

00377



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS

BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

EFFECTO DE DOS ESPECIES ARBOREAS SOBRE LAS CONDICIONES DEL  
SUELO: IMPLICACIONES PARA LA RESTAURACIÓN DEL BOSQUE  
TROPICAL SECO EN LA SIERRA DE HUAUTLA, MORELOS

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

(Biología Ambiental)

PRESENTA

Biól. Pablo Patricio Jara Torres

DIRECTOR DE TESIS: Dr. Julio Campo Alves

México, D. F.

Septiembre, 2005

COORDINACIÓN

m347512



Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

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

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



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

NOMBRE: Pablo Patricio

Jara Torres

FECHA: 02/09/2005

FIRMA: [Firma]

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

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 05 de julio del 2005, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del(a) alumno(a) Jara Torres Pablo Patricio con número de cuenta 503451279 con la tesis titulada: "Efecto de dos especies arbóreas sobre las condiciones del suelo: implicaciones para la restauración del bosque tropical seco en la Sierra de Huautla, Morelos", bajo la dirección del(a) Dr. Homero Julio Eudes Campo Alves.

Presidente:	M. en C. Julia Carabias Lillo
Vocal:	Dr. Leopoldo Galicia Sarmiento
Secretario:	Dr. Homero Julio Eudes Campo Alves
Suplente:	Dr. Miguel Martínez Ramos
Suplente:	Dr. Rodolfo Dirzo Minjarez

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F. a, 11 de agosto del 2005

Dr. Juan José Morrone Lupi  
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

## **Reconocimientos**

Gracias a la Fundación Packard por la beca recibida para la realización de mis estudios y el presente trabajo.

Este trabajo fue realizado gracias a la colaboración del Dr. Rodolfo Dirzo Minjarez y el Dr. Miguel Martínez Ramos, miembros del Comité Tutorial

## Agradecimientos

Muchas gracias a Taita Dios y a la Pacha Mama por todo.

Agradezco el apoyo integral y constante recibido de mis padres y toda mi familia para la realización de mis estudios, y en general para todos los aspectos de mi vida, especialmente gracias a mi madre quien personalmente me ayudó inclusive con el procesamiento de las muestras de campo.

Gracias a la UNAM, el Instituto de Ecología de la UNAM y en particular a todos quienes participan en el Plan de estudios de Maestría con orientación en Restauración Ecológica del Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas, por brindarme su ayuda y permitirme realizar mis estudios de posgrado en esta casa de estudios.

Expreso mis más sincera gratitud a quien además de haberme guiado y enseñado con mucha paciencia y constancia durante el desarrollo del presente trabajo, me ha brindado su cálida amistad y su valioso tiempo, al Dr. Julio Campo Alves, mi tutor principal.

De igual manera agradezco por su valioso tiempo, su guía, su enseñanza y su amistad al Dr. Rodolfo Dirzo Minjarez y al Dr. Miguel Martínez Ramos, miembros del comité tutorial y tribunal de tesis del presente trabajo.

Muchísimas gracias por los aportes recibidos en el presente trabajo, su gentiliza y su valioso tiempo a la Mtra. Julia Carabias Lillo y al Dr. Leopoldo Galicia Sarmiento, miembros del tribunal de tesis.

Agradezco mucho al Mtro. Enrique Solís Villalpando, técnico del laboratorio de Biogeoquímica Terrestre y Clima del Inst. de Ecología, quien me brindó su sincera amistad, y colaboró directamente con su guía y trabajo en los análisis químicos de la presente investigación.

Gracias a la Lcda. Georgina García que me ha brindado su amistad y ayuda en todos los aspectos logísticos del presente trabajo, y en todos los demás relacionados con la maestría desde el inicio de está.

Gracias a la Lcda. Luz María Aranda, por su amable atención, ayuda y guía en los trámites necesarios para realización de este trabajo.

Muchísimas gracias a Carolina Espinoza auxiliar del posgrado en el Inst. de Ecología de la UNAM por su amistad y su ayuda en los trámites administrativos.

Gracias a mis queridos compañeros del laboratorio: Rigoberto, Vini, Ana María, Edith, Lupita, Israel, Paty, Arturo, Serbia, quienes también me han ayudado con su orientación en muchas técnicas de este trabajo y con los muestreos de campo. A Rafael y Adriana, por su apoyo con los materiales de laboratorio y su plena amistad.

Agradezco a mis entrañables compañeros de la maestría en restauración. Alfonso, Leopoldo, Josué, Verónica, Fernando, Germán, Valentina; Gustavo, Juan Carlos, Carla, Paula, Elsa, y Gibran.

A los buenos compañeros y amigos del laboratorio Interacción planta animal del Inst. de Ecología: Eli, Fernando, Betzabe, Carmina, Lucero, Octavio, Paula, Cesar, Rubén, Raúl, Jessica, Paula, Gabriel, Adriana, Verónica, Sergio.

Gracias por la ayuda en el campo a Gerardo, Enrique, Don Franco, Franco hijo, Don Lupe, Leticia, Fernando, Rigoberto, Florencia, Arturo, Rosa y Silvina.

Gracias al Dr. Juan Fornoni, Rafa, Perú, Bernardo, Lluvia y todos los amigos del laboratorio de genética de poblaciones

Gracias a todo el personal de la Biblioteca del Inst. de Ecología de la UNAM.

Muchas gracias a Ma. Dolores Rodríguez, de la coordinación del posgrado de Ciencias Biológicas.

Agradezco a todos quienes forman parte de la comunidad del Instituto de Ecología de la UNAM.

Gracias a toda la banda de amigos y colegas de la Facultad de Ciencias de la UNAM.

Gracias a todos esos incontables amigos que me han apoyado en cada momento.

## INDICE DEL CONTENIDO DE LA TESIS

<b>RESUMEN</b> .....	1
<b>RESUMEN EN INGLES</b> .....	2
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	3
<b>ANTECEDENTES</b> .....	5
El bosque tropical seco en el estado de Morelos.....	6
Limitantes nutricionales para la regeneración del BTS .....	7
Fuentes de nutrientes para las plantas.....	7
Facilitación de nutrientes durante la regeneración de la vegetación.....	10
<b>JUSTIFICACIÓN</b> .....	13
<b>OBJETIVOS</b> .....	14
<b>MODELO CONCEPTUAL Y DISEÑO EXPERIMENTAL</b> .....	15
<b>SITIO DE ESTUDIO</b> .....	17
<b>MÉTODOS</b>	
Selección de especies e individuos.....	18
Muestreo de hojas.....	19
Muestreo del mantillo y el suelo.....	20
Análisis químicos.....	22
Análisis estadísticos.....	25
<b>RESULTADOS</b>	
<b>Hojas</b>	
Fenología foliar.....	26
Concentración de N y de P.....	26
Reabsorción de N y de P desde las hojas.....	28
<b>Mantillo</b> .....	29
Concentración y masa de N.....	32
Concentración y masa de P.....	34
<b>Suelo</b>	
Densidad .....	37
pH.....	38
Concentración y masa de N.....	39
Transformación potencial de N.....	43
Concentración y masa de P.....	45
<b>DISCUSIÓN</b>	
Nitrógeno y fósforo en las hojas.....	52
Nitrógeno y fósforo en el mantillo.....	54
pH del suelo.....	56
Nitrógeno y fósforo en el suelo.....	57
Influencia de <i>A. cochliacantha</i> e <i>I. arborescens</i> en el suelo del BTS secundario de Sierra Huautla.....	60
<b>CONCLUSIONES</b> .....	64
Consideraciones económicas, sociales y ecológicas para la recuperación de la fertilidad del suelo de BTS de la Sierra de Huautla.....	65
<b>REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	69

## RESUMEN

Las altas tasas de deforestación que sufre el bosque tropical seco (BTS) y el cambio de uso de suelo producen la pérdida de especies y disminuyen la fertilidad del suelo, limitando la regeneración de vegetación secundaria. El estudio de los efectos de la vegetación arbórea pionera sobre la dinámica de nutrientes en el suelo permite identificar especies con mecanismos fisiológicos de conservación de nutrientes que pueden mejorar la fertilidad de los suelos en áreas perturbadas que han sido usadas para actividades agropecuarias y luego abandonadas. Tal estudio es útil para la restauración ya que permite analizar el mecanismo de acumulación de nutrientes por parte de especies arbóreas pioneras. Desde un punto de vista funcional, este mecanismo es la principal fuente de ingreso de nutrientes y energía al suelo en el bosque secundario. En este trabajo se evaluaron el contenido de N y P en las hojas de *Acacia cochliacantha* e *Ipomoea arborescens* y sus efectos sobre el N y el P en el piso y suelo de un BTS secundario de 20 años de edad de la Sierra de Huautla, Morelos. Particularmente, para ello, en cada una de 10 parcelas de 10 × 10 m localizadas de forma aleatoria en una superficie de 10 ha se seleccionó un individuo de cada una de estas especies y se muestrearon mensualmente sus hojas durante un período foliar (junio – noviembre 2003), mientras que el mantillo y el suelo superficial (0-5 cm de profundidad) fueron muestreados en las estaciones de lluvias (septiembre 2003) y de secas (marzo 2004) a tres distancias de los árboles (a 20 cm del tronco, al borde del dosel y a 1 m fuera del perímetro del dosel). *A. cochliacantha* produjo hojas más ricas en N y presentó la variación estacional mayor en la masa de N en el mantillo y la mayor masa de  $\text{NO}_3^-$  y de P lábil inorgánico en el suelo; en contraste, *I. arborescens* favoreció una mayor acumulación de materia orgánica en el piso del bosque y presentó una mayor masa de P lábil orgánico en el suelo. Estos resultados permiten establecer importantes diferencias en el ciclo del N y del P asociado a ambas especies de BTS, que pudieran ser aprovechadas para favorecer el suministro de ambos nutrientes a especies vegetales de sucesión tardía con mayores requerimientos, y de esta forma contribuir a los procesos de regeneración de los sitios perturbados con limitación de nutrientes.



## RESUMEN EN INGLES

The high rates of deforestation that suffers the tropical dry forest (TDF) and the change of use of soil produce the loss of species and diminish the fertility of the soil, limiting the regeneration of secondary vegetation. The study of the effects of the arboreal pioneering vegetation on the dynamics of nutrients in the soil allows to identify species with physiological mechanisms of conservation of nutrients that can improve the fertility of the soils in disturbed areas that have been used for farming activities and then abandoned. Such a study is useful for the restoration since it allows to analyze the mechanism of accumulation of nutrients for arboreal pioneering species. From a functional point of view, this mechanism is the main source of revenue of nutrients and energy to the soil in the secondary forest. In this work the content was evaluated of N and P in leaves of *Acacia cochliacantha* and *Ipomoea arborescens* and his effects on the N and the P in the floor and soil of a secondary TDF of 20 years of age of Sierra de Huautla, Morelos. Particularly, in each of 10 plots of 10 x 10 m located of random form in a surface of 10 ha, it has an individual selected of each one of these species and collected monthly his leaves during a period to foliate (June - November, 2003), whereas the litter and the superficial soil (0-5 cm of depth) were collected on the stations of rains (September, 2003) and of droughts (March, 2004) to three distances of the trees (to 20 cm of the trunk, at the edge of the canopy and to 1 m out of the perimeter of the canopy). *A. cochliacantha* produced richer leaves in N and presented the seasonal major variation in the mass of N in the litter and the major mass of  $\text{NO}_3^-$  and of inorganic P soluble in the soil; in contrast, *I. arborescens* enhanced a major accumulation of organic matter in the floor of the forest and presented a major mass of organic P soluble in the soil. These results allow to establish important differences in the cycle of the N and of the P associated with both species, which could be taken advantage to favor the supply of both nutrients to vegetable species of late succession with major requirements, and this form to contribute at the processes of regeneration of the sites disturbed with limitation of nutrients.

## INTRODUCCIÓN

El bosque tropical seco (BTS) (Holdrige, 1967), conocido también en México como selva baja caducifolia (Miranda y Hernández, 1963) o bosque tropical caducifolio (Rzedowsky, 1978), se encuentra en su mayor parte deforestado debido a la dinámica de cambio de la cobertura vegetal y uso de suelo prevalecientes en el país (Trejo y Dirzo, 2000). Como un resultado de la deforestación y cambio de uso del suelo, ocurren pérdidas de carbono (C), nitrógeno (N) y fósforo (P) (Maass et al., 1988; Kauffman et al., 1993; Maass, 1995) y de especies, que limitan la producción del ecosistema y la regeneración de la vegetación. En la región de la Sierra de Huautla, Morelos, existe un mosaico de vegetación secundaria que se desarrolla sobre suelos con baja disponibilidad de P (Romualdo, 2003) y con alteraciones en el ciclo de N (Saynes et al., 2005). Ambos nutrientes (*i.e.*, N y P) frecuentemente limitan el desarrollo de las especies vegetales (Vitousek, 1984; Vitousek y Howarth, 1991) y pueden limitar la regeneración de la vegetación secundaria en sitios con BTS (Campo y Vázquez-Yanes, 2004; Ceccon et al., 2004).

En condiciones de escasez y baja disponibilidad de nutrientes (p.e. N y P) en el suelo, la *facilitación*, mecanismo de sucesión secundaria en el cual las especies colonizadoras de etapas tempranas modifican el ambiente de forma que puede ocurrir el establecimiento de especies de sucesión tardía (*sensu* Connell y Slatyer, 1977), constituye un mecanismo importante para la regeneración de cubierta vegetal (Rhoades et al., 1994; Pugnaire et al., 1996). Las especies arbóreas facilitadoras pueden actuar como *ingenieros de ecosistemas* (*sensu* Jones et al., 1994) mejorando la fertilidad del suelo (p. e. a través de la acumulación y retención de nutrientes; Hobbie, 1992 ; Rusell et al., 1998) y creando micrositios ricos en nutrientes disponibles (Døckersmith et al., 1999). Para comprender el

proceso de sucesión vegetal es importante conocer los atributos fisiológicos y ecológicos de las especies presentes en cada estadio, así como las condiciones abióticas pasadas y presentes del sitio (Connell y Slatyer, 1977; Pickett y McDonnell, 1989).

Las diferencias en las respuestas fisiológicas que tiene cada especie vegetal a la disponibilidad de recursos en el medio ambiente pueden ser determinantes en los efectos que tienen las especies vegetales sobre el suelo (Dickson e Isebrands, 1991; Chapin, 1991). En las especies de BTS secundarios las principales respuestas fisiológicas ante la limitación de nutrientes se dan en la capacidad para retornar necromasa y nutrientes al suelo, y en la eficiencia de los mecanismos de conservación de nutrientes (Cuevas y Lugo, 1998). Entre los mecanismos de conservación de nutrientes más importantes para especies de BTS secundarios, se encuentra la reabsorción de nutrientes desde las hojas (Lal et al., 2001), mecanismo que influye directamente en la calidad del mantillo producido (Vitousek y Sanford 1986), y por esto, en la capacidad por parte de las especies vegetales para retornar carbono y nutrientes al suelo (Cuevas y Lugo, 1998).

En el presente trabajo, en un BTS de 20 años de edad explotado anteriormente por 50 años con el cultivo de maíz y el pastoreo ocasional de ganado, se analizaron en dos especies arbóreas pioneras, el mecanismo de reabsorción de N y P desde las hojas senescentes, la capacidad para retornar biomasa y nutrientes al suelo por medio de la acumulación de mantillo, y el efecto que debido a estas características fisiológicas tienen cada una de las dos especies estudiadas sobre la mineralización y disponibilidad de N y P en el suelo. El estudio de los efectos de las especies arbóreas pioneras sobre el suelo es de utilidad para la restauración del BTS ya que permite identificar dentro de lugares de BTS degradados, sitios con mayor disponibilidad de nutrientes en el suelo, los cuales se podrían aprovechar para sembrar especies de sucesión tardía demandantes de nutrientes.

Con el propósito de estudiar la dinámica de nutrientes asociados a las especies colonizadoras en suelos perturbados de BTS, en este trabajo se ha planteado como objetivo general analizar el efecto de dos especies pioneras dominantes (*Acacia cochliacantha* Humb. et Bonpl. e *Ipomoea arborescens* Humb. et Bonpl.), sobre la disponibilidad de N y de P en el suelo de BTS secundarios en la Sierra de Huautla, Morelos. Si evidenciamos que *A. cochliacantha* e *I. arborescens* favorecen la disponibilidad de N y P en el suelo creando áreas específicas donde se concentran los nutrientes, podríamos aprovechar la influencia creada por estas especies para brindar nutrientes a otras especies vegetales.

## ANTECEDENTES

Los BTS están ampliamente distribuidos en el mundo, ocupando poco más del 40% de la región tropical y subtropical (Murphy y Lugo, 1986). En México cubren aproximadamente 11% del territorio nacional (Velázquez et al., 2002). Cada año se deforestan aproximadamente 300 mil ha con el fin de realizar ganadería extensiva y establecer cultivos, y en menor grado, extraer madera (Masera et al., 1992). La disminución en su superficie y modificación del bosque por la deforestación produce fragmentación de hábitats, erosión del suelo y altera el balance hídrico y de nutrientes en el ecosistema (Maass, 1995). Como resultado de ello se ha documentado que las pérdidas de C, N y P del ecosistema pueden superar el 75% de su capital aéreo (Kauffman et al., 1993). En México existe evidencia sobre pérdidas en la fertilidad del suelo producto de la conversión del BTS para la agricultura y ganadería. Por ejemplo, en Chamela, Jalisco, se conoce que después de 11 años de modificación de la cobertura vegetal, la disponibilidad de P y de magnesio (Mg) en el suelo disminuyó en 50 y 80 %, respectivamente, en comparación con las

Con el propósito de estudiar la dinámica de nutrientes asociados a las especies colonizadoras en suelos perturbados de BTS, en este trabajo se ha planteado como objetivo general analizar el efecto de dos especies pioneras dominantes (*Acacia cochliacantha* Humb. et Bonpl. e *Ipomoea arborescens* Humb. et Bonpl.), sobre la disponibilidad de N y de P en el suelo de BTS secundarios en la Sierra de Huautla, Morelos. Si evidenciamos que *A. cochliacantha* e *I. arborescens* favorecen la disponibilidad de N y P en el suelo creando áreas específicas donde se concentran los nutrientes, podríamos aprovechar la influencia creada por estas especies para brindar nutrientes a otras especies vegetales.

## ANTECEDENTES

Los BTS están ampliamente distribuidos en el mundo, ocupando poco más del 40% de la región tropical y subtropical (Murphy y Lugo, 1986). En México cubren aproximadamente 11% del territorio nacional (Velázquez et al., 2002). Cada año se deforestan aproximadamente 300 mil ha con el fin de realizar ganadería extensiva y establecer cultivos, y en menor grado, extraer madera (Maser et al., 1992). La disminución en su superficie y modificación del bosque por la deforestación produce fragmentación de hábitats, erosión del suelo y altera el balance hídrico y de nutrientes en el ecosistema (Maass, 1995). Como resultado de ello se ha documentado que las pérdidas de C, N y P del ecosistema pueden superar el 75% de su capital aéreo (Kauffman et al., 1993). En México existe evidencia sobre pérdidas en la fertilidad del suelo producto de la conversión del BTS para la agricultura y ganadería. Por ejemplo, en Chamela, Jalisco, se conoce que después de 11 años de modificación de la cobertura vegetal, la disponibilidad de P y de magnesio (Mg) en el suelo disminuyó en 50 y 80 %, respectivamente, en comparación con las

correspondientes a la vegetación original (Maass, 1995), mientras que evidencias experimentales obtenidas en BTS secundarios de Yucatán indican que el crecimiento y producción de la vegetación secundaria pueden ser limitados por la disponibilidad de N y P en el suelo (Campo y Vázquez-Yanes, 2004).

