2.5 cm.) con mayor valor de importancia relativa (VIR, %) en los dos bosques estudiados.

Bosque referencia	VIR	Bosque sucesional temprano	VIR
<i>Pithecellobium dulce</i> (Roxb.) Benth.	11.6	<i>Lysiloma latisiliquum</i> (L.) Benth.	14.3
<i>Aplopanesia paniculata</i> C. Presl	11.3	<i>Acacia gaumeri</i> Blake	11.5
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	10.2	<i>Leucaena leucocephala</i> Wit	9.7
<i>Phyllostylon brasiliense</i> Capan.	9.1	<i>Gymnopodium floribundum</i> Rolfe	9.5
<i>Acacia gaumeri</i> Blake	6.2	<i>Mimosa bahamensis</i> Benth.	8.7
<i>Randia aculeata</i> L.	5.9	<i>Pithecellobium dulce</i> (Roxb.) Benth.	3.6
<i>Diospyros anisandra</i> S.F. Blake	5.2	<i>Thouinia paucidentata</i> Radlk	3.5
<i>Gymnopodium floribundum</i> Rolfe	4.4	<i>Lonchocarpus xuul</i> Lundell	3.4
<i>Pithecellobium mangense</i> Macbr.	3.8	<i>Diospyros verae-crucis</i> (Standl.) Standl.	3.2
<i>Piscidia piscipula</i> (L.) Sarg.	3.2	<i>Piscidia piscipula</i> (L.) Sarg.	3.2

Adaptado de Ceccon et al. (2002).

Ceccon et al. (2002) reportan que la diversidad de especies de árboles es similar para los dos sitios, sin embargo, la composición de especies es diferente (Cuadro 2). En este mismo trabajo los autores plantean que la composición de las especies registrada para el área es bastante diferente de la composición reportada para otros BTS de la Península de Yucatán.

El bosque referencia presenta una densidad de árboles ligeramente menor y un área basal total mayor en comparación con el bosque sucesional temprano (Cuadro 1).

Campo y Vázquez-Yanes (2004) estudiaron la producción de hojarasca y la masa de mantillo en los dos bosques y registraron una mayor producción anual de hojarasca en el bosque de menor tiempo de regeneración (Cuadro 1). Los patrones estacionales de producción en ambos bosques fueron ligeramente diferentes; en el bosque referencia los picos de producción se registraron entre los meses de noviembre y enero (inicio de la época de sequía) mientras que en el bosque sucesional temprano fueron entre enero y marzo. Los autores, registraron una masa mayor de mantillo en el bosque sucesional temprano en comparación con el bosque de mayor edad (referencia)(Cuadro 1), siendo mayor la masa de mantillo al final de la estación seca en ambos bosques. Según Campo y Vázquez-Yanes (2004), el tiempo medio de residencia de la materia orgánica en el piso del bosque podría disminuir con el tiempo de regeneración de la vegetación (Cuadro 1).

5.5 USO DE LA TIERRA

En la zona del parque de Dzibichaltún actualmente se presenta una secuencia de etapas sucesionales que van desde campos abiertos para el cultivo de *milpa*, plantaciones de henequén abandonadas, hasta un mosaico de BTS con diversos grados de alteración, donde las formaciones de mayor edad no superan los 50 o 60 años de regeneración (Ordóñez 1986).

A finales del siglo XIX y la primera mitad del siglo XX una amplia extensión de Yucatán se encontraba cubierta por cultivos de henequén; sin embargo, actualmente, solo el 7 % de la zona henequenera se encuentra cultivada (INEGI 2000).

El cultivo de henequén inicia con la tala del bosque y la posterior siembra de plántulas. La producción de hojas para corte comienza a los 7 años, incrementándose hasta los 15 o 17 años, cuando la producción empieza a disminuir, siendo mínima a los 25-30 años. Las plantaciones son tiradas y quemadas para comenzar de nuevo el ciclo del cultivo. Debido a que la producción es muy costosa y a que la demanda nacional e internacional de productos derivados del henequén ha disminuido, se presenta una fuerte tendencia al abandono del cultivo de henequén (Ordóñez 1986).

Gracias a la adaptación del agave para crecer en áreas con poco suelo, este cultivo se ha desarrollado en zonas dominadas por la asociación litosoles-rendzinas (Duch Gary 1988). Durante el largo período de crecimiento del henequén, éste es cultivado junto con agricultura de roza-tumba y quema (*milpa*) (Ceccon et al. 2002). Se estima que en Yucatán 45,000 familias campesinas derivan de la *milpa* el principal alimento de su dieta, el maíz, además de otros productos como la calabaza, frijol, chile, jitomate, yuca, melón, camote entre otros (Hernández et al. 1995). Así mismo, alrededor del aprovechamiento de los recursos naturales mediante el sistema de RTQ se realiza otras actividades de tipo forestal y pecuario para suplir necesidades de la dieta, vivienda y combustible (Hernández et al. 1995). Este tipo de uso de la tierra ha generado que en la zona de estudio se presente una compleja combinación de paisajes con bosque secundario, henequén y *milpa*-henequén (Ceccon et al. 2002).

En la figura 6 se puede observar la variación reciente en el área cultivada con pastos, henequén y maíz en el estado de Yucatán (1987-2001). El área cultivada con henequén presenta una tendencia a la disminución. En 1987, el área ocupada por este cultivo (215,018 ha) (INEGI 1992) constituía el 22 % del total sembrado en el estado (áreas con cultivos cíclicos y perennes) y un 27 % del área cubierta con cultivos perennes. Mientras que en 2001 el área ocupada por henequén se redujo a 68,087 ha (INEGI 2002), lo cual constituye solamente el 9 % del total cultivado y 11% del área de cultivos perennes. La mayor extensión se dedica a la producción de pastos (505,603 ha en el 2001) (64

% del área total cultivada y 84 % del área dedicada a cultivos perennes). Dentro de los cultivos cíclicos, el maíz representa el 95% y 22 % del total.

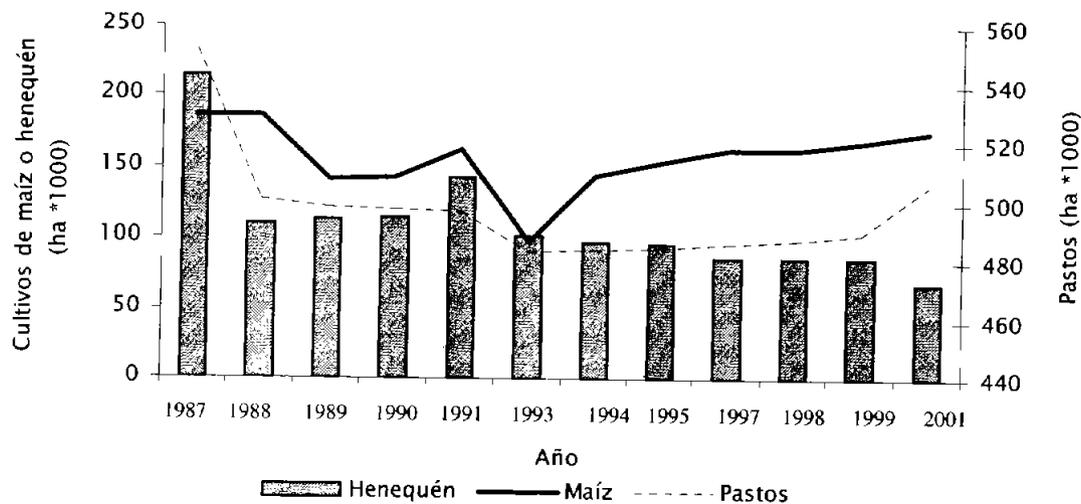


Figura 6. Área cultivada con maíz henequén y pastos, tres principales cultivos del estado de Yucatán. Fuente (INEGI 1986, 1992, 1994, 1995, 1996, 1998, 1999, 2000, 2002). Nótese que para los años 1992, 1996 y 2000 no se presentan datos.

Teniendo en cuenta la dinámica de estas actividades de uso de la tierra, se muestra una tendencia al mantenimiento de las áreas cultivadas con maíz y pastos (se observa una ligera disminución de las áreas destinadas a ambos cultivos entre los años 1987 y 2001) y la fuerte tendencia a la disminución de áreas de henequén, en los últimos 15 años, se presentan extensas áreas que pueden, potencialmente, representar estados iniciales de regeneración de BTS en Yucatán.

6. MÉTODOS

6.1 DISEÑO EXPERIMENTAL

La presente investigación hace parte del proyecto *Perturbación del bosque tropical seco e invasión por leguminosas: la conexión C:N:P*, desarrollado por los Doctores C. Vázquez-Yanes y J. Campo, de los laboratorios de Ecología Fisiológica y de Biogeoquímica del Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Durante tres años consecutivos (1998-2000) (ver Campo y Vázquez-Yanes 2004) se realizaron experimentos de fertilización en campo en dos BTS de 10 (BS temprano) y 60 años de edad (B referencia); para ello, en cada sitio se establecieron 16 parcelas de 12 m × 12 m, separadas por 8 m entre sí. Previamente y durante un año (1997) los suelos y la vegetación de las parcelas fueron estudiados (ver Ceccon et al. 2002). Los tratamientos aplicados fueron: (1) fertilización con N (220 kg N/ha*año), (2) fertilización con P (75 kg P/ha*año), (3) fertilización conjunta con N y P (220 kg N/ha*año + 75 kg P/ha*año) y (4) testigo (sin fertilización). Estos tratamientos fueron asignados aleatoriamente a las parcelas y se tuvieron cuatro réplicas de cada uno. Al final de la estación seca, en el mes de mayo, se aplicó el 60 % del fertilizante total y en septiembre, a mediados de la estación de lluvias, se aplicó el 40% restante. La fertilización se realizó distribuyendo homogéneamente el fertilizante en superficie. El fertilizante utilizado como fuente de N fue urea ((NH₂)₂CO) y como fuente de P se utilizó súper fosfato triple (Ca(H₂PO₄)₂.H₂O) (Campo y Dirzo 2003) (Figura 7).

6.2 MUESTREO DE SUELO Y CONDICIONES CLIMÁTICAS

De cada una de las parcelas se tomaron cuatro muestras del suelo (Lithic Haprendoll) correspondientes a una profundidad de 0-10 cm, debido a que en el área el suelo tiene en promedio 10 cm de profundidad. Las muestras de cada parcela se mezclaron en campo para obtener una muestra compuesta. En el laboratorio las muestras se pasaron a través de tamiz de malla 2 mm y fueron almacenadas en cuarto frío hasta su análisis. En el presente estudio se analizaron las muestras previamente colectadas por el grupo de investigación, correspondientes al año anterior a la fertilización (diciembre de 1997; inicio de la estación seca) y muestras correspondientes al primer, segundo y tercer año de fertilización (diciembre de 1998, diciembre de 1999 y diciembre de 2000)(Figura 7).

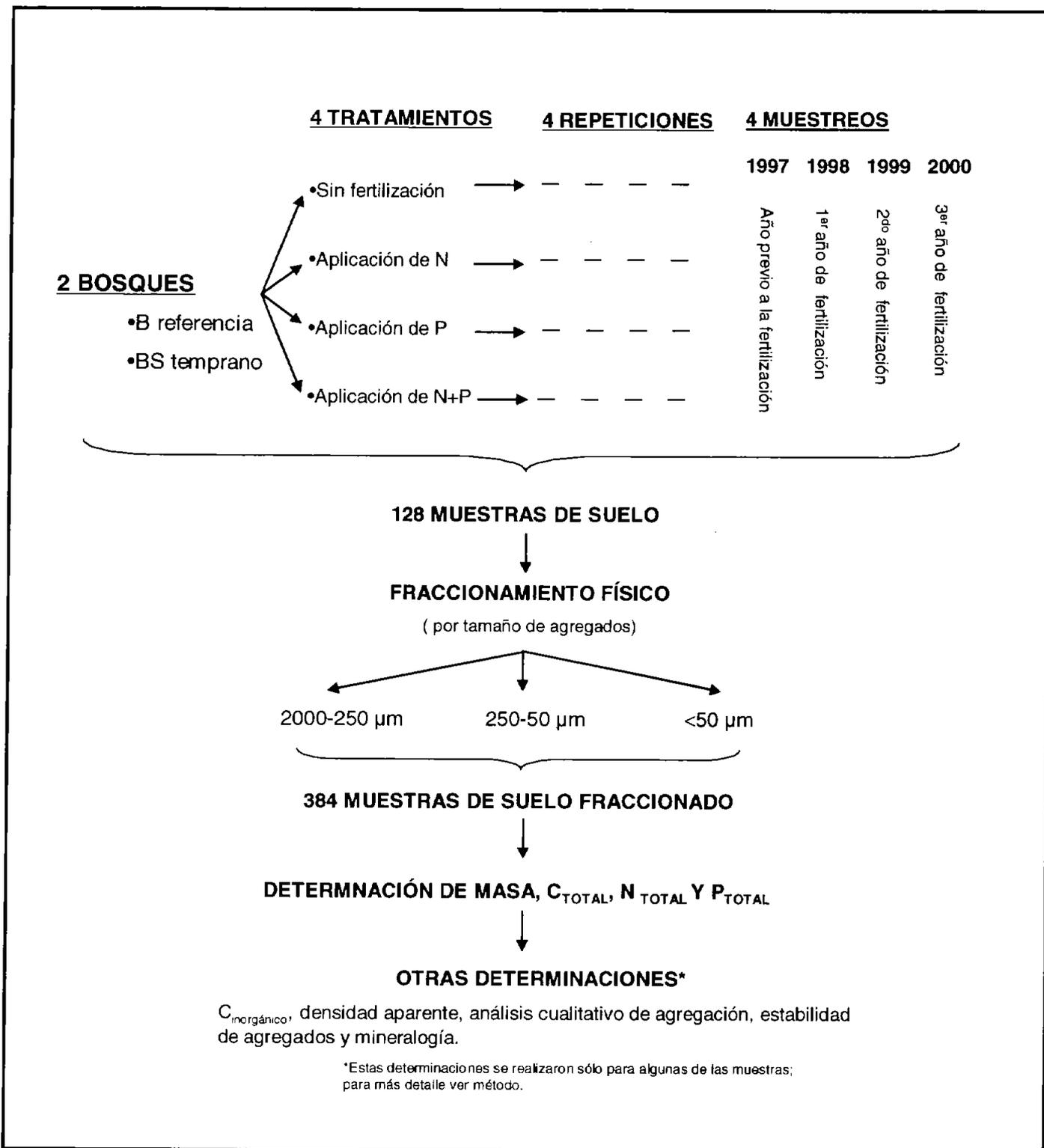


Figura 7. Métodos

Del período durante el cual se llevó a cabo la fertilización de las parcelas, el año 1999 fue un año húmedo, con una precipitación anual de 1008.2 mm (Figura 8b), mientras que el año 2000 fue relativamente más seco, con precipitación acumulada de 674.9 mm (Figura 8c). Los datos de los años 1998, 1999 y 2000 corresponden a la estación climática del Centro Meteorológico Nacional No. 31007 ubicada en Chicxulub Puerto, sin embargo no se cuenta con datos de esta estación para el año 1997 (Figura 8).

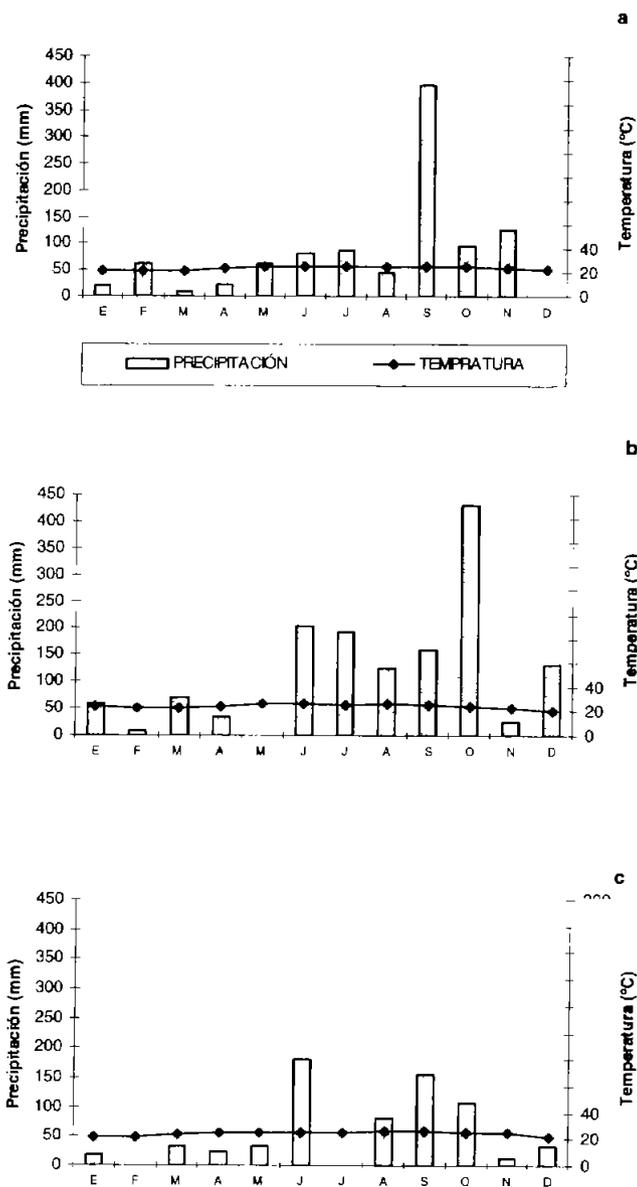


Figura 8. Precipitación y temperatura mensual en la estación Chicxulub Puerto, Yucatán, México (datos del Centro Meteorológico Nacional com. pers.). a) año 1998; b) año 1999 y c) año 2000.

6.3 FRACCIONAMIENTO DEL SUELO

Cada muestra compuesta de suelo se fraccionó físicamente según el tamaño de partículas organominerales secundarias (agregados). Se separaron tres fracciones: 2000-250 μm , 250-50 μm y < 50 μm . La obtención de cada una de estas fracciones se realizó mediante tamizado en seco con agitación manual por 10 minutos, pasando una submuestra de 50 g de cada muestra de suelo (seca, libre de raíces y previamente tamizada a 2 mm), a través de tamices de 250 μm y de 50 μm . Cada una de las fracciones obtenidas se pesó y almacenó para determinaciones posteriores de la concentración de C, N y P totales. Para cada año se analizaron 32 muestras de suelo (16 muestras por sitio).

Con el objetivo de comprobar la presencia de agregados en las fracciones de suelo de 2000-250 μm (subdividida en 2 fracciones: 2000-1000 μm y 1000-250 μm) y 250-50 μm , se seleccionó al azar una muestra de cada tratamiento (N, P, N+P y testigo) del año 2000 de cada bosque. Se tomaron aleatoriamente treinta partículas de cada una de las muestras, las cuales fueron observadas a través de un estereoscopio (Olympus SZ1145) (aumento entre 1.8 y 14.0 x) y sometidas a una prueba de presión manual con aguja de disección. Se registró el porcentaje de agregados de suelo, fragmentos orgánicos y partículas minerales en las dos fracciones más gruesas, teniendo en cuenta criterios de dureza, forma y color.

6.4 ANÁLISIS QUÍMICOS

Debido a que el C, N y P son determinantes de la productividad del ecosistema, para cada una de las fracciones obtenidas de las muestras de los años 1997, 1998, 1999 y 2000 se analizaron las concentraciones de C, N y P totales.

6.4.1 CARBONO TOTAL Y CARBONO INORGÁNICO

Se determinó la concentración de C_{total} de cada una de las fracciones para los cuatro años de muestreo. La medición se realizó en un autoanalizador de C (Shimadzu TOC – 5050A).

Las muestras de las fracciones de suelo de 2000-250 μm y 50-250 μm fueron previamente molidas en mortero de ágata de forma manual y mecánica hasta que pasaran a través de tamiz de malla No. 120 (122 μm de diámetro). Posteriormente las muestras se secaron a 100°C durante 2 h y fueron transferidas a un desecador (para que alcanzaran temperatura ambiente y evitar su humedecimiento) donde se mantuvieron hasta la determinación del peso para el análisis. De cada una de ellas se pesaron entre 50 y 100 mg en crisoles de porcelana y se colocaron en el módulo de sólidos (SSM 5000); previamente se realizó la curva de calibración con sacarosa (42.11% de C) (área vs C) como referencia para calcular la concentración de C. La determinación del C_{total} en el autoanalizador se realiza mediante combustión seca de la muestra a 900°C durante 5 minutos aproximadamente y posterior determinación del CO_2 mediante sensor infrarrojo.

Teniendo en cuenta la masa de cada fracción y la concentración de C_{total} , se calculó la concentración de C_{total} del suelo sin fraccionar; a partir de esta concentración se obtuvo la masa de C_{total} por fracciones, es decir cuánto del C_{total} del suelo está asociado a cada una de las tres fracciones.

La concentración de $C_{\text{inorgánico}}$ se determinó en una muestra compuesta de suelo de las parcelas testigo (sin fertilización) colectadas en 1998 en cada uno de los dos bosques. Se analizó tanto el suelo sin fraccionar como cada una de las tres fracciones separadas. Una vez eliminada la materia orgánica de las muestras mediante tratamiento con peróxido de hidrógeno (H_2O_2) al 30 % y calentamiento moderado (60-70 °C), se determinó el $C_{\text{inorgánico}}$ por volumetría (Allison y Moo Die 1965). A pesar del tratamiento aplicado para la destrucción de la MO, con el fin de aislar el $C_{\text{inorgánico}}$, ésta no se pudo eliminar totalmente presentándose fragmentos incrustados fuertemente con carbonatos. Esto hace que esta valoración sea solamente aproximativa. Teniendo en cuenta los resultados de la difracción de rayos X (ver metodología más adelante), para la determinación del $C_{\text{inorgánico}}$ se consideró que la calcita es el mineral predominante en el suelo.

Estrictamente la MOS debe estimarse únicamente a partir de la fracción orgánica del carbono del suelo. Debido a que la concentración de $C_{\text{orgánico}}$ (calculado a partir de la diferencia entre el C_{total} y el $C_{\text{inorgánico}}$) mantiene las tendencias del C_{total} en el suelo sin fraccionar y en las dos fracciones de mayor tamaño (Cuadro 3), los resultados de esta investigación se presentan en términos de C_{total} del suelo.

Cuadro 3. Distribución de la masa del suelo, concentración de C_{total} , $C_{inorgánico}$ y $C_{orgánico}$ estimado (%) en el suelo y sus fracciones (2000-250, 250-50 y <50 μm), en el bosque referencia y el bosque sucesional temprano, Yucatán, México.

Bosque	Fracción (μm)	Masa de suelo (%)	C-total (%)	C-Inorgánico (%)	C-orgánico (%)
Referencia	Total	100	17.39	4.2	13.2
	2000-250	79.18	16.95	4.9	12.0
	250-50	16.76	19.17	4.6	14.6
	< 50	4.06	16.91	5.2	11.7
Sucesional temprano	Total	100	21.71	4.8	16.9
	2000-250	86.68	20.92	3.2	17.7
	250-50	10.95	28.02	4.7	23.4
	< 50	2.37	23.43	17.1	6.3

El coeficiente de correlación entre la concentración de C_{total} y $C_{orgánico}$, considerando conjuntamente el suelo sin fraccionar y las tres fracciones del suelo en el B referencia, presentó un valor de 0.94 ($p=0.050$), mientras que en el BS temprano el valor fue de 0.41 ($p=0.591$); sin embargo, si en este último caso se excluye la fracción fina, la cual representa un 2.4 % del suelo, el valor del coeficiente de correlación es 0.98 ($p=0.139$). Por lo tanto, el C_{total} es un buen indicador del $C_{orgánico}$ del suelo y sus fracciones en el B referencia y del $C_{orgánico}$ del suelo y de las dos fracciones de mayor tamaño en el BS temprano (Figura 9).

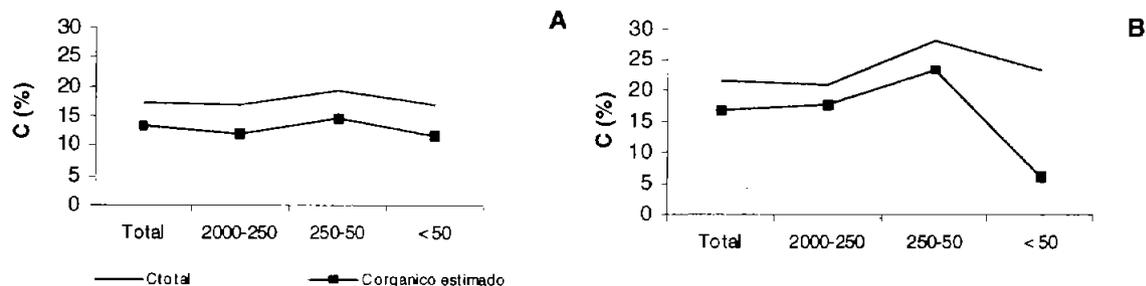


Figura 9. Concentración de C_{total} (%) y $C_{orgánico}$ estimado (%) en el suelo (0-10 cm) y en sus fracciones (2000-250, 250-50 y <50 μm). (A) Bosque referencia y (B) bosque sucesional temprano. Los valores de C_{total} corresponden a la media de los testigos de 1998. $C_{orgánico} = C_{total} - C_{inorgánico}$.

6.4.2 NITRÓGENO Y FÓSFORO TOTALES

La determinación de la concentración de N_{total} y P_{total} de cada una de las tres fracciones de suelo de las 32 muestras tomadas cada año, se realizó mediante digestión Kjeldahl (Anderson e Ingram 1993) y determinación posterior con autoanalizador (Technicon Autoanalyzer II). Aproximadamente 0.25 g de

muestra de suelo, colocados en tubos de 250 ml, se digirieron con H_2SO_4 concentrado a una temperatura de $360^\circ C$ durante 180 minutos; posteriormente se aforaron a 250 ml con agua destilada, la digestión se filtró a través de papel Whatman No 1 y el filtrado fue recogido en viales hasta su análisis mediante colorimetría.

Teniendo en cuenta la masa de cada fracción y la concentración de N_{total} y P_{total} , se calcularon la concentración de N_{total} y P_{total} del suelo sin fraccionar. A partir de la concentración de los nutrientes en el suelo sin fraccionar se obtuvo la masa de N_{total} y P_{total} por fracciones, es decir cuánto del nutriente total del suelo está asociado a cada una de las tres fracciones.

Para caracterizar la calidad de la MOS de cada una de las fracciones de suelo se determinaron las relaciones C:N y C:P, así como la relación estequiométrica N:P en el suelo sin fraccionar y en cada una de sus fracciones.

6.5 ANÁLISIS FÍSICOS

Se determinó la densidad aparente en muestras disturbadas (método de la probeta; Anderson e Ingram 1993) en las 32 muestras de suelo sin fraccionar del año 2000. Debido a que de los agregados del suelo depende la porosidad y la susceptibilidad del suelo a la erosión, y teniendo en cuenta la estrecha relación entre la MOS y los procesos de formación y estabilización de agregados (Scott et al. 1999), se determinó la estabilidad de los agregados del suelo de la fracción de 2000-250 μm . Esta prueba se realizó para 3 de las parcelas testigo de cada uno de los bosques en muestras colectadas el año previo a la aplicación de fertilizantes (1997) y en el último año del estudio (2000). Se colocaron 5 g de muestra y 50 ml de agua deionizada en un erlenmeyer de 250 ml. Las muestras se sometieron a agitación por 15 minutos a 100 rpm (agitador orbital Lab-line 3520), luego de lo cual las muestras se pasaron a través de un tamiz de malla 250 μm y el suelo de diámetro mayor se pesó, registrándose este dato en relación con el peso original de suelo como el porcentaje de suelo estable.

Se ha planteado la influencia del tipo de minerales de arcilla sobre la capacidad del suelo para estabilizar la MOS (Hassink 1997), por lo cual se analizó la mineralogía de la fracción fina del suelo ($< 2 \mu m$) mediante difracción de rayos X, utilizando un difractómetro Shimadzu modelo XD-3A, equipado con un tubo de rayos X con ánodo de Cu y radiación $K\alpha$. Para este análisis se utilizó una muestra compuesta de las 16 parcelas (correspondientes al año previo a la fertilización) del B referencia. Se pesaron aproximadamente 20 g de suelo (de una parcela testigo) previamente

tamizado por malla 2mm. Se eliminó la materia orgánica con agua oxigenada (H_2O_2) al 30 %, y con calentamiento moderado (60-70°C). Una vez eliminado el material orgánico, se separó la fracción fina (arcilla) de la gruesa (limo y arena) por sedimentación/centrifugación, de acuerdo a la ley de Stokes. Se preparó una muestra en polvo de la fracción gruesa, la cual se colocó en el difractómetro de rayos X y se determinaron los minerales primarios. En el caso de la fracción fina, se orientaron las muestras sobre un portaobjetos, y se analizaron al natural, saturadas con etilén glicol y calentadas a 490 °C (por 2 h).

Los resultados obtenidos de los análisis de densidad aparente, estabilidad de agregados y mineralogía del suelo se presentaron en el capítulo de área de estudio, en el apartado de caracterización del suelo. El diagrama de difracción de rayos X se presenta en el anexo 1.

6.6 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

6.6.1 ANÁLISIS DE LA VARIACIÓN PREVIA A LA APLICACIÓN DEL FERTILIZANTE

Se realizó un análisis de varianza para cada una de las variables en el año 1997 por separado para cada uno de los dos bosques, con el objetivo de determinar la existencia de variaciones entre las parcelas previamente a la aplicación de los tratamientos. El nivel de significancia utilizado fue de 0.05. Se probó el ajuste a la distribución normal con la prueba de Shapiro Wilk (Royston 1982) y la homogeneidad de varianza mediante la prueba de Bartlett (Winer 1971). En el análisis posterior (años 1998-2000) de las variables que presentaron efecto previo a la fertilización, los valores de 1997 se incluyeron como covariable.

6.6.2 ANÁLISIS DEL EFECTO DE LA FERTILIZACIÓN

Se realizó un análisis de varianza por separado para cada uno de los años 1998, 1999 y 2000, para cada una de las variables y para cada uno de los dos bosques. Cuando se presentaron diferencias significativas ($p < 0.05$), se utilizó la prueba de diferencias mínimas significativas (DMS) para realizar comparaciones múltiples. Se probó el ajuste a la distribución normal con la prueba de Shapiro Wilk y la homogeneidad de varianza mediante la prueba de Bartlett. En general, todas las variables

presentaron distribución normal, únicamente cinco de las variables analizadas en el bosque referencia (C:P_{< 50µm}-1997, C:P_{sin fracc.}-1999, C:P_{2000-250µm}-1999, N_{total < 50µm}-2000 y N:P_{<50µm}-2000) y cuatro en el bosque sucesional temprano (C:P_{2000-250µm}-1998, N_{total < 50µm}-1999, P_{total < 50µm}-1999 y C:N_{2000-250µm}-2000) no cumplieron este supuesto y fueron transformadas con las funciones logaritmo natural, seno o coseno, con el objetivo de lograr el ajuste. En el bosque de mayor edad 14 de las variables no cumplieron con el supuesto de homogeneidad de varianza (1997: C:N_{sin fracc.}, C:N_{2000-250µm}, C:N_{250-50µm}, C:N_{<50µm}; 1998: N_{total < 50µm}, C:P_{2000-250µm}, N:P_{250-50µm}; 1999: C:P_{250-50µm}; 2000: C_{sin fracc.}, C_{2000-250µm}, N_{<50µm}, P_{<50µm}, C:N_{<50µm} y C:P_{<50µm}) y en el bosque sucesional temprano cuatro (1998: P_{<50µm}, N:P_{sin fracc.}, C:N_{2000-250µm}, C:N_{<50µm}), en estos casos se realizó un análisis de varianza no paramétrico (Kruskal Wallis) para evaluar el efecto de la fertilización.

6.6.3 COMPARACIÓN ENTRE LAS DOS ETAPAS SUCESIONALES

Con el objetivo de analizar el efecto de la etapa sucesional, bosque sucesional tardío vs. bosque sucesional temprano, sobre cada una de las variables, se realizó una prueba de t para cada uno de los cuatro años (1997, 1998, 1999 y 2000) utilizando únicamente las parcelas testigo de cada uno de los bosques.

Para la realización de los análisis estadísticos se utilizó el programa Statistica (StatSoft, Inc. 1984-1998 M.R.).

7. RESULTADOS

7.1 EL BOSQUE REFERENCIA Y EL BOSQUE SUCESIONAL TEMPRANO

7.1.1 DISTRIBUCIÓN DEL SUELO EN FRACCIONES

El análisis de la distribución del suelo en las fracciones en las parcelas testigo (sin fertilización) y durante los cuatro años de estudio, reveló que el suelo en los dos bosques presenta un alto grado de macroagregación ($> 250 \mu\text{m}$) (sensu Edwards y Bremner 1967). La mayor parte de la masa del suelo se encuentra asociada a la fracción gruesa, 2000-250 μm , (824.8 ± 41.1 y 803.9 ± 34.2 mg/g para el B referencia y el BS temprano, respectivamente; media de parcelas testigo de los 4 años \pm E.E), seguida por la masa asociada a la fracción intermedia (250-50 μm) (143.9 ± 33.0 y 172.6 ± 30.7 mg/g respectivamente), y finalmente la fracción $< 50 \mu\text{m}$, solo constituida por 31.3 ± 9.4 y 23.4 ± 5.4 mg/g respectivamente para el B referencia y el BS temprano (Figura 10). No se registraron diferencias significativas en la distribución de las fracciones entre los dos bosques.

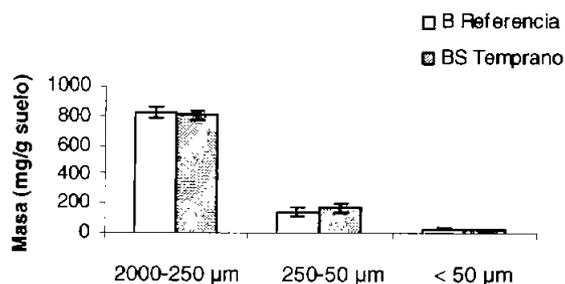


Figura 10. Distribución en fracciones (2000-250 μm , 250-50 μm y $< 50 \mu\text{m}$) de la masa del suelo (0-10 cm) en el bosque referencia y el bosque sucesional temprano; media del período 1997 a 2000. En barras se indica el error estándar.

El análisis cualitativo de la agregación del suelo permitió verificar que las diferentes fracciones de suelo separadas están constituidas en su mayoría por agregados. En el cuadro 4 se presentan los resultados del porcentaje de partículas agregadas de cada una de las fracciones, así como de partículas minerales y de materia orgánica libre que no están participando en la formación de agregados. En la figura 11 se muestran agregados de la fracción de suelo de 2000-250 μm .

Cuadro 4. Partículas agregadas y partículas no agregadas (minerales y MO libre) (%) en las fracciones de suelo (2000-250, 250-50 y < 50 μm) del bosque referencia y el bosque sucesional temprano.

Fracción (μm)	Partículas agregadas (%)		Partículas no agregadas (%)			
	B ref.	BS temp.	Partículas minerales		Fragmentos orgánicos (MO libre)	
			B ref.	BS temp.	B ref.	BS temp.
2000-250	70-100	97-100	0-30	0-3	0	0
250-50	70-87	57-93	0-17	0-3	7-20	7-43
<50	57-100	87-90	0-13	0-7	0-43	10-13

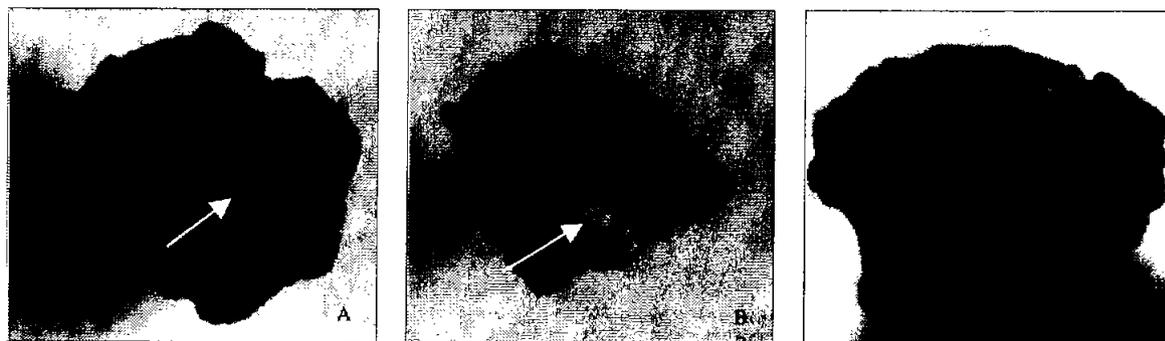


Figura 11. Agregados de la fracción de suelo 2000-250 μm . Obsérvese la participación de la MOS (A) y de concreciones de carbonato (B) en la formación de los agregados. Aumento: A: 1.8 X, B: 3.5 X, C: 3.0 X.

7.1.2 CONCENTRACIÓN DE C_{TOTAL} , N_{TOTAL} Y P_{TOTAL} EN EL SUELO

En el suelo del BS temprano la concentración de C_{total} fue superior a la del suelo del B referencia (Cuadro 5). Esta diferencia en la concentración de C_{total} en el suelo fue significativa para los muestreos de los años 1997, 1999 y 2000 (ver Anexo 2). También las concentraciones más altas de N_{total} en el suelo se observaron en el BS temprano (Cuadro 5). La concentración de este nutriente en el suelo del BS temprano fue significativamente superior en los muestreos de los años 1997 y 2000 (Anexo 2).

En cambio, fue en el B referencia donde se presentó la concentración más alta de P_{total} en el suelo en comparación con la correspondiente al suelo del BS temprano (Cuadro 5). Esta diferencia fue significativa en los muestreos de los años 1997, 1999 y 2000 (Anexo 2). Es importante tener en cuenta que dada la variabilidad que existe en estos suelos, las diferencias en las concentraciones de C_{total} , N_{total} y P_{total} no podrían atribuirse únicamente a un efecto del desarrollo de la regeneración.

Cuadro 5. Concentración de C_{total} , N_{total} y P_{total} (mg/g) en el suelo sin fraccionar (0-10 cm) en el bosque referencia y el bosque sucesional temprano. Media del período 1997-2000.

Variable	B referencia	BS temprano
C-total	140.33 ± 25.04	234.43 ± 17.38
N-total	11.08 ± 1.59	14.97 ± 1.82
P-total	4.39 ± 0.88	3.09 ± 0.60

Los valores corresponden a medias de 4 años ± E.E.

7.1.3 CONCENTRACIÓN DE C_{TOTAL} , N_{TOTAL} Y P_{TOTAL} EN LAS FRACCIONES DE SUELO

Las mayores concentraciones de C_{total} y N_{total} en el suelo del BS temprano respecto a las del B referencia se observaron también en las tres fracciones de suelo analizadas (Cuadro 6). La diferencia en la concentración de C_{total} entre los suelos de los dos bosques resultó significativa durante los años 1997, 1999 y 2000 para las tres fracciones de suelo (Anexo 2). La concentración de N_{total} fue significativamente superior en 1997 en las dos fracciones más gruesas de suelo del BS temprano; en 1998 fue superior en la fracción más gruesa del suelo (2000-250 μ m) y, en el año 2000 en las fracciones de suelo de mayor tamaño (ver total en Anexo 2).

Cuadro 6. Concentración de C_{total} , N_{total} y P_{total} (mg/g) en las fracciones de suelo (2000-250, 250-50 y < 50 μ m) del bosque referencia y el bosque sucesional temprano. Media del período 1997-2000.

Variable	Fracción (μ m)	Bosque	
		Referencia	Sucesional temprano
C-total	2000-250	135.97 ± 26.30	223.81 ± 16.48
	250-50	165.05 ± 23.51	283.52 ± 20.65
	<50	150.91 ± 23.60	250.48 ± 17.10
N-total	2000-250	10.72 ± 1.78	14.14 ± 1.75
	250-50	11.19 ± 1.29	17.21 ± 2.15
	<50	21.16 ± 5.17	22.74 ± 5.37
P-total	2000-250	4.35 ± 0.90	3.15 ± 0.63
	250-50	4.79 ± 0.92	2.87 ± 0.60
	<50	3.70 ± 0.52	2.84 ± 0.82

Los valores corresponden a medias de 4 años ± E.E.

Las tres fracciones de suelo analizadas presentaron la misma tendencia que el suelo sin fraccionar, con una concentración de P_{total} mayor en las fracciones de suelo del B referencia que en el BS temprano (Cuadro 6). La diferencia de la concentración del P_{total} en el suelo, entre los dos

bosques, fue significativa para los muestreos del año 1997 en las tres fracciones (Anexo 2), en 1999 lo fue para la fracción de 250-50 μm (Anexo 2), mientras que en el año 2000 fue significativa para las fracciones de 2000-250 μm y 250-50 μm (Anexo 2).

En ambos bosques la distribución del C_{total} entre fracciones presentó un patrón similar. La concentración de C_{total} en la fracción fina ($< 50 \mu\text{m}$) fue mayor que en la fracción más gruesa (2000-250 μm), pero inferior que en la fracción intermedia (250-50 μm) (Cuadro 6). El patrón de concentración de N_{total} en las fracciones es diferente al patrón del C_{total} . En el B referencia y durante los muestreos correspondientes a los 4 años, la fracción de menor tamaño registró un enriquecimiento en este nutriente, mientras que las fracciones intermedia y gruesa constituyeron un grupo estadísticamente homogéneo con una menor concentración del nutriente (Cuadro 6). En el BS temprano se registró este mismo patrón de concentración de N_{total} en el suelo en los muestreos de los años 1997 y 1998; sin embargo, durante los dos últimos años, fue la fracción intermedia la que presentó la mayor concentración del nutriente, seguida por la concentración en la fracción de mayor tamaño (Anexo 2). No se evidenció un patrón de distribución de la concentración de P_{total} en las fracciones en ninguno de los bosques (ver Anexo 2).

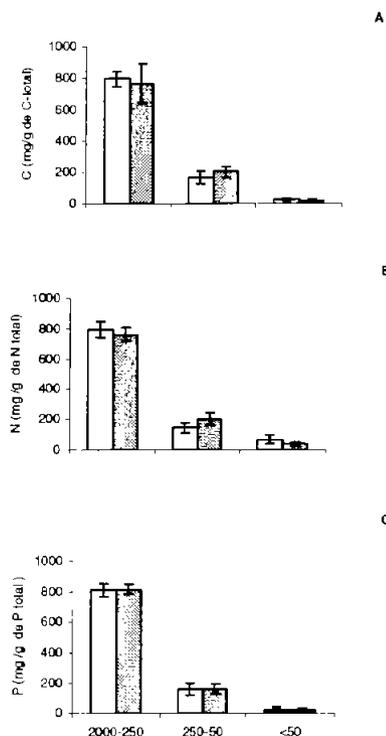


Figura 12. Masa de C_{total} (A), N_{total} (B), P_{total} (C) en las fracciones de suelo (2000-250 μm , 250-50 y $< 50 \mu\text{m}$) en el bosque referencia y el bosque sucesional temprano, media del período 1997 a 2000. En barras se indica el error estándar.

En ambos bosques, la masa de C_{total} asociada a la fracción de tamaño mayor (2000-250 μm), tuvo los valores más altos de este parámetro (795.4 ± 47.7 y 768.8 ± 124.0 mg de C/g de C_{total} para el B referencia y el BS temprano, respectivamente; media de 4 años \pm E.E.)(Figura 12 A). La masa de N_{total} y P_{total} asociada a la fracción gruesa presentó también los valores mayores en ambos bosques (790.8 ± 52.3 y 762.0 ± 44.6 mg de N/ g de N_{total} ; 813.4 ± 44.5 y 816.6 ± 33.2 mg de P/ g de P_{total} , para el B referencia y el BS temprano, respectivamente; media de 4 años \pm E.E.)(Figura 12 B y C).

7.1.4 CALIDAD DE LA MATERIA ORGÁNICA

Los valores de las relaciones C:N y C:P en el suelo del B referencia fueron menores a los registrados en el suelo del BS temprano, lo cual indica una mejor calidad de la materia orgánica en el suelo del bosque de mayor tiempo de regeneración (Cuadro 7). La relación N:P también fue menor en el suelo del B referencia que en el suelo del BS temprano (Cuadro 7). La relación C:N, C:P y N:P del suelo fue significativamente menor en el B referencia en los años 1997 y 1998; 1997, 1999 y 2000; y 1997 y 2000 respectivamente (Anexo 2).

Cuadro 7. Relaciones C:N, C:P y N:P en el suelo sin fraccionar (0-10 cm) en el bosque referencia y el bosque sucesional temprano. Media del período 1997-2000.

Variable	B referencia	BS temprano
C:N	12.94 ± 1.63	16.24 ± 1.58
C:P	38.88 ± 12.45	85.75 ± 15.52
N:P	3.05 ± 0.84	5.35 ± 0.94

Los valores corresponden a medias de 4 años \pm E.E.

Estos menores valores de las relaciones C:N, C:P y N:P en el suelo del B referencia que en el suelo del BS temprano se mantuvieron en todas las fracciones de suelo (Cuadro 8). Durante los dos primeros años del estudio (1997 y 1998), la fracción fina del suelo en los dos bosques mostró el menor valor para la relación C:N y la fracción de tamaño intermedio presentó el mayor valor (Anexo 2).

La relación C:N registró diferencias significativas entre ambos bosques en el año 1997, en la fracción fina; en el muestreo de 1998, en la fracción gruesa; en 1999, en la fracción de tamaño

intermedio y, en el muestreo del año 2000, en la fracción fina (Anexo 2). Estas diferencias entre los suelos de ambos bosques representan valores estadísticamente inferiores en las fracciones de suelo del B referencia en comparación con los correspondientes a las fracciones del suelo del bosque más joven.

De igual forma, se registraron valores estadísticamente inferiores en la relación C:P del suelo del B referencia en comparación con los correspondientes al suelo del BS temprano, diferencia que se observó en las tres fracciones de suelo en 1997, en las dos fracciones de mayor tamaño en 1999 y nuevamente en las tres fracciones en el año 2000 (Anexo 2).

La relación N:P presentó valores significativamente inferiores en el suelo del B referencia en el año 1997 para las tres fracciones (Anexo 2). En 1999 la diferencia entre los suelos de los dos bosques fue únicamente significativa en la fracción intermedia, 250-50 μm (Anexo 2), mientras que un año después, la diferencia fue significativa para las fracciones de suelo de mayor tamaño (Anexo 2).

Cuadro 8. Relaciones C:N, C:P y N:P en las fracciones de suelo (2000-250, 250-50 y < 50 μm) del bosque referencia y el bosque sucesional temprano. Media del período 1997-2000.

Variable	Fracción (μm)	Bosque	
		Referencia	Sucesional temprano
C:N	2000-250	13.21 \pm 1.91	16.41 \pm 1.56
	250-50	14.64 \pm 0.81	17.37 \pm 2.33
	<50	8.63 \pm 2.27	13.70 \pm 3.39
C:P	2000-250	38.45 \pm 13.08	80.92 \pm 15.25
	250-50	41.19 \pm 11.08	117.00 \pm 27.23
	<50	45.49 \pm 11.20	104.14 \pm 19.03
N:P	2000-250	3.04 \pm 0.92	4.98 \pm 0.88
	250-50	2.79 \pm 0.70	6.85 \pm 1.43
	<50	6.12 \pm 1.59	9.92 \pm 3.09

Los valores corresponden a medias de 4 años \pm E.E.

7.2 EFECTO DE LA FERTILIZACIÓN SOBRE LA MATERIA ORGÁNICA DEL SUELO EN EL BOSQUE REFERENCIA

El año previo al inicio de la fertilización (1997) en el suelo del B referencia no se presentaron diferencias significativas entre las parcelas que posteriormente fueron asignadas a cada uno de los tratamientos; i.e. no existieron diferencias para ninguna de las variables analizadas (concentración de C_{total} , N_{total} y P_{total} , relaciones C:N, C:P y N:P del suelo sin fraccionar y de las fracciones de tamaño 2000-250, 250-50 y $< 50 \mu m$, masa de suelo y de C_{total} , N_{total} y P_{total} asociada a cada fracción).

7.2.1 DISTRIBUCIÓN DEL SUELO EN FRACCIONES

La fertilización con N, con P o con N+P no causó cambios en la distribución de la masa del suelo, manteniéndose la mayor parte del suelo asociada a la fracción de mayor tamaño (2000-250 μm) en todos los tratamientos (Cuadro 10).

7.2.2 CONCENTRACIÓN DE C_{TOTAL} , N_{TOTAL} Y P_{TOTAL} EN EL SUELO SIN FRACCIONAR Y FRACCIONES

Durante el período analizado (1998-2000), la fertilización no produjo cambios en la concentración de C_{total} del suelo sin fraccionar (Cuadro 9). Sin embargo, en el primer año de fertilización se observó que la aplicación de P (solo) incrementó marginalmente ($F=2.913$, $p=0.078$) la concentración de C_{total} del suelo no fraccionado. Este cambio pudo deberse a que en el primer año, la aplicación del nutriente aumentó significativamente la concentración de C_{total} en la fracción de suelo de 250-50 μm (292.9 ± 33.8 mg/g), en comparación con la correspondiente a las parcelas no fertilizadas (191.7 ± 26.3 mg/g) ($F=4.944$, $p=0.0184$) (Figura 13 B). En 1998 la fertilización no afectó la concentración de C_{total} en las otras fracciones de suelo; tampoco se presentó efecto en los años 1999 y 2000 de la fertilización sobre esta variable en las fracciones de suelo.

La aplicación de nutrientes tampoco cambió la concentración de N_{total} del suelo sin fraccionar en el primer año. En el segundo año de fertilización (1999), la aplicación conjunta de N y P incrementó la concentración de N_{total} en el suelo con respecto a las parcelas no fertilizadas ($F=4.572$,

p=0.0234), resultado que no mantuvo una consistencia el año siguiente de fertilización (2000) (Cuadro 9).

Considerando las fracciones del suelo, en el año 1998 la fertilización con P (solo o con N) incrementó la concentración de N_{total} en la fracción más fina (<50 μm) ($F=5.503$, $p=0.013$) (Figura 14 C). Este efecto no se reflejó en el suelo sin fraccionar, posiblemente debido a la escasa proporción de suelo asociado a esta fracción. El incremento de la concentración de N_{total} en el suelo sin fraccionar en respuesta a la aplicación de N y P (conjuntamente) en el año siguiente (1999), podría estar relacionado con la fracción de suelo de 250-50 μm (aplicación de $N+P=18.9 \pm 2.8$ mg/g vs. parcelas testigo= 13.0 ± 1.0 mg/g) ($F=4.351$, $p=0.0272$) (Figura 14 B). En el año 2000 los dos nutrientes, pero aplicados por separado, causaron un aumento en la concentración de N_{total} de la fracción del suelo de tamaño intermedio (aplicación de $N=13.8 \pm 1.4$ mg/g; aplicación de $P=19.3 \pm 1.6$ mg/g vs. parcelas testigo= 9.0 ± 0.7 mg/g) ($F=7.929$, $p=0.0035$) (Figura 14 B); este cambio no fue observado en la aplicación conjunta de N y P.

En las parcelas fertilizadas con N en 1998 se registró un aumento significativo en el P_{total} del suelo ($F=8.746$, $p=0.0024$) (Cuadro 9) y de la fracción de suelo de 2000-250 μm (3.9 ± 0.3 mg/g) en comparación con el testigo (2.8 ± 0.2 mg/g) ($F=9.073$, $p=0.0021$) (Figura 15 A), resultados que exigen un análisis más detenido.

La distribución de la masa de C_{total} , N_{total} y P_{total} estuvo asociada con la distribución de la masa del suelo en fracciones; la mayor parte del C_{total} , N_{total} y P_{total} se encontraron en la fracción de suelo de tamaño 2000-250 μm en todos los tratamientos (Cuadro 10). La fertilización no presentó efecto sobre la masa de C_{total} ni la de N_{total} en las fracciones.

7.2.3 CALIDAD DE LA MATERIA ORGÁNICA

Durante el período analizado (1998-2000), la fertilización no causó cambios en la relación C:N del suelo sin fraccionar (Cuadro 11). Sin embargo, la aplicación de N en el primer año disminuyó el valor de la relación C:N en la fracción de suelo de tamaño intermedio (250-50 μm) (aplicación de $N=8.0 \pm 0.5$ vs. las parcelas testigo= 14.7 ± 1.2) (Figura 16 B) ($F=10.034$, $p=0.0014$). La relación C:N de las otras fracciones de suelo en el año 1998, y todas las fracciones analizadas en los siguientes años no se vieron afectadas por la aplicación de nutrientes.

La relación C:P del suelo sin fraccionar, presentó un incremento ante la fertilización con P con respecto a los testigos en 1998 ($F=5.386$, $p=0.0140$)(Cuadro 11). Sin embargo, los siguientes 2 años no se presentó efecto de los tratamientos sobre esta variable. En concordancia con la respuesta de la relación C:P del suelo sin fraccionar a la aplicación de P en el primer año, se registró un incremento de esta relación en la fracción de suelo de 250-50 μm (aplicación de P= 111.9 ± 15.1 vs. parcelas testigo 62.7 ± 11.2) ($F=5.691$, $p=0.0116$) (Figura 17 B).

En el suelo sin fraccionar la fertilización combinada (N+P) incrementó significativamente la relación N:P en 1999 con respecto a parcelas no fertilizadas ($F=3.573$, $p=0.047$)(Cuadro 11). Este es un resultado significativo más no consistente, pues no se presentó en los demás años analizados.

En el primer año de fertilización, la aplicación de P incrementó significativamente la relación N:P en la fracción de suelo < 50 μm (aplicación de P= 10.1 ± 1.4 vs. parcelas testigo 5.4 ± 0.3) ($F=5.886$, $p=0.0104$)(Figura 18 C). El mismo efecto se presentó en el siguiente año, cuando el P aumentó la relación N:P en la fracción de suelo < 50 μm (aplicación de P= 6.2 ± 0.7 vs. parcelas testigo= 4.1 ± 0.6) ($F=5.263$, $p=0.0151$)(Figura 18 C). En este mismo año (1999), la fertilización con N + P incrementó significativamente la relación N:P de la fracción de suelo de 2000-250 μm , (aplicación de N+P= 6.6 ± 0.9 vs. parcelas testigo= 3.3 ± 0.3) ($F=3.597$, $p=0.0462$) (Figura 18 A).