### **El bosque tropical seco en el Estado de Morelos**

Los BTS en el estado de Morelos constituyen un recurso importante de supervivencia para sus habitantes (Bye, 1995). Cubren aproximadamente 1100 km<sup>2</sup> y solo el 50% de su superficie se encuentra intacta (Trejo y Dirzo, 2000). La reducción de su cobertura es producto principalmente de la agricultura, la ganadería extensiva y la extracción de leña, siendo el desarrollo de cultivos temporales la actividad agrícola más practicada en la región (Dorado, 1997). Entre 1973 y 1989 la tasa de deforestación anual en el Estado fue estimada en 1.4%, lo cual significa una pérdida de aproximadamente 18 km<sup>2</sup>/año (Trejo y Dirzo, 2000). En el área cubierta por BTS los suelos presentan severas limitantes para la producción agrícola (Dorado y De la Maza, 1998). Recientemente se ha evidenciado que la disponibilidad de P en el suelo es baja (Romualdo, 2003) y que el cambio de cobertura afecta el ciclo de N desde el abandono del campo agropecuario (Saynes et al., 2005). Esto sugiere un papel crítico de las abundancias de ambos nutrientes para el restablecimiento de la vegetación.

## **Limitantes nutricionales para la regeneración del BTS**

El N y el P son nutrientes que comúnmente pueden limitar el desarrollo de las especies vegetales (Aerts y Chapin, 2002). Diferentes estudios indican que la disponibilidad de N y de P limitan el crecimiento y la productividad de la vegetación secundaria del BTS (Campo y Vázquez-Yanes, 2004, Solís y Campo, 2004), así como su regeneración (Ceccon et al., 2004). Existen evidencias experimentales que indican que la fertilización con P aumenta el reclutamiento y la supervivencia de la comunidad de plántulas, mientras que la adición de N incrementa el número de individuos (Ceccon et al., 2003).

## **Fuentes de nutrientes para las plantas**

La circulación de elementos dentro del ecosistema es la fuente más importante de nutrientes para las plantas en ecosistemas terrestres (Schlesinger, 1997). Por ejemplo, en un BTS no perturbado de México se encontró que más del 60% del K y más de 95% del P que utilizan las plantas cada año proviene de la recirculación de nutrientes (vía descomposición de tejidos senescentes en el piso del bosque), siendo el porcentaje restante cubierto por los ingresos atmosféricos y por la meteorización de rocas (Campo et al., 2000, 2001a, 2001b).

Los mecanismos de conservación de nutrientes que ocurren en la circulación de elementos dentro del sistema, son determinantes en la estructura y funcionamiento de bosques tropicales (Vitousek y Sanford, 1986). La reabsorción de nutrientes antes de que caigan las hojas es un mecanismo importante de conservación de los mismos (Chapin, 1980, Chapin, 1983, Charley y Richards, 1983). Este mecanismo permite a las especies vegetales que se encuentran en suelos pobres, usar de forma eficiente los nutrientes y de esta manera desarrollarse (*sensu* Vitousek, 1984). Se ha estimado que la masa de nutrientes retenidos y almacenados previamente a la senescencia de los tejidos foliares (*i.e.*,

reabsorbidos) puede alcanzar el 50% en los casos del N y del P en BTS de Sierra de Huautla (Cárdenas, 2004).

Aunque una comparación del contenido de nutrientes de las hojas verdes con los de la hojarasca no corresponde exactamente con la cantidad transferida (ya que existen pérdidas por lavado u otros factores), en general estos valores pueden dar una idea de la magnitud de transferencia (Vitousek y Stanford 1986). La concentración de nutrientes en los tejidos senescentes es determinada por su concentración en los tejidos vivos (Chapin, 1991). Estos contenidos son sensibles a la disponibilidad de nutrientes en el suelo (Hobbie, 1992; Campo-Alves, 2003). Así, se ha reportado que en BTS secundarios el contenido de N y de P en las hojas de las plantas puede variar dependiendo de la disponibilidad de nutrientes en el sitio y de la identidad de las especies. Estas variaciones son reflejadas en los flujos de estos elementos que retornan cada año al suelo (Campo y Dirzo, 2003).

La descomposición de residuos orgánicos es el principal proceso de circulación de nutrientes en un ecosistema (Grubb, 1995). Una parte importante de los nutrientes que se liberan durante el proceso de descomposición son incorporados por las plantas o por la biomasa microbiana del suelo (Cuevas y Medina, 1998). La cantidad de nutrientes que se mineraliza o inmoviliza durante la descomposición depende de la relación C:N:P de la materia orgánica (Lawrence y Foster, 2002). Así, una relación C:N:P elevada indica que hay mucho C y, proporcionalmente poco N y P, por lo que existe una gran demanda de estos nutrientes por parte de los microorganismos del suelo, por lo cual el N y P es inmovilizado por la biomasa microbiana (Tiessen et al., 1998). En contraste, relaciones C:N:P de 50:10:1 o menores, favorecen la descomposición y la mineralización de ambos nutrientes (Tiessen et al., 1998).



Otra fuente importante de nutrientes para las plantas es la fijación simbiótica de N atmosférico (Rhoades, 1997). Esta consiste en la transformación del dinitrógeno ( $N_2$ ) atmosférico a formas de N que las plantas y otros organismos pueden usar (p.e.  $NH_4^+$  o  $NO_3^-$ ) (Sprent y Sprent, 1990). Generalmente, las tasas mayores de fijación de N por unidad de área ocurren cuando existen relaciones simbióticas entre plantas vasculares y bacterias fijadoras de N (Crews, 1999). En árboles y arbustos tropicales, las tasas anuales de fijación de N reportadas hasta ahora varían entre poco más de 5 kgN/ha y 600 kgN/ha (Cuadro 1). Estos aportes son considerablemente mayores en comparación con la cantidad de N que ingresa por precipitación en bosques neotropicales (9.9–14 kgN/ha·año; Vitousek y Sanford, 1986) y pueden superar la cantidad de N que retorna al suelo asociada a la producción de hojarasca en los mismos (2–162 kg/ha·año; Grubb, 1995). La importancia de este aporte para la demanda del nutriente por parte de las plantas puede evidenciarse; p.e., en un bosque natural de Guinea el 64 % del N utilizado por las plantas procedió de la fijación del N atmosférico (Becker y Johnson, 1998). Roogy et al. (1999) estimaron que en un bosque tropical húmedo de la Guyana Francesa la fijación de N por simbiontes asociados a leguminosas contribuyó con 136 kgN/ha·año durante el inicio de la sucesión.

Cuadro 1. Nitrógeno fijado bajo plantaciones de árboles tropicales.

Especie	kg/ha/año	Referencia
<i>Acacia holosericea</i>	49.7	Sprent y Parsons 1999
<i>Acacia mearnsii</i>	200.0	Ladha et al. 1993
<i>Acacia senegal</i>	5.3	Sprent y Parsons 1999
<i>Acacia seyal</i>	8.3	Sprent y Parsons 1999
<i>Acacia tortilis</i>	6.2	Sprent y Parsons 1999
<i>Acacia trachycarpa</i>	36.5	Sprent y Parsons 1999
<i>Arachis pintoi</i>	36-78	Valles et al. 2001
<i>Cajanus cajan</i>	27	Becker y Johnson 1998
<i>Canavalia ensiformis</i>	44.66	Becker y Johnson 1998
<i>Casuarina</i> sp.	58 - 218	Ladha et al. 1993
<i>Eritrina</i> sp.	60	Ladha et al. 1993
<i>Gliricidia cepium</i>	169	Nichols et al. 2001
<i>Inga</i> sp.	35	Ladha et al. 1993
<i>Leucaena leucocephala</i>	100 - 600	Zárate 1987
<i>Mucuna cochinchinensis</i>	52.4	Becker y Johnson 1998
<i>Mucuna pruriens</i>	55.9	Becker y Johnson 1998

### Facilitación de nutrientes durante la regeneración de vegetación

En condiciones de escasez de nutrientes en el suelo, como ocurre en áreas severamente perturbadas, el mecanismo de la *facilitación* es importante para la regeneración de la cubierta vegetal (Pugnaire et al., 1996). La *facilitación* ocurre cuando las especies colonizadoras modifican el ambiente hostil inicial, formado después de una perturbación severa, favoreciendo el establecimiento de otras especies en el sitio (Connell y Slatyer, 1977). La *facilitación* es una interacción biótica que beneficia a por lo menos a uno de los participantes (Bruno et al., 2003). En la literatura existen diversos ejemplos de interacción entre especies durante la sucesión vegetal en ecosistemas tropicales que podrían considerarse como un fenómeno de *facilitación*. Por ejemplo, los helechos de los géneros *Dicranopteris* y *Gleichenia* que crecen en suelos con fertilidad baja tienen un efecto

facilitador a largo plazo, al acumular nutrientes, materia orgánica y humedad en el suelo bajo su influencia (Russell et al., 1998). *Retama sphaerocarpa*, leguminosa que crece en ambientes semiáridos, acumula agua, N y P en el suelo facilitando el establecimiento y crecimiento de otras especies bajo su dosel (Puganaire et al., 1996). *Simarouba amara* aumenta la concentración de P disponible en los suelos bajo su influencia en bosques de Costa Rica (Rhoades et al., 1994).

Las especies que influyen en la regeneración de la vegetación mediante el mecanismo de facilitación han sido consideradas como organismos *ingenieros de ecosistemas* (Jones et al., 1994). Es decir, son organismos que directa o indirectamente modulan la disponibilidad de recursos para otras especies causando cambios bióticos y/o abióticos en el ambiente. En especial los árboles podrían actuar como *ingenieros autogénicos de ecosistemas* al producir cambios en la disponibilidad de nutrientes del suelo mediante el aporte de hojarasca (Jones et al., 1994; *i.e.*, cantidad y calidad de la misma).

Por lo general, en los ecosistemas pobres en nutrientes, las plantas crecen lentamente, utilizan eficientemente los nutrientes y producen hojarasca con baja concentración de elementos que son poco abundantes en el suelo (Vitousek, 1984). En tales situaciones, la hojarasca se descompone lentamente. En contraste en ecosistemas con suelos fértiles, las plantas crecen rápidamente y producen hojarasca rica en nutrientes la cual se descompone más fácilmente (Hobbie, 1992). La acumulación de nutrientes en el suelo bajo la cobertura de las plantas es de carácter específico (Rhoades, 1997) y refleja las diferentes respuestas ecofisiológicas de cada especie vegetal a las condiciones del ambiente (Cuevas y Lugo 1998). Además, los árboles modifican las condiciones del suelo en forma individual (Binkley y Giardina, 1998), influencia que ocurre cerca del tronco y bajo el dosel de los individuos (Belsky et al., 1989; Rhoades, 1997; Pugnarine et al. 1996), y, desde una

perspectiva ecológica, el suelo cerca del dosel de los árboles constituye a nivel local y regional una reserva importante de nutrientes que influye sobre la estructura y diversidad de la comunidad vegetal (Ceccon et al., 2002) y sobre el funcionamiento del ecosistema (Hobbie, 1992).

La sucesión secundaria es un proceso lento (Hartshorn, 1978), por lo que identificar especies que tienen propiedades que permiten aumentar la disponibilidad de recursos limitantes para la regeneración del bosque constituye una acción crítica encaminada a la restauración de sitios abandonados. Los estudios de la influencia de las especies colonizadoras sobre la disponibilidad de nutrientes en los suelos, proporcionan información para comprender: ¿cómo las especies arbóreas pioneras pueden mejorar la fertilidad de un sitio luego de la perturbación y abandono?, y ¿cómo aprovechar esta influencia creada por las especies arbóreas para el establecimiento de otras especies vegetales de estados de sucesión tardío?.

Muchas especies de leguminosas han sido consideradas eficaces para la restauración debido a que acumulan grandes cantidades de N en el suelo, poseen elevada productividad (Vitousek et al., 2002) y toleran condiciones ambientales estresantes (Ashton et al., 1997; Garg, 1998; 1999). Sin embargo, la ocurrencia de especies de otras familias en las primeras etapas de la sucesión secundaria sugiere que otros taxas también podrían mejorar las condiciones de los suelos en áreas que fueron perturbadas y posteriormente abandonadas.

## JUSTIFICACIÓN

En la mayoría de las regiones tropicales incluyendo aquellas con BTS, los nutrientes disponibles no se encuentran asociados a los minerales de arcilla sino a la materia orgánica del suelo y a la biomasa vegetal (Brown y Lugo, 1990; Tiessen et al., 1998). Por ello, estos nutrientes son susceptibles de perderse con la deforestación, ya que la biomasa vegetal representa su principal reserva (Vitousek y Sanford, 1986, Grubb, 1995).

La acelerada y extensa deforestación del BTS en el estado de Morelos (Trejo y Dirzo, 2000) y en el mundo (Janzen, 1988), ha evidenciado que estos ecosistemas requieren considerables esfuerzos de conservación y restauración. El cambio de uso de suelo en los BTS modifica la dinámica del ciclo de nutrientes (Maass, 1995), conduciendo a una posible limitante de N y de P para la regeneración vegetal en sitios perturbados y abandonados (Brown y Lugo, 1990; Romualdo, 2003; Saynes et al., 2005). Una estrategia importante para la restauración del BTS es estudiar los mecanismos de la circulación y conservación de nutrientes por parte de las especies arbóreas pioneras, ya que tales mecanismos determinan la disponibilidad de nutrientes en el suelo y con ello la productividad del ecosistema en regeneración (Jordan, 1985; Lal et al., 2001). El presente trabajo plantea que la eficiencia en los mecanismos de circulación y conservación de nutrientes por parte de especies arbóreas pioneras, les permite a estas especies mejorar la disponibilidad de nutrientes en los suelos perturbados, y de esta forma facilitar el arribo de especies tardías demandantes de nutrientes.

## OBJETIVOS

Con la finalidad de analizar la influencia de las especies arbóreas colonizadoras sobre la disponibilidad de nutrientes en el suelo de un sitio de BTS secundario de 20 años de edad en este trabajo se ha planteado como objetivo general:

Determinar el efecto de las especies pioneras dominantes *Acacia cochliacantha* Humb. et Bonpl., e *Ipomoea arborescens* Humb. et Bonpl., sobre la disponibilidad de N y de P en el suelo de BTS secundarios tempranos en la Sierra de Huautla, Morelos.

Los objetivos particulares fueron:

- (1) Determinar la concentración de N y de P en las hojas de *A. cochliacantha* e *I. arborescens*.
- (2) Determinar la acumulación de mantillo, N y P en el piso del bosque bajo y fuera de la cobertura de árboles de estas especies.
- (3) Determinar la disponibilidad de N y de P en el suelo del bosque bajo y fuera de la cobertura de árboles de estas especies.

Las hipótesis de este estudio fueron:

H<sub>1</sub>: La disponibilidad de N y P en el suelo dependería de la presencia de árboles de *A. cochliacantha* e *I. arborescens*.

H<sub>2</sub>: El efecto de los árboles sobre la disponibilidad de estos nutrientes variaría en función de la especie.

Al final del documento se hace un análisis económico de los servicios ambientales que las especies de estudio ofrecen al ecosistema gracias sus mecanismos fisiológicos de conservación de nutrientes, y se hace también un breve análisis de las posibles implicaciones ecológicas, sociales y económicas que tendría el cubrir las limitaciones de N y P para favorecer los procesos de regeneración vegetal de especies de sucesión tardía.

## MODELO CONCEPTUAL Y DISEÑO EXPERIMENTAL

La figura 1 muestra un diagrama simplificado de la circulación de nutrientes (particularmente N y P) entre la vegetación y el suelo de un ecosistema, utilizado en el presente estudio. El principal flujo de nutrientes ocurre desde las plantas al suelo por producción de residuos vegetales o necromasa. La descomposición de esta necromasa en el piso procede por acción microbiana y conduce a la mineralización (producción de  $\text{CO}_2$ ) y re-síntesis de la materia orgánica (formación de humus), y a la mineralización de nutrientes, los cuáles se incorporan al suelo. Una parte de los nutrientes que se incorporan al suelo son fijados en complejos de intercambio (orgánicos e inorgánicos), otra parte pueden abandonar el sistema por lixiviación o volatilización, y otra se integra a la solución del suelo. En el suelo hay un almacén total de N, del cual una fracción está disponible para las plantas (N-mineral, *i.e.*,  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NH}_4^+$ ) y otra fracción, la mayoría, constituye un almacén de N-orgánico, susceptible de pasar al compartimento disponible mediante el ataque y mineralización por parte de la biomasa microbiana.

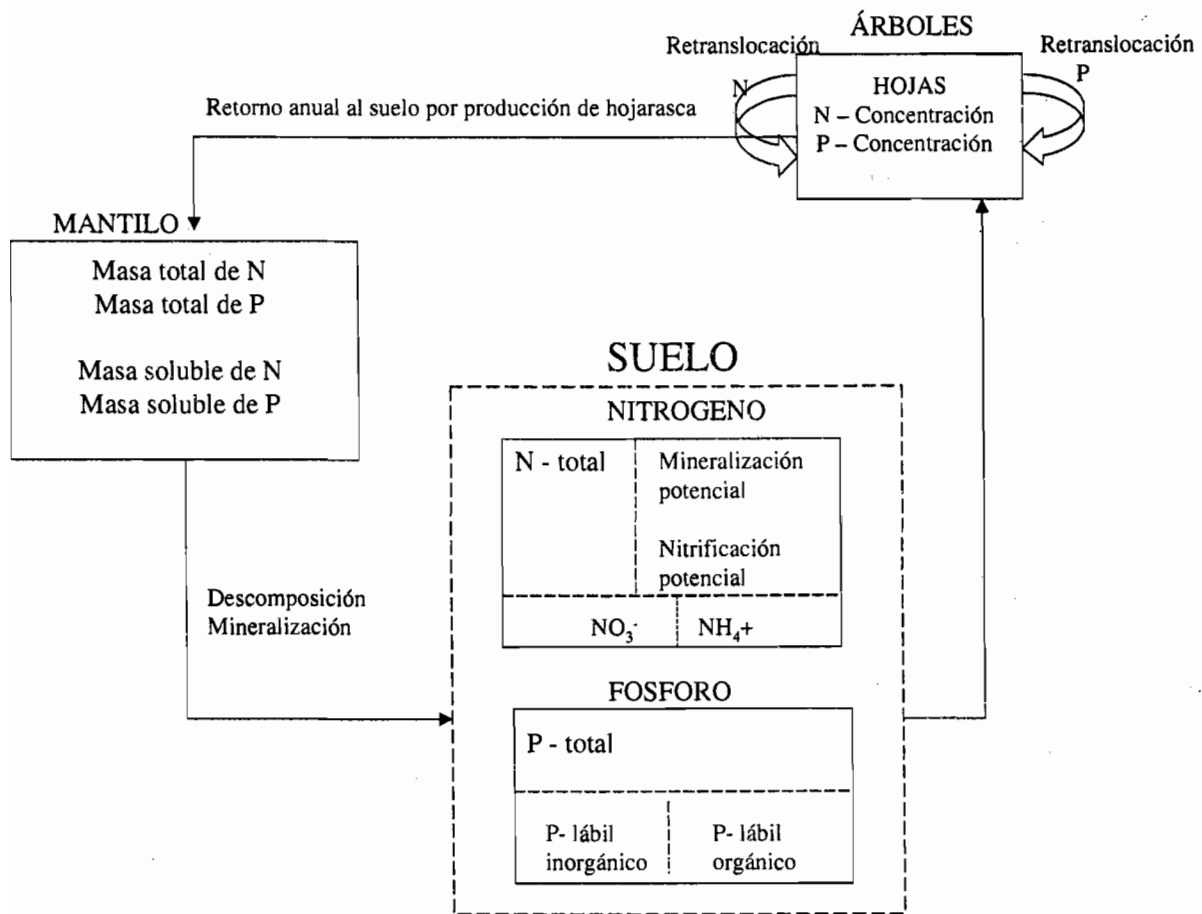


Figura 1. Modelo conceptual del diseño experimental utilizado en el presente estudio.