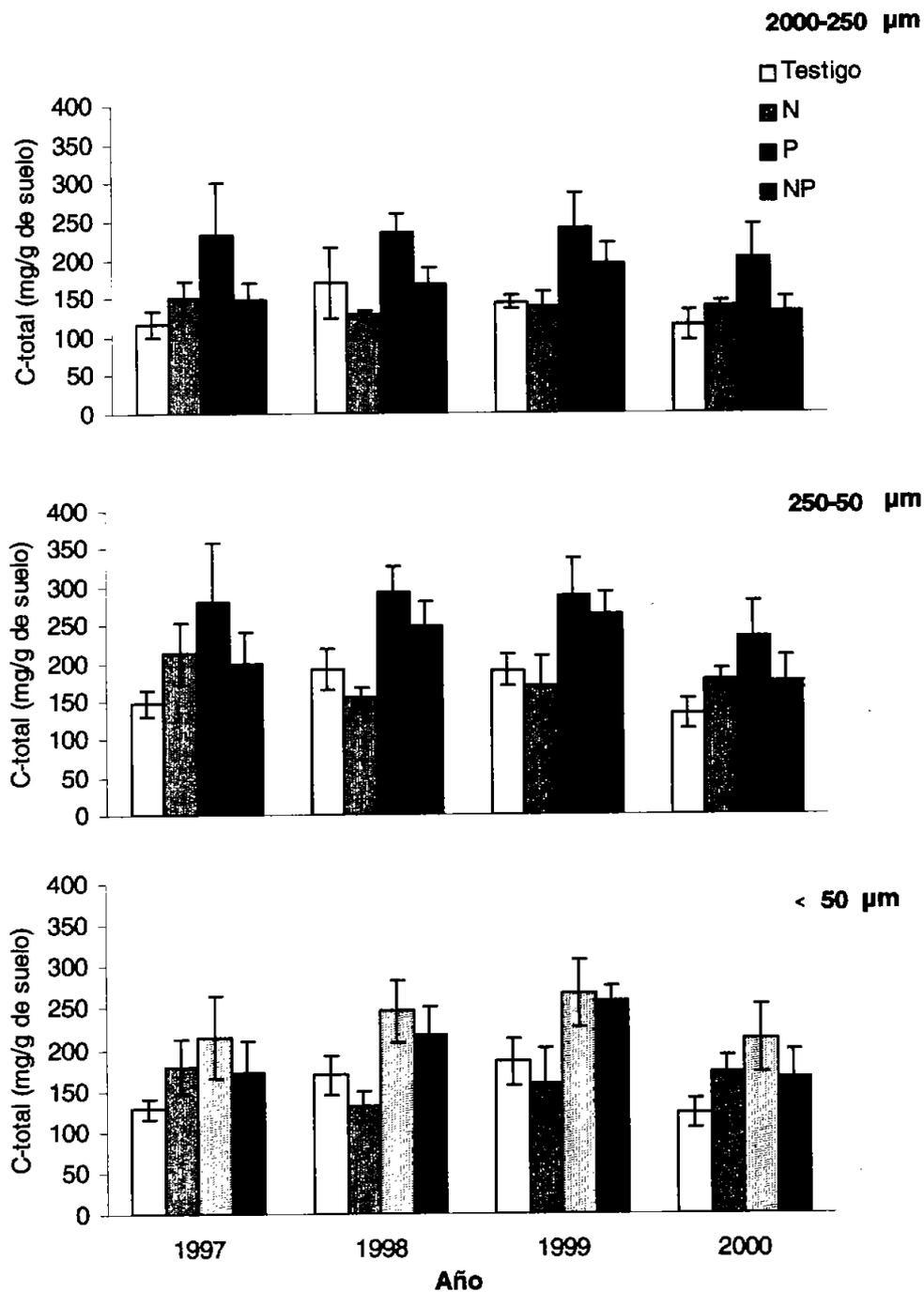


Figura 13. Concentración de carbono total en el suelo (0 a 10 cm) del bosque referencia, entre los años 1997 y 2000; bajo 4 tratamientos: N, fertilización con nitrógeno; P, fertilización con fósforo; NP, fertilización conjunta con nitrógeno y fósforo y Testigo (sin fertilización). En barras se indica el error estándar.

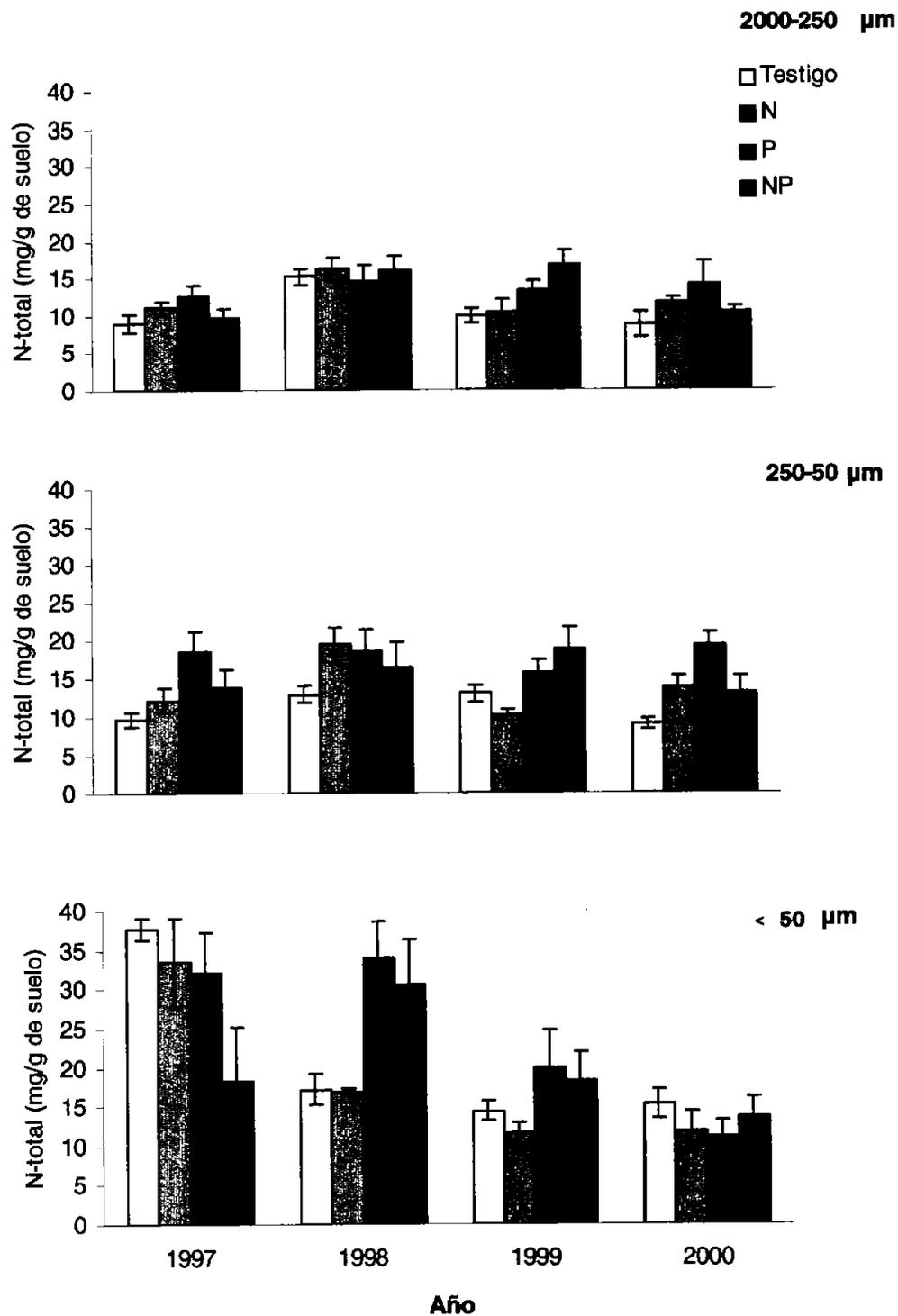


Figura 14. Concentración de nitrógeno total en el suelo (0 a 10 cm) del bosque referencia, entre los años 1997 y 2000; bajo 4 tratamientos: N, fertilización con nitrógeno; P, fertilización con fósforo; NP, fertilización conjunta con nitrógeno y fósforo y Testigo (sin fertilización). En barras se indica el error estándar.

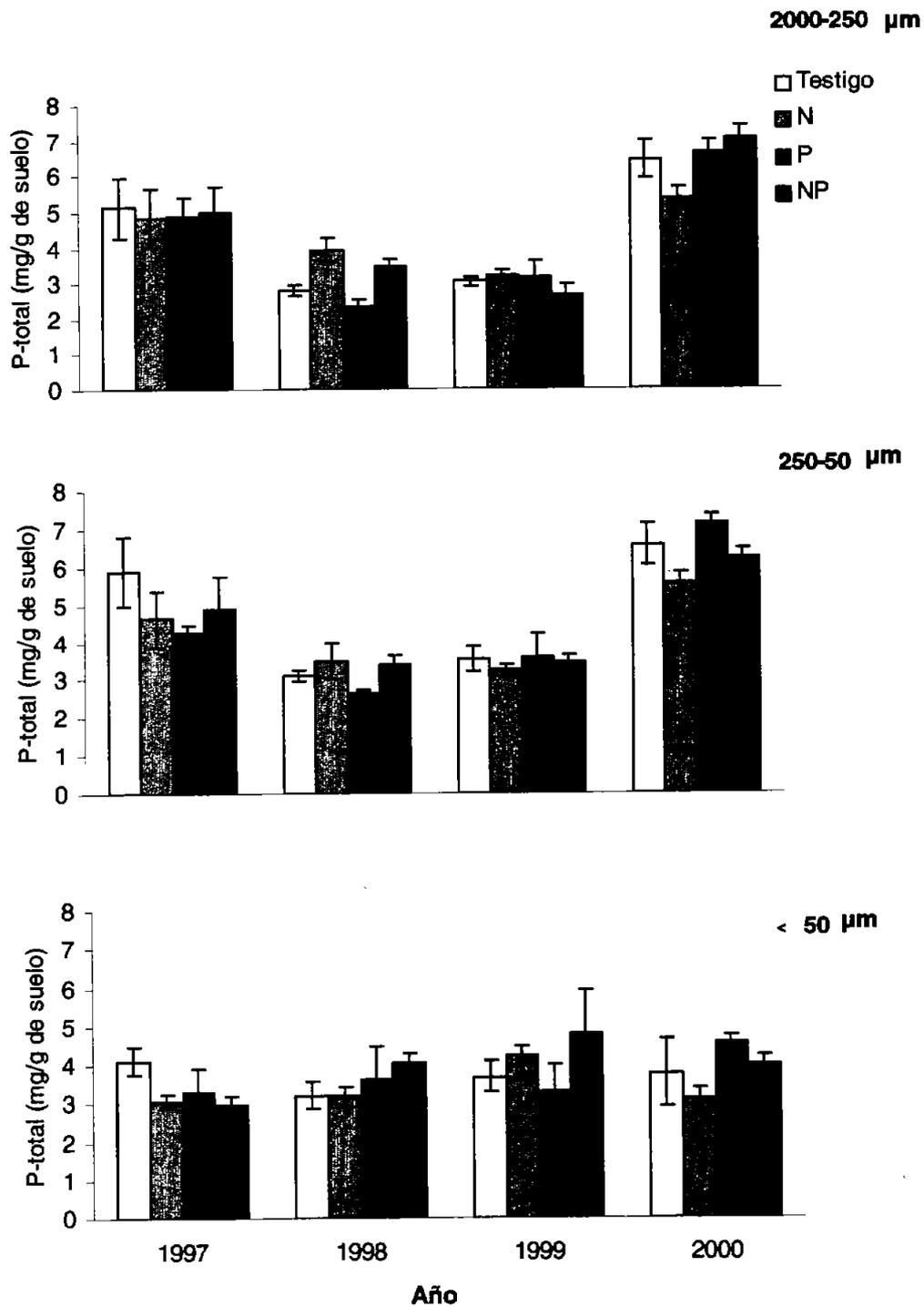


Figura 15. Concentración de fósforo total en el suelo (0 a 10 cm) del bosque referencia, entre los años 1997 y 2000; bajo 4 tratamientos: N, fertilización con nitrógeno; P, fertilización con fósforo; NP, fertilización conjunta con nitrógeno y fósforo y Testigo (sin fertilización). En barras se indica el error estándar.

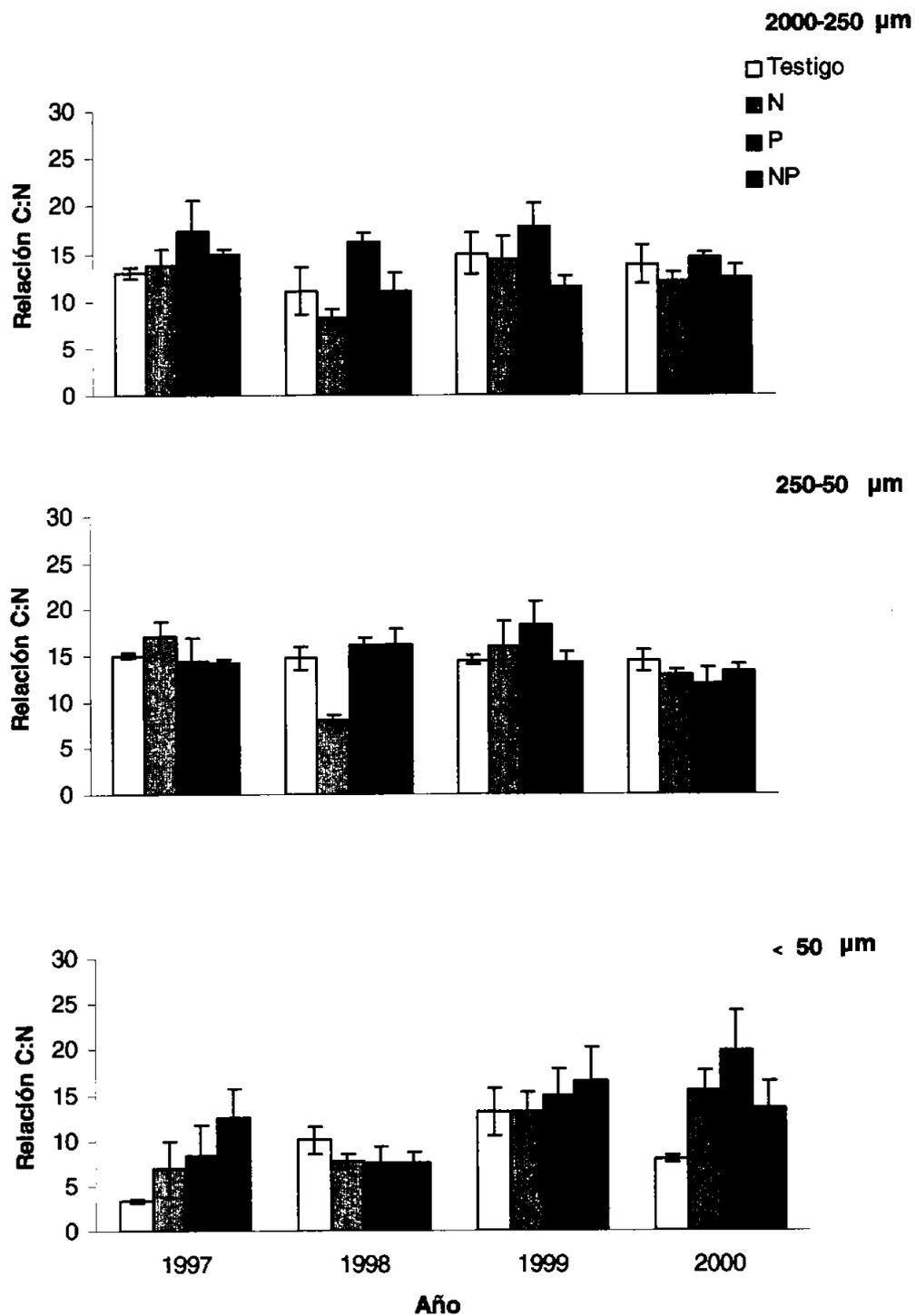


Figura 16. Relación C:N en el suelo (0 a 10 cm) del bosque referencia, entre los años 1997 y 2000; bajo 4 tratamientos: N, fertilización con nitrógeno; P, fertilización con fósforo; NP, fertilización conjunta con nitrógeno y fósforo y Testigo (sin fertilización). En barras se indica el error estándar.

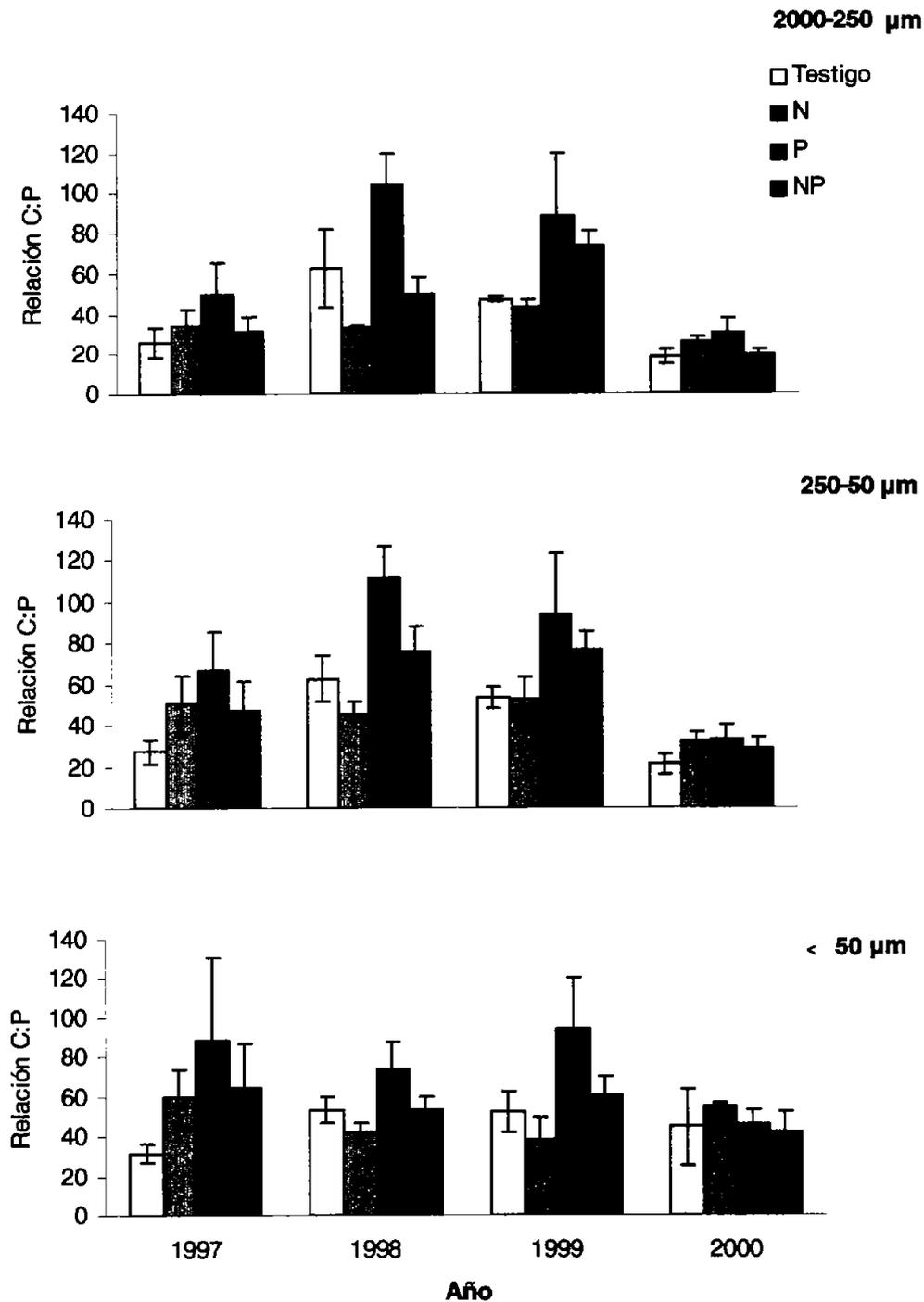


Figura 17. Relación C:P en el suelo (0 a 10 cm) del bosque referencia, entre los años 1997 y 2000; bajo 4 tratamientos: N, fertilización con nitrógeno; P, fertilización con fósforo; NP, fertilización conjunta con nitrógeno y fósforo y Testigo (sin fertilización). En barras se indica el error estándar.

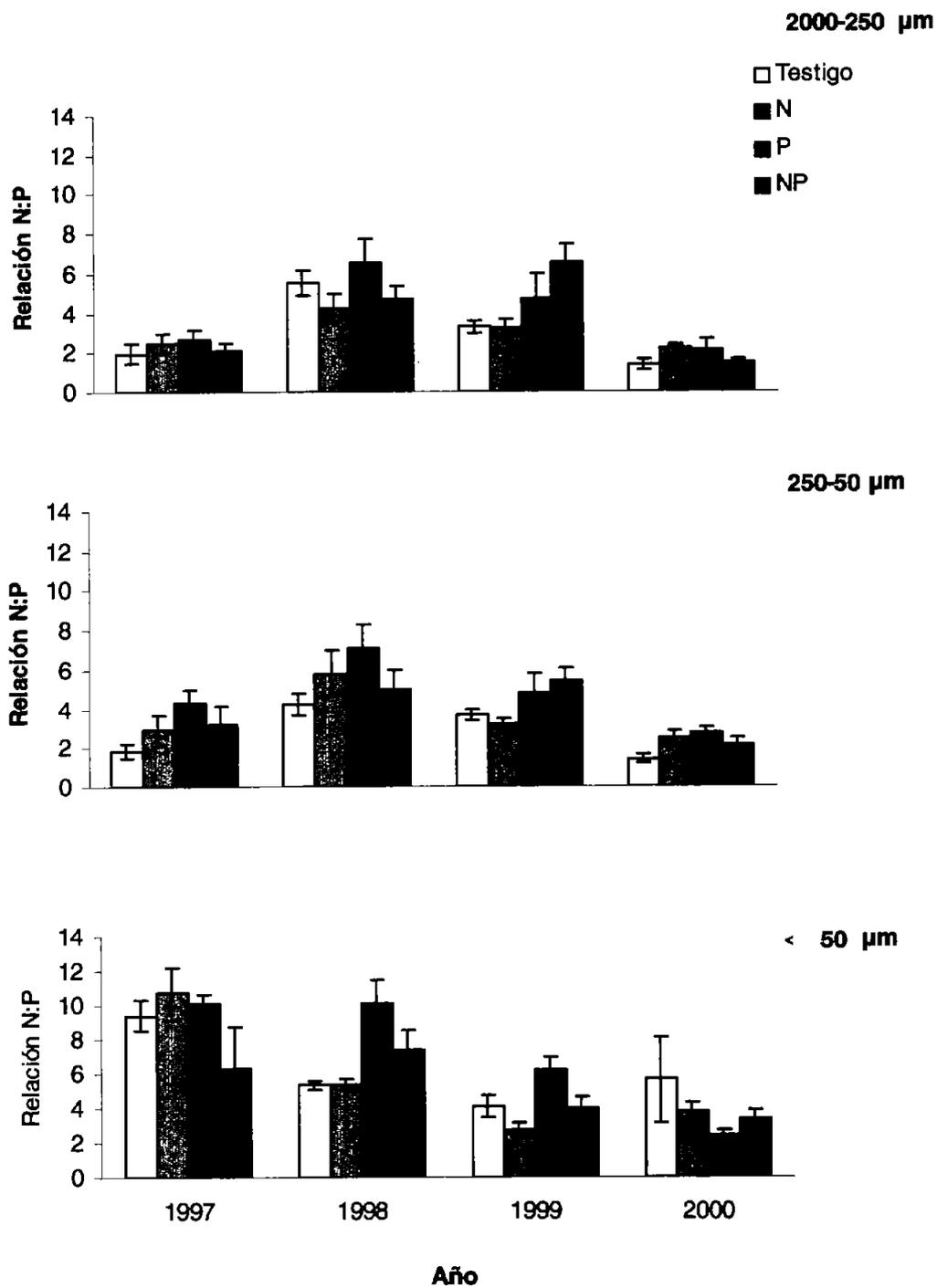


Figura 18. Relación N:P en el suelo (0 a 10 cm) del bosque referencia, entre los años 1997 y 2000; bajo 4 tratamientos: N, fertilización con nitrógeno; P, fertilización con fósforo; NP, fertilización conjunta con nitrógeno y fósforo y T, testigo (sin fertilización). En barras se indica el error estándar.

7.3 EFECTO DE LA FERTILIZACIÓN SOBRE LA MATERIA ORGÁNICA DEL SUELO DEL BOSQUE SUCESIONAL TEMPRANO

El año previo al inicio de la fertilización se presentaron diferencias significativas entre parcelas asignadas a los diferentes tratamientos en el suelo del BS temprano en: (1) la concentración de N_{total} (fracción de suelo de 250-50 μm , $F=5.870$, $p=0.011$), (2) P_{total} (suelo sin fraccionar, $F=5.309$, $p=0.015$; fracción 2000-250 μm , $F=6.225$, $p=0.009$) y (3) la relación C:N (fracción 250-50 μm , $F=6.033$, $p=0.010$). Debido a ello, estas variables del año 1997 se incluyeron como covariables en el análisis correspondiente a los años 1998, 1999 y 2000.

7.3.1 DISTRIBUCIÓN DEL SUELO EN FRACCIONES

La fertilización no afectó la distribución de la masa del suelo en fracciones, de forma que, al igual que en el suelo del B referencia, la mayor parte del suelo del BS temprano continuó asociada a la fracción de mayor tamaño (2000-250 μm) para todos los tratamientos (Cuadro 12).

7.3.2 CONCENTRACIÓN DE C_{TOTAL} , N_{TOTAL} Y P_{TOTAL} EN EL SUELO SIN FRACCIONAR Y FRACCIONES

En el primer año de tratamiento (1998) la aplicación de P incrementó la concentración de C_{total} del suelo ($F=6.408$, $p=0.0077$) (Cuadro 9). Este resultó ser el único cambio significativo del C_{total} del suelo y estuvo acompañado por el incremento en la concentración de C_{total} en la fracción gruesa de suelo (2000-250 μm) (aplicación de $P=270.2 \pm 19.9$ mg/g de suelo vs. parcelas testigo= 209.2 ± 17.9 mg/g de suelo) ($F=7.484$, $p=0.0044$) (Figura 19 A). Estas respuestas en el C_{total} del suelo y de la fracción de mayor tamaño podrían deberse a un incremento en la biomasa radical o a un incremento de procesos de descomposición del mantillo, lo cual podría causar una mayor incorporación de carbono al suelo.

La concentración de N_{total} y de P_{total} en el suelo no fue afectada de forma significativa por los tratamientos durante el período de estudio (Cuadro 9). Sin embargo, en la fracción intermedia del suelo (250-50 μm), se incrementó la concentración de P_{total} en respuesta a la fertilización conjunta

(N+P) (1999: 2.9 ± 0.4 mg/g; 2000: 5.6 ± 0.3 mg/g) con respecto a las parcelas testigo (1999: 2.2 ± 0.1 mg/g; 2000: 4.6 ± 0.1 mg/g) (Figura 21 B) (1999: $F=3.594$, $p=0.0463$; 2000: $F=5.066$, $p=0.0170$).

La distribución del C_{total} , N_{total} y P_{total} estuvo asociada a la distribución del suelo en las fracciones, encontrándose también la mayor parte del C_{total} y de los dos nutrientes en la fracción gruesa, (2000-250 μm) (Cuadro 12). La fertilización únicamente tuvo efecto sobre la masa de P_{total} asociada a la fracción intermedia, donde se registró un incremento en esta variable en respuesta al P. Sin embargo esto no fue consistente pues únicamente se presentó en el segundo año de tratamiento (Cuadro 12).

7.3.3 CALIDAD DE LA MATERIA ORGÁNICA

Los tratamientos no afectaron la relación C:N ni la relación C:P en el suelo del BS temprano (Cuadro 11), ni en ninguna de sus fracciones (Figuras 22 y 23). Sin embargo, la relación N:P se incrementó en 1998 con la aplicación de N + P ($F=8.272$, $p=0.0407$) (Cuadro 11). Este cambio parece deberse al incremento de la relación en la fracción de suelo de tamaño 2000-250 μm (adición de N+P: 9.4 ± 0.5 ; adición de N: 9.0 ± 1.8 vs. suelo testigo 4.4 ± 0.9) ($F=5.170$, $p=0.0160$) (Figura 24 A). Las otras fracciones en ese año y todas las fracciones en los restantes años de fertilización no presentaron cambios significativos (Figura 24).

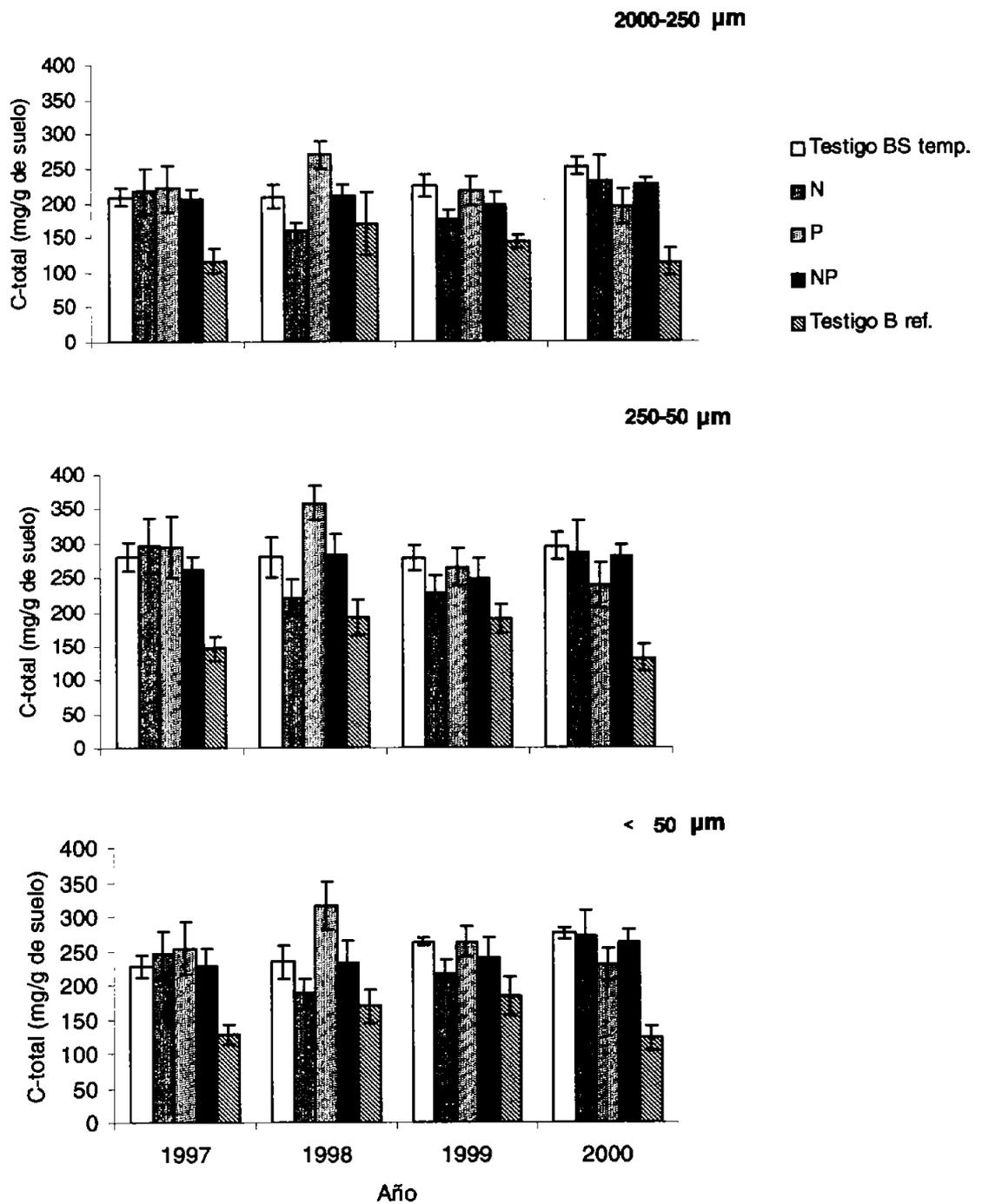


Figura 19. Concentración de carbono total en el suelo (0 a 10 cm) del bosque sucesional temprano, entre los años 1997 y 2000; bajo 4 tratamientos: N, fertilización con nitrógeno; P, fertilización con fósforo; NP, fertilización conjunta con nitrógeno y fósforo y Testigo (sin fertilización); se presenta también el testigo (sin fertilización) del B referencia. En barras se indica el error estándar.

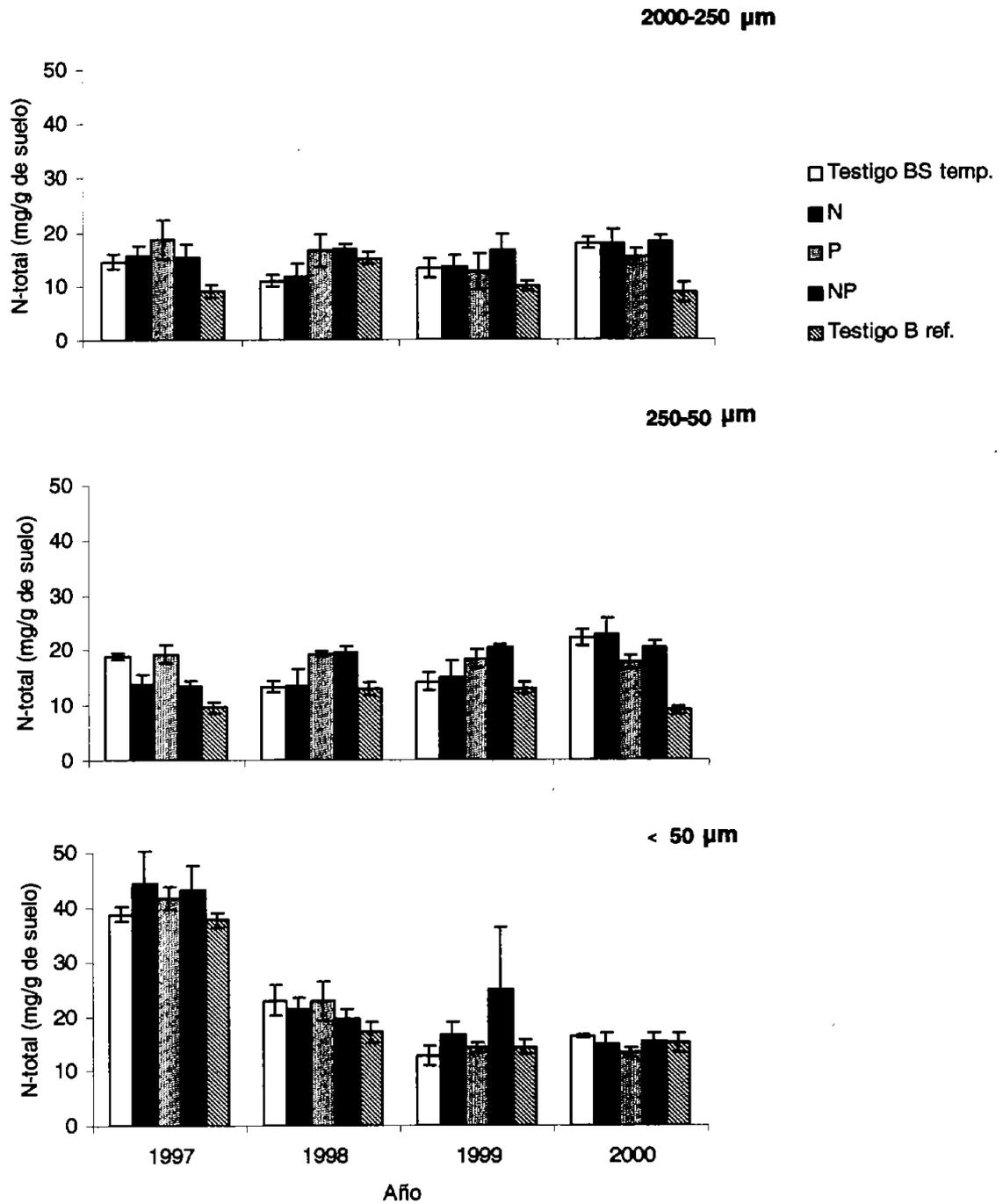


Figura 20. Concentración de nitrógeno total en el suelo (0 a 10 cm) del bosque sucesional temprano, entre los años 1997 y 2000; bajo 4 tratamientos: N, fertilización con nitrógeno; P, fertilización con fósforo; NP, fertilización conjunta con nitrógeno y fósforo y Testigo (sin fertilización); se presenta también el testigo (sin fertilización) del B referencia. En barras se indica el error estándar.

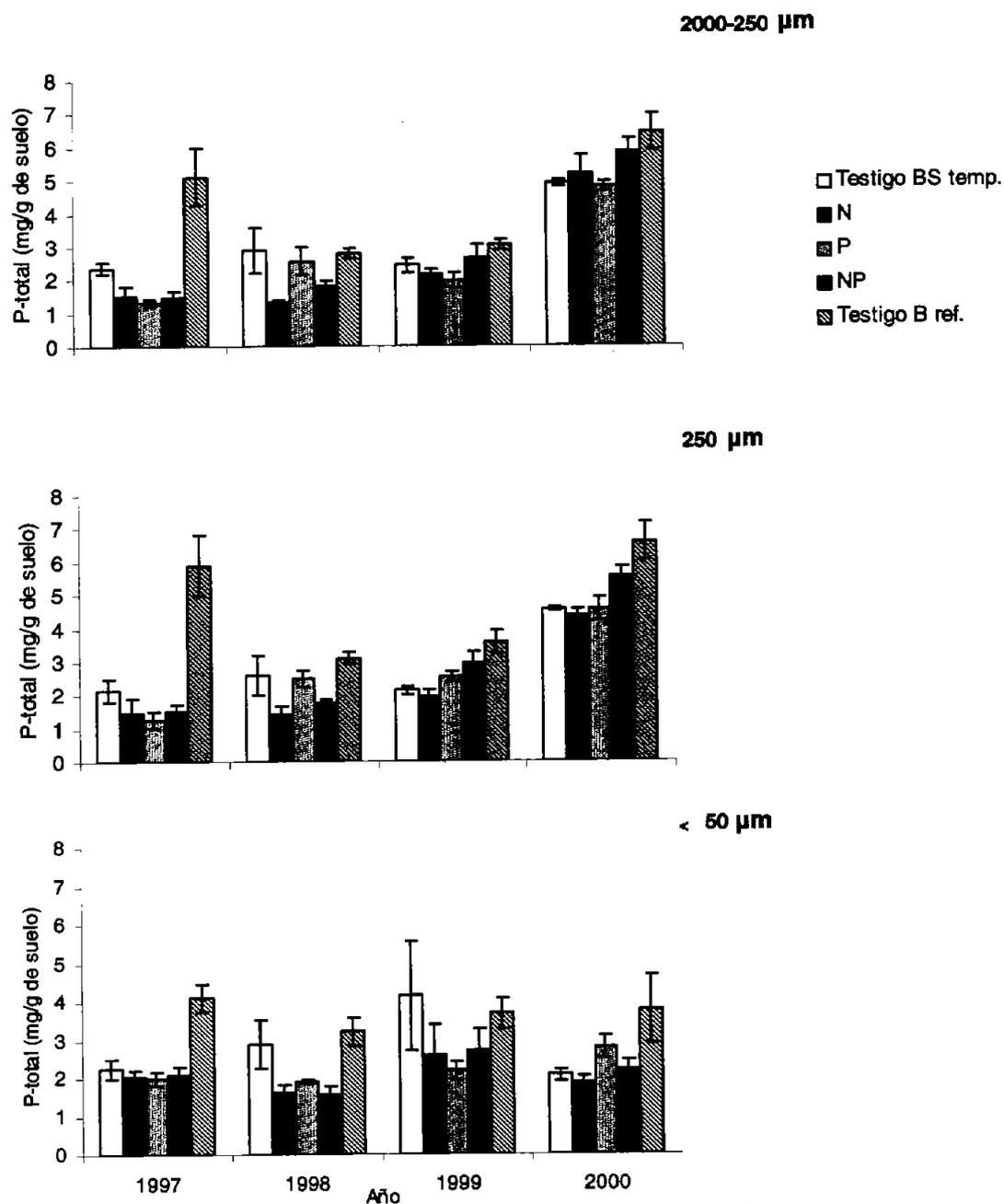


Figura 21. Concentración de fósforo total en el suelo (0 a 10 cm) del bosque sucesional temprano, entre los años 1997 y 2000; bajo 4 tratamientos: N, fertilización con nitrógeno; P, fertilización con fósforo; NP, fertilización conjunta con nitrógeno y fósforo y Testigo (sin fertilización); se presenta también el testigo (sin fertilización) del B referencia. En barras se indica el error estándar.

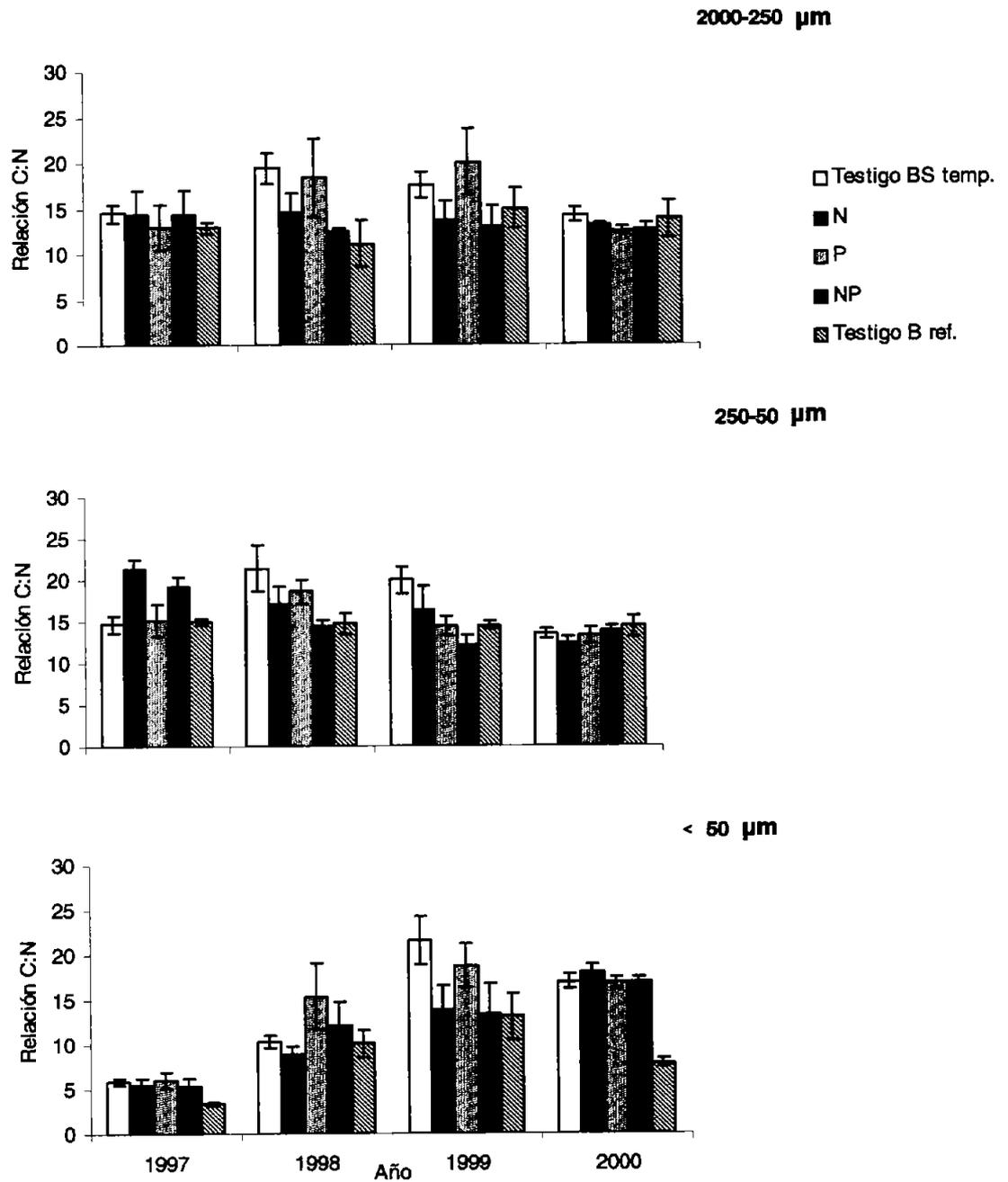


Figura 22. Relación C:N en el suelo (0 a 10 cm) del bosque sucesional temprano, entre los años 1997 y 2000; bajo 4 tratamientos: N, fertilización con nitrógeno; P, fertilización con fósforo; NP, fertilización conjunta con nitrógeno y fósforo y Testigo (sin fertilización); se presenta también el testigo (sin fertilización) del B referencia. En barras se indica el error estándar.

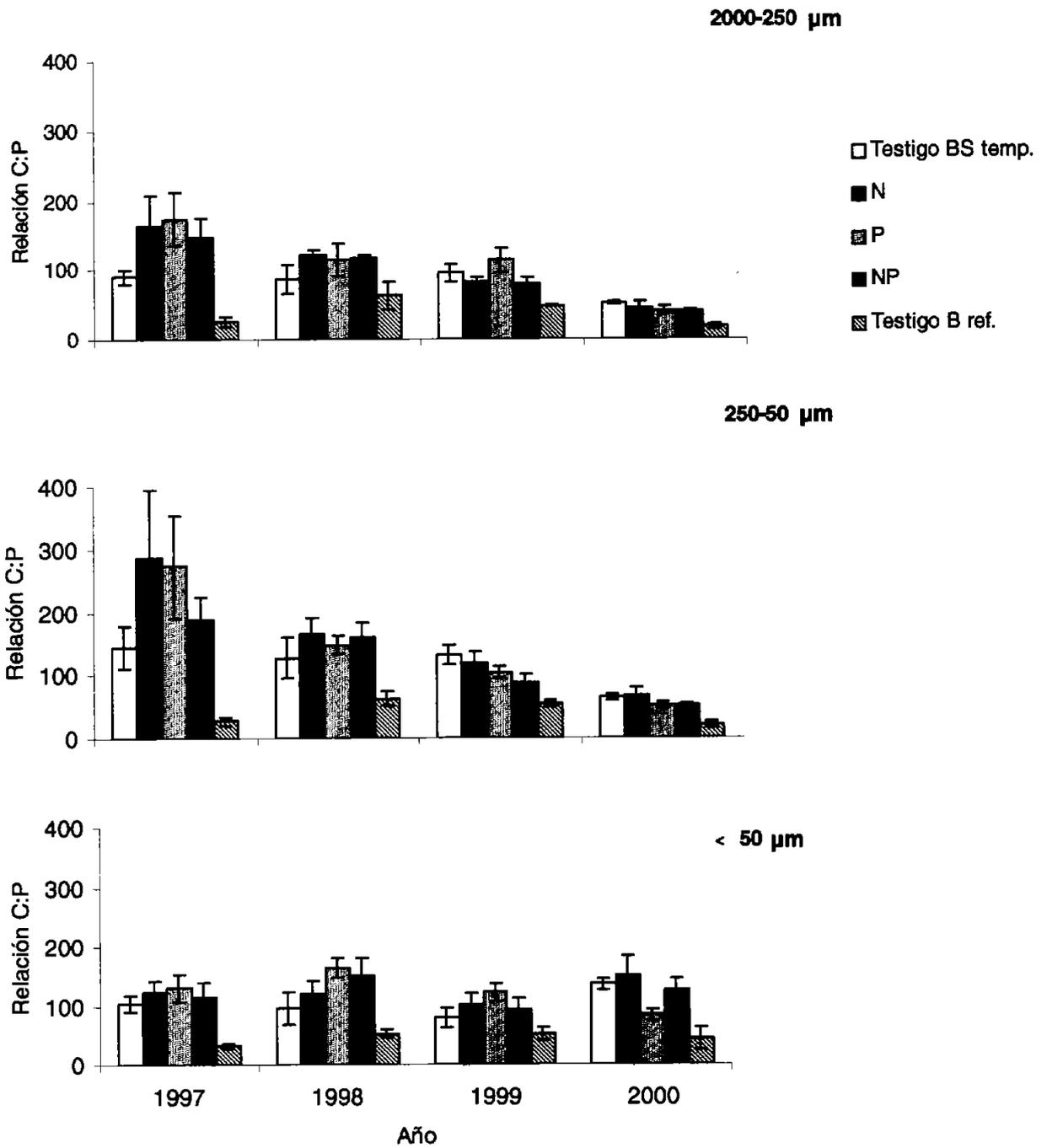


Figura 23. Relación C:P en el suelo (0 a 10 cm) del bosque sucesional temprano, entre los años 1997 y 2000; bajo 4 tratamientos: N, fertilización con nitrógeno; P, fertilización con fósforo; NP, fertilización conjunta con nitrógeno y fósforo y Testigo (sin fertilización); se presenta también el testigo (sin fertilización) del B referencia. En barras se indica el error estándar.

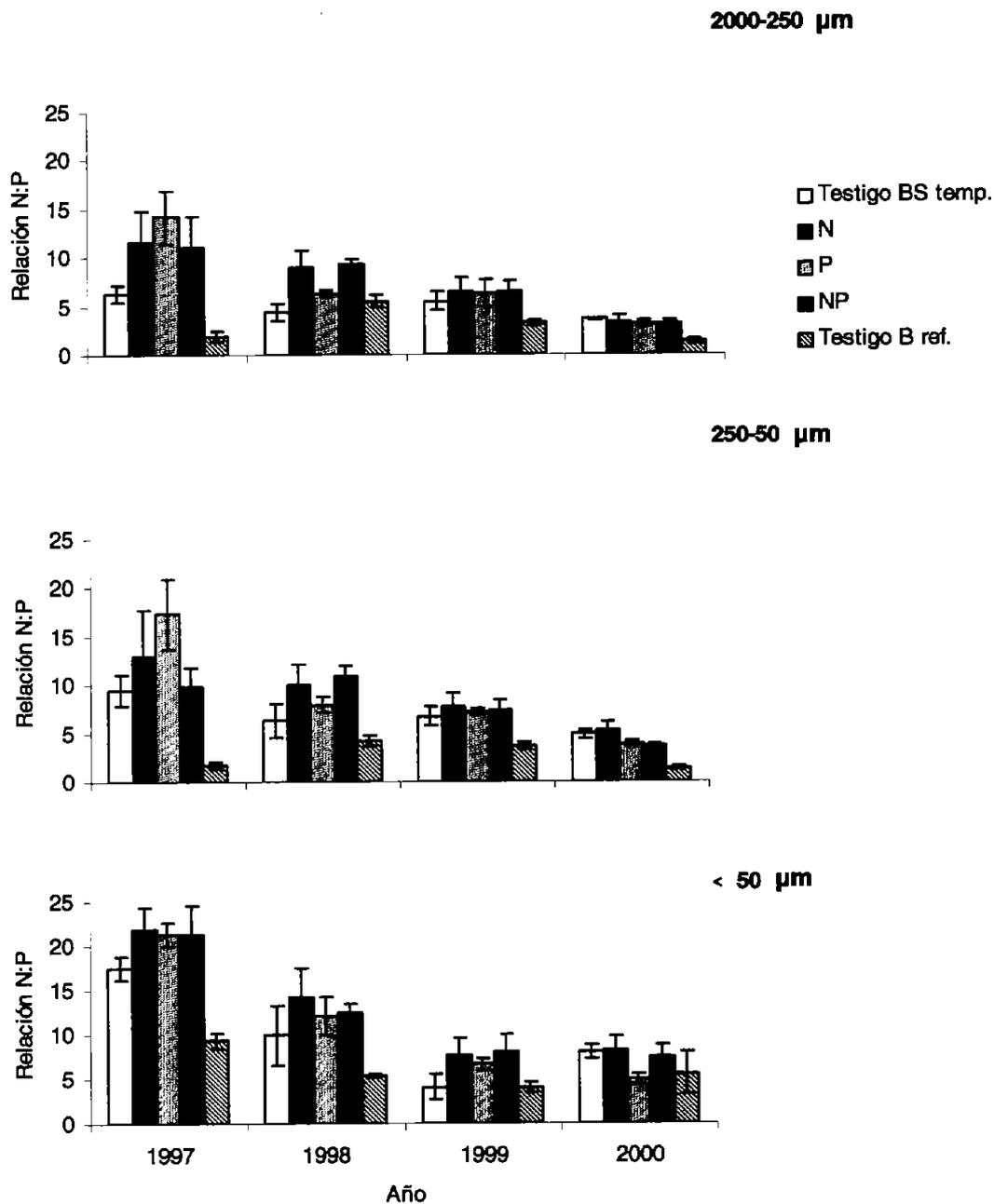


Figura 24. Relación N:P en el suelo (0 a 10 cm) del bosque sucesional temprano, entre los años 1997 y 2000; bajo 4 tratamientos: N, fertilización con nitrógeno; P, fertilización con fósforo; NP, fertilización conjunta con nitrógeno y fósforo y Testigo (sin fertilización); se presenta también el testigo (sin fertilización) del B referencia. En barras se indica el error estándar.

Cuadro 9. Concentración de carbono, nitrógeno y fósforo total en el suelo sin fraccionar (mg/g) del bosque referencia y en el bosque sucesional temprano, Yucatán, México.

Bosque	Variable	Periodo de fertilización	Tratamiento				Significancia
			Testigo	N	P	N+P	
<i>Bosque referencia</i>							
C-total		1998	173.85 ± 41.11	131.95 ± 7.61	243.77 ± 27.09	180.12 ± 21.05	
		1999	150.43 ± 10.48	143.80 ± 23.11	246.52 ± 47.18	204.78 ± 30.22	
		2000	115.79 ± 18.34	143.20 ± 5.23	206.29 ± 44.71	135.35 ± 19.28	
N-total		1998	14.84 ± 0.96	16.52 ± 1.34	15.70 ± 2.08	16.16 ± 1.59	
		1999	10.43 ± 0.83	10.42 ± 1.35	13.67 ± 1.36	16.98 ± 2.06	NP*
		2000	8.85 ± 1.66	11.89 ± 0.87	15.05 ± 2.60	10.62 ± 0.79	
P-total		1998	2.85 ± 0.12	3.86 ± 0.35	2.42 ± 0.16	3.47 ± 0.17	N**
		1999	3.12 ± 0.15	3.27 ± 0.10	2.72 ± 0.88	2.81 ± 0.28	
		2000	6.36 ± 0.53	5.33 ± 0.25	6.67 ± 0.23	6.86 ± 0.27	
<i>Bosque sucesional temprano</i>							
C-total		1998	217.12 ± 18.63	168.84 ± 14.54	288.53 ± 24.27	220.05 ± 19.11	P**
		1999	235.08 ± 16.45	184.97 ± 17.14	229.39 ± 23.34	206.72 ± 19.72	
		2000	263.26 ± 14.14	245.98 ± 39.19	204.44 ± 27.28	239.07 ± 13.50	
N-total		1998	11.52 ± 1.08	12.48 ± 2.46	17.31 ± 2.29	17.31 ± 0.87	
		1999	13.42 ± 1.66	14.06 ± 2.17	13.91 ± 2.84	17.43 ± 2.37	
		2000	18.84 ± 1.01	18.83 ± 2.83	15.73 ± 1.45	18.35 ± 1.20	
P-total		1998	2.85 ± 0.66	1.33 ± 0.05	2.55 ± 0.37	1.80 ± 0.11	
		1999	2.41 ± 0.19	2.12 ± 0.10	2.13 ± 0.18	2.68 ± 0.35	
		2000	4.78 ± 0.08	4.91 ± 0.39	4.68 ± 0.13	5.68 ± 0.37	

Los valores corresponden a medias ± EE, n = 4
Diferencia significativa: *P < 0.05, **P < 0.01

Cuadro 10. Masa del suelo (mg/g de suelo), C (mg de C/g de C-total), N (mg de N/ g de N-total) y P (mg de P/g de P-total) total en las fracciones: 2000-250 µm, 250-50 µm y < 50 µm del suelo del bosque de referencia, Yucatán, México.