Tomando como base el modelo conceptual anterior, en el presente trabajo se estudió: (1) la concentración de N y P en las hojas de *A. cochliacantha* e *I. arborescens*, (2) la reabsorción de N y de P desde las hojas de ambas especies, (3) la necromasa en el piso del bosque, (4) la concentración y masa de N y de P total y soluble en el piso del bosque, (5) la concentración y masa de N y de P total en el suelo, (6) las transformaciones potenciales del N presente en el suelo (*i.e.*, mineralización y nitrificación), (7) la concentración de N-mineral en el suelo (*i.e.*, nitrato y amonio), y (8) la concentración de las diferentes formas de P lábil en el suelo (*i.e.*, P-lábil inorgánico y P-lábil orgánico).



## SITIO DE ESTUDIO

El estudio se llevó a cabo en un BTS secundario ubicado en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, localizado en la parte sureste del estado de Morelos ( $18^{\circ}20' 10''\text{N}$  y  $18^{\circ}34'20''\text{N}$  y  $98^{\circ}41'20''\text{W}$  y  $99^{\circ}08'15''\text{W}$ ). El clima en la región es cálido y subhúmedo, con una marcada estación seca (desde noviembre a abril) cuando la precipitación acumulada es menor al 5% de la lluvia anual (1035 mm; García, 1988). La topografía en la región es de lomeríos y mesetas con altitudes que varían entre 900 y 1400 msnm. La litología predominante incluye materiales del Oligoceno – Mioceno con numerosas áreas calizas y depósitos marinos de lutitas y areniscas (Romualdo, 2003). Los suelos (Entisoles del suborden Orthents; USDA) son pedregosos y poco profundos y su contenido de materia orgánica varía de 4 a 6% (Saynes, 2004) En el área, la disponibilidad de P en el suelo es baja (ver Romualdo, 2003) y como consecuencia de la perturbación, el ciclo de N ha sido afectado (Saynes et al., 2005; Valdespino, 2005), lo cual sugiere un papel crítico de sus abundancias para las plantas. La vegetación predominante en el área es el BTS con una altura media del dosel de 4 a 10 m, donde las familias más ricas en especies son Leguminosae, Poaceae, Asteraceae y Burseraceae (Dorado, 1997). El lugar del sitio de estudio es conocido con el nombre de *Piedra encimada*. Según el propietario ejidal, el Sr. Franco Bahena, en este terreno se había sembrado maíz y alimentado al ganado al final de cada cosecha durante 50 años, luego de esto hace 20 años el campo se abandonó por falta de producción.

## MÉTODOS

### Selección de especies e individuos

Para cumplir con los objetivos del estudio se delimitaron 10 parcelas de 10 × 10 m y se determinó la abundancia y el área basal de las especies arbóreas (diámetro a la altura del pecho, DAP,  $\geq 5$  cm). El valor de importancia relativa (VIR, *sensu* Curtis y McIntosh, 1950), indicó que la vegetación está dominada por *Acacia cochliacantha* Humb. & Conol. Ex Willd. (Fabaceae) (VIR = 52.3%) e *Ipomoea arborescens* (Humb. & Bonpl.) G. Don (Convolvulaceae) (23.0%), a las que acompañan *Mimosa benthamii* J.F Macbr (Fabaceae) (8.4%), *Malpighia mexicana* Juss (Malpighiaceae) (5.8%), *Lysiloma microphyllum* (Jacq) J.F. Macbr (Fabaceae) (4.9%) y *Wimmeria persicifolia* Radlk. (Celastraceae) (2.2%); (4 especies arbustivas con VIR < 1%, completan la vegetación leñosa; P. Jara, datos sin publicar). Para este estudio se seleccionaron las especies de árboles más abundantes en el sitio, es decir *A. cochliacantha* (conocida localmente con el nombre de “Cubata”) e *I. arborescens* (llamada “Cazahaute”). En cada parcela se seleccionó un individuo de cada especie cuidando que sus copas no interfirieran con las de otros árboles de la misma o de otras especies; el DAP promedio para *A. cochliacantha* fue de  $9.3 \pm 0.5$  cm, mientras que para *I. arborescens* fue de  $5.9 \pm 0.7$  cm.

## Muestreo de hojas

Durante el período foliar comprendido entre junio y diciembre de 2003, a mediados de cada mes, se colectó una muestra de las hojas jóvenes de cada uno de los individuos seleccionados de las dos especies. Cada muestra estaba compuesta por 4 submuestras tomadas cada una, en uno de los 4 puntos cardinales en el centro de altura del dosel (Fig. 2). Las hojas colectadas cada mes de cada árbol fueron compuestas (*i.e.*, las muestras de las cuatro posiciones fueron mezcladas), secadas en el laboratorio (por 2 días a 40°C) y molidas para posteriormente determinar los contenidos de N y de P.

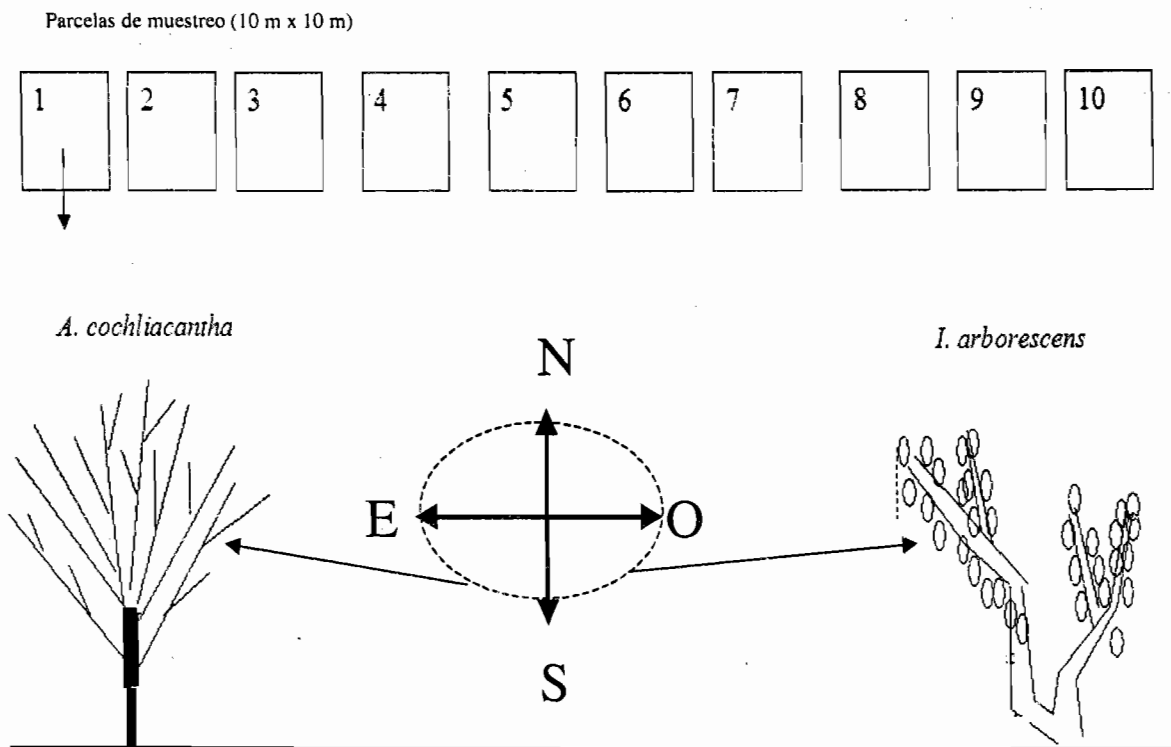
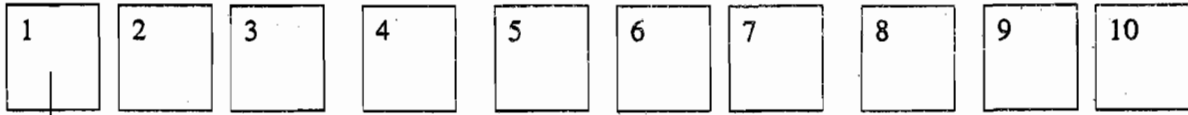


Figura 2. Diagrama para el análisis de los nutrientes presentes en las hojas.

## **Muestreo del mantillo y el suelo**

Durante la estación de lluvias (septiembre 2003) y la de secas (marzo 2004) se tomaron cuatro muestras del mantillo y cuatro del suelo superficial (profundidad 0-5 cm), a 20 cm de distancia del tronco de cada individuo seleccionado, al borde del dosel y a 1 m fuera del borde del dosel (esto debido a que la influencia de las especies en el suelo ocurre cerca del tronco y bajo el dosel del árbol; Zinke y Crocker, 1962; Rhoades, 1997). Las submuestras de cada muestra de mantillo y de suelo fueron tomadas en relación a las cuatro direcciones cardinales para cada posición y para cada árbol (*i.e.*, muestras compuestas) (Esto para anular la influencia del factor viento y luz en el diseño; ver Zinke, 1962; Fig. 3).

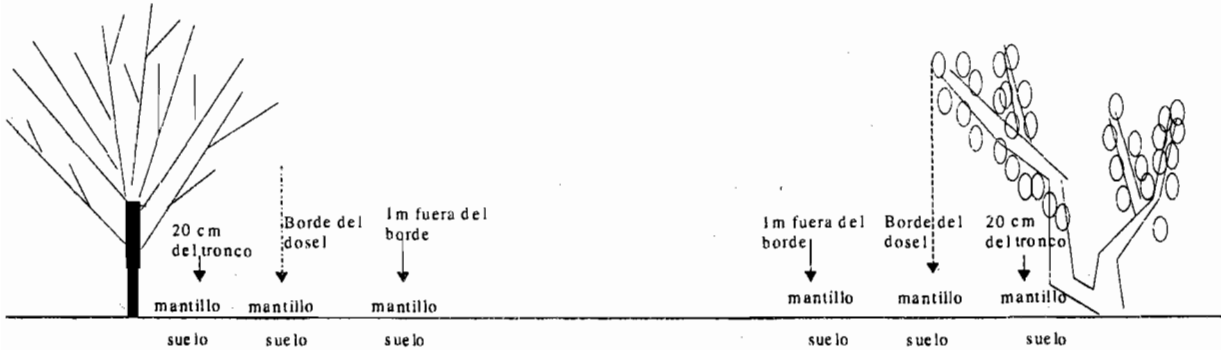
Parcelas de muestreo (10m x 10 m)



a)

*A. cochliacantha*

*I. arborescens*



b)

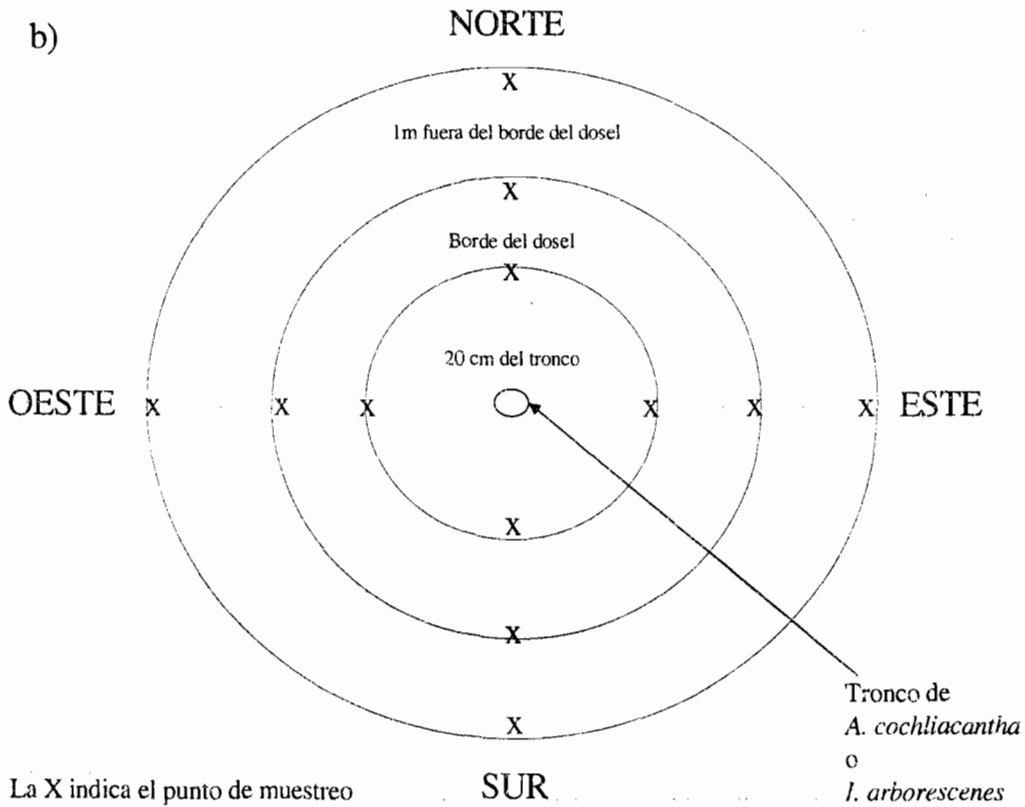


Figura 3. Diagrama del análisis de los nutrientes presentes en el piso y suelo del bosque;

vista lateral (a) y vista superior (b) de la ubicación de los puntos de muestreo.

## **Análisis químicos**

### *Concentración de N y P en tejidos vegetales*

El análisis de la concentración total de N y de P en las hojas y en el mantillo se realizó a partir de la digestión completa de 0.25 g de cada muestra compuesta de tejido vegetal previamente secado (40°C por 2 d) y molido, con 3 ml de peróxido de hidrógeno, 7 ml de ácido sulfúrico, utilizando selenio y sulfato de litio como catalizadores durante 3 h a 375°C en tubos de 75 ml (Anderson e Ingram, 1993). Luego de la digestión los extractos se aforaron con agua bidestilada, se filtraron en papel Whatman No.1. Las concentraciones totales de N y de P en cada muestra fueron determinadas mediante la lectura colorimétrica de los extractos en sistema automatizado (Technicon Autoanalizaer II).

La extracción del N y del P soluble presente en cada muestra compuesta del mantillo se realizó mediante la agitación por 30 min de 0.25 g de muestras frescas del material a las que se agregó 50 ml de agua destilada (ver Campo et al., 1998). Los extractos fueron leídos en sistema automatizado (Technicon Autoanalizaer II).

### *Concentración de N y P en el suelo*

La concentración total de N y de P en el suelo se determinó a partir del procedimiento de digestión Kjeldahl. Se pesaron 10 g de suelo previamente tamizado (malla 2 mm) de cada muestra compuesta de suelo y se agregó 25 ml de ácido sulfúrico y 8 ml de peróxido de hidrógeno (Anderson e Ingram, 1993). La digestión se realizó por 5 h a 375 °C, utilizando tubos digestores de 250 ml los cuales posteriormente fueron aforados con agua bidestilada. El contenido de cada tubo fue filtrado en papel Whatman No. 1. Los extractos obtenidos de la digestión fueron leídos en sistema automatizado (Technicon Autoanalizaer II).

Para la determinación de la concentración de  $\text{NO}_3^-$  y de  $\text{NH}_4^+$ , se pesaron 10 g de suelo tamizado (malla 2 mm) a los que se le agregó 50 ml de cloruro de potasio ( $\text{KCl}$  2 N) y se agitaron por 30 min (Robertson et al., 1999). Posteriormente los extractos se filtraron en papel filtro Whatman No. 1 y fueron leídos en sistema automatizado (Technicon Autoanalyzer II).

La concentración de P-lábil en el suelo fue determinada a partir de la extracción con bicarbonato de sodio. Para ello de cada muestra se pesaron 0.5 g de suelo tamizado (malla de 2 mm), el cual se colocó en tubos de centrifuga de 50 cc y se le agregó 30 ml de solución de  $\text{NaHCO}_3$  (0.5 M). Las muestras se agitaron durante 16 h y posteriormente se centrifugaron durante 10 minutos (10000 rpm y  $0^\circ\text{C}$ ) y fueron filtradas (Whatman No. 1). Para determinar la concentración de P lábil inorgánico se colocó 10 ml de cada extracto filtrado en un vial, a los que se agregó 3.6 ml de  $\text{H}_2\text{SO}_4$  (1.8 N) y se dejó reposar durante 24 h (Lajtha et al. 1999). Posteriormente se tomaron 7.5 ml del sobrenadante de cada extracto y mediante reducción con ácido ascórbico se determinó el contenido de P (Murphy y Riley, 1962). La técnica de Murphy y Riley consiste en agregar al extracto 2.5 ml de agua y una gota de p-nitrofenol (0.5%). Posteriormente se añadió el  $\text{NaOH}$  (4 N) por goteo hasta que la solución viró a color amarillo, después se agregó  $\text{H}_2\text{SO}_4$  (0.5 N) por goteo hasta que la solución se tornó de color transparente y se agregaron 4 ml de reactivo de color (ver Murphy y Riley, 1962) para finalmente aforarlo a 25 ml. Las lecturas de las concentraciones de P se realizaron en espectrofotómetro a 882 nm. Para la determinación de la concentración de P lábil total se colocó 5 ml del extracto centrifugado y filtrado en un matraz Erlenmeyer de 50 ml agregando 0.5 g de persulfato de amonio ( $(\text{NH}_4^+)_2\text{S}_2\text{O}_8$ ) y 10 ml de  $\text{H}_2\text{SO}_4$ (1.8 N). Los extractos fueron colocados en autoclave por 60 min a  $1.5 \text{ kg/cm}^3$

de presión. Posteriormente de cada matraz se tomaron 7.5 ml de la solución, determinando el contenido de P-lábil total con la técnica de Murphy y Riley (Lajtha et al., 1999). La concentración P lábil orgánico se estimó a partir de la diferencia entre la concentración del P lábil total y la concentración de P lábil inorgánico.

#### *Transformaciones potenciales de N*

La mineralización de N y nitrificación potenciales se determinaron en muestras frescas de suelo, dentro de las 48 h posteriores a cada muestreo. Las muestras fueron incubadas a 40°C durante 15 d. Los contenidos de N-mineral fueron determinados mediante extracción con KCl (ver punto anterior) al comienzo y final de cada incubación. Las concentraciones iniciales y finales fueron determinadas colorimétricamente mediante procedimientos automatizados. Mediante la sustracción de las concentraciones iniciales de amonio y nitrato ( $t = 0$ ) a las finales ( $t = 15$  d), se determinó la mineralización de N. El mismo procedimiento se utilizó para determinar la nitrificación potencial, utilizando las concentraciones inicial y final de nitrato (Robertson et al., 1999).

#### *Cálculo de las masas de N y de P en el mantillo y en el suelo*

Las masas de N y P en el mantillo se calcularon multiplicando la concentración de nutrientes de cada muestra de mantillo por la masa de mantillo bajo y fuera de la cobertura de cada árbol. El mismo procedimiento se siguió para la determinación de la masa de ambos nutrientes en el suelo. Para ello, se determinó la densidad relativa del suelo mediante el peso de 10 cc de cada muestra de suelo, posteriormente la densidad y volumen del suelo se multiplicaron por la concentración de cada nutriente.



### *Cálculo de la reabsorción de N y P en las hojas.*

El porcentaje de reabsorción de N y P se calculó restando a los valores del período con mayores concentraciones de nutrientes, los valores de las concentraciones del período final antes de la caída de la hoja, y este resultado dividido para los valores del período con mayores concentraciones de nutrientes, y todo multiplicado por 100 (Chapin et al., 1980).

### **Análisis estadísticos**

Para analizar los resultados de las concentraciones de N y P en las hojas durante el ciclo foliar se realizó una prueba de análisis de varianza con medidas repetidas. La variable de respuesta fue la concentración de N y de P en las hojas, la variable independiente fue la especie. La variable de medidas repetidas fue el tiempo (muestreo mensual durante el ciclo foliar). Para analizar las concentraciones y masas de los nutrientes en el mantillo y en el suelo se usó un análisis de varianza anidado. Las variables de respuesta fueron las concentraciones de N y P en el suelo y en el mantillo, las variables independientes fueron factor distancia al fuste anidado en el factor especie. El nivel de significancia utilizado fue  $P \leq 0.05$ . Los análisis se realizaron utilizando el programa Statistica versión 5.0 (Staf Soft, Inc. 1984 – 1999 M.R.).

## RESULTADOS

### Fenología foliar

El tiempo de presencia de las hojas en *I. arborescens* fue de 6 meses mientras que para los folíolos de *A. cochliacantha* fue de 5 meses. La aparición de las hojas en ambas especies fue en junio, mientras que su caída en *I. arborescens* finalizó en noviembre y en *A. cochliacantha* en octubre.

### Concentración de N y P en las hojas

En promedio, a lo largo del ciclo foliar, la concentración de N en las hojas fue mayor en *A. cochliacantha* que *I. arborescens* (Fig. 4a;  $F = 30.88$ ,  $P < 0.001$ ). La concentración del nutriente varió durante el ciclo foliar, teniendo los valores más altos en el mes de junio y los más bajos al final del ciclo foliar ( $F = 33.60$ ,  $P < 0.001$ ). La interacción especie-tiempo no fue significativa ( $F = 2.21$ ,  $P = 0.073$ ).

La concentración de P en las hojas fue similar en las dos especies (Fig. 4b;  $F = 0.04$ ,  $P = 0.847$ ). Como en el caso del N, la concentración de P varió durante el ciclo foliar ( $F = 12.81$ ,  $P < 0.001$ ), pero los valores mayores se presentaron en los meses de agosto y septiembre; mientras que al final del ciclo foliar se presentaron los más bajos. La interacción especie-tiempo no fue significativa ( $F = 0.30$ ,  $P = 0.877$ ).

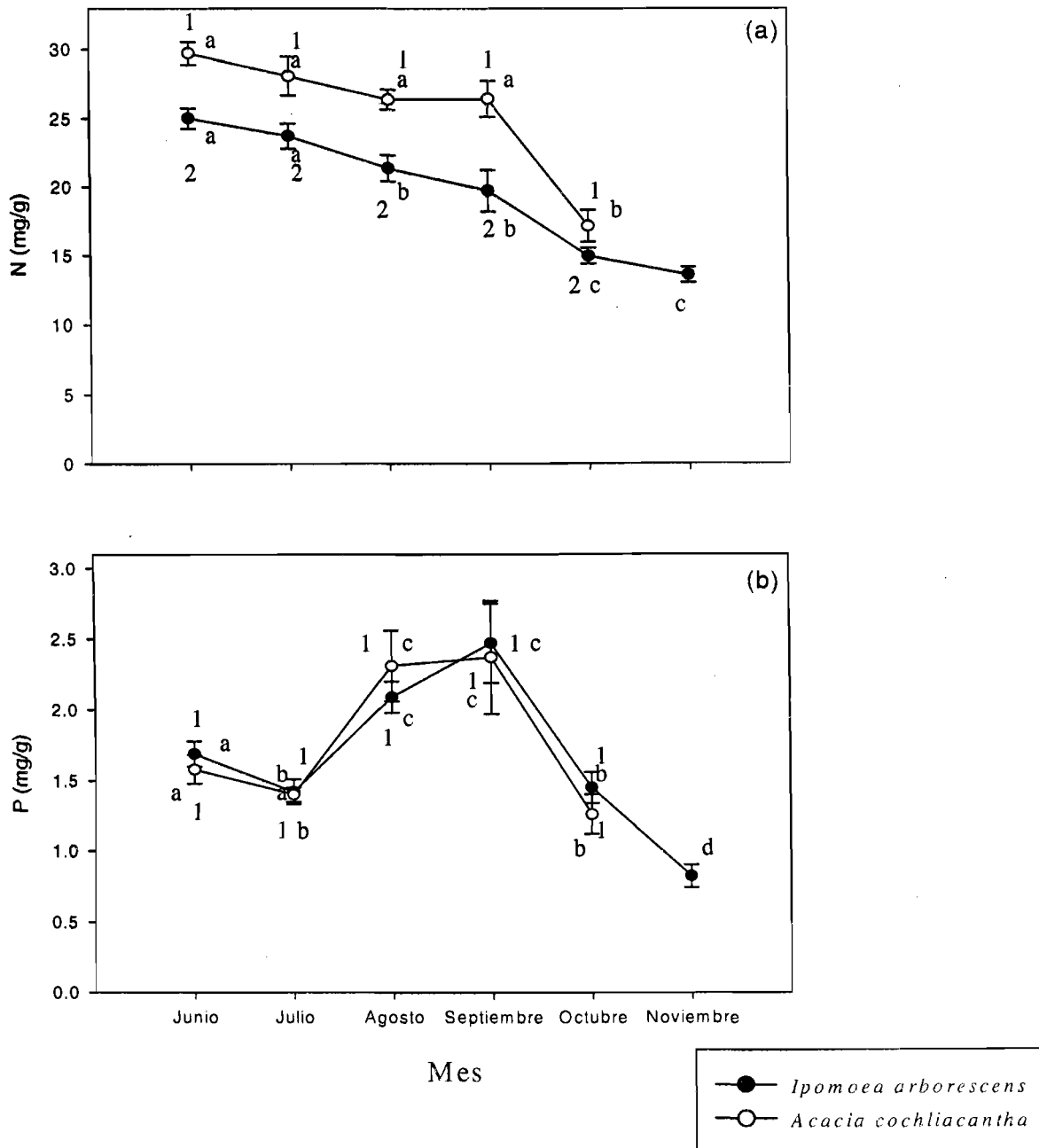


Figura 4. Concentración de N (a) y de P (b) en hojas de *I. arborescens* y *A. cochliacantha* en un BTS secundario de 20 años de edad en Sierra de Huautla, Morelos. Los símbolos muestran los valores promedio ( $n = 10$ ) y las líneas verticales un EE. Las letras indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) debido al factor tiempo, mientras que los números indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre especie.

## Reabsorción de N y de P desde las hojas

La reabsorción de N fue significativamente mayor en la leguminosa *A. cochliacantha* que en la no leguminosa *I. arborescens* (Fig. 5;  $F = 9.02$ ,  $P = 0.000371$ ). En cambio no se encontraron diferencias entre especies en la reabsorción de P ( $F = 1.70$ ,  $P = 0.15$ ).

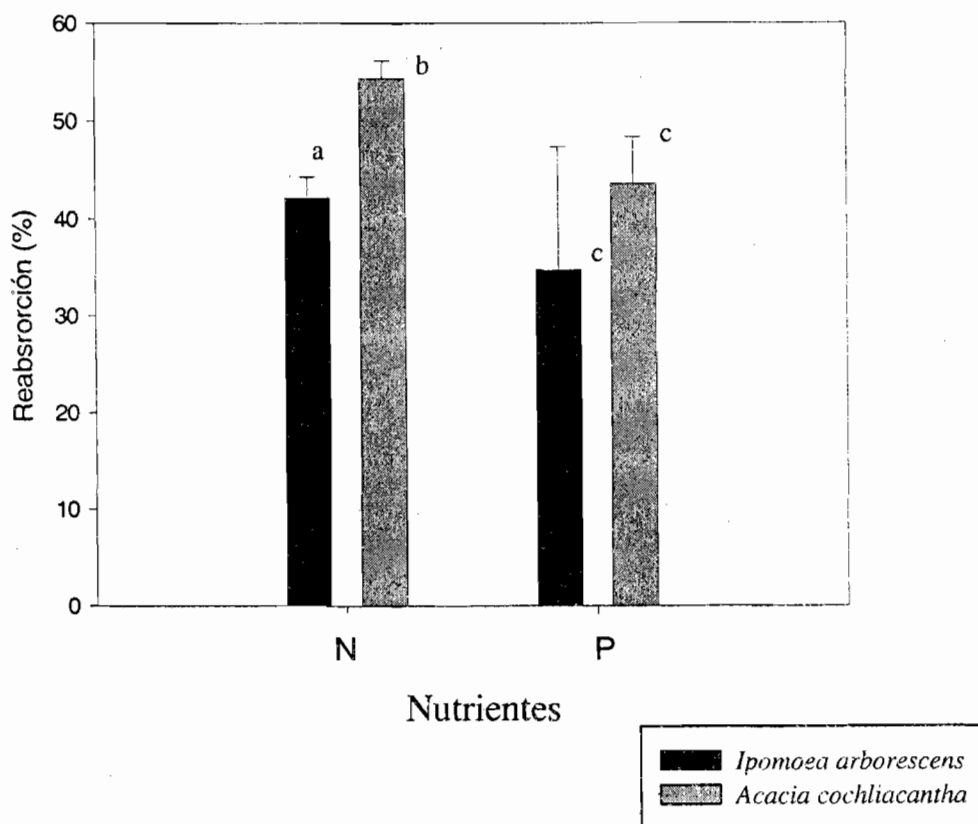


Figura 5. Reabsorción de N y de P en las hojas de *I. arborescens* y *A. cochliacantha* en un BTS secundario de 20 años de edad en Sierra de Huautla, Morelos. Los barras muestran los valores promedio ( $n = 10$ ) y las líneas verticales un EE. Las letras indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ).

## Mantillo

La masa del mantillo en el piso del bosque fue mayor bajo la cobertura de los árboles de *I. arborescens* que bajo aquellos de *A. cochliacantha* (Fig. 6;  $F = 38.82$ ,  $P < 0.001$ ). Existió un efecto significativo de la distancia al fuste y de la estación. La acumulación de mantillo fue mayor a 20 cm del tronco que al borde del dosel y a 1 m fuera del dosel ( $F = 13.9$ ,  $P < 0.001$ ). El mantillo bajo las dos especies fue mayor en la estación de secas que en la estación de lluvias ( $F = 306.64$ ,  $P < 0.001$ ). No existió interacción especie-estación ( $F = 0.02$ ,  $P = 0.901$ ) ni interacción distancia-estación ( $F = 1.54$ ,  $P = 0.203$ ).

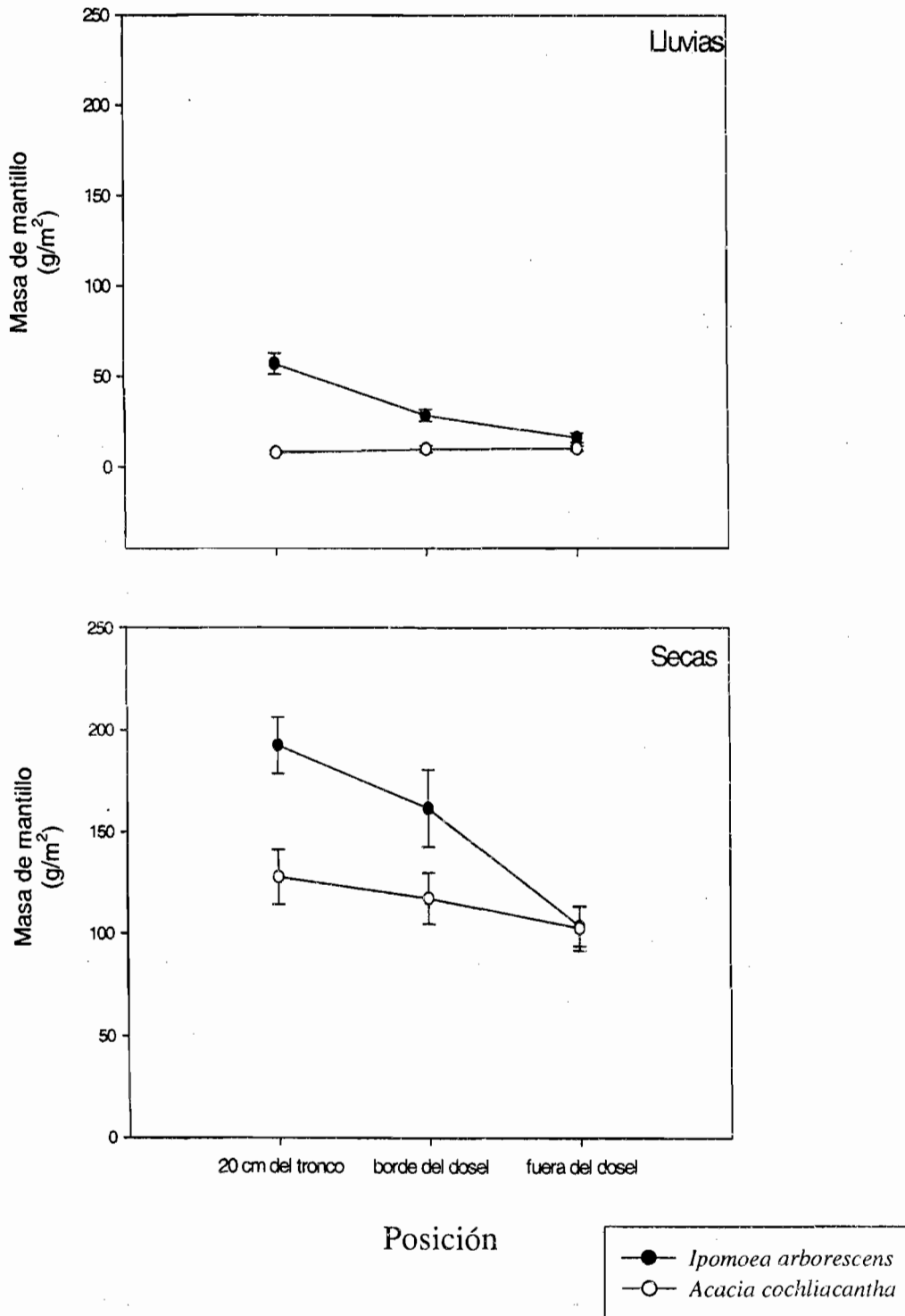


Figura 6. Masa de mantillo a 20 cm del tronco, al borde del dosel y a 1 m fuera del dosel de *I. arborescens* y *A. cochliacantha* en la estación de lluvias y en la de secas en un BTS secundario de 20 años de edad en Sierra de Huautla, Morelos. Los símbolos muestran los valores promedio ( $n = 10$ ) y las líneas verticales un EE.

La diferencia estacional en la masa de mantillo (masa de presente en la estación de secas – masa presente en la estación de lluvias) fue similar para ambas especies ( $F = 0.154$ ,  $P = 0.902$ ) y no varió con la distancia al tronco ( $F = 1.54$ ,  $P = 0.203$ ) (Fig. 7).

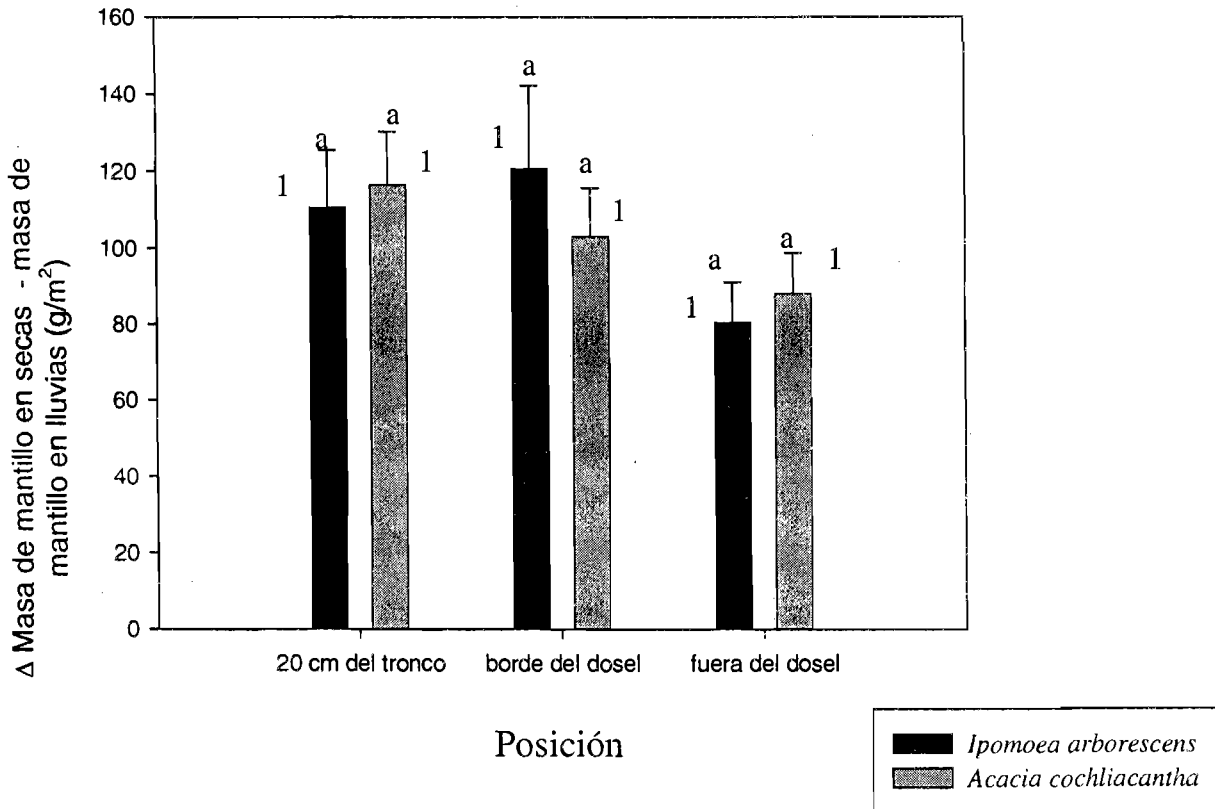


Figura 7. Diferencia entre la masa de mantillo presente en la estación seca y en la estación de lluvias a 20 cm de distancia del tronco, al borde del dosel y a 1 m fuera del borde del dosel de *I. arborescens* y *A. cochliacantha* en un BTS secundario de 20 años de edad en Sierra de Huautla, Morelos. Los barras muestran los valores promedio ( $n = 10$ ) y las líneas verticales un EE. Las letras indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) debido al factor distancia al tronco, mientras que los números indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre especie.