Variable	Fracción (µm)	Período de fertilización	Tratamiento			Significancia
			Testigo	N	P	
Masa de suelo	2000-250	1998	791.79 ± 31.95	801.40 ± 35.03	831.36 ± 25.99	828.47 ± 37.33
		1999	878.52 ± 26.62	781.16 ± 33.59	810.35 ± 30.95	828.50 ± 47.79
		2000	858.75 ± 40.27	848.50 ± 36.76	804.21 ± 33.48	861.35 ± 44.03
	250-50	1998	167.64 ± 22.05	154.92 ± 28.63	144.10 ± 20.03	143.36 ± 29.34
		1999	100.96 ± 21.20	170.51 ± 25.43	163.92 ± 22.96	141.25 ± 41.02
		2000	116.86 ± 33.75	126.49 ± 28.25	163.52 ± 25.13	119.79 ± 37.71
	< 50	1998	40.57 ± 11.68	43.68 ± 8.19	24.54 ± 6.09	28.17 ± 7.94
		1999	20.51 ± 6.22	48.33 ± 9.33	25.72 ± 11.18	30.24 ± 8.18
		2000	24.40 ± 8.52	25.02 ± 9.15	32.27 ± 8.89	18.86 ± 6.57
Masa de C-total	2000-250	1998	758.86 ± 48.96	776.20 ± 41.33	800.65 ± 34.50	768.30 ± 52.89
		1999	842.89 ± 42.03	758.68 ± 30.87	784.22 ± 22.70	781.89 ± 53.89
		2000	843.37 ± 45.73	820.38 ± 38.92	775.10 ± 46.32	827.30 ± 51.36
	250-50	1998	200.35 ± 40.74	181.08 ± 34.45	174.17 ± 27.22	197.70 ± 42.38
		1999	130.78 ± 32.88	192.83 ± 25.32	187.94 ± 15.33	179.03 ± 46.00
		2000	131.43 ± 39.97	152.19 ± 31.43	189.27 ± 34.99	150.87 ± 44.99
	< 50	1998	40.79 ± 10.15	42.72 ± 8.29	25.18 ± 7.93	34.01 ± 10.66
		1999	26.33 ± 9.98	48.48 ± 7.08	27.84 ± 10.31	39.08 ± 11.70
		2000	25.20 ± 8.00	27.42 ± 7.94	35.63 ± 12.32	21.84 ± 6.54
Masa de N-total	2000-250	1998	808.37 ± 32.04	779.70 ± 25.81	773.80 ± 37.22	818.26 ± 13.46
		1999	837.47 ± 41.97	767.35 ± 46.19	786.24 ± 22.38	818.13 ± 47.45
		2000	839.75 ± 34.93	832.67 ± 35.86	730.31 ± 90.53	844.94 ± 40.34
	250-50	1998	146.26 ± 21.46	175.99 ± 26.81	170.42 ± 27.54	132.06 ± 9.22
		1999	134.05 ± 36.61	180.22 ± 39.19	182.65 ± 12.77	153.30 ± 46.67
		2000	119.86 ± 29.24	142.06 ± 26.83	242.97 ± 81.06	130.16 ± 31.09
	< 50	1998	45.36 ± 11.69	44.31 ± 7.05	55.77 ± 19.02	49.68 ± 13.07
		1999	28.48 ± 8.93	52.43 ± 8.58	31.11 ± 10.70	28.57 ± 8.69
		2000	40.38 ± 10.90	25.27 ± 9.09	26.72 ± 10.27	24.89 ± 10.62
Masa de P-total	2000-250	1998	773.96 ± 29.85	818.47 ± 41.97	807.89 ± 33.39	826.76 ± 40.28
		1999	861.04 ± 29.40	765.88 ± 37.09	795.60 ± 30.46	777.16 ± 59.39
		2000	867.74 ± 37.29	854.36 ± 33.40	799.95 ± 38.60	878.48 ± 40.62
	250-50	1998	184.40 ± 28.14	141.68 ± 31.46	159.93 ± 24.54	141.03 ± 32.85
		1999	116.06 ± 25.83	170.01 ± 27.52	183.77 ± 27.56	178.00 ± 50.02
		2000	120.33 ± 34.25	132.36 ± 29.65	177.81 ± 32.58	110.90 ± 37.10
	< 50	1998	41.64 ± 5.95	39.85 ± 12.80	32.18 ± 10.05	32.22 ± 8.03
		1999	22.89 ± 5.20	64.11 ± 12.85	20.63 ± 4.89	44.83 ± 10.76
		2000	11.93 ± 3.24	13.27 ± 3.79	22.24 ± 6.14	10.62 ± 3.53

Los valores corresponden a medias ± EE, n = 4
Diferencia significativa: *P < 0.05, **P < 0.01

Cuadro 11. Relaciones C:N, C:P y N:P en el suelo sin fraccionar del bosque referencia y del bosque sucesional temprano, Yucatán, México.

Bosque	Variable	Período de fertilización	Tratamiento				Significancia
			Testigo	N	P	N+P	
<i>Bosque referencia</i>	C:N	1998	11.55 ± 2.18	8.16 ± 0.84	15.69 ± 0.56	11.48 ± 1.68	
		1999	14.74 ± 1.79	14.33 ± 2.47	17.86 ± 2.44	12.03 ± 1.08	
		2000	13.65 ± 1.70	12.21 ± 0.88	13.33 ± 0.76	12.64 ± 1.30	
	C:P	1998	62.86 ± 17.49	34.54 ± 1.84	103.89 ± 15.99	53.12 ± 8.88	P*
		1999	48.20 ± 1.95	43.56 ± 5.57	88.64 ± 29.83	72.92 ± 7.77	
		2000	18.88 ± 3.68	27.10 ± 1.95	104.40 ± 16.14	20.05 ± 3.32	
	N:P	1998	5.26 ± 0.51	4.44 ± 0.67	6.74 ± 1.17	4.72 ± 0.59	
		1999	3.37 ± 0.31	3.19 ± 0.41	4.72 ± 1.17	6.16 ± 0.71	NP*
		2000	1.42 ± 0.28	2.25 ± 0.22	2.26 ± 0.40	1.56 ± 0.16	
<i>Bosque sucesional temprano</i>	C:N	1998	19.14 ± 1.58	14.59 ± 1.91	17.53 ± 2.77	12.65 ± 0.50	
		1999	17.98 ± 1.39	13.99 ± 2.28	17.74 ± 2.05	12.40 ± 1.61	
		2000	14.00 ± 0.60	12.99 ± 0.19	12.84 ± 0.58	13.09 ± 0.51	
	C:P	1998	89.18 ± 20.68	126.90 ± 8.92	120.57 ± 20.55	122.18 ± 6.77	
		1999	100.14 ± 12.92	87.26 ± 7.36	109.13 ± 11.91	80.40 ± 10.86	
		2000	55.26 ± 3.56	50.53 ± 8.71	43.60 ± 5.45	42.73 ± 3.81	
	N:P	1998	4.65 ± 0.90	9.41 ± 1.82	6.83 ± 0.24	9.66 ± 0.40	NP*
		1999	5.69 ± 0.92	6.77 ± 1.29	6.48 ± 1.09	6.64 ± 0.85	
		2000	3.95 ± 0.20	3.87 ± 0.63	3.36 ± 0.30	3.30 ± 0.35	

Los valores corresponden a medias ± EE, n = 4
Diferencia significativa: *P < 0.05, **P < 0.01

Cuadro 12. Masa del suelo (mg/g de suelo), C (mg de C/g de C-total), N (mg de N/g de N-total) y P (mg de P/g de P-total) total en las fracciones: 2000-250 μm , 250-50 μm y < 50 μm del suelo del bosque sucesional temprano, Yucatán, México.

Variable	Fracción (μm)	Período de fertilización	Testigo	Tratamiento			Significancia
				N	P	N+P	
Masa de suelo	2000-250	1998	866.76 \pm 13.39	812.44 \pm 27.13	779.41 \pm 44.72	841.23 \pm 11.31	
		1999	804.02 \pm 20.87	818.19 \pm 21.37	748.69 \pm 30.43	811.35 \pm 14.71	
		2000	752.53 \pm 25.70	737.23 \pm 25.62	736.62 \pm 49.71	780.08 \pm 57.44	
	250-50	1998	109.53 \pm 8.65	149.71 \pm 19.95	198.57 \pm 44.75	132.29 \pm 11.51	
		1999	176.74 \pm 15.55	169.36 \pm 19.42	223.13 \pm 22.55	172.77 \pm 12.01	
		2000	223.80 \pm 21.30	237.61 \pm 22.45	226.26 \pm 35.97	193.61 \pm 48.92	
Masa de C-total	2000-250	1998	23.71 \pm 4.74	37.85 \pm 8.36	22.02 \pm 1.90	26.49 \pm 7.09	
		1999	19.25 \pm 6.24	12.45 \pm 2.61	28.19 \pm 8.83	15.88 \pm 3.70	
		2000	23.67 \pm 5.12	25.15 \pm 4.38	37.11 \pm 14.20	26.30 \pm 9.03	
	250-50	1998	835.09 \pm 11.37	764.83 \pm 33.84	732.78 \pm 48.78	804.53 \pm 17.75	
		1999	767.84 \pm 25.95	778.21 \pm 29.07	710.09 \pm 30.68	776.34 \pm 21.14	
		2000	724.42 \pm 29.14	696.46 \pm 27.01	698.75 \pm 43.74	744.92 \pm 63.79	
Masa de N-total	2000-250	1998	139.80 \pm 7.08	103.79 \pm 26.69	243.19 \pm 48.36	169.48 \pm 18.94	
		1999	209.86 \pm 20.28	207.30 \pm 27.03	257.05 \pm 22.21	205.37 \pm 18.36	
		2000	250.96 \pm 24.28	275.72 \pm 24.68	260.29 \pm 31.21	226.80 \pm 54.72	
	< 50	1998	25.11 \pm 4.30	41.38 \pm 8.96	24.03 \pm 2.17	25.99 \pm 5.10	
		1999	22.31 \pm 7.52	14.49 \pm 3.15	32.87 \pm 11.01	18.29 \pm 4.50	
		2000	24.62 \pm 5.06	27.83 \pm 4.47	40.96 \pm 14.13	28.28 \pm 9.49	
Masa de P-total	2000-250	1998	823.77 \pm 20.52	768.55 \pm 30.34	732.34 \pm 69.92	819.64 \pm 13.33	
		1999	790.03 \pm 24.98	799.69 \pm 33.64	649.86 \pm 50.45	764.36 \pm 43.83	
		2000	714.36 \pm 38.87	691.16 \pm 23.42	715.81 \pm 39.19	765.34 \pm 53.66	
	250-50	1998	130.28 \pm 16.94	161.41 \pm 17.74	236.76 \pm 69.52	148.38 \pm 15.42	
		1999	190.79 \pm 21.24	182.73 \pm 32.98	319.62 \pm 43.26	216.86 \pm 39.71	
		2000	265.46 \pm 35.18	288.54 \pm 20.90	252.87 \pm 28.81	212.58 \pm 46.18	
Masa de P-total	2000-250	1998	45.95 \pm 6.51	70.05 \pm 16.87	30.90 \pm 5.70	31.98 \pm 10.03	
		1999	19.18 \pm 5.99	17.59 \pm 6.73	30.52 \pm 8.96	18.78 \pm 4.63	
		2000	20.18 \pm 4.13	20.31 \pm 3.54	31.32 \pm 11.18	22.08 \pm 7.79	
	250-50	1998	868.28 \pm 19.20	801.66 \pm 22.90	780.06 \pm 55.26	844.85 \pm 11.77	
		1999	815.32 \pm 11.94	827.77 \pm 21.70	696.05 \pm 53.47	796.70 \pm 11.72	
		2000	773.98 \pm 26.06	777.24 \pm 23.15	755.89 \pm 49.79	797.87 \pm 53.07	
Masa de P-total	250-50	1998	100.49 \pm 11.39	153.18 \pm 20.22	201.68 \pm 52.48	131.81 \pm 11.99	
		1999	158.39 \pm 11.74	159.01 \pm 23.21	274.95 \pm 45.70	187.60 \pm 10.98	
		2000	215.27 \pm 23.57	212.33 \pm 20.44	223.66 \pm 43.41	192.13 \pm 50.60	P*
	< 50	1998	31.23 \pm 13.19	45.17 \pm 9.64	18.26 \pm 4.29	23.34 \pm 6.25	
		1999	26.29 \pm 5.55	13.23 \pm 2.28	29.00 \pm 8.83	15.70 \pm 4.15	
		2000	10.75 \pm 3.10	10.42 \pm 2.76	20.45 \pm 6.99	10.00 \pm 3.10	

Los valores corresponden a medias \pm EE, n = 4
Diferencia significativa: *P < 0.05, **P < 0.01

8. DISCUSIÓN

La concentración de C_{total} en el suelo del B referencia (140 mg/g) está dentro de los valores más altos reportados para suelos que soportan sabanas, bosques secos tropicales y subtropicales (11 – 146 mg/g), mientras que en el BS temprano es superior a este intervalo (234 mg/g) (Cuadro 13). Las concentraciones de C registradas en bosques tropicales húmedos (8-104 mg/g) son inferiores a las de los BTS estudiados (Cuadro 13). La concentración de N_{total} en el B referencia (11 mg/g) está en el límite superior del intervalo que se presenta en suelos que soportan otros BTS (1 – 11 mg/g) y la del suelo del BS temprano es superior (14 mg/g) (Cuadro 13). Estas altas concentraciones de C y N pueden deberse a la gran estabilidad de la MOS. En este sentido, Shang y Tiessen (2003), quienes estudiaron también suelos líticos desarrollados sobre roca caliza en Yucatán, plantean que la impregnación de la MOS con carbonatos y la participación de estos últimos en la estabilización de agregados pueden ser las principales causas de acumulación de la MO en este tipo de suelos. Los autores citados resaltan la importancia de fracciones de MO recientemente integradas al suelo en acumulación de C; específicamente registraron altas concentraciones de carbonatos asociados a estas fracciones de MO gruesas y poco descompuestas.

La concentración de P en los suelos estudiados (3-4 mg/g) es superior a la reportada para suelos tropicales (0.2 -1.4 mg/g) (ver Fassbender 1982), lo cual puede estar relacionado también con la estabilidad de la MOS y las concentraciones de $C_{inorgánico}$ registradas en los suelos (B referencia: 42 mg/g; BS temprano: 48 mg/g). Los carbonatos derivados del sustrato determinan procesos de inmovilización del P, formando compuestos poco solubles como el trifosfato de calcio ($Ca_3(PO_4)_2$) y el fosfato monocálcico ($Ca(H_2PO_4)_2$) (Duch Gary 1988, Brady 1990), lo cual podría ser favorecido por la abundancia de calcio intercambiable en estos suelos (Hernández et al. 1995).

La relación C:N en el suelo del B referencia (13) y el BS temprano (16) se encuentra dentro del intervalo de valores reportados por otros autores en suelos de BTS (7-32) (García-Oliva et al. 1999a, Shang y Tiessen 2003, García-Oliva et al. 2003, 2004) (Cuadro 13). La relación C:P en el suelo del B referencia (39) es inferior al intervalo registrado para suelos de BTS y sabanas (51-199) (Shang y Tiessen 1998, 2003, García-Oliva et al. 2003), mientras que la del suelo en el BS temprano se encuentra hacia la mitad inferior del intervalo (86). Los valores bajos de la relación C:P reportados en este estudio están relacionados con los altos valores de P_{total} encontrados; debe tenerse en cuenta que en el presente trabajo no se determinó el $P_{orgánico}$, de forma que la relación C:P de la MOS de los suelos estudiados debe corresponder a valores más altos.

La mayoría de la masa del suelo se encontró asociada con la fracción de tamaño 2000-250 μm ($\sim 800 \text{ mg/g}$ para ambos bosques), resultado similar al registrado para otros suelos de BTS de México (p.e. García-Oliva et al. 2004 reportan para un BTS de la costa de Jalisco: $> 800 \text{ mg/g}$). El C, N y P se encontraron asociados principalmente con esta fracción de mayor tamaño (2000-250 μm). García-Oliva et al. (1999a) registraron que 80 % del C y del N total del suelo de un BTS maduro (Chamela, México) se encuentra asociado a este tamaño de agregados. Se ha planteado que el C asociado con macroagregados ($> 250\mu\text{m}$) es la fuente principal de energía para la actividad microbiana durante la estación de crecimiento (García-Oliva et al. 1999b, García-Oliva et al. 2003), así mismo que mediante la unión de microagregados ($< 250 \mu\text{m}$) en macroagregados, C y nutrientes disponibles asociados con microagregados se incorporan a macroagregados para ser utilizados en la siguiente estación de crecimiento (García-Oliva et al. 2003). En este mismo sentido, los resultados sugieren que en suelos de BTS de Yucatán esta fracción de tamaño de 2000-250 μm podría ser también determinante de la reserva y dinámica del C, N y el P. En la literatura se reportan diversas tendencias en cuanto a la concentración de C en los diferentes tamaños de agregados (ver Tisdall y Oades 1980, Beare et al. 1994, ver Feller y Beare 1997, García-Oliva et al. 2003). García-Oliva et al. (2003) quienes estudiaron los efectos del régimen de lluvias sobre la dinámica del C, N y P de macro y microagregados en un BTS (Chamela-México), determinaron que en los microagregados se encontraban mayores concentraciones de C, N y P, así como relaciones C:N y C:P menores a las de los macroagregados. En los suelos de los BTS de Yucatán estudiados, la concentración de C y N presentó, en general, un comportamiento similar en las dos etapas de la regeneración, siendo mayor en las fracciones finas que en la fracción gruesa. Las tendencias en cuanto a los valores de las relaciones C:N y C:P en las diferentes fracciones no son claras. Sin embargo, la mayor concentración de C y N en las fracciones de menor tamaño sugieren que la MOS asociada a estas fracciones es más procesada (p.e. materiales húmicos) que la asociada con la fracción gruesa, donde se ha sugerido que la estabilización es debida a agentes temporales y menos procesados (p.e. polisacáridos, raíces finas, hifas) (Tisdall y Oades 1982, Jastrow y Miller 1997). Estos resultados aportan evidencia de la participación de la agregación del suelo en la disponibilidad y protección del C y N en los BTS estudiados. Como lo ha propuesto García-Oliva et al. (2003) para suelos que soportan un BTS (Chamela), en los suelos de BTS de Yucatán, las fracciones de menor tamaño (250-50 μm y $< 50\mu\text{m}$) también podrían tener un papel central en la protección de la MOS procesada por la actividad microbiana durante la estación de crecimiento. Evidencia más directa podría derivarse del análisis estacional de la dinámica de la MOS en las distintas fracciones.

Cuadro 13. Concentración de C y N y relación C:N de suelos de bosques tropicales, subtropicales y sabanas

VEGETACIÓN/ESTADO	LOCALIDAD	LOCALIZACIÓN	PAÍS	EDAD (años)	Precipitación (mm/año)	Temperatura (°C)	TIPO	SUELO	PROF. (cm)	C	N	C:N	REFERENCIA	Año
<i>BOSQUE TROPICAL SECO</i>														
	<i>Maduro</i>													
		Chamela	México	-	679	25	ENTISOL		0-2.5	n.d	5	n.d	Ellingson et al.	2000
		Chamela	México	-	748	25	ENTISOL		0-2	37 ^(o)	4	9	García-Oliva et al.	1999a
		Chamela	México	-	748	25	ENTISOL		2 a 5	21 ^(o)	2	9	García-Oliva et al.	1999a
		Chamela	México	-	748	23	ENTISOL		0-2	n.d	5	n.d	García-Méndez et al.	1991
		Chamela	México	-	763	25	ENTISOL		0-5	34 ^(o)	2	15	García-Oliva et al.	2003
	<i>Secundario</i>													
		Guánica	Puerto Rico	70	860	26	CALCIUSTOLL		0-10	78 ^(o)	8	10	Erickson et al.	2002
		Hocaba Yucatán	México	1	980	26	RENDOL		10	53	4	13	Shang y Tliesen	2003
		Hocaba Yucatán	México	1	980	26	ENTISOL		10	104	9	12	Shang y Tliesen	2003
		Hocaba Yucatán	México	12	980	26	RENDOL		10	69	5	14	Shang y Tliesen	2003
		Hocaba Yucatán	México	12	980	26	ENTISOL		10	146	11	13	Shang y Tliesen	2003
		Sierra de Huautla	México	>10	1039	25	ENTISOL		0-5	41-63 ^(o)	1-4	15-32	Saynes	2004
<i>BOSQUE SUBTROPICAL SECO</i>														
	<i>Maduro</i>													
		Guánica	Puerto Rico	-	750	26	ENTISOL		0-25	23-43	3-6	7	Brown y Lugo	1990b
		Guánica	Puerto Rico	-	750	26	ENTISOL		0-25	23-43	3-6	7	Brown y Lugo	1990b
	<i>Secundario</i>													
		Guánica	Puerto Rico	35	750	26	ENTISOL		0-25	23-43	2-4	11	Brown y Lugo	1990b
<i>SABANA</i>														
	<i>Maduro</i>													
		Serra Talhada	Brasil	-	750	25	ALFISOL		0-12	14	1	12	Shang y Tliesen	1998
		Chapada de Araripe	Brasil	-	820	24	OXISOL		0-20	11	1	14	Shang y Tliesen	1998
		Sete lagoas	Brasil	-	1340	22	OXISOL		0-7.5	42	3	15	Roscoe y Buurman	2003
		Sete lagoas	Brasil	-	1340	22	OXISOL		7.5-15	31	2	15	Roscoe y Buurman	2003
<i>BOSQUE TROPICAL HÚMEDO</i>														
	<i>Maduro</i>													
		Paragominas	Brasil	-	1750	27	OXISOL		0-5	33 ^(o)	3	13	Koutica et al.	1999
		Huetar Nte	Costa Rica	-	3600	26	INSEPTISOL		0-5	72 ^(o)	6	13	Guggenberger y Zech	1999
		Yurimaguas	Perú	-	n.d	n.d	ULTISOL		22.5	10	1 ^(o)	10-14	Elliot et al.	1991
	<i>Secundario</i>													
		Huetar Nte	Costa Rica	12.5	3600	26	INSEPTISOL		0-5	75 ^(o)	6	13	Guggenberger y Zech	1999
		Huetar Nte	Costa Rica	3.5	3600	26	INSEPTISOL		0-5	71 ^(o)	6	13	Guggenberger y Zech	1999
		Yurimaguas	Perú	13	n.d	n.d	ULTISOL		22.5	8	1 ^(o)	10-14	Elliot et al.	1991
		Huetar Nte	Costa Rica	18.5	n.d	26	INSEPTISOL		0-5	81 ^(o)	6	13	Guggenberger y Zech	1999
<i>BOSQUE SUBTROPICAL HÚMEDO</i>														
	<i>Maduro</i>													
		Carite	Puerto Rico	-	2200	23	ULTISOL		0-25	18-39	1-2	13-21	Brown y Lugo	1990b
		Luquillo	Puerto Rico	-	3400	23	ULTISOL		0-25	18-39	1-2	13-21	Brown y Lugo	1990b
		El Verde	Puerto Rico	-	3500	23	OXISOL		0-10	104 ^(o)	7	16	Erickson et al.	2001
	<i>Secundario</i>													
		Luquillo	Puerto Rico	20-24	3400	23	ULTISOL		0-25	18-39	2-4	10	Brown y Lugo	1990b
		Luquillo	Puerto Rico	40	3400	23	ULTISOL		0-25	18-39	2-3	12	Brown y Lugo	1990b

n.d = no hay datos

El C corresponde a C orgánico excepto cuando se indica (l), casos en los cuales es C total

El N corresponde a N total excepto cuando se indica (o), casos en los cuales es N orgánico

En ambos bosques la concentración de P fue similar en todas las fracciones. Esta respuesta es congruente con la abundancia y presencia de carbonatos en diversas fracciones de MOS (p.e. desde fracciones de MOS libre hasta MOS asociada con componentes minerales) registrada por Shang y Tiessen (2003). Más que el $P_{\text{orgánico}}$, la distribución “homogénea” de la concentración de P_{total} en las fracciones podría deberse a $P_{\text{inorgánico}}$ adsorbido a carbonatos, dada la alta capacidad de fijación de P en estos suelos (Hernández et al. 1995).

Los principales componentes minerales del suelo de los dos BTS estudiados son la calcita y el cuarzo. La difracción de rayos X de la fracción $< 2\mu\text{m}$, reveló únicamente la presencia de arcillas muy mal cristalizadas. Shang y Tiessen (2003) reportan que la caolinita (poco cristalizada), la bohemita y la illita constituyen el 80 % de la fase mineral del suelo. Se ha discutido la influencia de características de las arcillas (p.e. área superficial específica, relación superficie externa:interna) sobre la estabilización de MO (Tate y Theng 1980, Robert y Chenu 1992). Algunos autores plantean que arcillas con áreas superficiales específicas amplias tienen una mayor capacidad de estabilización de sustancias húmicas (Tate y Theng 1980). Las arcillas dominantes en los suelos estudiados presentan áreas superficiales reducidas (caolinita: $6\text{-}32\text{ m}^2/\text{g}$, illita; $50\text{-}100\text{ m}^2/\text{g}$)(Dixon 1977, Robert y Chenu 1992), por lo que su capacidad para fijar MOS podría ser baja. En un sentido opuesto, se ha sugerido que muchas arcillas con áreas superficiales reducidas presentan relaciones superficie externa: interna altas (Robert y Chenu 1992), lo cual facilita la adsorción de MOS ya que muchas sustancias húmicas no penetran los espacios interlaminares de las arcillas, si no que son adsorbidos a la superficie externa.

Para litosoles de Yucatán, Shang y Tiessen (2003) plantean que la participación de las arcillas en la estabilización de la MOS es baja en relación a la importancia de la estabilización debida a los carbonatos y la agregación del suelo. Sin embargo, en el presente estudio las fracciones que presentaron una mayor concentración de C (fina e intermedia, $< 250\ \mu\text{m}$) son aquellas donde las arcillas podrían tener una participación importante, por lo tanto dentro del análisis aquí realizado no se debe subestimar su participación en la estabilización de MOS.