## Concentración y masa de N en el mantillo

La concentración total de N en el mantillo fue mayor bajo *A. cochliacantha* que bajo *I. arborescens* (Cuadro 2;  $F = 9.05$ ,  $P < 0.01$ ). También existió un efecto significativo de la estación ( $F = 143.4$ ,  $P < 0.001$ ), siendo la concentración del nutriente mayor en la estación de lluvias que en la de secas, lo cual indica la presencia de material fresco en el piso del bosque durante la estación húmeda. No se encontró una interacción significativa entre la distancia a los árboles y la estación (secas vs lluvias,  $P > 0.05$ ). En cambio, la masa total de N en el mantillo fue mayor ( $F = 19.16$ ,  $P < 0.001$ ) bajo *I. arborescens* que bajo *A. cochliacantha*. Este almacén de N fue mayor bajo la influencia de ambas especies que fuera del dosel ( $F = 6.47$ ,  $P < 0.001$ ) y fue también mayor en la estación seca que en la lluviosa ( $F = 54.59$ ,  $P < 0.001$ ). La interacción entre distancia y estación no resultó significativa ( $P > 0.05$ ).

La concentración de N soluble fue mayor en el mantillo asociado a *A. cochliacantha* que en el asociado a *I. arborescens* (Cuadro 2;  $F = 14.74$ ,  $P < 0.01$ ). Esta concentración fue superior en la estación de lluvias que en la de secas ( $F = 327.14$ ,  $P < 0.001$ ). La interacción especie x estación fue significativa ( $F = 17.33$ ,  $P < 0.01$ ), como consecuencia de que las diferencias entre especies se dieron en la estación de lluvias y no en la estación seca. Debido a la mayor masa del mantillo, la masa de N soluble fue mayor ( $F = 16.86$ ,  $P < 0.001$ ) en el piso del bosque asociado a *I. arborescens* que en el asociado a *A. cochliacantha*. Como ocurrió con el almacén de N total, el N soluble en el mantillo fue mayor bajo la influencia de ambas especies que fuera de su dosel ( $F = 3.81$ ,  $P < 0.01$ ). Si bien tendió a ser mayor en la estación seca que en la de lluvias, el efecto del tiempo no fue significativo ( $F = 3.41$ ,  $P = 0.07$ ), y no existieron interacciones ( $P > 0.05$ ).



Cuadro 2. Concentración (mg/g) y masa (g/m<sup>2</sup>) de N total y soluble en el mantillo a 20 cm de distancia del tronco, al borde del dosel y a 1 m fuera del dosel de *I. arborescens* y *A. cochliacantha*, en la estación de lluvias y de secas en un BTS secundario de 20 años de edad en Sierra de Huautla, Morelos. Se muestran valores medios (n = 10) y 1 EE.

Especies	Estación	Distancias en relación a los árboles	N total				N soluble							
			(mg/g)		(g/m <sup>2</sup> )		(mg/g)		(g/m <sup>2</sup> )					
			media	ee	media	ee	media	ee	media	ee				
<i>Ipomoea arborescens</i>	Lluvias	20 cm del tronco	11.32	[0.66]	a 1	0.95	[0.15]	a 1	0.42	[0.03]	a 1	0.03	[<0.01]	a 1
		borde del dosel	10.97	[0.38]	a 1	0.44	[0.05]	b 1	0.43	[0.02]	a 1	0.02	[<0.01]	a 1
		1 m fuera del dosel	9.84	[1.12]	a 1	0.24	[0.05]	c 1	0.43	[0.03]	a 1	0.01	[<0.01]	a 1
		<i>promedio especie x estación</i>	10.71	[0.38]	*	0.54	[0.08]	*	0.43	[0.03]	*	0.02	[<0.01]	
	Secas	20cm del tronco	5.83	[0.74]	a 1	1.11	[0.17]	a 1	0.12	[0.04]	a 1	0.02	[0.01]	a 1
		borde del dosel	7.08	[0.67]	a 1	1.13	[0.19]	a 1	0.17	[0.04]	a 1	0.03	[0.01]	a 1
		1m fuera del dosel	6.31	[0.87]	a 1	0.65	[0.11]	b 1	0.13	[0.04]	a 1	0.02	[0.01]	a 1
		<i>promedio especie x estación</i>	6.41	[0.76]	*	0.96	[0.16]	*	0.14	[0.04]	*	0.02	[0.01]	
			<i>promedio por especie</i>	<b>8.55</b>	<b>[0.74]</b>		<b>0.75</b>	<b>[0.12]</b>		<b>0.28</b>	<b>[0.03]</b>		<b>0.01</b>	<b>[&lt;0.01]</b>
	<i>Acacia cochliacantha</i>	Lluvias	20 cm del tronco	13.57	[0.99]	a 2	0.15	[0.03]	a 2	0.60	[0.03]	a 2	0.01	[<0.01]
borde del dosel			12.77	[0.92]	a 2	0.17	[0.03]	a 2	0.59	[0.02]	a 2	0.01	[<0.01]	a 1
1 m fuera del dosel			12.02	[0.76]	a 2	0.17	[0.02]	a 2	0.59	[0.05]	a 2	0.01	[<0.01]	a 1
<i>promedio especie x estación</i>			12.79	[0.89]	*	0.16	[0.03]	*	0.59	[0.03]	*	0.01	[<0.01]	
Secas		20 cm del tronco	6.15	[0.73]	a 1	0.83	[0.14]	a 2	0.13	[0.02]	a 1	0.02	[<0.01]	a 1
		borde del dosel	7.26	[0.87]	a 1	0.80	[0.15]	a 2	0.09	[0.02]	a 1	0.01	[<0.01]	b 1
		1 m fuera del dosel	5.74	[1.04]	a 1	0.62	[0.13]	c 2	0.18	[0.06]	a 1	0.01	[<0.01]	b 1
		<i>promedio especie x estación</i>	6.38	[0.88]	*	0.75	[0.14]	*	0.13	[0.03]	*	0.01	[<0.01]	
		<i>Promedio por especie</i>	<b>9.58</b>	<b>[0.88]</b>		<b>0.45</b>	<b>[0.08]</b>		<b>0.36</b>	<b>[0.03]</b>		<b>0.01</b>	<b>[&lt;0.01]</b>	

Las letras indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre posiciones dentro de cada especie. Los números indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre especies. Los asteriscos indican diferencia significativa ( $P < 0.05$ ) entre estaciones para cada especie.

La diferencia estacional (secas vs lluvias) en la masa total de N en el mantillo a 20 cm del tronco fue mayor en el piso asociado a *A. cochliacantha* ( $0.7 \pm 0.1$  g/m<sup>2</sup>) que en el asociado a *I. arborescens* ( $0.4 \pm 0.1$  g/m<sup>2</sup>) (Fig. 9;  $F = 17.4$ ,  $P < 0.001$ ). En las restantes distancias no existieron diferencias entre especies.

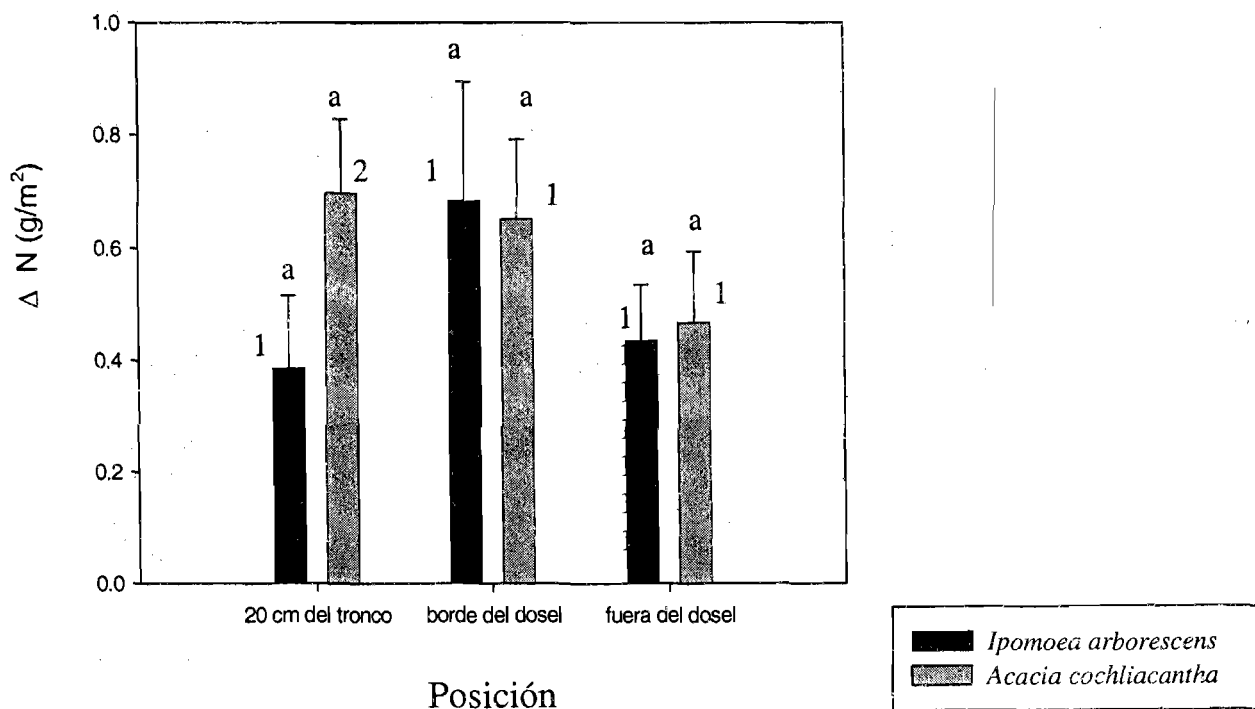


Figura 8. Diferencia estacional (secas vs lluvias) en la masa de N en el mantillo del piso del bosque a 20 cm de distancia del tronco, al borde del dosel y a 1 m fuera del dosel de *I. arborescens* y *A. cochliacantha* en un BTS secundario de 20 años de edad en Sierra de Hautla, Morelos. En barras se muestran los valores medios ( $n = 10$ ) y en líneas se indica un EE. Las letras indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre posiciones dentro de cada especie, mientras que los números indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre especies.

### Concentración y masa de P en el mantillo

En promedio, la concentración del total de P en el mantillo fue mayor bajo *A. cochliacantha* que bajo *I. arborescens* ( $F = 31.18, P < 0.001$ ) y en la estación de lluvias que en la de secas ( $F = 63.72, P < 0.001$ ) (Cuadro 3). El efecto de la distancia y su interacción con la estación no fueron significativos ( $P > 0.05$ ), pero sí la interacción especie x estación ( $F = 36.05, P < 0.001$ ) indicando que la diferencia entre especies ocurrió solo en la estación lluviosa. En cambio, la masa total de P en el mantillo fue mayor bajo *I. arborescens* que bajo *A. cochliacantha* ( $F = 5.44, P < 0.05$ ); también fue mayor en la estación seca que en la

de lluvias ( $F = 76.77$ ,  $P < 0.001$ ) y a 20 cm del tronco que fuera del dosel ( $F = 7.97$ ,  $P < 0.001$ ). La interacción distancia x estación y especie x estación no fueron significativas ( $P = 0.232$  y  $P = 0.837$ , respectivamente).

La concentración de P soluble en el mantillo no fue afectada por la especie ( $F = 0.71$ ,  $P = 0.403$ ), ni por la distancia ( $F = 0.45$ ,  $P = 0.770$ ) (Cuadro 3). Sin embargo, sí lo fue por la estacionalidad de las lluvias, siendo mayor en la estación de lluvias que en la de secas ( $F = 14.58$ ,  $P < 0.001$ ). La interacción especie x estación fue significativa ( $F = 21.97$ ,  $P < 0.001$ ) debido a que durante la estación lluviosa hubo una mayor concentración de P soluble en el mantillo asociado a *A. cochliacantha* y en la estación seca esta fue mayor en el asociado a *I. arborescens*, mientras que la interacción distancia x estación no fue significativa ( $P = 0.381$ ). La masa de P soluble presente en el mantillo fue mayor bajo *I. arborescens* que bajo *A. cochliacantha* ( $F = 24.58$ ,  $P < 0.001$ ). Si bien no parece haber cambios con la distancia en el mantillo asociado con la especie leguminosa, existió un efecto significativo del área de influencia del dosel ( $F = 3.67$ ,  $P < 0.05$ ) que se debió a cambios observados en el mantillo asociado a *I. arborescens*. Finalmente, en ambas especies se observó un aumento de este almacén de P en el piso del bosque durante la estación seca ( $F = 40.93$ ,  $P < 0.001$ ). La interacción distancia x estación no fue significativa ( $P > 0.05$ ), pero sí la interacción especie x estación ( $P < 0.05$ ), indicando que la diferencia en masa de P soluble dependió de la estación.

Cuadro 3. Concentración (mg/g) y masa (g/m<sup>2</sup>) de P en el mantillo a 20 cm de distancia del tronco, al borde del dosel y a 1 m fuera del dosel de *I. arborescens* y *A. cochliacantha*, en la estación de lluvias y de secas en un BTS secundario de 20 años de edad en Sierra de Huautla, Morelos. Se muestran valores medios (n = 10) y 1 EE.

Especies	Estación	Distancias en relación a los árboles	P total				P soluble							
			(mg/g)		(g/m <sup>2</sup> )		(mg/g)		(g/m <sup>2</sup> )					
			media	ee	media	ee	media	ee	media	ee				
<i>Ipomoea arborescens</i>	Lluvias	20 cm del tronco	0.73	[0.10]	a 1	0.06	[0.01]	a 1	0.09	[0.01]	a 1	0.06	[0.01]	a 1
		borde del dosel	0.68	[0.09]	a 1	0.03	[0.01]	b 1	0.11	[0.02]	a 1	0.03	[0.01]	b 1
		1 m fuera del dosel	0.84	[0.14]	a 1	0.02	[0.01]	b 1	0.15	[0.03]	a 1	0.02	[0.01]	b 1
		promedio especie x estación	0.75	[0.11]		0.04	[0.01]	*	0.12	[0.02]		0.04	[0.01]	*
	Secas	20 cm del tronco	0.68	[0.05]	a 1	0.14	[0.02]	a 1	0.13	[0.02]	a 1	0.14	[0.02]	a 1
		borde del dosel	0.60	[0.09]	a 1	0.09	[0.01]	b 1	0.16	[0.04]	a 1	0.09	[0.01]	b 1
		1 m fuera del dosel	0.59	[0.13]	a 1	0.05	[0.01]	c 1	0.10	[0.02]	a 1	0.05	[0.01]	b 1
	promedio especie x estación	0.62	[0.09]		0.09	[0.01]	*	0.13	[0.03]		0.09	[0.01]	*	
	promedio por especie	0.67	0.1		0.06	[0.01]		0.12	[0.02]		0.06	[0.01]		
<i>Acacia cochliacantha</i>	Lluvias	20 cm del tronco	1.55	[0.07]	a 2	0.02	[0.00]	a 2	0.19	[0.03]	a 2	<0.01	[<0.01]	a 2
		borde del dosel	1.62	[0.17]	a 2	0.02	[0.00]	a 2	0.24	[0.06]	a 2	<0.01	[<0.01]	a 2
		1 m fuera del dosel	1.40	[0.15]	a 2	0.02	[0.00]	a 1	0.20	[0.04]	a 2	<0.01	[<0.01]	a 2
		promedio especie x estación	1.52	[0.13]		0.02	[0.00]	*	0.21	[0.04]	*	<0.01	[<0.01]	*
	Secas	20 cm del tronco	0.73	[0.09]	a 1	0.10	[0.02]	a 1	0.05	[0.01]	a 1	0.01	[<0.01]	a 2
		borde del dosel	0.59	[0.11]	a 1	0.07	[0.02]	b 1	0.07	[0.02]	a 1	0.01	[<0.01]	a 2
		1 m fuera del dosel	0.64	[0.14]	a 1	0.07	[0.01]	b 1	0.08	[0.02]	a 1	0.01	[<0.01]	a 2
	promedio especie x estación	0.65	[0.11]		0.08	[0.02]	*	0.0667	[0.02]	*	0.01	[<0.01]	*	
	promedio por especie	1.09	[0.12]		0.05	[0.01]		0.24	[0.03]		<0.01	[<0.01]		

Las letras indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre posiciones dentro de cada especie. Los números indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre especies. Los asteriscos indican diferencia significativa ( $P < 0.05$ ) entre estaciones para cada especie.

La diferencia estacional (secas vs lluvias) en la masa de P en el mantillo fue similar en ambas especies ( $F = 0.0338$ ,  $P = 0.855$ ) y para todas las posiciones ( $F = 1.60$ ,  $P = 0.188$ ) (Fig. 9).

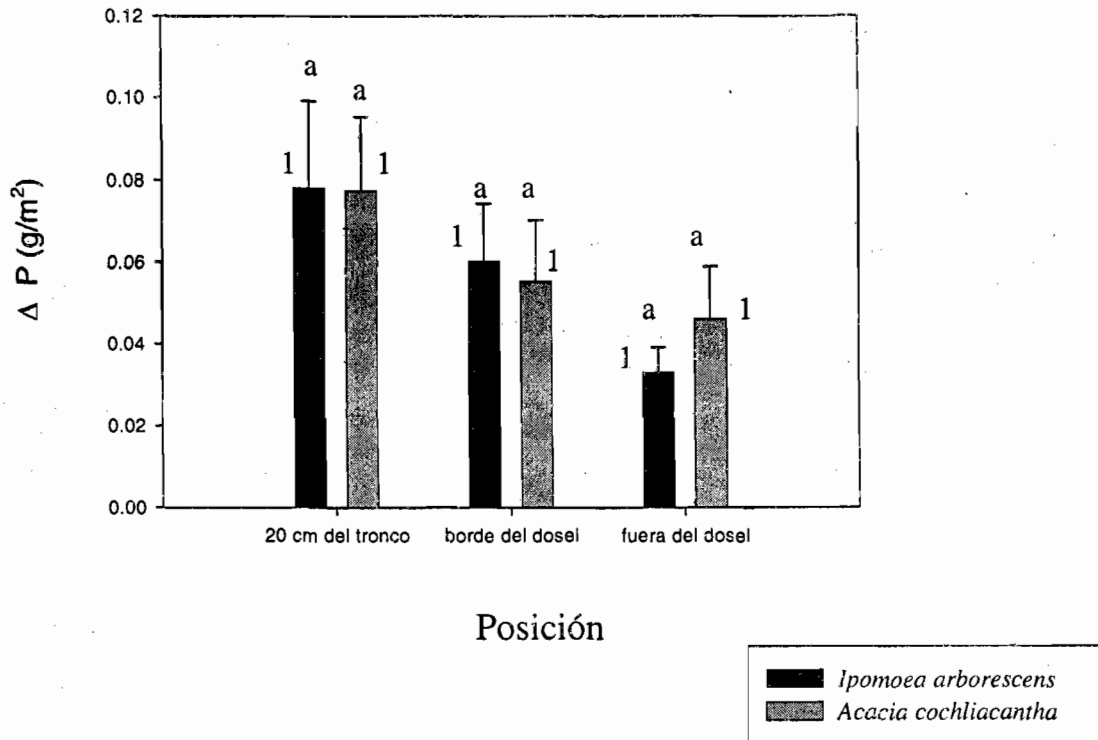


Figura 9. Diferencia estacional (secas vs lluvias) en la masa de P en el mantillo del piso del bosque a 20 cm de distancia del tronco, al borde del dosel y a 1 m fuera del dosel de *I. arborescens* y *A. cochliacantha* en un BTS secundario de 20 años de edad en Sierra de Huautla, Morelos. En barras se muestran los valores medios ( $n = 10$ ) y en líneas se indica 1 EE. Las letras indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre posiciones dentro de cada especie, mientras que los números indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre especies.

### Densidad del suelo

La densidad del suelo (promedio general  $\pm$  1 EE:  $0.987 \pm 0.015 \text{ g/cm}^3$ ) no varió con la especie o con la distancia, de manera que la masa del suelo fue similar bajo *I. arborescens* que bajo *A. cochliacantha* ( $F = 0.75$ ,  $P = 0.563$ ) y fue similar en las tres distancias a los árboles analizadas ( $F = 0.04$ ,  $P = 0.84$ ) (Cuadro 4).

## pH del suelo

El pH en el suelo (promedio general  $\pm 1$  EE.,  $6.7 \pm 0.3$ ) no varió con la especie, ( $F = 0.0007$ ,  $P = 0.98$ ), ni con la distancia ( $F = 0.99$ ,  $P = 0.42$ ), pero fue mayor en la estación de lluvias que en la seca ( $F = 43.33$ ,  $P < 0.001$ ). Sin embargo, existió una interacción significativa especie x estación ( $F = 16.13$ ,  $P < 0.001$ ) con un mayor pH en el suelo bajo *I. arborescens* (7.34) en la estación seca (Cuadro 4).

Cuadro 4. pH y densidad ( $\text{g/cm}^3$ ) de N en el suelo (0-5 cm de profundidad) a 20 cm de distancia del tronco, al borde del dosel y a 1 m fuera del dosel de *I. arborescens* y *A. cochliacantha*, en la estación de lluvias y de secas en un BTS secundario de 20 años de edad en Sierra de Huautla, Morelos. Se muestran valores medios ( $n = 10$ ) y 1 EE.

Especies	Estación	Distancias en relación a los árboles	pH		Densidad $\text{g/cm}^3$		
			media	ee	media	ee	
<i>Ipomoea arborescens</i>	Lluvias	20 cm del tronco	6.58	[0.35] a 1	0.97	[0.04] a 1	
		borde del dosel	6.59	[0.11] a 1	0.99	[0.03] a 1	
		1 m fuera del dosel	6.6	[0.09] a 1	0.99	[0.04] a 1	
		<i>promedio especie x estación</i>	6.59	[0.18] *	0.9833	[0.04]	
	Secas	20 cm del tronco	7.34	[0.05] a 1	0.94	[0.03] a 1	
		borde del dosel	7.2	[0.06] a 1	1.01	[0.04] a 1	
		1 m fuera del dosel	7.16	[0.07] a 1	1.02	[0.03] a 1	
		<i>promedio especie x estación</i>	7.23	[0.06] *	0.99	[0.03]	
			<i>promedio por especie</i>	6.91	[0.12]	0.99	[0.04]
	<i>Acacia cochliacantha</i>	Lluvias	20 cm del tronco	6.84	[0.14] a 1	0.97	[0.05] a 1
borde del dosel			6.99	[0.09] a 1	0.98	[0.02] a 1	
1 m fuera del dosel			6.99	[0.13] a 1	0.99	[0.03] a 1	
<i>promedio especie x estación</i>			6.94	[0.12]	0.98	[0.03]	
Secas		20 cm del tronco	6.76	[0.06] a 2	0.99	[0.03] a 1	
		borde del dosel	6.9	[0.06] a 2	0.97	[0.02] a 1	
		1 m fuera del dosel	6.89	[0.05] a 2	1.01	[0.04] a 1	
		<i>promedio especie x estación</i>	6.85	[0.06]	0.99	[0.03]	
		<i>promedio por especie</i>	6.9	[0.09]	0.99	[0.03]	

Las letras indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre posiciones dentro de cada especie. Los números indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre especies. Los asteriscos indican diferencia significativa ( $P < 0.05$ ) entre estaciones para cada especie.

### Concentración y masa de N en el suelo

La concentración de N total fue mayor en el suelo bajo *A. cochliacantha* que en el suelo bajo *I. arborescens* ( $F = 9.02$ ,  $P = 0.004$ ) y mayor en la estación seca que en la de lluvias ( $F = 30.14$ ,  $P < 0.001$ ) (Cuadro 5). No se observó efecto de la distancia a los troncos ( $F = 1.20$ ,  $P = 0.322$ ) y las interacciones no fueron significativas ( $P > 0.05$ ). La masa total de N en el suelo reflejó la concentración del nutriente. Esta fue mayor en el suelo asociado a *A. cochliacantha* que en el suelo asociado a *I. arborescens* ( $F = 9.46$ ,  $P < 0.01$ ) y en la estación de secas que en la de lluvias ( $F = 29.26$ ,  $P < 0.001$ ). En cambio no ocurrieron cambios debido a la distancia al tronco y las interacciones no fueron significativas.

La concentración y masa de  $\text{NO}_3^-$  fue mayor en el suelo asociado a *A. cochliacantha* que en el asociado a *I. arborescens* ( $F = 25.28$  y  $F = 27.61$ , respectivamente,  $P < 0.001$ ) y en la estación de lluvias que en la de secas ( $F = 25.15$  y  $F = 23.92$ , respectivamente,  $P < 0.001$ ) (Cuadro 5). La distancia al fuste no afectó la concentración ni el capital del ión en el suelo ( $F = 0.55$  y  $0.48$ ,  $P > 0.05$ ) y las interacciones no fueron significativas ( $P > 0.05$ ).

La concentración y masa de  $\text{NH}_4^+$  fueron mayores en el suelo bajo *A. cochliacantha* que en el suelo bajo *I. arborescens* ( $F = 5.86$ ,  $P < 0.05$  y  $F = 5.56$ ,  $P < 0.05$ , respectivamente) (Cuadro 5). Ambas variables tuvieron un valor mayor en la estación seca que en la lluviosa ( $F = 31.98$ ,  $P < 0.001$  para la concentración, y  $F = 23.75$ ,  $P < 0.001$  para la masa). La distancia no afectó esta forma de N mineral presente en el suelo. Las interacciones distancia x especie y distancia x estación no fueron significativas ( $P > 0.05$ ).

Cuadro 5. Concentración ( $\mu\text{g/g}$ ) y masa ( $\text{g/m}^2$ ) de N en el suelo (0-5 cm de profundidad) a 20 cm de distancia del tronco, al borde del dosel y a 1 m fuera del dosel de *I. arborescens* y *A. cochliacantha*, en la estación de lluvias y de secas en un BTS secundario de 20 años de edad en Sierra de Huautla, Morelos. Se muestran valores medios ( $n = 10$ ) y 1 EE.

Especies	Estación	Distancias en relación a los árboles	N total				$\text{NO}_3^-$				$\text{NH}_4^+$			
			$(\mu\text{g/g})$		$(\text{g/m}^2)$		$(\mu\text{g/g})$		$(\text{g/m}^2)$		$(\mu\text{g/g})$		$(\text{g/m}^2)$	
			media	ee	media	ee	media	ee	media	ee	media	ee	media	ee
<i>Ipomoea arborescens</i>	Lluvias	20 cm del tronco	2,613.10	[335.79] a 1	127.23	[17.22] a 1	41.55	[7.57] a 1	1.96	[0.37] a 1	2.20	[0.68] a 1	0.12	[0.04] a 1
		borde del dosel	1,975.68	[246.72] a 1	97.40	[13.03] a 1	40.78	[8.15] a 1	1.92	[0.37] a 1	2.89	[0.80] a 1	0.16	[0.05] a 1
		1 m fuera del dosel	1,973.73	[252.98] a 1	94.64	[11.15] a 1	40.09	[6.96] a 1	1.93	[0.35] a 1	3.69	[1.31] a 1	0.20	[0.07] a 1
		promedio especie x estación	2,187.50	[278.49] *	106.42	[13.80] *	40.81	[7.56] *	1.94	[0.36] *	2.93	[0.96] *	0.16	[0.05] *
	Secas	20 cm del tronco	3,079.11	[416.36] a 1	147.37	[20.08] a 1	26.00	[4.26] a 1	1.46	[0.15] a 1	11.77	[1.37] a 1	0.57	[0.07] a 1
		borde del dosel	2,877.42	[303.90] a 1	139.28	[14.28] a 1	29.86	[3.23] a 1	2.03	[0.32] a 1	12.68	[2.24] a 1	0.61	[0.10] a 1
		1 m fuera del dosel	2,722.15	[403.24] a 1	134.66	[20.92] a 1	23.56	[3.74] a 1	1.86	[0.40] a 1	11.14	[2.03] a 1	0.55	[0.11] a 1
		promedio especie x estación	2,892.89	[374.50] *	140.44	[18.42] *	26.47	[3.74] *	1.78	[0.29] *	11.66	[1.88] *	0.56	[0.09] *
		promedio por especie	2,540.20	[326.50]	123.43	[16.11]	33.64	[5.65]	1.86	[0.32]	7.39	[1.42]	0.37	[0.07]
	<i>Acacia cochliacantha</i>	Lluvias	20 cm del tronco	2,610.45	[183.87] a 1	122.68	[8.11] a 1	57.97	[1.58] a 2	2.72	[0.10] a 2	8.58	[3.36] a 2	0.43
borde del dosel			2,415.01	[175.69] a 2	121.46	[8.26] a 2	57.60	[1.61] a 2	2.92	[0.14] a 2	7.64	[2.79] a 2	0.41	[0.15] a 2
1 m fuera del dosel			2,561.05	[215.99] a 2	128.12	[7.76] a 2	56.53	[1.86] a 2	2.87	[0.11] a 2	7.09	[1.95] a 2	0.37	[0.11] a 2
promedio especie x estación			2,526.84	[165.18] *	124.09	[8.04] *	57.37	[1.75] *	2.84	[0.11] *	7.77	[2.70] *	0.40	[0.14] *
Secas		20 cm del tronco	3,800.91	[263.79] a 2	178.94	[13.89] a 2	30.22	[3.18] a 2	1.22	[0.22] a 1	11.26	[1.33] a 1	0.53	[0.06] a 1
		borde del dosel	3,967.27	[432.84] a 2	204.62	[25.97] a 2	42.49	[7.62] a 2	1.51	[0.17] a 1	10.51	[0.91] a 1	0.53	[0.05] a 1
		1 m fuera del dosel	3,112.15	[214.23] a 2	159.05	[13.39] a 2	37.66	[3.34] a 2	1.19	[0.19] a 1	11.45	[2.43] a 1	0.59	[0.14] a 1
		promedio especie x estación	3,633.44	[303.62] *	180.87	[17.75] *	36.79	[4.71] *	1.31	[0.19] *	11.07	[1.56] *	0.55	[0.08] *
		promedio por especie	3,081.14	[244.40]	152.48	[12.89]	45.08	[3.23]	2.07	[0.15]	9.42	[2.13]	0.48	[0.11]

Las letras indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre posiciones dentro de cada especie. Los números indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre especies. Los asteriscos indican diferencia significativa ( $P < 0.05$ ) entre estaciones para cada especie.

La diferencia estacional (secas vs lluvias) en la masa de N total fue similar en el suelo bajo ambas especies ( $F = 0.524$ ,  $P = 0.40$ ) y no varió con la distancia al tronco del árbol ( $F = 1.036$ ,  $P = 0.397$ ) (Fig. 10). Sin embargo, la diferencia estacional en la masa de  $\text{NO}_3^-$  fue mayor en el suelo bajo *A. cochliacantha* que bajo *I. arborescens* ( $F = 28.81$ ,  $P < 0.001$ ); mientras que no se registraron efectos de la distancia al fuste del árbol ( $F = 0.961$ ,  $P > 0.05$ ) (Fig. 11). Finalmente, la diferencia estacional en la masa de  $\text{NH}_4^+$  fue similar en el



suelo bajo ambas especies ( $F = 3.50$ ,  $P = 0.07$ ), y en todas las posiciones ( $F = 0.17$ ,  $P > 0.05$ ) (Fig. 12).

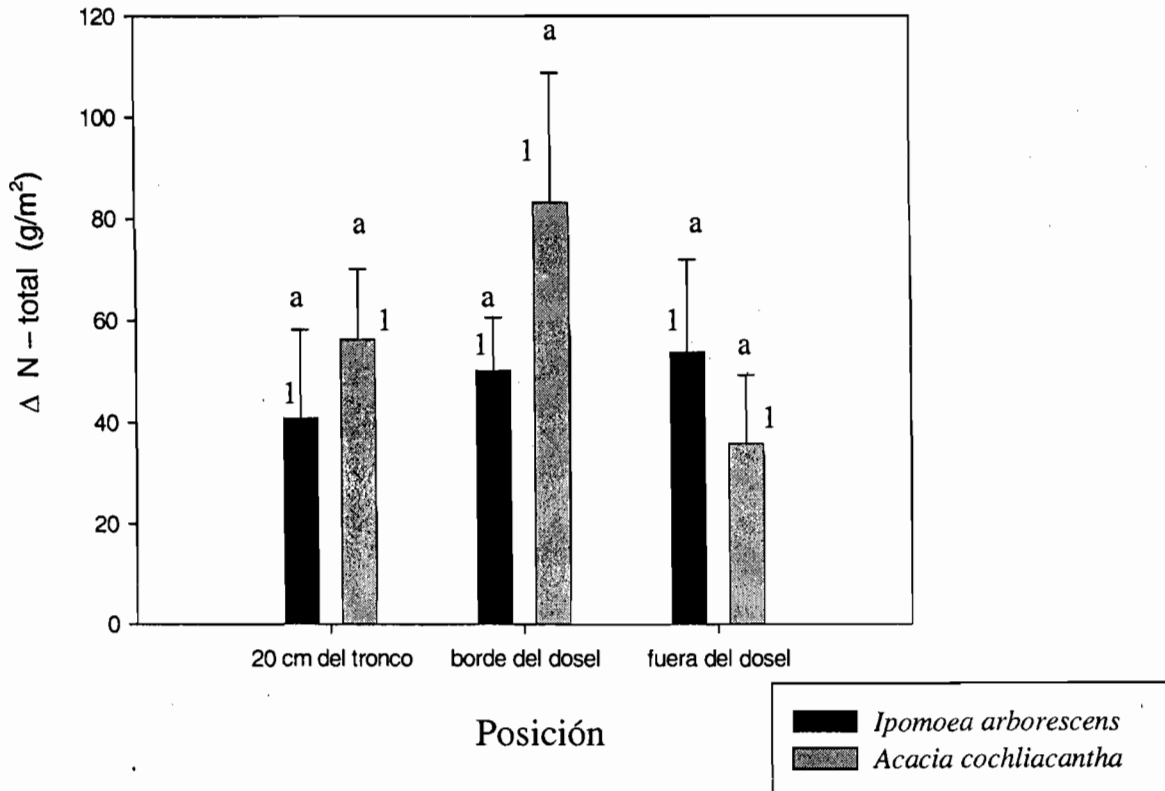


Figura 10. Diferencia estacional (secas vs lluvias) en la masa de N en el suelo (0-5 cm de profundidad) a 20 cm de distancia del tronco, al borde del dosel y a 1 m fuera del dosel de *I. arborescens* y *A. cochliacantha* en un BTS secundario de 20 años de edad en Sierra de Huautla, Morelos. En barras se muestran los valores medios ( $n = 10$ ) y en líneas se indica 1 EE. Las letras indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre posiciones dentro de cada especie, mientras que los números indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre especies.

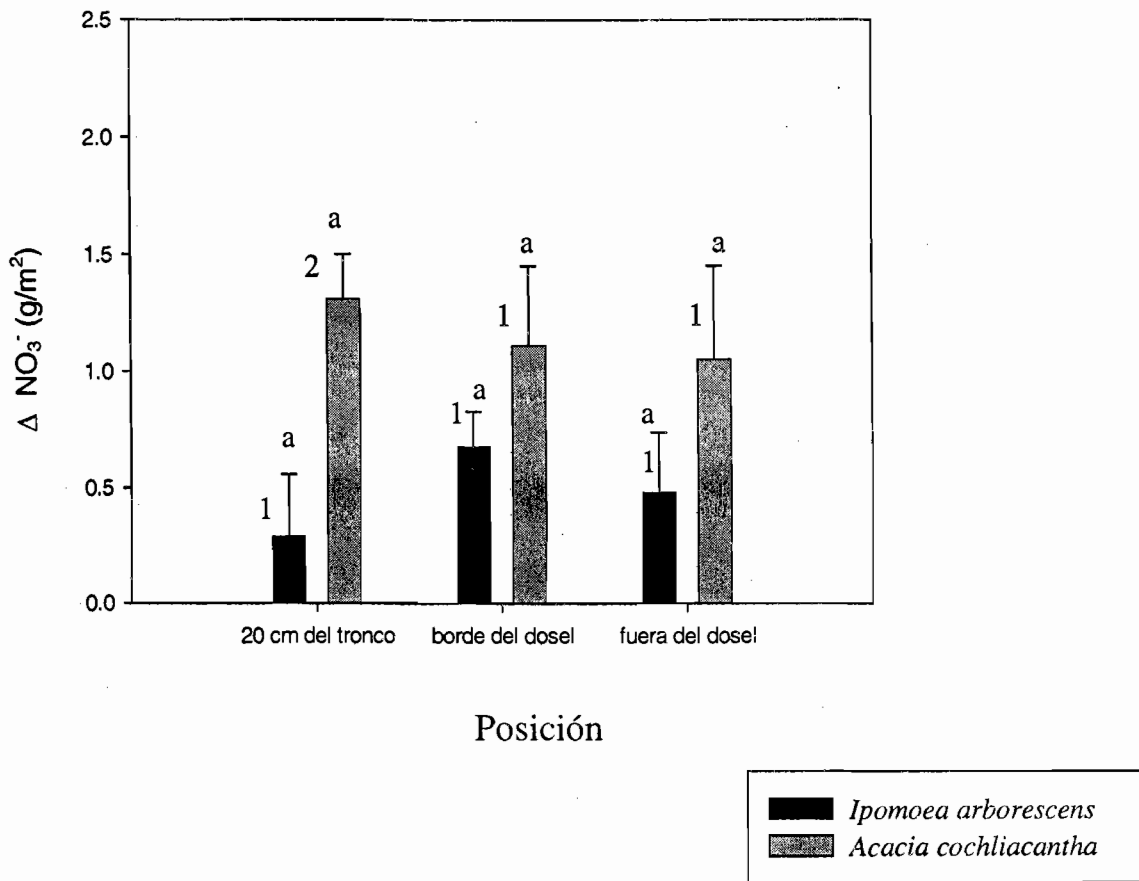


Figura 11. Diferencia estacional (secas vs lluvias) en la masa de NO<sub>3</sub><sup>-</sup> en el suelo (0-5 cm de profundidad) a 20 cm de distancia del tronco, al borde del dosel y a 1 m fuera del dosel de *I. arborescens* y *A. cochliacantha* en un BTS secundario de 20 años de edad en Sierra de Huautla, Morelos. En barras se muestran los valores medios (n = 10) y en líneas se indica 1 EE. Las letras indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre posiciones dentro de cada especie, mientras que los números indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre especies.