8.1 LA MATERIA ORGÁNICA EN DOS ETAPAS DE LA REGENERACIÓN DEL BTS DE YUCATÁN

El cambio en la cobertura y/o uso del suelo genera variaciones en los capitales de C y nutrientes del suelo. En general, luego del uso agrícola se presenta una disminución del C y N en el suelo (Giardina et al. 2000a, Guariguata y Ostertag 2001), los cuales se recuperan parcialmente durante los procesos

de sucesión secundaria (Brown y Lugo 1990a). Específicamente para suelos de Yucatán, Weishbach et al. (2002) plantean que la recuperación de la MOS y los nutrientes perdidos durante el uso agrícola se alcanza luego de un período de descanso de 12 años. Lawrence y Foster (2002), quienes estudiaron BTS del sur de Yucatán, muestran que la MOS se incrementa con la edad del bosque. Dentro de este contexto, se esperaba que el B referencia presentara concentraciones de C y de nutrientes mayores o similares a las registradas para el BS temprano. Contrariamente, el suelo del B referencia presentó concentraciones de C_{total} y N_{total} menores (C: 140 mg/g; N: 11 mg/g) a las que se registraron para el BS temprano (C: 234 mg/g; N: 14 mg/g). Estos resultados podrían deberse a la mayor productividad del sitio joven (Campo y Vázquez-Yanes 2004) y/o indicar procesos de acumulación de MOS en el BS temprano. En el segundo caso la regeneración de este BTS podría estar limitada por una baja disponibilidad de C y/o nutrientes. Brown y Lugo (1990a) plantean la importancia de analizar las tendencias de la fertilidad del suelo durante la sucesión secundaria en relación con el tipo y características del disturbio. Si bien el diseño experimental no analiza un BTS prístino (lo cual permitiría comparar el bosque secundario y concluir respecto a los efectos del uso de la tierra), los resultados sugieren una acumulación de MOS en el BS temprano debida a la historia de uso del suelo, posiblemente por una baja calidad de la MO derivada del henequén. De otra parte, la mayor concentración de C y N en el BS temprano podría explicarse por la dominancia de leguminosas en esta etapa, en comparación con el B referencia (valor de importancia relativa: 67 % vs. 43 %; Ceccon et al. 2002). Se plantea que los árboles con asociaciones simbióticas con capacidad para fijar el N_2 promueven una mayor acumulación de C en el suelo en comparación con los árboles que no presentan dicha asociación (Binkley 1983, Resh et al. 2002). Además de la fijación simbiótica de N_2 , las especies leguminosas producen hojarasca con altos contenidos de N, generando una alta disponibilidad de N y/o altas tasas de circulación de este nutriente en el suelo (ver Erickson et al. 2002). Por esto se ha planteado que las leguminosas pueden ser importantes en el direccionamiento de la dinámica de N en el suelo (Erickson et al. 2002).

En el caso de la concentración de P, la hipótesis sobre su mayor concentración en etapas tardías de la sucesión si se validó. La concentración de P_{total} presentó una tendencia contraria a la del C_{total} y el N_{total} , siendo superior en el B referencia (4 mg/g) en comparación con su contraparte temprana (3 mg/g). Luego de la RTQ y el posterior uso agrícola se pierden grandes cantidades de P (Kauffman et al. 1993), las cuales pueden compensarse a través de ingresos atmosféricos o a través del material parental. Así, el B referencia cuenta con un mayor período de recuperación (~ 50 años) del P perdido por la combustión, la remoción de biomasa y por el uso de la tierra, en comparación con el BS temprano, lo cual puede haber dado lugar a una mayor concentración de P en este sistema.

Los resultados registrados en el presente estudio muestran que la calidad de la MOS, evaluada a través de las relaciones C:N y C:P, es menor en el BS temprano (C:N: 16.2 C:P: 85.7) en comparación con la del B referencia (C:N: 12.9 C:P: 38.9). Estos resultados permiten aceptar la segunda hipótesis propuesta, en la cual se plantea que con el tiempo de regeneración se incrementa la calidad de la MOS. Aunque en términos de la relación C:N, la calidad de la MOS en ambos bosques es buena, y teóricamente tendrían lugar procesos de mineralización neta (ver Hodge et al. 2000), la menor calidad registrada en el BS temprano podría determinar que la MOS de este bosque sea menos susceptible a procesos de descomposición en comparación con su contraparte tardía. Además de esto los resultados de $C_{inorgánico}$ revelaron una mayor concentración en el BS temprano lo que también daría lugar a una mayor estabilidad de la MOS en este bosque.

8.2 EVIDENCIAS DE LA LIMITACIÓN POR NUTRIENTES DEL PROCESAMIENTO DE LA MOS EN EL BTS DE YUCATÁN

La evidencia experimental de los cambios que ocurren en el suelo de ecosistemas tropicales luego de la aplicación de fertilizantes es limitada (Hall y Matson 2003) y se ha direccionado principalmente hacia el análisis de emisiones de gases nitrogenados posterior a la aplicación de N (p.e. Erickson et al 2001, Hall y Matson 2003). Más aún, son escasos los estudios de los efectos de la fertilización sobre las propiedades del suelo en zonas de bosques tropicales (Erickson et al 2001, Cleveland et al. 2002, Hall y Matson 2003, Solís y Campo 2004) y específicamente en BTS (Galicia y García-Oliva 2004, Solís y Campo 2004). El C, N y la relación C:N de suelos de bosques tropicales fertilizados han sido analizados por Erickson et al. (2001) y Hall y Matson (2003). Los autores citados, quienes trabajaron en BTH, no registran cambios en estas variables como consecuencia de la aplicación de N.

La limitación de un proceso ecosistémico por determinado nutriente puede evidenciarse si éste se potencia en respuesta a la aplicación del nutriente (Chapin et al. 1986). Indirectamente, una limitación de la descomposición de la MOS por N podría evidenciarse a través de la disminución del C del suelo luego de la fertilización con este nutriente. A pesar que nuevos ingresos de C podrían incrementar el carbono orgánico del suelo (Karlen y Cambardella 1996, Parton et al. 1996) y de esta forma compensar la disminución de C debida a una mayor descomposición de la MOS, en el análisis de la dinámica del mantillo no se han registrado respuestas que indiquen que una mayor cantidad de C está siendo integrado al suelo ante la aplicación de N en el B referencia (Campo y Vázquez-Yanes 2004). La adición de N en este bosque no cambió significativamente la concentración de C_{total} del suelo o en sus fracciones y en general tampoco incrementó la concentración de N_{total} en el suelo. Sin

embargo, si se registró una tendencia a la disminución de la concentración de C_{total} en el primer año de aplicación del fertilizante, tanto en el suelo sin fraccionar como en las fracciones. Asociado a esto, durante los 3 años del estudio de la aplicación de N (N solo o N+P) se registró una tendencia de la relación C:N del suelo sin fraccionar y de la fracción gruesa a disminuir (siendo significativa en la fracción gruesa en 1998). Este resultado sugiere que la descomposición de la MOS podría estar limitada por una baja disponibilidad de N en esta etapa de la sucesión secundaria en el BTS de Yucatán.

De igual forma que el B referencia, en el BS temprano no se registraron respuestas significativas ante la aplicación de N, pero se observaron tendencias que también sugieren una posible limitación de los procesos de descomposición de la MOS por este nutriente. Las tendencias observadas ante la adición de N (solo) incluyen la disminución de la concentración de C_{total} y ante N o N+P la disminución de la relación C:N; estas respuestas se observaron en el suelo sin fraccionar y las fracciones más gruesas y en general durante los 3 años de fertilización. A pesar de la alta concentración de N en este bosque, la gran estabilidad de la MO propia de estos suelos, puede ser determinante de una baja disponibilidad de N. Esta situación podría estar limitando tanto la descomposición de la MO recientemente depositada (como lo demuestran los resultados de Campo y Vásquez-Yanes 2004 ante la fertilización con N) como la de la MO incorporada al suelo.

En el B referencia, la aplicación de P causó, en el primer año de fertilización del suelo, un incremento en la concentración de C_{total} de la fracción de suelo de tamaño entre 250-50 μm , contrariamente a la respuesta ante el N. Sin embargo este incremento no se reflejó en el suelo sin fraccionar. Asociado a este aumento, la relación C:P del suelo sin fraccionar y de la fracción intermedia aumentaron. Estos resultados en relación al incremento del C de una fracción estable como lo es la de tamaño intermedio y su menor calidad podrían constituirse en un elemento importante en el estudio de la potencialidad de estos suelos para secuestrar carbono. Sin duda, es necesario un análisis más profundo, pues la alta variabilidad en la distribución de la MOS y su alta concentración podrían haber generado estos resultados significativos en la fracción intermedia, cuando realmente corresponden a las variaciones propias del suelo anteriormente citadas. Aunque en este bosque no se presentaron diferencias significativas entre las parcelas asignadas a los tratamientos en el año previo al inicio de las fertilizaciones, las parcelas establecidas para la aplicación de P registraron desde ese año las concentraciones más altas de C_{total} .

En el BS temprano, donde la variabilidad del C_{total} del suelo en el año previo a la fertilización fue menor que la registrada en el B referencia, la aplicación inicial de P (solo) incrementó la concentración de C_{total} en la fracción gruesa del suelo (2000-250 μm), lo cual se reflejó en la concentración en el suelo sin fraccionar. El secuestro de C derivado de este incremento correspondió

a 2.75 Mg de C/ha. A pesar que esta fracción gruesa ha sido reconocida como de mayor labilidad en comparación con las de menor tamaño (Jastrow y Miller 1997), en estos suelos en general la MO puede ser considerada de gran estabilidad. Fracciones de la MO que bajo otras condiciones podrían ser más susceptibles a la descomposición, como MO libre o ligera (la cual también podría hacer parte de la fracción gruesa), han sido propuestas como las principales formas de secuestro de $C_{\text{orgánico}}$ durante el barbecho de BTS de Yucatán (Shang y Tiessen 2003). Como se ha resaltado anteriormente, el potencial de secuestro de $C_{\text{orgánico}}$ en estos suelos puede deberse tanto a una protección de MO interna en agregados como a la estabilización de fracciones libres de MO por los carbonatos (Shang y Tiessen 2003). A pesar de este incremento inicial (1998) del C_{total} en respuesta al P, en los años siguientes de fertilización con este nutriente se observa una clara tendencia del suelo a disminuir la concentración de C_{total} , tanto en el suelo sin fraccionar como en las tres fracciones. Esta respuesta sugiere que pudo haber un ajuste inicial a la disponibilidad de P, pero que posteriormente las comunidades de descomponedores pudieron tomar ventaja de la mayor disponibilidad de este nutriente y procesar una parte mayor de la MOS.

Campo (2000) plantea que durante la regeneración de la vegetación se podría presentar una limitación por N debido a su interacción con el P. En los suelos estudiados las transformaciones potenciales de N están limitadas por la disponibilidad de P (Solís 2004). En el presente estudio también fue evidenciada esta interacción a través de la fertilización con P (P o N+P) en el suelo del B referencia, la cual incrementó el N_{total} de suelo y de la fracción intermedia en el segundo y tercer año de aplicación. Este incremento en el N_{total} del suelo se reflejó en un incremento de la relación N:P del suelo ante la aplicación de N+P. En el BS temprano, aunque no se registraron incrementos significativos en la concentración de N ante la aplicación P, si se pudo observar que la aplicación de N+P incrementó la relación N:P del suelo sin fraccionar y la de la fracción de mayor tamaño, resultados que reflejan un incremento en la concentración de N. En conjunto estas respuestas aportan también al planteamiento de que durante la regeneración del BTS de Yucatán se presenta una limitación por N en parte derivada de la baja disponibilidad de P.

La aplicación de P (solo) en los bosques no incrementó la concentración medible de este nutriente ni en el suelo sin fraccionar ni en ninguna de sus fracciones. Sin embargo, aunque no se evidenció un incremento en el P_{total} , las fracciones lábiles del P si han registrado incrementos ante la aplicación de fertilizantes (Solís 2004). Debido a las características del suelo, la posible ruta del fertilizante luego de su aplicación, daría lugar a que un porcentaje del mismo quedara disponible, mientras que otro se fijara a los carbonatos de Ca en formas poco solubles. Sin embargo en ninguno de los dos bosques, se observó que la fertilización con P causara variación en la concentración del P_{total} del suelo. La fertilización combinada con N y P del suelo del BS temprano causó un aumento

significativo de la concentración del P_{total} de la fracción de tamaño 250-50 μm (respuesta que fue evidente en el segundo y tercer año de tratamiento), sin embargo, este incremento no se reflejó en el suelo sin fraccionar. La ausencia de respuesta al P en el total del suelo, merece mayor análisis de la circulación del nutriente aplicado. El incremento del P_{total} en la fracción de tamaño intermedio, luego de la aplicación de N+P, es relevante dada la importancia de esta fracción en la circulación de nutrientes bajo las condiciones de estacionalidad de los sistemas analizados.

En los bosques estudiados, la fertilización del suelo causó cambios significativos (p.e. incremento de la concentración de C_{total} en respuesta al P, incremento de la relación N:P en respuesta a tratamientos que contenían N) y se evidenciaron tendencias desde el primer hasta el tercer año de aplicación de tratamientos (p.e. disminución de la relación C:N luego de la aplicación de N). Estudios de fertilización de bosques tropicales revelan respuestas luego de al menos 2 años de fertilización (Tanner et al. 1990). Campo y Vázquez-Yanes (2004) quienes analizaron en BTS de Yucatán la respuesta de la dinámica del carbono asociado a la parte aérea del ecosistema a la fertilización registraron incrementos en la producción de hojarasca solo después de dos años de aplicación de fertilizantes. Los autores sugieren que puede haber inicialmente una etapa de respuestas en el suelo ante la adición de nutrientes, previo al aprovechamiento de estos por la vegetación. Tanner et al. (1990) plantean una posible inmovilización inicial de los nutrientes aplicados en la biomasa microbiana o mediante mecanismos químicos. Estos mecanismos harían inicialmente evidentes las respuestas del sistema a la aplicación de N o P en el compartimiento *suelo*, como se registraron en algunas variables del presente trabajo, y posteriormente las respuestas se evidenciarían en los compartimientos aéreos del sistema.

Se ha propuesto que la fracción de tamaño mayor (2000-250 μm) es más sensible a cambios de uso del suelo. Aunque no se detectaron cambios en la distribución del suelo en las fracciones analizadas, las respuestas registradas en el B referencia ante la fertilización afectan especialmente la MOS asociada a la fracción de tamaño 250-50 μm . En el BS temprano se presentaron respuestas en las fracciones de mayor tamaño (2000-250 μm y 250-50 μm). Estos resultados sugieren que en etapas avanzadas del desarrollo de la regeneración del BTS de Yucatán, la fertilización produce cambios en fracciones de MO asociadas a la estabilización de agregados de tamaño intermedio (p.e. MO derivada de la actividad metabólica de microorganismos) más que incrementos en agentes estabilizantes de macroagregados (i.e. raíces finas, hifas). Mientras que en etapas iniciales la adición de nutrientes puede generar variaciones en ambos tipos de agentes.

8.3 CONSIDERACIONES FINALES

8.3.1 APORTES DEL ESTUDIO DE LA MOS EN EL PLANTEAMIENTO DE ALTERNATIVAS DE RESTAURACIÓN DE BTS DE YUCATÁN

Uno de los aspectos más importantes que se deben tener en cuenta al abordar programas de restauración ecológica es la historia de disturbio. Las zonas analizadas en este estudio han sido utilizadas para cultivos agrícolas cíclicos (p.e. maíz) y para cultivos perennes, como es el caso del henequén. Los resultados de este estudio muestran que en áreas originalmente cubiertas por BTS en Yucatán utilizadas para cultivo de henequén-*milpa* y posteriormente abandonadas, se presentan concentraciones altas de MO en el suelo, lo cual sugiere una limitación para procesar el C que retorna al suelo. Como fue señalado, esto podría explicarse, de una parte por la estabilidad de la MOS (debida a carbonatos y a la agregación) (Shang y Tiessen 2003) y por otra, debido a una baja calidad de la MOS (comparada con la calidad de etapas de regeneración posteriores). Esta baja calidad de la MOS puede limitar su descomposición, consecuentemente restringir la liberación de nutrientes y acentuar la limitación por los mismos tanto del crecimiento vegetal como del establecimiento de especies más demandadas.

Durante el análisis se observó que la aplicación de nutrientes en el BS temprano tiende a mejorar la calidad de la MOS del suelo. Esta tendencia fue clara tanto para el suelo sin fraccionar como para las fracciones de mayor tamaño (2000-250 y 250-50 μm). Las respuestas obtenidas fueron rápidas. Durante los dos primeros años, la aplicación de N (N solo o N+P) presentó los mejores efectos; y en el tercer año las respuestas fueron a la aplicación de P. La relación C:N del suelo sin fraccionar, en las parcelas fertilizadas por tres años con P (12.8) fue menor (lo cual indica una mejor calidad) que la de las parcelas testigo en el B referencia (13.6) y el BS temprano (14.0). Esta mejora en la calidad de la MOS, especialmente en la fracción del suelo de mayor tamaño, a la cual se encuentra asociada la mayor cantidad de C, N y P totales, podría potenciar procesos de descomposición limitados y favorecer la recirculación de nutrientes del suelo a la parte aérea del sistema. En este sentido, los resultados de Solís (2004) mostraron que el suelo en ambos bosques presentó un incremento en la mineralización potencial de N en respuesta a la fertilización. Este incremento es especialmente importante en el BS temprano (5 a 6 veces mayor que en las parcelas testigo) en comparación con el B referencia (3 veces lo registrado para los testigos).

Luego del secuestro inicial de C que se presenta ante la fertilización con P, los dos años siguientes registraron la tendencia a la disminución de la concentración de C_{total} en el suelo en

respuesta a la fertilización. Estos resultados indican una mayor descomposición de la MOS luego del tratamiento y sugieren la liberación de nutrientes desde la MOS, lo cual es coherente con las respuestas positivas registradas en procesos aéreos, como la asimilación de nutrientes (Campo y Dirzo 2003), el crecimiento vegetal (Campo y Vázquez-Yanes 2004, Solís 2004) y el reclutamiento y sobrevivencia de las plántulas (Ceccon et al. 2003) en el BS temprano ante la liberación de la limitación por P. Aunado a las respuestas positivas de componentes aéreos del BS temprano ante la fertilización, se ha demostrado que la aplicación de P mejora las transformaciones potenciales del N en el suelo, incrementa la concentración de N en el suelo y la relación $P_{\text{lábil}}:P_{\text{total}}$, lo cual indica una mayor disponibilidad relativa de P (Solís y Campo 2004).

Campo y Vázquez-Yanes (2004) demostraron que la regeneración de estos BTS está limitada por P. De acuerdo al modelo de las transformaciones del N adicionado en sistemas limitados por P, el N aplicado es poco inmovilizado en la biomasa microbiana y poco almacenado en la MOS (Hall y Matson 2003). En el presente estudio no se evidenciaron respuestas significativas de incremento del N_{total} durante el período analizado ante la aplicación de N. Teniendo en cuenta estos resultados no se sugiere aplicar N en estrategias de restauración de estos ecosistemas. Por otra parte, no se deben desconocer los posibles efectos negativos que se puedan derivar de la aplicación de fertilizantes de este tipo, dada su influencia sobre los flujos de materia y energía en el ecosistema. Es reconocida la problemática de eutrofización de cuerpos de agua como consecuencia de la aplicación de fertilizantes nitrogenados y fosfatados (Sparks 2003). Así mismo, la fertilización con N puede incrementar la emisión de gases nitrogenados de efecto invernadero (Vitousek et al. 1997, Hall y Matson 2003, Sparks 2003). En este sentido, como lo han planteado Solís y Campo (2004), son necesarias más investigaciones dirigidas al estudio de las posibles pérdidas de N a través de procesos de denitrificación, así como también por volatilización del amonio.

Se ha sugerido el papel central del P durante la regeneración; potencialmente puede limitar la descomposición, mineralización y la fijación de N (Ewel 1986). Dado que hay evidencias de una posible limitación por N debida a la baja disponibilidad de P y que se presentan respuestas positivas derivadas de la aplicación de P (p.e, tendencia a disminuir la relación C:N del suelo, incremento de la mineralización potencial, aumento del crecimiento vegetal, incremento de la asimilación de nutrientes, producción de hojarasca y reclutamiento de plántulas) (Ceccon et al. 2003, Campo y Vázquez-Yanes 2004, Solís 2004, Solís y Campo 2004), se sugiere que la fertilización con P puede ser un aspecto importante a vincular en programas de restauración de BTS en este tipo de suelos.

Como se ha analizado, una respuesta inicial relevante que se puede derivar de la fertilización del suelo con P es el secuestro de C en el suelo, calculado en 3 Mg/ha. A pesar de que luego del primer año se registró una disminución del C en el suelo, es muy importante notar que de acuerdo con

los resultados de Campo y Vásquez-Yanes (2004), la aplicación de P causa el mayor incremento en el crecimiento del tronco. El análisis de la cantidad de C secuestrado en los troncos de árboles (DAP \geq 2.5 cm.) debido a la aplicación de este nutriente (4 Mg/ha) (ver cálculo Anexo 3), permite plantear que la fertilización inicialmente incrementa la concentración de C en el suelo, pero que luego se potencia la mineralización de la MOS, favoreciendo la regeneración de nutrientes, lo cual se refleja en un incremento de la productividad aérea. A través del aumento en el diámetro del tronco se compensa la disminución del C en el suelo, presentándose un secuestro de C en un almacén relativamente estable como lo es la madera. De acuerdo con los estándares de pago por la captura de carbono (~ \$ 110/Mg de C) (Rosa et al. 2004), éste podría ser un mecanismo económico importante para mitigar los altos costos de la restauración ecológica. Si se tiene en cuenta únicamente el costo de la fertilización con P por hectárea durante los tres años (~\$2,445/ha; pureza del superfosfato triple: 0:46:0; precio: ~ \$250/50 kilos), con los ingresos derivados del secuestro de 4 Mg de C/ha (~\$440) podría cubrirse aproximadamente la quinta parte del programa de fertilización con P.

A pesar de la disminución del C en el suelo durante el segundo año del estudio, no debe subestimarse la capacidad de estos suelos para capturar C mediante la estrategia de fertilización con P. Sería importante analizar esta captura en áreas de BTS secundario previamente utilizadas para la producción de cultivos cíclicos, uso que causa la disminución de la MOS del suelo. Así mismo, el análisis del efecto (a corto y mediano plazo) de una única fertilización con P sobre el C del suelo brindaría también información sobre su potencialidad para secuestrar carbono.

Como se ha resaltado, la dosis de P utilizada durante los estudios realizados en estos BTS de Yucatán ha presentado efectos significativos en diversas variables, lo cual sugiere que ésta podría ser adecuada para potenciar algunos procesos regenerativos. Sería también relevante analizar las posibles limitaciones por otros nutrientes o la posible toxicidad por metales. Lawrence y Foster (2002) reportan para un sitio de BTS de Yucatán con una historia de uso del suelo de más de 50 años a través del sistema RTQ, baja concentración de cationes intercambiables, bajos niveles de azufre y altas concentraciones de metales potencialmente tóxicos (Al, Cu, Fe y Mn).

Puesto que estos suelos desarrollados sobre materiales calizos presentan una alta capacidad de fijación de P (Hernández 1995), otra estrategia que podría aplicarse conjuntamente con la fertilización fosfatada y tener efectos significativos en la mejora de la fertilidad del suelo, en términos de incrementar la disponibilidad de P (y paralelamente la de N) podría ser la incorporación de microorganismos solubilizadores de fosfatos y de hongos micorrízicos.

La Península de Yucatán presenta una fuerte influencia de ciclones tropicales, los cuales afectan el desarrollo de la sucesión secundaria, abatiendo muchos árboles (Bello et al. 1995) y dejando a su paso una gran cantidad de materia orgánica en el piso del bosque, la cual se constituye

en combustible potencial en períodos de sequía (López-Portillo et al. 1990). Durante el período comprendido entre 1980 y 2002, el estado de Yucatán se vio afectado por 10 ciclones, 5 de los cuales fueron huracanes (ocurridos en los años 1988, 1990, 1995, 1996 y 2002) con velocidades de impacto en tierra de 130 a 270 km/h (SEMARNAT 2003). Específicamente para el manejo del Parque Nacional Dzilbichaltum, teniendo en cuenta los resultados de la presente investigación y demás estudios desarrollados dentro del proyecto, se sugiere la aplicación de P, tanto en áreas afectadas por el paso de ciclones recientes como en áreas con mayor grado de recuperación, ya que se ha demostrado que este nutriente favorece el repoblamiento de los bosques secundarios (Ceccon et al. 2003), el crecimiento de los árboles y los procesos de descomposición de la materia orgánica (Campo y Vázquez-Yanes 2004).

8.3.2 ALGUNAS CONSIDERACIONES EXPERIMENTALES Y METODOLÓGICAS

La duración del experimento permitió evidenciar respuestas que se presentan al comienzo de la aplicación de fertilizantes (p.e. incremento en el C_{total} y $C_{total\ 2000-250\ \mu m}$ en respuesta al P en el BS temprano) y aquellas que ocurren luego de varios años (2-3) de tratamientos (p.e. incremento en el $N_{total\ 250-50\ \mu m}$ en respuesta al P en el B referencia). También permitió analizar cambios de una misma variable en distinto sentido (p.e. el C_{total} en el BS temprano). Hizo posible evidenciar claramente algunas tendencias en términos de la mejora de la calidad de la MOS en el BS temprano. Dada la consistencia en estas tendencias podría esperarse que las mismas se hicieran significativas con el aumento del tiempo de aplicación, que en este estudio fue muy breve (3 años). Es evidente que esta hipótesis requiere de validación, pero también, que subraya la importancia de la realización de estudios por plazos más prolongados. De otra parte, uno de los elementos esenciales en programas de restauración es lograr la autosostenibilidad del sistema. En este contexto el análisis de los cambios en las variables que permiten caracterizar la fertilidad del suelo luego de haber suspendido la aplicación de los nutrientes, podría brindar información adicional sobre los beneficios a mediano y largo plazo de las fertilizaciones.

Otro elemento importante de análisis corresponde a la fertilización de bosques sucesionales “jóvenes” (<10 años). La fertilización en estas etapas de la sucesión secundaria, donde ya se ha logrado cierta cobertura vegetal, puede tener efectos más positivos que los que se lograrían en etapas aún más tempranas, cuando la cobertura vegetal es poca y la susceptibilidad del suelo a procesos erosivos es mayor (y por lo tanto, también la pérdida potencial de los nutrientes adicionados). El

hecho del establecimiento de numerosas especies propias de la vegetación original, inhibe posiblemente en parte el establecimiento de especies invasoras no características de la cobertura con BTS (ver Ceccon et al. 2004).

Una de las principales ventajas de la metodología utilizada para el fraccionamiento físico de la MOS es que permite analizar su ubicación con relación a la estructura del suelo y caracterizar la contribución de cada una de las fracciones a la protección y susceptibilidad a la descomposición de la MOS (Cambardella y Elliot 1992). Este tipo de análisis es fundamental en BTS donde la dinámica de la MOS asociada a los agregados del suelo es determinante de la disponibilidad de nutrientes en etapas de crecimiento y de su protección en épocas secas (García-Oliva et al. 2003). De otra parte, el análisis cualitativo de las fracciones separadas permitió evidenciar que además de la presencia de agregados y partículas minerales, la MOS libre representa un porcentaje importante del suelo (hasta un 43% de las partículas en fracciones menores a $>50\mu\text{m}$). Posteriores estudios podrían abordar el análisis de esta fracción libre (p.e. mediante separación por densidad) ya que se ha sugerido que a pesar de ser una fracción teóricamente lábil, posee gran estabilidad a la descomposición (Shang y Tiessen 2003).

Se ha sugerido que si en respuesta a la aplicación de determinado nutriente se potencia algún proceso ecosistémico, se puede probar la limitación por ese nutriente (Chapin et al. 1986). La comparación entre las concentraciones y la calidad de la MOS entre las dos etapas sucesionales y las respuestas a la fertilización aportaron nuevas evidencias de posibles limitaciones por N y por P durante la regeneración del BTS de Yucatán.