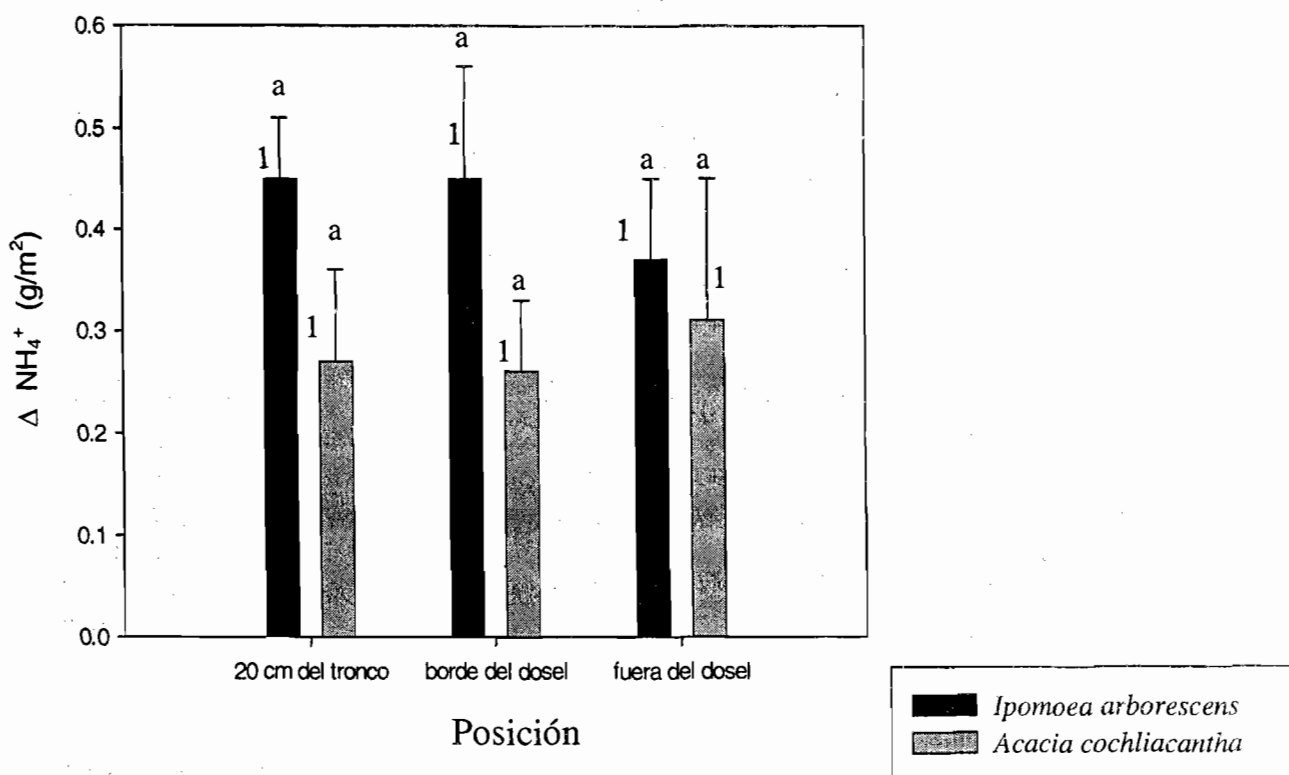


Figura 12. Diferencia estacional (secas vs lluvias) en la masa de  $\text{NH}_4^+$  en el suelo (0-5 cm de profundidad) a 20 cm de distancia del tronco, al borde del dosel y a 1 m fuera del dosel de *I. arborescens* y *A. cochliacantha* en un BTS secundario de 20 años de edad en Sierra de Huautla, Morelos. En barras se muestran los valores medios ( $n = 10$ ) y en líneas se indica 1 EE. Las letras indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre posiciones dentro de cada especie, mientras que los números indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre especies.

### Transformación potencial del N en el suelo

La mineralización potencial de N fue mayor en el suelo bajo *A. cochliacantha* que bajo *I. arborescens* ( $F = 10.49$  y  $F = 10.58$ , para la concentración y masa, respectivamente,  $P < 0.001$ ) (Cuadro 6). También fue mayor en la estación seca que en la estación de lluvias ( $F = 10.42$  y  $F = 9.92$ , para la concentración y la masa, respectivamente,  $P < 0.001$ ). La distancia

al tronco del árbol no afectó este proceso ( $F = 0.22$ ,  $P = 0.927$ , para la concentración y  $F = 0.12$ ,  $P = 0.977$ , para la masa) y las interacciones no resultaron significativas ( $P > 0.05$ ).

Como la mineralización potencial de N, la nitrificación potencial fue mayor en el suelo bajo *A. cochliacantha* que en el suelo bajo *I. arborescens* (concentración:  $F = 6.57$ ,  $P < 0.05$  y masa:  $F = 6.83$ ,  $P < 0.05$ ) y mayor en la estación seca que en la de lluvias (concentración:  $F = 23.51$ ,  $P < 0.001$  y masa:  $F = 22.83$ ,  $P < 0.001$ ) (Cuadro 6). La distancia al tronco no afectó la nitrificación potencial (concentración:  $F = 0.52$ ,  $P = 0.720$  y masa:  $F = 0.37$ ,  $P = 0.829$ ) y las interacciones no fueron significativas ( $P > 0.05$ ).

Cuadro 6. Transformación potencial del N en el suelo (0 – 5 cm de profundidad) a 20 cm de distancia del tronco, al borde del dosel y a 1m fuera del dosel de *I. arborescens* y *A. cochliacantha* en un BTS secundario de 20 años de edad en Sierra de Huautla, Morelos. Se muestran valores medios (n = 10) y 1 EE.

Especies	Estación	Distancias en relación a los árboles	Mineralización potencial de N				Nitrificación potencial							
			(µg/g por día)		(g/m <sup>2</sup> por día)		(µg/g por día)		(g/m <sup>2</sup> por día)					
			media	ee	media	ee	media	ee	media	ee				
<i>Ipomoea arborescens</i>	Lluvias	20 cm del tronco	< 0.01	[0.00]	a 1	< 0.01	[0.00]	a 1	< 0.01	[0.00]	a 1	< 0.01	[0.00]	a 1
		borde del dosel	0.01	[0.03]	a 1	< 0.01	[0.00]	a 1	< 0.01	[0.00]	a 1	< 0.01	[0.00]	a 1
		1 m fuera del dosel	< 0.01	[0.00]	a 1	< 0.01	[0.00]	a 1	< 0.01	[0.00]	a 1	< 0.01	[0.00]	a 1
		<i>promedio especie x estación</i>	< 0.01	[0.01]	*	< 0.01	[0.00]	*	< 0.01	[0.00]	*	< 0.01	[0.00]	*
	Secas	20 cm del tronco	0.57	[0.25]	a 1	0.03	[0.01]	a 1	1.07	[0.29]	a 1	0.03	[0.01]	a 1
		borde del dosel	0.60	[0.23]	a 1	0.03	[0.01]	a 1	1.20	[0.30]	a 1	0.03	[0.01]	a 1
		1 m fuera del dosel	0.49	[0.18]	a 1	0.02	[0.01]	a 1	0.85	[0.69]	a 1	0.02	[0.01]	a 1
		<i>promedio especie x estación</i>	0.55	[0.22]	*	0.03	[0.01]	*	1.04	[0.43]	*	0.03	[0.01]	*
	<i>promedio por especie</i>		<b>0.27</b>	<b>[0.11]</b>		<b>0.02</b>	<b>[0.01]</b>		<b>0.52</b>	<b>[0.21]</b>		<b>0.02</b>	<b>&lt; 0.01</b>	
	<i>Acacia cochliacantha</i>	Lluvias	20 cm del tronco	0.35	[0.24]	a 2	0.02	[0.01]	a 2	0.61	[0.30]	a 2	0.02	[0.01]
borde del dosel			0.51	[0.31]	a 2	0.03	[0.02]	a 2	0.69	[0.34]	a 2	0.03	[0.02]	a 2
1 m fuera del dosel			0.59	[0.30]	a 2	0.03	[0.01]	a 2	0.62	[0.30]	a 2	0.03	[0.01]	a 2
<i>promedio especie x estación</i>			0.48	[0.28]	*	0.03	[0.01]	*	0.64	[0.31]	*	0.03	[0.01]	*
Secas		20 cm del tronco	1.39	[0.43]	a 2	0.08	[0.02]	a 2	1.83	[0.49]	a 2	0.06	[0.02]	a 2
		borde del dosel	0.78	[0.33]	a 2	0.04	[0.02]	a 2	0.96	[0.40]	a 1	0.04	[0.01]	a 2
		1 m fuera del dosel	0.86	[0.43]	a 2	0.04	[0.02]	a 2	1.19	[0.44]	a 1	0.04	[0.02]	a 2
		<i>promedio especie x estación</i>	1.01	[0.40]	*	0.05	[0.02]	*	1.33	[0.44]	*	0.05	[0.02]	*
<i>promedio por especie</i>		<b>0.75</b>	<b>0.34</b>		<b>0.04</b>	<b>[0.01]</b>		<b>0.99</b>	<b>[0.38]</b>		<b>0.04</b>	<b>[0.01]</b>		

Las letras indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre posiciones dentro de cada especie. Los números indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre especies. Los asteriscos indican diferencia significativa ( $P < 0.05$ ) entre estaciones para cada especie.

### Concentración y masa de P en el suelo

La concentración y masa de P total en el suelo fueron similares bajo *I. arborescens* que bajo *A. cochliacantha* ( $F = 0.004$ ,  $P = 0.95$  y  $F = 0.12$ ,  $P = 0.73$ , respectivamente) y no fueron afectadas por la distancia al tronco ( $F = 1.49$ ,  $P = 0.218$  y  $F = 1.40$ ,  $P = 0.25$ , respectivamente) (Cuadro 7). Sin embargo, ambas aumentaron en la estación seca respecto

a sus valores en la estación lluviosa (la concentración,  $F = 9.40$ ,  $P < 0.01$ ; la masa,  $F = 10.84$ ,  $P < 0.01$ ). No existieron interacciones.

La concentración y masa de P lábil inorgánico en el suelo variaron en función de la especie ( $F = 4.58$ ,  $P < 0.05$  y  $F = 6.45$ ,  $P < 0.05$ , respectivamente) y de la estación ( $F = 155.00$ ,  $P < 0.001$  y  $F = 160.04$ ,  $P < 0.001$ ) (Cuadro 7). Sin embargo, la distancia al tronco no afectó ni la concentración del P lábil inorgánico ( $F = 0.89$ ,  $P = 0.477$ ) ni su masa ( $F = 1.01$ ,  $P = 0.408$ ). La interacción especie x estación fue significativa ( $F = 20.80$ ,  $P < 0.001$ , para la concentración y,  $F = 23.10$ ,  $P < 0.001$ , para la masa), pero no la correspondiente entre la distancia y la estación (concentración:  $F = 0.57$ ,  $P = 0.683$ ; masa:  $F = 0.63$ ,  $P = 0.644$ ).

La concentración de P lábil orgánico en el suelo no fue afectada por la especie, ni por la distancia ( $F = 2.44$ ,  $P = 0.124$  y  $F = 0.58$ ,  $P = 0.681$ , respectivamente), tampoco lo fue su masa ( $F = 2.87$ ,  $P = 0.096$  y  $F = 0.48$ ,  $P = 0.753$ ) (Cuadro 7). En cambio, ambas fueron mayores en la estación seca que en la de lluvias ( $F = 26.89$  y  $F = 29.27$ , respectivamente,  $P < 0.001$ ). La interacción especie x estación fue significativa (concentración:  $F = 5.89$ ,  $P < 0.05$ , masa:  $F = 6.43$ ,  $P < 0.05$ ).

La concentración total de P lábil (inorgánico más orgánico) en el suelo no cambió de forma significativa con la especie ( $F = 1.41$ ,  $P = 0.24$ ) ni con la distancia al tronco ( $F = 0.61$ ,  $P = 0.658$ ) (Cuadro 7). Tampoco lo hizo su masa ( $F = 1.64$ ,  $P = 0.206$ , efecto especie;  $F = 0.5$ ,  $P = 0.726$ , efecto distancia). Ambas, concentración y masa, fueron mayores en la estación seca que en la de lluvias ( $F = 45.94$ ,  $P < 0.001$  y  $F = 49.88$ ,  $P < 0.001$ , respectivamente). Las interacciones de la especie y de la distancia con la estación no fueron significativas (concentración:  $F = 3.13$ ,  $P = 0.08$  y  $F = 0.55$ ,  $P = 0.70$ ; masa:  $F = 3.35$ ,  $P = 0.07$  y  $F = 0.54$ ,  $P = 0.7$ ).

Cuadro 7. Concentración ( $\mu\text{g/g}$ ) y masa ( $\text{g/m}^2$ ) de P en el suelo (0-5 cm de profundidad) a 20 cm de distancia del tronco, al borde del dosel y a 1 m fuera del dosel de *I. arborescens* y *A. cochliacantha*, en la estación de lluvias y de secas en un BTS secundario de 20 años de edad en Sierra de Huautla, Morelos. Se muestran valores medios ( $n = 10$ ) y 1 EE.

Especie	Estación	Distancias en relación a los árboles	P total		P lábil inorgánico		P lábil orgánico		P lábil total	
			$(\mu\text{g/g})$	$(\text{g/m}^2)$	$(\mu\text{g/g})$	$(\text{g/m}^2)$	$(\mu\text{g/g})$	$(\text{g/m}^2)$	$(\mu\text{g/g})$	$(\text{g/m}^2)$
			media ee	media ee	media ee	media ee	media ee	media ee	media ee	media ee
<i>I. arborescens</i>	Lluvias	20 cm del tronco	146.66 [33.05] a 1	6.92 [1.46] a 1	1.22 [0.26] a 1	0.057 [0.01] a 1	7.35 [1.31] a 1	0.36 [0.07] a 1	8.56 [1.26] a 1	0.42 [0.05] a 1
		borde del dosel	291.66 [69.65] a 1	13.41 [3.65] a 1	0.98 [0.20] a 1	0.047 [0.01] a 1	6.92 [1.53] a 1	0.34 [0.07] a 1	7.90 [1.63] a 1	0.39 [0.03] a 1
		1 m fuera del dosel	193.90 [51.05] a 1	9.24 [2.26] a 1	0.87 [0.20] a 1	0.042 [0.01] a 1	6.36 [1.75] a 1	0.30 [0.05] a 1	7.24 [1.79] a 1	0.35 [0.03] a 1
		promedio especie x estación	210.81 [57.95] *	9.66 [2.47] *	1.02 [0.23] *	0.05 [0.01] *	6.88 [1.53] *	0.33 [0.07] *	7.90 [1.55] *	0.39 [0.07] *
	Secas	20 cm del tronco	236.89 [38.98] a 1	11.26 [1.79] a 1	2.94 [0.56] a 1	0.140 [0.03] a 1	15.69 [3.47] a 1	0.76 [0.16] a 1	18.63 [3.66] a 1	0.90 [0.17] a 1
		borde del dosel	262.2 [33.09] a 1	13.12 [1.77] a 1	2.93 [0.51] a 1	0.142 [0.02] a 1	18.15 [3.63] a 1	0.91 [0.20] a 1	21.08 [3.63] a 1	1.05 [0.21] a 1
		1 m fuera del dosel	273.87 [40.75] a 1	13.63 [2.03] a 1	2.04 [0.50] a 1	0.096 [0.02] a 1	20.59 [4.26] a 1	0.99 [0.19] a 1	22.64 [4.30] a 1	1.09 [0.19] a 1
		promedio especie x estación	257.65 [37.61] *	12.67 [1.88] *	2.64 [0.52] *	0.13 [0.02] *	18.14 [3.65] *	0.89 [0.18] *	20.78 [3.93] *	1.01 [0.19] *
		promedio por especie	234.23 [47.78]	9.60 [2.18]	1.83 [0.38]	0.09 [0.01]	12.51 [2.70]	0.61 [0.13]	14.34 [2.75]	0.70 [0.13]
	<i>A. cochliacantha</i>	Lluvias	20 cm del tronco	211.83 [55.66] a 1	9.72 [2.43] a 1	0.73 [0.13] a 1	0.035 [0.01] a 1	9.53 [1.29] a 1	0.44 [0.05] a 1	10.26 [1.31] a 1
borde del dosel			125.49 [42.17] a 1	6.11 [2.03] a 1	0.53 [0.13] a 1	0.026 [0.01] a 1	6.43 [0.48] a 1	0.32 [0.02] a 1	6.95 [0.54] a 1	0.35 [0.02] a 1
1 m fuera del dosel			157.87 [52.15] a 1	8.24 [2.78] a 1	0.70 [0.17] a 1	0.035 [0.01] a 1	7.61 [1.32] a 1	0.38 [0.05] a 1	8.31 [1.35] a 1	0.41 [0.03] a 1
		promedio especie x estación	165.06 [50.32] *	8.02 [2.41] *	0.65 [0.14] *	0.03 [0.01] *	7.86 [1.03] *	0.36 [0.04] *	8.51 [1.07] *	0.41 [0.05] *
Secas		20 cm del tronco	327.20 [61.11] a 1	14.91 [2.73] a 1	4.26 [0.40] a 2	0.200 [0.02] a 2	12.47 [3.37] a 1	0.59 [0.16] a 1	16.72 [3.31] a 1	0.79 [0.16] a 1
		borde del dosel	277.39 [44.11] a 1	14.37 [2.48] a 1	3.63 [0.53] a 2	0.180 [0.03] a 2	8.81 [1.02] a 1	0.45 [0.05] a 1	12.44 [1.03] a 1	0.64 [0.07] a 1
		1 m fuera del dosel	328.54 [46.82] a 1	16.68 [2.25] a 1	4.52 [0.62] a 2	0.224 [0.03] a 2	14.51 [4.66] a 1	0.70 [0.20] a 1	19.02 [4.77] a 1	0.92 [0.20] a 1
		promedio especie x estación	311.04 [50.68] *	15.32 [2.48] *	4.14 [0.52] *	0.20 [0.03] *	11.93 [3.01] *	0.58 [0.14] *	16.06 [3.04] *	0.78 [0.14] *
		promedio por especie	238.05 [50.05]	11.67 [2.45]	2.40 [0.33]	0.12 [0.02]	9.90 [2.02]	0.48 [0.09]	12.29 [2.05]	0.56 [0.10]

Las letras indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre posiciones dentro de cada especie. Los números indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre especies. Los asteriscos indican diferencia significativa ( $P < 0.05$ ) entre estaciones para cada especie.

La diferencia entre estaciones (secas vs lluvias) en la masa de P total en el suelo fue similar bajo *A. cochliacantha* que bajo *I. arborescens* ( $F = 2.22$ ,  $P = 0.142$ ) y no varió con la distancia ( $F = 0.20$ ,  $P = 0.94$ ) (Fig. 13). Si bien esta diferencia estacional tampoco cambió con la posición en el caso del P lábil inorgánico y orgánico del suelo ( $F = 0.54$ ,  $P = 0.71$  y  $F = 0.71$ ,  $P = 0.59$ , respectivamente), fue mayor bajo *A. cochliacantha* que bajo *I. arborescens* ( $F = 22.7$ ,  $P < 0.001$  y  $F = 6.57$ ,  $P < 0.05$ , respectivamente) (Figs. 14 y 15).

Finalmente, la diferencia en la masa de P lábil total entre la estación seca y la de lluvias no varió con la especie ( $F = 3.87, P = 0.0541$ ), ni con la distancia al fuste ( $F = 0.59, P = 0.668$ ) (Fig. 16).