9. CONCLUSIONES

El suelo del BS temprano presentó concentraciones de C_{total} y N_{total} superiores (40 % y 26 %, respectivamente) a las del B referencia. Contrariamente, el suelo en el B referencia presentó una concentración de P_{total} mayor (30 %) que su contraparte temprana.

Las relaciones $C_{total}:N_{total}$ y $C_{total}:P_{total}$ del suelo en el B referencia fueron menores a las del suelo del BS temprano, lo cual indica una mejor calidad de la MOS en el bosque de mayor tiempo de regeneración. Así mismo, la relación $N_{total}:P_{total}$ del suelo en el B referencia fue menor que la del suelo en el BS temprano.

En ambos bosques la fracción de suelo de tamaño 2000-250 μm se caracterizó por una alta estabilidad y presencia de carbonatos. La mayoría del C_{total} del suelo se encuentra asociado a esta fracción, indicando que la misma es un compartimento importante en el almacenamiento de carbono durante la sucesión secundaria del BTS de Yucatán.

En ambos bosques la mayoría de la masa del suelo, N_{total} y P_{total} se encontró asociada a la fracción de tamaño 2000-250 μm , lo cual sugiere que esta fracción es determinante en la dinámica y almacenamiento de estos dos nutrientes en este ecosistema.

Los resultados obtenidos sugieren que en el BS temprano, utilizado previamente para cultivo de henequén en asociación con *milpa*, se presenta una acumulación de carbono en el suelo. Esta acumulación parece estar relacionada con la menor calidad de la materia orgánica registrada en esta etapa inicial de la sucesión con respecto a la registrada para la MOS del suelo en el B referencia, característica que podría ser uno de los factores limitantes de su procesamiento, además de la protección de la MOS debida a la alta estabilidad de los agregados del suelo.

En las dos etapas de regeneración estudiadas, la fertilización inicial con P incrementó la concentración de C_{total} . En el B referencia aumentó la concentración de C_{total} asociado a la fracción de tamaño intermedio (250-50 μm), mientras que fue la fracción de mayor tamaño (2000-250 μm) la que varió en el BS temprano. Estos resultados permiten resaltar la relevancia de los suelos de BTS secundarios desarrollados sobre sustratos calizos en el secuestro de carbono.

La fertilización con P es una estrategia que se sugiere incluir en el planeamiento de proyectos de restauración del BTS de Yucatán que busquen potenciar procesos regenerativos. La aplicación de este nutriente al suelo en el BS temprano tendió a disminuir la relación C:N del suelo, lo cual puede mejorar los procesos de descomposición de la MOS y aumentar la disponibilidad de N y P en el suelo durante la sucesión secundaria de estos BTS desarrollados sobre suelos calizos.

10. LITERATURA CITADA

- Adams MA, Attiwill PM, Polglase PJ. 1989. Availability of nitrogen and phosphorus in forest soils in northeastern of Tasmania *Biology and Fertility of Soils* 8:212-218.
- Allison LE, Moo Die CD. 1965. Carbonate En: *Methods of soil analysis Vol. II* Madison (USA): Black C.A.
- Amundson R. 2001. The carbon budget in soils *Annual Review of Earth Planet Science* 29:535-562.
- Anderson JM, Ingram JSI. 1993. *Tropical soil biology and fertility - A handbook of methods* Wallingford (UK): CAB International.
- Angers DA, Carter MR. 1996. Aggregation and organic matter storage in cool, humid agricultural soils En: Carter MR, Stewart BA, Eds. *Structure and organic matter storage in agricultural soils* Boca Raton (USA): CRC Press Inc. p 193-211.
- Aweto AO. 1981. Secondary succession and soil fertility restoration in south-western Nigeria *Journal of Ecology* 69:609-614.
- Barber SA. 1984. *Soil nutrient bioavailability* New York (USA): John Wiley & Sons.
- Baties NH. 1996. Total C and N in the soils of the world *European Journal of Soil Science* 47: 151-163.
- Beare MH, Hendrix PF, Coleman DC. 1994. Water-stable aggregates and organic matter fractions in conventional and no-tillage soils *Soil Science Society of American Journal* 58: 777-786.
- Bello E, Martínez T, Hernández E. 1995. El Huracán Gilberto y las estrategias campesinas de emergencia En: Hernández E, Bello E, Levy S, Comp. *La milpa en Yucatán, un sistema de producción agrícola tradicional Tomo 2*. Texcoco (México): Colegio de Posgraduados. p 507-526.
- Binkley D. 1983. Ecosystem production in Douglas-fir plantations: interactions of red alder and site fertility *Forest Ecology and Management* 5: 215-227.
- Bradshaw A. 1984. Ecological principles and land reclamation practice *Landscape planning* 11: 35-48.
- Bradshaw A. 1997. The importance of soil ecology in restoration science En: Urbanska K, Webb NR, Edwards PJ, Eds. *Restoration Ecology and Sustainable Development* Cambridge (UK): Cambridge University Press. p 33-64.
- Brady NC. 1990. *The nature and properties of soils* (USA): Mc Millan Publishing Co.
- Brady NC. 1996. Alternatives to slash and burn: a global imperative *Agriculture, Ecosystems and Environment* 58: 3-11.
- Brown S, 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, Lugo AE. 1990a. Tropical secondary forests *Journal of Tropical Ecology* 6:1-52.
- Brown S, Lugo AE. 1990b. Effects of forest clearing and succession on the carbon nitrogen content of soils in Puerto Rico and US Virgin Islands *Plant and Soil* 124: 53-64.
- 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.
- Buschbacher R, Uhl C, Serrao EAS. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. II. Nutrient stocks in the soil and vegetation *Journal of Ecology* 76:682-699.
- Buyanovsky GA, Aslam M, Wagner GH. 1994. Carbon turnover in soil physical fractions *Soil Science Society of American Journal* 58:1167-1173.
- Cambardella CA, Elliot ET. 1992. Particulate soil organic matter changes across a grassland cultivation sequence *Soil Science Society of American Journal* 56: 777-783.
- Campo J. 2000. Estudios biogeoquímicos en bosques tropicales secos: una herramienta para la restauración En: Quintero R, Reyna T, Corlay L, Ibáñez A, García N, Eds. *La Edafología y sus perspectivas al Siglo XXI Tomo II México: Colegio de Posgraduados en Ciencias Agrícolas, Universidad Nacional Autónoma de México, Universidad Autónoma de Chapingo*. p 448-455.
- Campo J, Jaramillo VJ, 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, Martínez-Yrizar A. 2000. Calcium, potassium, and magnesium cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem *Biogeochemistry* 49: 21-36.
- Campo J, Maass JM, Jaramillo VJ, Martínez-Yrizar A, Sarukhán J. 2001a. Phosphorus cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem. *Biogeochemistry* 53: 161-179
- Campo J, Dirzo R. 2003. Leaf quality and herbivory responses to soil nutrient addition in secondary tropical dry forests of Yucatán, Mexico *Journal of Tropical Ecology* 19: 525-530.
- Campo J, Vázquez-Yanes C. 2004. Effects on nutrient limitation on aboveground carbon dynamics during tropical deciduous forest regeneration in Yucatán, México *Ecosystems* 7: 311-319.
- Castellanos J, Maass JM, Kummerow J. 1991. Root biomass of a dry tropical forest in Mexico *Plant Soil* 131: 225-228.
- Cavelier J, Tanner E, Santamaría J. 2000. Effect of water, temperature and fertilizers on soil nitrogen net transformations and tree growth in an elfin cloud forest of Colombia *Journal of Tropical Ecology* 16: 83-99.
- Ceccon E, Olmsted I, Vázquez-Yanes C, Campo J. 2002. Vegetación y propiedades del suelo en dos bosques tropicales secos de diferente estado de regeneración en Yucatán *Agrociencia* 36:621-631.

- Ceccon E, Huante P, 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 forests in Yucatán, Mexico *Forest Ecology and Management* 182:387-402.
- Ceccon E, Sanchez S, Campo J. 2004. Tree seedling dynamics in two tropical abandoned dry forest of differing successional status in Yucatan, Mexico: a field experiment with N and P fertilization *Plant Ecology* 170: 277-285.
- Cerri CC, Volkoff B, Andreaux F. 1991. Nature and behaviour of organic matter in soils under natural forest, after deforestation, burning and cultivation, near Manaus *Forest Ecology and Management* 38: 247-257.
- Cleveland CC, Townsend AR, Schmidt SK. 2002. Phosphorus limitation of microbial processes in moist tropical forests: evidence from short-term laboratory incubations and field studies *Ecosystems* 5: 680-69.
- Cuevas E. 1995. Biology of the belowground system of tropical dry forest En: Bullock SH, Mooney HA, Medina E, Eds. *Seasonally dry tropical forests* Cambridge (UK): Cambridge University Press. p 362-383.
- Chapin FS. III, Vitousek PM, Van Cleve K. 1986. The nature of nutrient limitation in plant communities *American Naturalist* 127: 48-58.
- Christensen BT. 1992. Physical fractionation of soil and organic matter in primary particle size and density separates *Advances in soil science* 20:2-87.
- Christensen BT. 1996. Carbon in primary and secondary organomineral complex En: Carter MR, Stewart BA, Eds. *Structure and organic matter storage in agricultural soils* Boca Raton (USA): CRC Press Inc. p 97-165.
- De-Ita C. 1983. Patrones de producción agrícola en un ecosistema tropical estacional en la costa de Jalisco, México Ciudad de México: Tesis para obtener el título de Doctorado Facultad de Ciencias Universidad Nacional Autónoma de México.
- Dixon JB. 1977. Kaolinite and serpentine group minerals En: Dinauer RC, Ed. *Minerals in soil environments* Madison (USA): Soil Science Society of America. p 357-403.
- Doran JW, Parkin TB. 1994. Defining and assessing soil quality En: Doran JW, Coleman DC, Bezdick DF, Stewart BA, Eds. *Defining Soil Quality for a sustainable Environment* Special Publication No. 35 Madison (USA): Soil Science Society of America. p 3-21.
- Duch Gary J. 1988. La conformación territorial del estado de Yucatán. Yucatán (México): Universidad Autónoma de Chapingo, Centro Regional de la Península de Yucatán.
- Edwards AP, Bremner JM. 1967. Microaggregates in soils. *Journal of Soil Science* 18: 64-73.

- Ellingson LJ, Kauffman JB, Cummings DL, Sanford RL, Jaramillo VJ. 2000. Soil N dynamics associated with deforestation, biomass burning and pasture conversion in a Mexican tropical dry forest *Forest Ecology and Management* 137:41-51.
- Elliot ET. 1986. Aggregate structure and carbon, nitrogen and phosphorus in native and cultivated soils *Soil Science Society of American Journal* 50: 627-633.
- Elliot ET, Coleman DC. 1988. Let the soil work for us. *Ecol. Bulletin*. 39: 23-32.
- Elliot ET, Cambardella CA. 1991. Physical separation of soil organic matter *Agriculture, Ecosystems and Environment* 34:407-419.
- Elliot ET, Palm CA, Reuss DE, Monz CA. 1991. Organic matter container in soil aggregates from a tropical chronosequence: correction for sand and light fraction *Agriculture, Ecosystems and Environment* 34: 443-451.
- Erickson H, Keller M, Davidson EA. 2001. Nitrogen oxide fluxes and nitrogen cycling during postagricultural succession and forest fertilization in the humid tropics *Ecosystems* 4: 67-84.
- Erickson H, Davidson EA, Keller M. 2002. Former land-use and tree species affect nitrogen oxide emissions from a tropical dry forest *Oecologia* 130:297-308.
- Etchevers J, Bautista MA, Vergara MA. 2000. Calidad del suelo, indicadores de calidad y captura de carbono En: Quintero R, Reyna T, Corlay L, Ibáñez A, García N, Eds. *La Edafología y sus perspectivas al Siglo XXI Tomo II México: Colegio de Posgraduados en Ciencias Agrícolas, Universidad Nacional Autónoma de México, Universidad Autónoma de Chapingo.* p 507-521.
- Ewel JJ. 1986. Designing agricultural systems for the humid tropics *Annual Review Ecology and Systematics* 17: 245-271.
- Fassbender HW. 1982. *Química de suelos con énfasis en suelos de América Latina San José (Costa Rica): Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura*
- Feller C, Beare MH. 1997. Physical control of soil organic matter dynamics in the tropics *Geoderma* 79: 69-116.
- Flores DA. 1974. Los suelos de la república Mexicana En: *El escenario geográfico México (México): INAH.* p 7-108
- Galicia L, García-Oliva F. 2004. The effects of C, N and P additions on soil microbial activity under two remnant tree species in a tropical seasonal pasture *Applied Soil Ecology* 26: 31-39.
- García E. 1984. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Ciudad de México (México): Universidad Nacional Autónoma de México Instituto de Geografía*
- García-Méndez G, Maass JM, Matson PA, Vitousek PM. 1991. Nitrogen transformations and nitrous oxide flux in a tropical deciduous forest in Mexico *Oecologia* 88: 362-366.
- García-Oliva F, Sanford Jr. RL, Kelly E. 1999a. Effects of slash and burn management on soil aggregate organic C and N in a tropical deciduous forest *Geoderma* 88:1-12.

- García-Oliva F, Sanford Jr. RL, Kelly E. 1999b. Effect of burning of tropical deciduous forest soil in Mexico on the microbial degradation of organic matter *Plant and Soil* 206: 29-36.
- García-Oliva F, Sveshtarova B, Oliva M. 2003. Seasonal effects on soil organic carbon dynamics in a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico *Journal of Tropical Ecology* 19:179-188.
- García-Oliva F, Oliva M, Sveshtarova B. 2004. Effect of soil macroaggregates crushing on C mineralization in a tropical deciduous forest ecosystem. *Plant and Soil* 259: 297-305.
- Gerhardt K, Hytteborn H. 1992. Natural dynamics and regeneration methods in tropical dry forests – an introduction *Journal of Vegetation Science* 3:361-364.
- Gerrish G, Bridges KW. 1984. A thinning and fertilizer experiment in *Metrosideros* dieback stands in Hawaii *Hawaii Botanical Science Paper* 43: 1-107
- Giardina CP, Sanford Jr RL, Dockersmith IC, Jaramillo VJ. 2000a. The effects of slash burning on ecosystem nutrients during the land preparation phase of shifting cultivation *Plant and Soil* 220: 247-260.
- Giardina C, Sanford R, Dockersmith I. 2000b. Changes in soil phosphorus and nitrogen during slash burning of a dry tropical forest *Soil Science Society of American Journal* 64: 399-405.
- Golchin A, Baldock JA, Oades JM. 1997. A model linking organic matter decomposition, chemistry and aggregate dynamics En: Lal R, Kimble JM, Follet RF, Stewart BA, Eds. *Soil processes and the carbon cycle* Boca Raton (USA): CRC Press. p 245-266.
- Gómez-Pompa A, Flores JS, Sosa V. 1987. The 'pet kot': a man-made tropical forests of the Maya *Interciencia* 12:10-15.
- González-Iturbide JA, Olmsted I, Tun-Dzul F. 2002. Tropical dry forest recovery after long term Henequen (sisal, *Agave fourcroydes* Lem.) plantation in northern Yucatan, Mexico *Forest Ecology and Management* 167: 67-82
- Gregorich EG, Kachanoski RG, Voroney RP. 1989. Carbon mineralization in soil size fractions after various amounts of aggregate disruption *Journal of Soil Science* 40: 649-659.
- Guariguata MR, Ostertag R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics *Forest Ecology and Management* 148:185-206.
- Guggenberger G, Zech W. 1999. Soil organic matter composition under primary forest, pasture, and secondary forest succession, Región Huetar Norte, Costa Rica *Forest Ecology and Management* 124: 93-104.
- Haggar JP, Uribe G, Basulto J, Ayala A. 2000. Barbechos mejorados en la Península de Yucatán, México *Revista Agroforestería en las Américas* 7 (27) En: <http://web.catie.ac.cr/informacion>

- Hall SJ, Matson PA. 1999. Nitrogen oxide emissions after nitrogen additions in tropical forests Nature 400:152-155.
- Hall SJ, Matson PA. 2003. Nutrient status of tropical rain forests influences soil N dynamics after N additions Ecological Monographs 73: 107-129.
- Harrington RA, Fownes JH, Vitousek PM. 2001. Production and resource use efficiencies in N- and P-limited tropical forests: A comparison of responses to long-term fertilization Ecosystems 4: 646-657.
- Hassink J. 1997. The capacity of soils to preserve organic C and N by their association with clay and silt particles Plant and Soil 191:77-87.
- Hernández E. 1995. El papel del clima en la agricultura de Yucatán En: Hernández E, Bello E, Levy S, Comp. La milpa en Yucatán, un sistema de producción agrícola tradicional. Texcoco (México): Colegio de Posgraduados. p 87-95.
- Hernández E, Bello E, Levy S. 1995. La roza-tumba-quema en Yucatán En: Hernández E, Bello E, Levy S, Comp. La milpa en Yucatán, un sistema de producción agrícola tradicional Tomo 1. Texcoco (México): Colegio de Posgraduados. p 35-86.
- Hodge A, Robinson D, Fitter A. 2000. Are microorganisms more effective than plants at competing for nitrogen? Trends in Plant Science 5: 304-308.
- Holbrook NM, Whitbeck JL, Mooney HA. 1995. Drought responses of neotropical dry forest trees En: Bullock SH, Mooney HA, Medina E, Eds. Seasonally dry tropical forests Cambridge (UK): Cambridge University Press. p 243-276.
- Holdridge LR. 1967. Life Zone Ecology San José (Costa Rica): Tropical Science Center Pergamon Press.
- Hughes RF, Kauffman JB, Jaramillo VJ. 1999. Biomass, carbon, and nutrient dynamics of secondary forest in a humid tropical region in Mexico Ecology 80: 1892-1907.
- INEGI. 1986. Anuario Estadístico de Yucatán Ciudad de México (México)
- INEGI. 1992. Anuario Estadístico de Yucatán Aguascalientes (México).
- INEGI. 1994. Anuario Estadístico de Yucatán Aguascalientes (México).
- INEGI. 1995. Anuario Estadístico de Yucatán Aguascalientes (México).
- INEGI. 1996. Anuario Estadístico de Yucatán Aguascalientes (México).
- INEGI. 1998. Anuario Estadístico de Yucatán Aguascalientes (México).

- INEGI. 1999. Anuario Estadístico de Yucatán Aguascalientes (México).
- INEGI. 2000. Anuario estadístico de Yucatán Aguascalientes (México).
- INEGI. 2002. Anuario Estadístico de Yucatán Aguascalientes (México).
- Janzen DH. 1988. Tropical dry forest: the most endangered major tropical ecosystem En: Wilson EO, Ed. Biodiversity. Washington (USA): National Academy Press. p 130-137.
- Jaramillo VJ, Sanford RL. 1995. Nutrient cycling in tropical deciduous forest. En: Bullock SH, Mooney HA, Medina E., Eds. Seasonally dry tropical forests Cambridge (UK): Cambridge University Press. p 346-361.
- Jaramillo VJ, Kauffman JB, Rentería-Rodríguez L, Cummings DL, Ellingson LJ. 2003. Biomass, carbon, and nitrogen pools in mexican tropical dry forest landscapes *Ecosystems* 6:609-629.
- Jastrow JD, Miller RM. 1997. Soil aggregate stabilization and carbon sequestration: feedbacks through organomineral associations En: Lal R, Kimble JM, Follet RF, Stewart BA, Eds. Soil processes and the carbon cycle Boca Raton (USA): CRC Press. p 207-223.
- Jha CS, Singh JS. 1990. Composition and dynamics of dry tropical forest in relation to soil texture *Journal of Vegetation Science* 1: 609-614.
- Juo ASR, Manu A. 1996. Chemical dynamics in flash and burn agriculture *Agriculture Ecosystems and Environment* 58: 49-60.
- Karlen DL, Cambardella CA. 1996. Conservation strategies for improving soil quality and organic matter storage En: Carter R, Stewart BA, Eds. Structure and Organic Matter Storage in Agricultural Soils Boca Raton (USA): CRC Press. p 395-420.
- Kauffman JB, Sanford RL, Cummings DL, Salcedo IH, Sampaio EVSB. 1993. Biomass and nutrient dynamics associated with slash fires in neotropical dry forests *Ecology* 74: 140-151.
- Kauffman JB, Steele MD, Cummings DL, Jaramillo VJ. 2003. Biomass dynamics associates with deforestation, fire, and conversion to cattle pasture in a Mexican tropical dry forest *Forest Ecology and Management* 176:1-12.
- Kay BD. 1997. Soil structure and organic carbon: a review En: Lal R, Kimble JM, Follett RF, Stewart BA, Eds. Soil processes and the carbon cycle Boca Raton (USA): CRC Press. p 169-197.
- Kief TL, Soroker E, Firestone MK. 1987. Microbial biomass response to a rapid increase in water potential when dry soil is wetted *Soil Biology and Biochemistry* 19:119-126.
- Koutica LS, Andreux F, Hassink J, Choné Th, Cerri CC. 1999. Characterization of organic matter in topsoils under rain forest and pasture in the eastern Brazilian Amazon basin *Biol Fertil Soils* 29:309-313.

- Kummerow J, Castellanos J, Maass M, Larigauderie A. 1990. Production of fine roots and the seasonality of their growth in a Mexican deciduous forest *Vegetatio* 90:73-80.
- Kundu DK. 1990. Tropical leaf – litter nutrients *Nature* 344: 203.
- Lal R, Stewart BA. 1992 a. Need for land restoration. En: Lal R, Stewart BA, Eds. *Soil Restoration Advances in Soil science 17* New York (USA): Springer-Verlag. p 1-12.
- Lal R, Stewart BA. 1992 b. Researcher and development priorities for soil restoration. En: Lal R, Stewart BA, Eds. *Soil Restoration Advances in soil science 17* New York (USA): Springer-Verlag. p 1-12.
- Lawrence D, Foster D. 2002. Changes in forest biomass, litter dynamics and soils following shifting cultivation in southern Mexico: an overview *Interciencia* 27: 400-408.
- Lerner S, Saavedra F, Quesnel A, Séller L. 1982. Análisis de los datos del estudio sociodemográfico de la población de la zona Henequenera del estado de Yucatán Vol 1. Mérida (México): Centro de Investigación Científica de Yucatán.
- López-Portillo J, Keyes MR, Gonzalez A, Cabrera E, Sánchez O. 1990. Los incendios en Quintana Roo: ¿catástrofe ecológica o evento periódico? *Ciencia y desarrollo* 16: 43-57.
- Lugo AE, Murphy PG. 1986. Nutrient dynamics of a Puerto Rican subtropical dry forest *Journal of Tropical Ecology* 2:55-72.
- Luizao RCC, Bonde TA, Rosswall T. 1992. Seasonal variations of soil microbial biomass-the effects of clearfelling a tropical rainforest and establishment of pasture in Central Amazon *Soil Biology and Biochemistry* 24:805-813.
- Maass JM. 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture En: Bullock SH, Mooney HA, Medina E, Eds. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge (UK): Cambridge University Press. p 399-422.
- Maass JM, Jordan C, Sarukhán J. 1988. Soil erosion and nutrient losses in seasonal tropical agroecosystems under various management techniques *Journal of Applied Ecology* 25: 595-607.
- Martínez-Yrizar A. 1995. Biomass distribution and primary productivity of tropical dry forests En: Bullock SH, Mooney HA, Medina E, Eds. *Seasonally dry tropical forests* Cambridge (UK): Cambridge University Press. p 326-345.
- Martínez-Yrizar A, Sarukhán J. 1990. Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in Mexico *Journal of Tropical Ecology* 6: 433-444.
- Masera O, Ordóñez MJ, Dirzo R. 1997. Carbon emissions from Mexican forest: current situation and long-term scenarios *Climatic Change* 35:265-95.
- Masera O, Cerón AD, Ordóñez A. 2001. Forestry mitigation options for Mexico: finding synergies between national sustainable development priorities and global concerns *Mitig Adapt Adapt Global Change* 6: 291-312.

- Miranda F. 1958. Estudios sobre la vegetación En: Los recursos naturales del sureste y su aprovechamiento Tomo II Ciudad de México (México): IMRNR. p 215-271.
- Mooney HA, Bullock SH, Medina E. 1995. Introduction En: Bullock SH, Mooney HA, Medina E, Eds. Seasonally dry tropical forests Cambridge (UK): Cambridge University Press. p 1-8.
- Mullen M. 1998. Transformations of other elements En: Sylvia D, Fuhrmann J, Hartel P, Zuberer D, Eds. Principles and Applications of Soil Microbiology New Jersey: Prentice Hall. p 369-386.
- Murphy PG, Lugo AE. 1986. Ecology of tropical dry forest Annual Review of Ecology and Systematic 17:67-88.
- Murphy PG, Lugo AE. 1995. Dry forests of Central America and the Caribbean En: Bullock SH, Mooney HA, Medina E, Eds. Seasonally dry tropical forests Cambridge (UK): Cambridge University Press. p 9-34.
- Oades JM. 1984. Soil organic matter and structural stability, mechanisms and implications for management Plant Soil 76: 319-337.
- Ordóñez MJ. 1986. Propuesta para la creación y manejo del parque cultural de Dzibilchaltun, Yucatán Xalapa (México): Tesis para obtener el título de Maestría Instituto Nacional de Investigaciones sobre recursos bióticos.
- Parfitt RL, Theng BKG, Whitton JS, Shepherd TG. 1997. Effects of clays minerals and land use on organic matter pools Geoderma 75: 1-12.
- Parker T. 1997. The scale of successional models and restoration objectives. Restoration Ecology 3:301-306.
- Parton WJ, Ojima DS, Schimel DS. 1996. Models to evaluate soil organic matter storage and dynamics En: Carter R, Stewart BA, Eds. Structure and Organic Matter Storage in Agricultural Soils Raton (USA): CRC Press. p 420-448.
- Paul EA, Clark FE. 1989. Soil microbiology and Biochemistry San Diego (USA): Academic Press Inc.
- Pérez ZO, Uribe VG, Navarrete OR. 1981. The "Milpa", an ancient agricultural system of Yucatan, Mexico En: Agronomy Society of America. Agronomy Abstract Madison (USA): Agronomy Society of America. p 44-45.
- Priess JA, Fölster H. 2001. Microbial properties and soil respiration in submontane forests of Venezuelan Guyana: characteristics and response to fertilizer treatments Soil Biology and Biochemistry 33: 503-509.
- Raghubanshi AS, Srivastava SC, Singh RS, Singh JS. 1990. Nutrient release in leaf litter Nature 346: 227.

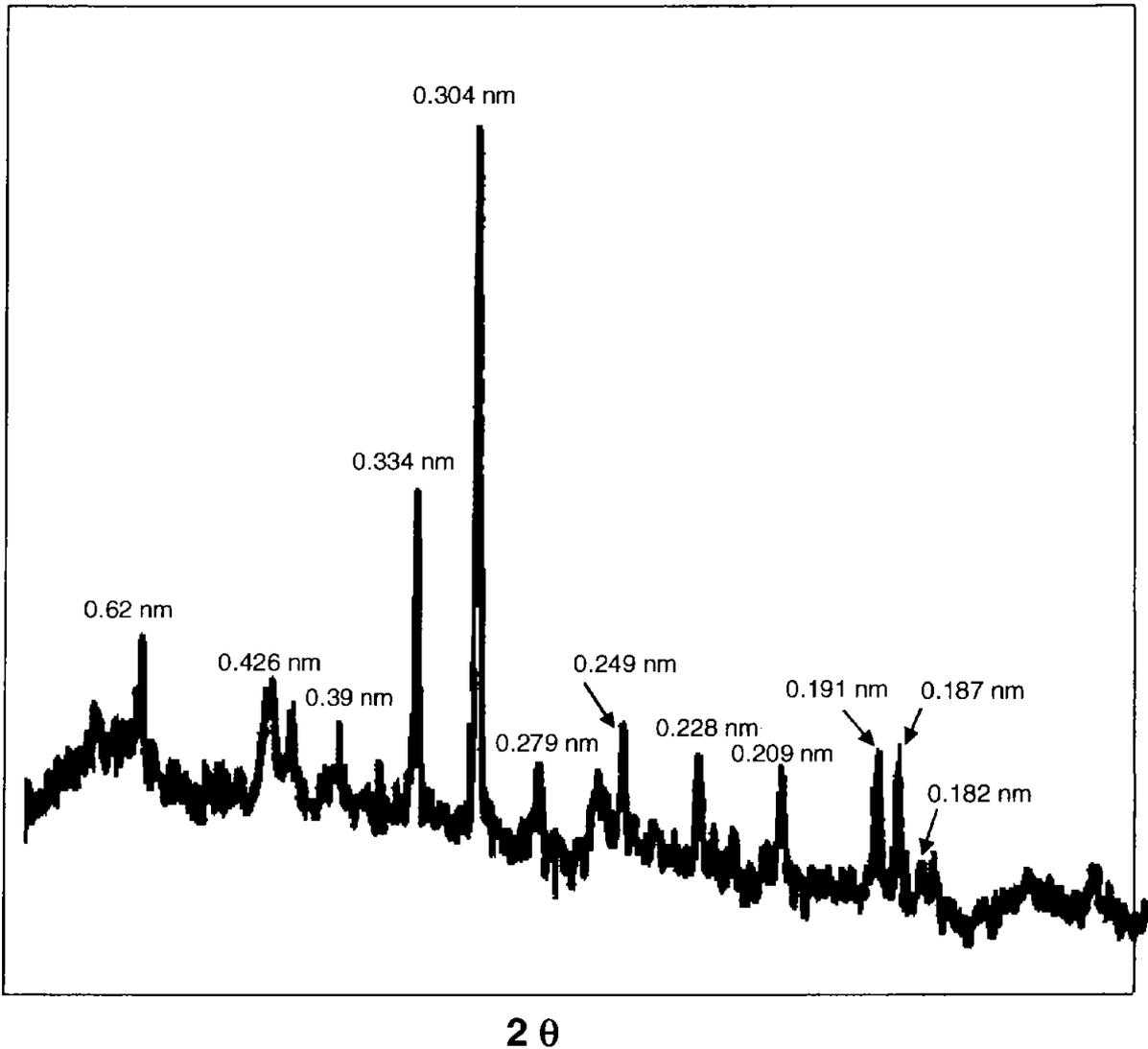
- Read L, Lawrence D. 2003. Recovery of biomass following shifting cultivation in dry tropical forests of the Yucatan Ecological Applications 13: 85-97.
- Resh SC, Binkley D, Parrotta JA. 2002. Greater soil carbon sequestration under nitrogen fixing trees compared with *Eucalyptus* species Ecosystems 5: 217-231.
- Richardson AE. 1994. Soil microorganisms and phosphorus availability En: Pankhursts CE, Doube BM, Gupta UV, Grace PR, Eds. Soil Biota East Melbourne: CSIRO.
- Robert M, Chenu C. 1992. Interactions between soil minerals and microorganisms En: Stotzky G, Bollag JM, Eds. Soil Biochemistry Vol 7 New York (USA): Marcel Dekker Inc. p 307-404.
- Rosa H, Kandel S, Dimas L. 2004. Compensación por servicios ambientales y comunidades rurales Ciudad de México (México): Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, Programa Salvadoreño de Investigación sobre Desarrollo y Medio Ambiente, Consejo Civil Mexicano para la Silvicultura Sostenible A.C.
- Royston JP. 1982. An extension of Shapiro and Wilk's test for normalityt to large samples Applied Statistics 31: 115-124
- Roscoe R, Buurman P. 2003. Tillage effects on soil organic matter in density fractions of a Cerrado Oxisol Soil & Tillage Research 70: 107-119.
- Rzedowski J. 1990. Vegetación potencial. Atlas Nacional de México, Sección Naturaleza. Hoja IV. 8.2, Vol II Mapa a escala 1:4,000 000 Ciudad de México (México): Universidad Nacional Autónoma de México Instituto de Geografía.
- Rzedowski J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México Acta Botánica Mexicana 14: 3-2.
- Sabogal C. 1992. Regeneration of tropical dry forest in Central America, with examples from Nicaragua Journal of Vegetation Science 3:407-416.
- SARH. 1994. Inventario Nacional Forestal Periódico. Memoria Nacional, Subsecretaría Forestal y de Fauna Silvestre Ciudad de México (México): SARH.
- Saynes V. 2004. Ciclos del carbono y nitrógeno en el suelo de bosques tropicales secos: efectos del tiempo de regeneración Ciudad de México (México): Tesis para obtener el título de Licenciatura-Biología Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias.
- Scott, DE, Kennedy AC, Cambardella CA. 1999. Impact of soil organisms and organic matter on soil structure En: Lal R, Ed. Soil quality and soil erosion Boca Raton (USA): CRC Press. p 57- 73.
- SEMARNAT. 2003. Datos históricos ciclones que han impactado a México de 1980 a 2002 <http://www.semarnat.gob.mx>.

- Shang C, Tiessen H. 1998. Organic matter stabilization in two semiarid tropical soils: size, density, and magnetic separations *Soil Science Society of American Journal* 62: 1247-1257.
- Shang C, Tiessen H. 2003. Soil organic C sequestration and stabilization in karstic soils of Yucatan *Biogeochemistry* 62:177-196.
- Silver W, Brown S, Lugo AE. 1996. Effects of changes in biodiversity on ecosystem function in tropical forests *Conservation Biology* 10: 17-24.
- Singh JS, Raghubanshi AS, Singh RS, Srivastava SC. 1989. Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna *Nature* 338: 499-500.
- Society for Ecological Restoration. 1995. Definition of ecological restoration Madison (USA): Society for Ecological Restoration.
- Solís E. 2004. Dinámica del N del suelo durante la sucesión secundaria y la fertilización de bosques tropicales secos de Yucatán Ciudad de México (México): Tesis para obtener el título de Maestría Universidad Nacional Autónoma de México Instituto de Ecología Facultad de Ciencias.
- Solís E, Campo J. 2004. Soil N and P dynamics in two secondary tropical dry forests after fertilization *Forest Ecology and Management* 195: 409-418.
- Sollins P, Homann P, Cadwell BA. 1996. Stabilization and destabilization of soil organic matter: mechanism and controls *Geoderma* 74: 65-105.
- Sparks DL. 2003. Environmental soil chemistry Amsterdam (Holanda): Academic Press.
- Srivastava SC, Singh JS. 1991. Microbial C, N y P in dry tropical forest soil: effects of alternate land-uses and nutrient flux *Soil Biology and Biochemistry* 23: 117-124.
- Stevenson FJ. 1994. Humus chemistry – Genesis, composition, reactions New York (USA): John Wiley and Sons.
- Stevenson FJ, Cole MA. 1999. Cycles of soil New York (USA): John Wiley and Sons.
- Swift MJ, Anderson JM. 1989. Decomposition En: Lieth H, Werger MJA, Eds. Tropical Rain Forest Ecosystems Biogeographical and Ecological Studies Amsterdam (Holanda): Elsevier. p 547-569.
- Tanner EVJ, Kapos V, Freskos S, Healey JR, Theobald AM. 1990. Nitrogen and phosphorus fertilization of Jamaican montane forest trees *Journal of Tropical Ecology* 6: 231-238.
- Tanner EVJ, Kapos V, Franco W. 1992. Nitrogen and phosphorus fertilization effects on Venezuelan montane forest trunk growth and litterfall *Ecology* 73: 78-86.

- Tate KR, Theng BKG. 1980. Organic matter and its interactions with inorganic soil constituents. En: Theng GKG, Ed. Soil with a variable charge New Zealand: New Zealand Society of Soil Science Lower Hutt. p 225-249.
- Tate III RL. 2000. Soil Microbiology New York (USA): John Wiley & Sons Inc.
- Teran S, Rasmussen CH. 1994. La Milpa de los Mayas Mérida (México): DANIDA.
- Thien L, Bradburn AS, Welden AI. 1982. The woody vegetation of Dzibilchaltun. A maya archaeological site in Northwest Yucatan, Mexico. Middle Am. Res. Inst. Occasional Pap. 5:1-24
- Tiessen H, Cuevas E, Chacon P. 1994. The role of soil organic matter in sustaining soil fertility Nature 371: 783-785.
- Tisdall JM, Oades JM. 1980. The effect of crop rotation on aggregation in a red brown earth Australian Journal of Soil Research 18: 423-433.
- Tisdall JM, Oades JM. 1982. Organic matter and water- stable aggregates in soils Journal of Soil Science 33:141-163.
- Trejo I. 1998. Distribución y diversidad de selvas bajas de México: relaciones con el clima y el suelo Ciudad de México (México): Tesis para obtener el título de Doctorado Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias.
- Trejo I, Dirzo R. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico Biological Conservation 94: 133-142.
- Uhl C, Jordan CF. 1984. Succession and nutrient dynamics following forest cutting and burning in Amazonia Ecology 65: 1476-1490.
- Urbanska K., Webb, N. y Edwards, P. 1997. Why restoration? En: Urbanska K, Webb N, Edwards P, Eds. Restoration ecology and sustainable development Cambridge (UK): Cambridge University press. p 3-7.
- Van Veen JA, Kiukman PJ. 1990. Soil structural aspects of decomposition of organic matter by microorganisms Biogeochemistry 11: 213-23.
- Vitousek PM. 1984. Litterfall, nutrient cycling and nutrient limitation in tropical forest Ecology 65: 285-298.
- Vitousek PM, Matson PA. 1984. Mechanisms of nitrogen retention in forest ecosystems: a field experiment Science 225: 51-52.
- Vitousek PM, Walker LR, Whiteaker LD, Mueller-Dombois D, Matson PA. 1987. Biological invasions by *Myrica faya* alter ecosystem development in Hawaii Science 238:802-804.

- Vitousek PM, Farrington H. 1997. Nutrient limitation and soil development: Experimental test of a biogeochemical theory *Biogeochemistry* 37: 63-75.
- Vitousek PM, Aber JD, Howarth RW, Likens GE, Matson PA, Schindler DW, Schlesinger WH, Tilman DG. 1997. Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences *Ecological Applications* 7: 737-750
- Vitousek PM, Field CB. 1999. Ecosystem constraints to symbiotic nitrogen fixers: a simple model and its implications *Biogeochemistry* 46: 179-202.
- Vitousek PM, Cassman K, Cleveland C, Crews T, Field CH B, Grimm NB, Howarth RW, Marino R, Martinelli L, Rastetter EB, Sprent JI. 2002. Towards an ecological understanding of biological nitrogen fixation *Biogeochemistry* 57/58: 1-45.
- Walker TW, Syers JK. 1976. The fate of phosphorus during pedogenesis *Geoderma* 15:1-19.
- Weishbach C, Tiessen H, Jiménez-Osornio JJ. 2002. Soil fertility under shifting cultivation (Milpa) in Yucatan *Agronomie* 22: 113-123.
- Winer BJ. 1971. *Statistical principles in experimental design* New York (USA): McGraw-Hill
- Xuloc-Tolosa FJ, Vester HFM, Ramírez-Marcial N, Castellanos-Albores J, Lawrence D. 2003. Leaf litter decomposition of tree species in three successional phases of tropical dry secondary forest in Campeche, Mexico *Forest Ecology and Management* 174:401-412.

Anexo 1. Diagrama de difracción de rayos X del suelo del B referencia (0-10 cm de profundidad) (Lithic Haprendoll), Yucatán México. Se observan bien definidas las reflexiones asociadas a la calcita a: 0.356, 0.3035, 0.249, 0.209, 0.191, 0.187 nm; Otras reflexiones que se pueden identificar corresponden al cuarzo (0.125, 0.334, 0.228, 0.182 nm). Además de la calcita y el cuarzo se puede observar un pequeño porcentaje de minerales secundarios (arcillas). Los diagramas de difracción de esta fracción (< 2 μ m) muestran únicamente bandas anchas, semejantes a las de los materiales amorfos o de arcillas mal cristalizadas. (Preparación en polvo, suelo sin materia orgánica, posición de las reflexiones en nm y recorrido en grados 2 θ , con radiación Cu α).



Anexo 2. Masa de suelo (mg/g), concentración de C, N y P-total (mg/g), masa de C (mg de C/g de C-total), masa de N (mg de N/g de N-total), masa de P (mg de P/g de P-total) y relaciones C:N, C:P y N:P en el suelo (0-10 cm) y en sus fracciones 2000-250, 250-50 y < 50µm en el bosque referencia y en el bosque sucesional temprano, Yucatán, México. Período entre los años 1997 y 2000.

Variable	Fracción (µm)	1997			1998				
		B referencia	BS temprano	F	P	B referencia	BS temprano	F	P
Masa de suelo	2000-250	770.2 ± 49.1	792.4 ± 48.2	0.104	0.75751	791.8 ± 31.9	866.8 ± 13.4	4.682	0.07369
	250-50	190.2 ± 40.0	180.4 ± 41.4	0.029	0.87082	187.6 ± 22.0	109.5 ± 8.7	6.019	0.04957
	< 50	39.6 ± 9.2	27.1 ± 6.9	1.170	0.32095	40.6 ± 11.7	23.7 ± 4.7	1.788	0.22963
C-total	Concentración 2000-250	116.4 ± 16.8	208.5 ± 12.8	18.887	0.00484	169.5 ± 45.2	209.2 ± 17.9	0.667	0.44520
	250-50	146.9 ± 17.3	279.7 ± 20.9	23.990	0.00272	191.7 ± 26.3	280.2 ± 29.6	4.993	0.06685
	< 50	127.8 ± 13.3	227.8 ± 15.5	23.896	0.00275	169.1 ± 23.9	234.3 ± 23.9	3.718	0.10209
Total	121.2 ± 16.4	222.3 ± 16.3	19.102	0.00472	173.9 ± 41.1	217.1 ± 18.6	0.919	0.37479	
Masa	2000-250	736.7 ± 44.7	747.7 ± 56.6	0.023	0.88323	758.9 ± 49.0	835.1 ± 11.4	2.300	0.18017
	250-50	223.3 ± 98.0	224.8 ± 50.0	0.001	0.98146	200.3 ± 40.7	139.8 ± 7.1	2.144	0.19343
	< 50	40.0 ± 7.1	27.5 ± 6.8	1.635	0.24826	40.8 ± 10.2	25.1 ± 4.3	2.021	0.20500
N-total	Concentración 2000-250	9.0 ± 1.2	14.5 ± 1.3	9.991	0.01955	15.2 ± 1.2	11.0 ± 1.1	6.922	0.03901
	250-50	9.8 ± 1.0	19.0 ± 0.5	64.163	0.00020	13.0 ± 1.1	13.4 ± 1.1	0.080	0.78651
	< 50	37.7 ± 1.3	38.7 ± 1.4	0.295	0.60667	17.2 ± 2.0	23.0 ± 2.7	3.056	0.18105
Total	10.2 ± 1.2	16.1 ± 1.2	12.451	0.01239	14.8 ± 1.0	11.5 ± 1.1	5.292	0.06107	
P-total	Masa 2000-250	677.6 ± 61.4	720.0 ± 67.1	0.217	0.85770	808.4 ± 32.0	823.8 ± 20.5	0.164	0.69980
	250-50	178.2 ± 34.7	214.0 ± 50.1	0.345	0.57830	146.3 ± 21.5	130.3 ± 16.9	0.342	0.58000
	< 50	144.2 ± 28.1	66.0 ± 17.3	5.629	0.05530	45.4 ± 11.7	46.0 ± 6.5	0.002	0.96620
Concentración	2000-250	5.1 ± 0.8	2.4 ± 0.2	10.376	0.01811	2.8 ± 0.2	2.9 ± 0.7	0.016	0.90476
	250-50	5.9 ± 0.9	2.2 ± 0.3	14.705	0.00861	3.1 ± 0.2	2.6 ± 0.6	0.700	0.43474
	< 50	4.1 ± 0.4	2.3 ± 0.2	16.042	0.00539	3.2 ± 0.4	2.9 ± 0.6	0.203	0.66805
Total	5.2 ± 0.8	2.3 ± 0.2	12.197	0.01295	2.9 ± 0.1	2.9 ± 0.7	0.000	0.99873	
Masa	2000-250	750.8 ± 56.6	804.8 ± 52.8	0.487	0.51140	774.0 ± 29.9	868.3 ± 19.2	7.062	0.03770
	250-50	214.1 ± 45.4	167.5 ± 44.0	0.542	0.48950	184.4 ± 28.1	100.5 ± 11.4	7.638	0.03270
	< 50	35.2 ± 12.0	27.7 ± 9.3	0.242	0.64080	41.6 ± 5.9	31.2 ± 13.2	0.517	0.49910
Relación C:N	2000-250	12.9 ± 0.6	14.5 ± 1.0	1.914	0.21580	11.1 ± 2.5	19.4 ± 1.6	7.671	0.03244
	250-50	15.0 ± 0.3	14.8 ± 1.0	0.061	0.81344	14.7 ± 1.2	21.4 ± 2.8	4.800	0.07099
	< 50	3.4 ± 0.2	5.9 ± 0.4	34.185	0.00110	10.1 ± 1.5	10.3 ± 0.7	0.015	0.90801
Total	11.8 ± 0.3	13.8 ± 0.6	9.882	0.01998	11.6 ± 2.2	19.1 ± 1.6	7.964	0.03027	
Relación C:P	2000-250	25.8 ± 7.3	90.7 ± 10.5	25.788	0.00227	62.6 ± 19.5	86.6 ± 21.4	0.690	0.43803
	250-50	27.3 ± 5.7	144.3 ± 32.7	12.446	0.01240	62.7 ± 11.2	127.1 ± 32.9	3.429	0.11351
	< 50	31.8 ± 4.4	104.3 ± 13.2	27.219	0.00198	53.4 ± 6.3	95.9 ± 26.5	2.436	0.16961
Total	25.8 ± 6.6	98.4 ± 12.7	25.793	0.00227	62.7 ± 17.5	89.2 ± 20.7	0.959	0.36526	
Relación N:P	2000-250	2.0 ± 0.5	6.3 ± 0.8	19.681	0.00439	5.5 ± 0.6	4.4 ± 0.9	1.082	0.38827
	250-50	1.8 ± 0.4	9.5 ± 1.5	23.193	0.00295	4.2 ± 0.5	6.3 ± 1.8	1.304	0.29703
	< 50	9.4 ± 0.9	17.5 ± 1.4	24.633	0.00254	5.4 ± 0.3	9.9 ± 3.4	1.796	0.22876
Total	2.1 ± 0.5	7.1 ± 0.9	21.886	0.00340	5.3 ± 0.5	4.7 ± 0.9	0.348	0.57661	

Los valores corresponden a medias ± EE, n = 4
Diferencia significativa: P < 0.05

Anexo 2. Continuación

Variable	Fracción (µm)	1999				2000			
		B referencia	BS temprano	F	p	B referencia	BS temprano	F	p
Masa de suelo	2000-250	878.5 ± 26.6	804.0 ± 20.9	4.852	0.06384	858.7 ± 40.3	752.5 ± 25.7	4.944	0.0679
	250-50	101.0 ± 21.2	176.7 ± 15.6	8.308	0.02797	116.9 ± 33.8	223.8 ± 21.3	7.178	0.0366
	< 50	20.5 ± 6.2	19.2 ± 6.2	0.021	0.89023	24.4 ± 8.5	23.7 ± 5.1	0.005	0.9440
C-total	Concentración 2000-250	143.7 ± 8.4	224.6 ± 16.9	18.381	0.00516	114.3 ± 19.6	253.1 ± 12.4	35.837	0.0010
	250-50	190.1 ± 21.3	278.5 ± 19.5	9.367	0.02221	131.6 ± 19.7	295.7 ± 19.4	35.294	0.0010
	< 50	184.7 ± 27.8	263.4 ± 6.4	7.620	0.03284	122.2 ± 17.8	276.4 ± 8.3	61.562	0.0002
Total	150.4 ± 10.5	235.1 ± 16.5	18.831	0.00488	115.8 ± 18.3	263.3 ± 14.1	40.555	0.0007	
Masa 2000-250	2000-250	842.9 ± 42.0	767.8 ± 26.0	2.309	0.17947	843.4 ± 45.7	724.4 ± 29.1	4.811	0.0707
	250-50	130.8 ± 32.9	209.9 ± 20.3	4.189	0.08664	131.4 ± 40.0	251.0 ± 24.3	6.532	0.0431
	< 50	26.3 ± 10.0	22.3 ± 7.5	0.104	0.75826	25.2 ± 8.0	24.6 ± 5.1	0.038	0.9528
N-total	Concentración 2000-250	10.0 ± 0.9	13.2 ± 1.7	2.777	0.14695	8.7 ± 1.8	17.8 ± 1.0	20.098	0.0042
	250-50	13.0 ± 1.0	14.3 ± 1.6	0.440	0.53159	9.0 ± 0.7	22.1 ± 1.5	62.280	0.0002
	< 50	14.4 ± 1.3	12.9 ± 1.7	0.524	0.49636	15.3 ± 1.8	16.3 ± 0.4	0.316	0.5941
Total	10.4 ± 0.8	13.4 ± 1.7	2.592	0.15850	8.8 ± 1.7	18.8 ± 1.0	26.455	0.0021	
Masa 2000-250	2000-250	837.5 ± 42.0	790.0 ± 25.0	0.943	0.36890	839.8 ± 34.9	714.4 ± 38.9	5.757	0.0533
	250-50	134.0 ± 36.6	190.8 ± 21.2	1.797	0.22660	119.9 ± 29.2	265.5 ± 35.2	10.130	0.0190
	< 50	28.5 ± 8.9	19.2 ± 6.0	0.748	0.42030	40.4 ± 10.9	20.2 ± 4.1	3.004	0.1338
P-total	Concentración 2000-250	3.1 ± 0.1	2.4 ± 0.2	5.445	0.05836	6.4 ± 0.5	4.9 ± 0.1	7.731	0.0320
	250-50	3.6 ± 0.3	2.2 ± 0.1	15.253	0.00793	6.6 ± 0.6	4.6 ± 0.1	12.828	0.0116
	< 50	3.7 ± 0.4	4.2 ± 1.4	0.098	0.76539	3.8 ± 0.9	2.1 ± 0.2	3.660	0.1043
Total	3.1 ± 0.1	2.4 ± 0.2	8.750	0.02535	6.4 ± 0.5	4.8 ± 0.1	8.656	0.0248	
Masa 2000-250	2000-250	861.0 ± 29.4	815.3 ± 11.9	2.076	0.19970	867.7 ± 37.3	774.0 ± 26.1	4.248	0.0849
	250-50	116.1 ± 25.8	158.4 ± 11.7	2.225	0.18640	120.3 ± 34.3	215.3 ± 23.6	5.214	0.0625
	< 50	22.9 ± 5.2	26.3 ± 5.6	0.199	0.67090	11.9 ± 3.2	10.8 ± 3.1	0.069	0.8018
Relación C:N	2000-250	15.0 ± 2.2	17.5 ± 1.4	0.966	0.36370	13.7 ± 1.7	14.0 ± 0.6	0.039	0.8498
	250-50	14.5 ± 0.5	19.9 ± 1.7	9.801	0.02031	13.8 ± 2.0	14.2 ± 0.8	0.481	0.5138
	< 50	13.1 ± 2.5	21.6 ± 2.8	5.131	0.06409	14.3 ± 1.2	13.4 ± 0.6	99.996	0.0001
Total	14.7 ± 1.8	18.0 ± 1.4	2.045	0.20269	7.9 ± 0.5	17.0 ± 0.8	0.037	0.8531	
Relación C:P	2000-250	47.0 ± 1.4	94.8 ± 13.9	11.611	0.01436	18.4 ± 3.6	51.6 ± 2.9	50.853	0.0004
	250-50	53.7 ± 5.2	131.8 ± 16.4	20.761	0.00387	21.1 ± 4.8	64.8 ± 4.6	42.764	0.0006
	< 50	52.1 ± 10.3	80.3 ± 16.8	2.053	0.20185	44.7 ± 19.1	136.1 ± 10.0	17.991	0.0054
Total	48.2 ± 2.0	100.1 ± 12.9	15.792	0.00733	18.9 ± 3.7	55.3 ± 3.6	50.528	0.0004	
Relación N:P	2000-250	3.3 ± 0.3	5.5 ± 1.0	4.632	0.07488	1.4 ± 0.3	3.6 ± 0.2	51.209	0.0004
	250-50	3.7 ± 0.3	6.7 ± 0.9	9.410	0.02201	1.4 ± 0.2	4.8 ± 0.4	65.970	0.0002
	< 50	4.1 ± 0.6	4.1 ± 1.4	0.001	0.97321	5.7 ± 2.5	8.1 ± 0.8	0.877	0.3851
Total	3.4 ± 0.3	5.7 ± 0.9	5.665	0.05476	1.4 ± 0.3	3.9 ± 0.2	53.286	0.0003	

Los valores corresponden a medias ± EE, n = 4
Diferencia significativa: P < 0.05

Anexo 3. Cálculo del secuestro de C en madera de árboles (DAP \geq 2.5 cm) del BS temprano luego de 3 años de fertilizaciones de suelo con P (75 kg/ha*año)

VARIABLES	unidad	valor	Referencia
1) Densidad específica de la madera (DEM)	g/cm	0.55	Read y Lawrence
2) Area Basal (AB) (Testigo)	cm	7	Campo y Vázquez-Yanes
3) Area Basal (aplicación de P)	cm	16.5	Campo y Vázquez-Yanes
4) Altura de los árboles (h)	m	3.85	Campo y Vázquez-Yanes
5) Densidad de árboles	ind/ha	4358	Campo y Vázquez-Yanes
6) C en la madera	%	50	Brown y Lugo

ECUACIÓN BIOMASA DE ÁRBOLES

1992

Martinez-Yrizar et al.

$$\text{Log10}(\text{biomasa}) = -0.7590 + 0.9011 * \text{Log10}(\text{AB}) + 0.5715 * \text{Log10}(\text{DEM}) + 0.5654 * \text{Log10}(\text{h})$$

Testigo

$$\text{Log10}(\text{biomasa-testigo}) = 0.19 = 1.53 \text{ Kg madera/ind}$$

Aplicación de P

$$\text{Log10}(\text{biomasa-P}) = 0.52 = 3.32 \text{ Kg madera/ind}$$

CARBONO EN LA MADERA

Testigo

$$1.53 \text{ Kg} * 0.5 = 0.77 \text{ Kg C / ind.}$$

$$0.77 \text{ Kg C} * 4358 \text{ ind/ha} = 3333.87 \text{ Kg C/ha}$$

Aplicación de P

$$3.32 \text{ Kg} * 0.5 = 1.66 \text{ Kg C / ind.}$$

$$1.66 \text{ Kg C} * 4358 \text{ ind/ha} = 7234.28 \text{ Kg C/ha}$$

CAPTURA POTENCIAL DE CARBONO

$$\text{C aplicación de P} - \text{C testigo} = \text{Captura potencial de C}$$

$$7234.28 \text{ Kg C/ha} - 3333.87 \text{ Kg C/ha} = 3900.41$$

3.9 Mg C/ha