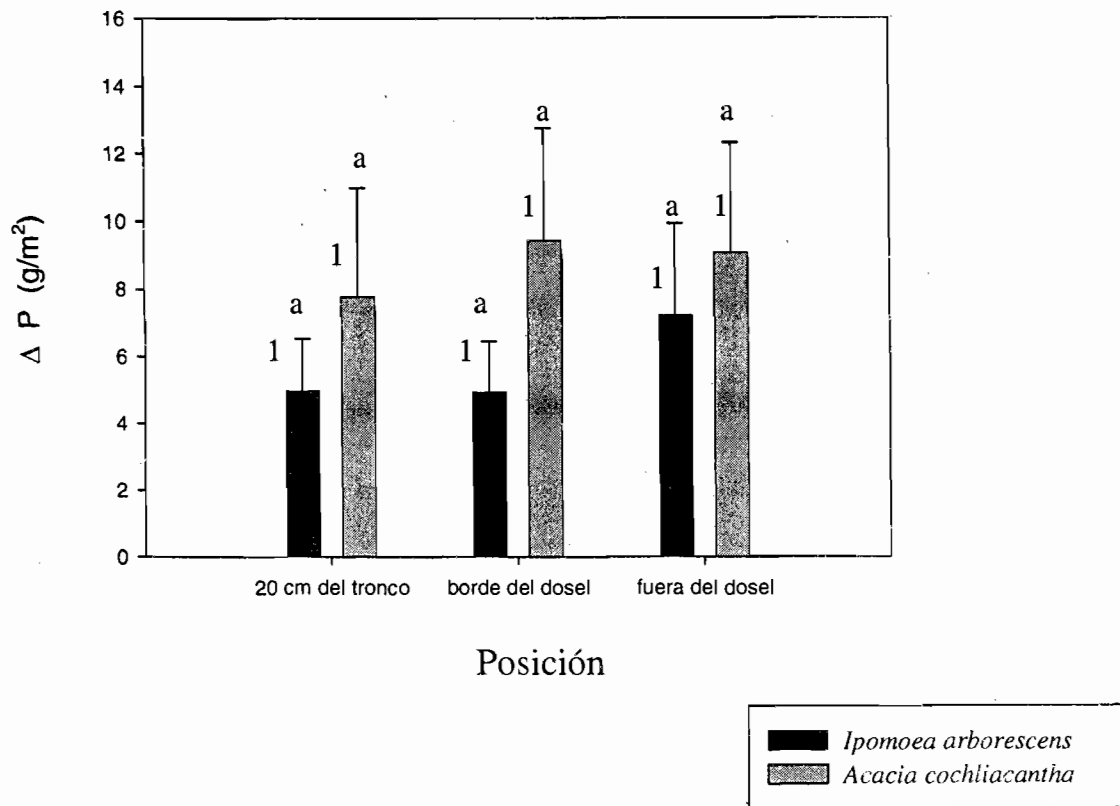


Figura 13. Diferencia estacional (secas vs lluvias) en la masa de P total en el suelo (0-5 cm de profundidad) a 20 cm de distancia del tronco, al borde del dosel y a 1 m fuera del dosel de *I. arborescens* y *A. cochliacantha* en un BTS secundario de 20 años de edad en Sierra de Huautla, Morelos. En barras se muestran los valores medios ( $n = 10$ ) y en líneas se indica 1 EE. Las letras indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre posiciones dentro de cada especie, mientras que los números indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre especies.



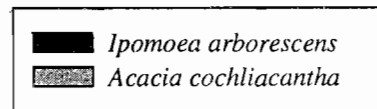
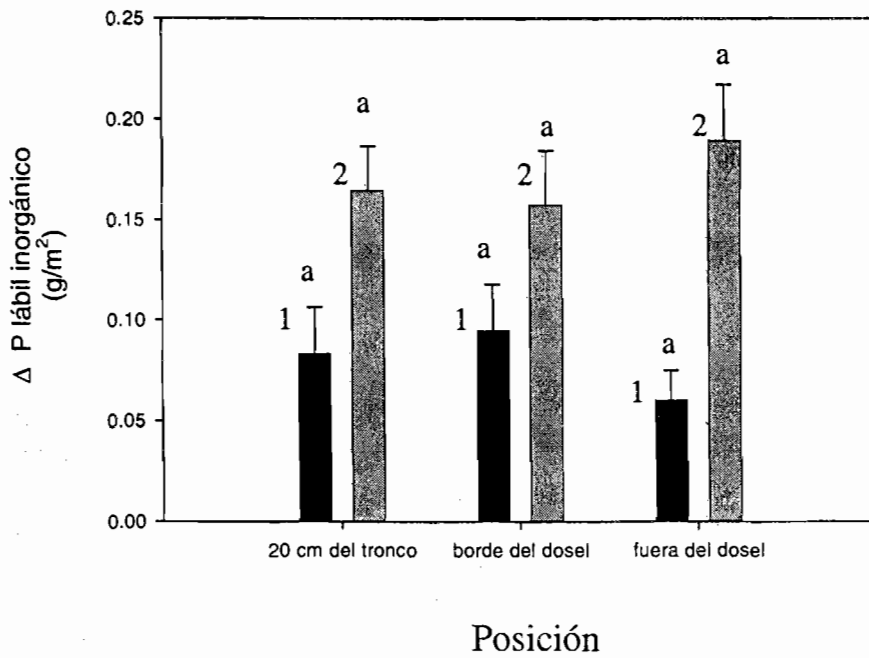


Figura 14. Diferencia estacional (secas vs lluvias) en la masa de P lábil inorgánico en el suelo (0-5 cm de profundidad) a 20 cm de distancia del tronco, al borde del dosel y a 1 m fuera del dosel de *I. arborescens* y *A. cochliacantha* en un BTS secundario de 20 años de edad en Sierra de Huautla, Morelos. En barras se muestran los valores medios ( $n = 10$ ) y en líneas se indica 1 EE. Las letras indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre posiciones dentro de cada especie, mientras que los números indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre especies.

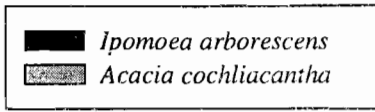
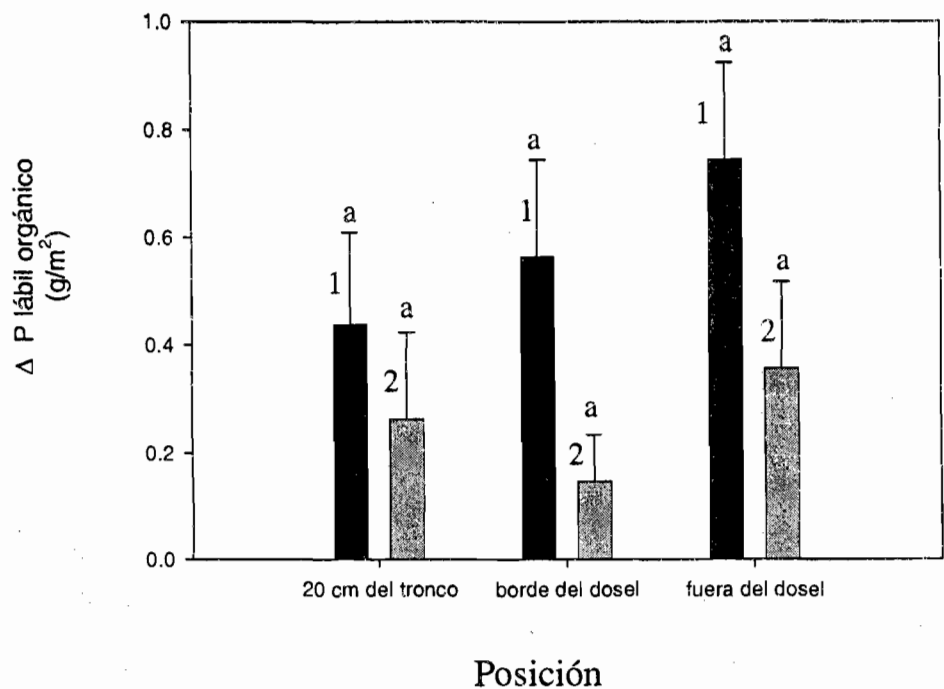


Figura 15. Diferencia estacional (secas vs lluvias) en la masa de P lábil orgánico en el suelo (0-5 cm de profundidad) a 20 cm de distancia del tronco, al borde del dosel y a 1 m fuera del dosel de *I. arborescens* y *A. cochliacantha* en un BTS secundario de 20 años de edad en Sierra de Huautla, Morelos. En barras se muestran los valores medios (n = 10) y en líneas se indica 1 EE. Las letras indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre posiciones dentro de cada especie, mientras que los números indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre especies.

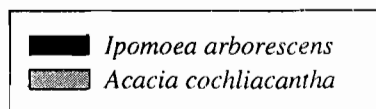
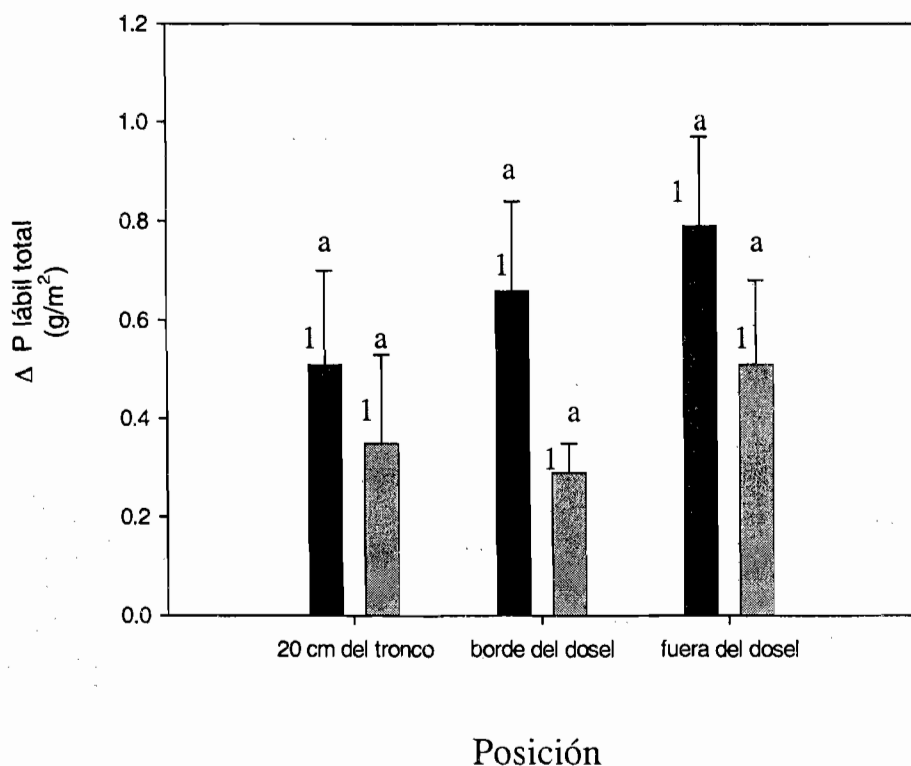


Figura 16. Diferencia estacional (secas vs lluvias) en la masa de P lábil total en el suelo (0-5 cm de profundidad) a 20 cm de distancia del tronco, al borde del dosel y a 1 m fuera del dosel de *I. arborescens* y *A. cochliacantha* en un BTS secundario de 20 años de edad en Sierra de Huautla, Morelos. En barras se muestran los valores medios ( $n = 10$ ) y en líneas se indica 1 EE. Las letras indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre posiciones dentro de cada especie, mientras que los números indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre especies.

## DISCUSIÓN

### N y P en las hojas

En ambas especies las concentraciones de N fueron más altas al inicio de la aparición de las hojas (en el mes de junio) y fueron más bajas al momento de caer las hojas (noviembre para *I. arborescens* y octubre para *A. cochliacantha*), comportamiento que coincide con el descrito para este nutriente en hojas de otras especies arbóreas del BTS de la Sierra de Huautla (ver Cárdenas, 2004). La concentración de N en las hojas fue mayor en *Acacia cochliacantha* que en *Ipomoea arborescens*, lo cual es consistente con el hecho de que las especies leguminosas tienen mayores requerimientos del nutriente que otras especies (Binkley et al., 2000; Vitousek et al., 2002) y con una posible asociación simbiótica con microorganismos fijadores de N atmosférico (Polhill et al., 1981). La concentración de N foliar en *A. cochliacantha* (15 a 30 mg/g) fue similar a la reportada (Cárdenas, 2004) para otra especie de leguminosa de la Sierra de Huautla, *Lysiloma microphyllum* (16 a 34 mg/g) y estos valores estuvieron dentro del rango de las concentraciones del nutriente reportado para hojas de árboles de otros BTS del mundo (ver Lal et al., 2001). La concentración de N en las hojas influye directamente en la concentración de N en el mantillo (Vitousek y Sanford, 1986), así la mayor concentración de N presente en las hojas de *A. cochliacantha*, sugiere una mayor concentración de nutrientes para el mantillo de esta especie, y por lo tanto sugiere también una mayor mineralización y disponibilidad de nutrientes en el suelo bajo la influencia de esta especie, que en el aquel bajo la influencia de *I. arborescens*.

En cambio, la concentración de P en ambas especies estudiadas fue mayor en el mes de septiembre y consistentemente más baja al final del ciclo foliar. Este comportamiento en la variación temporal en la concentración del P en las hojas de BTS también fue observado

por Cárdenas (2004) y sugiere una acumulación del nutriente con el tiempo y un comienzo de senescencia a partir del mes de octubre; aspectos que exigen en todo caso la realización de nuevos estudios. A pesar de que se ha descrito el mayor requerimiento de P por parte de especies de leguminosas que el correspondiente a otras especies leñosas (ver Sprent y Sprent, 1990), la concentración de P en las hojas de los árboles de este estudio no varió entre especies. Los valores de P observados se encuentran dentro del rango reportado para especies de BTS de la India (0.6 a 2.8 mg/g, Lal et al., 2001).

La reabsorción de N desde las hojas (junio – noviembre de 2003 para *I. arborescens* y junio – octubre de 2003 para *A. cochliacantha*) fue mayor en *A. cochliacantha* (54%) que en *I. arborescens* (42%). Esta diferencia entre especies concuerda con la literatura que señala que las leguminosas son más eficientes que otras especies en la conservación del N foliar (Polhill et al., 1981; Vitousek, 1984). Estos resultados indican que *A. cochliacantha* al tener mayor demanda de N para producir sus hojas (ver Pandey y Singh, 1991), cubre o soporta su mayor demanda del nutriente, con una mayor cantidad almacenada en los tejidos perennes. La reabsorción de N observada en *A. cochliacantha* fue similar a la reportada para *Lysiloma microphyllum* (50%) en otros sitios de la Sierra de Huautla (Cárdenas, 2004). La reabsorción de N es un mecanismo de conservación de N que estaría permitiendo a las especies utilizar directamente el nutriente (Lal et al., 2001) y evitar así pérdidas que pueden ocurrir en la circulación de nutrientes en el sistema. La mayor reabsorción de N por parte de *A. cochliacantha* indica que esta especie estaría conservando más N que *I. arborescens*.

Por su parte la reabsorción de P (septiembre – noviembre para *I. arborescens* y septiembre – octubre para *A. cochliacantha*) fue similar entre especies (44 y 35% para *A. cochliacantha* e *I. arborescens*, respectivamente), hecho que resulta consistente con la similitud entre ambas especies en las concentraciones de P foliar. Esta reabsorción de P en

las dos especies fue más baja que la reportada para *L. microphyllum* (56%) en Sierra de Huautla (Cárdenas, 2004), lo cual sugiere que al contar con una mayor cantidad de P en las hojas (como se encontró en el presente estudio), *A. cochliacantha* e *I. arborescens* necesitan conservar una menor cantidad de P, para soportar la cantidad de P necesaria para iniciar la producción de hojas en el siguiente período foliar. Sin embargo el porcentaje de reabsorción de P por parte de ambas especies 44 y 35% para *A. cochliacantha* e *I. arborescens*, es cercano a los valores altos encontrados para otras especies en BTS secundarios (48 -53%, Lal et al., 2001; 60%, Rentería et al., 2005), y evidencia que este mecanismo de conservación de P es relativamente alto, y le estaría permitiendo a estas especies utilizar directamente el nutriente evitando la pérdida que ocurre en la circulación de nutrientes a través de la producción y descomposición de biomasa vegetal.

### **N y P en el mantillo**

La calidad y cantidad de materia orgánica acumulada en el suelo varía entre especies (Binkley, 1995; García-Montiel y Binkley y Giardina, 1998), y depende en muchas veces de la asignación de recursos dentro de la planta (Palm y Sánchez 1991; Aerts y Chapin 2000). Se ha observado que las especies que producen mayor cantidad de mantillo este es pobre en concentración de nutrientes, mientras que en especies que producen menos cantidad de mantillo este es más rico en nutrientes (Binkley, 1995). Estas diferencias en las respuestas fisiológicas de las especies al ambiente, influyen en la capacidad de retornar y reciclar nutrientes por parte de las especies vegetales (Vitousek, 1982; Vitousek 1984), ya que el mantillo con mayor concentración de nutrientes se descompone más rápido que aquel con menor concentración de nutrientes permitiendo así una mayor mineralización y

disponibilidad de nutrientes en el suelo (Tiessen et al., 1998). En el presente estudio la acumulación de mantillo fue mayor bajo la cobertura de *I. arborescens* que bajo la cobertura de *A. cochliacantha*, mientras que la concentración de N fue mayor en el mantillo producido por *A. cochliacantha*; esto sugiere que *A. cochliacantha* al producir un mantillo de fácil descomposición podría aumentar la mineralización y disponibilidad de nutrientes en el suelo bajo su influencia, mientras que *I. arborescens* al producir un mantillo con menor concentración de nutrientes estaría acumulando biomasa vegetal en el suelo y nutrientes en formas de reserva no disponibles inmediatamente para las plantas.

La variación estacional en la masa de mantillo fue similar en ambas especies, sugiriendo la descomposición de al menos 100 a 120 g /m<sup>2</sup> de mantillo en un ciclo anual bajo las copas de estos árboles y, de 85 y 90 g/m<sup>2</sup> fuera de sus copas. Las mayores concentraciones de N total y soluble en el piso del bosque bajo la cobertura de *A. cochliacantha* no se reflejaron en un mayor capital debido al menor almacén de masa de mantillo bajo esta especie. Sin embargo, la variación estacional en la masa de N total en el mantillo a 20 cm del tronco fue 80% mayor bajo *A. cochliacantha* que bajo *I. arborescens* indicando la mineralización de 350 mgN/m<sup>2</sup> más bajo el dosel de la leguminosa. Estas diferencias, ocurren bajo las copas de los árboles, debido a que es allí donde se acumuló la mayor cantidad de materia orgánica producida por la vegetación. La cantidad de N que ingresó asociada al mantillo de *A. cochliacantha* (700 mgN/m<sup>2</sup>), fue superior a la cantidad de N asociado a la hojarasca de leguminosas con simbioses capaces de fijar N, como en el caso de *A. mangium* (162 mgN/m<sup>2</sup>) y *A. auriculiformis* (151 mgN/m<sup>2</sup>; Bernhard, 1993), y representa aproximadamente el 7% la cantidad de N que retorna al suelo anualmente vía hojarasca fina en bosques tropicales secundarios (10000 – 11500 mg N/m<sup>2</sup>; Brown y Lugo,

1990), estas comparaciones sugieren un alto potencial para retornar N a través del mantillo por parte *A. cochliacantha*.

La mayor concentración de N en el mantillo y un aporte estacional potencialmente mayor bajo la cobertura de árboles de *A. cochliacantha*, sugieren la creación de micrositios de rápida circulación del nutriente y es consistente con el hecho de que las leguminosas se consideren útiles para la restauración de sitios perturbados (Ashton et al., 1997). Sin embargo, esto debe ser corroborado por una mayor disponibilidad del nutriente en el suelo.

Aunque la masa de P total en el mantillo fue mayor bajo la cobertura de *I. arborescens*, la concentración de P total en el mantillo fue mayor bajo la cobertura de *A. cochliacantha*, efecto que se observó especialmente en la estación de lluvias cuando el valor duplicó el correspondiente a *I. arborescens*. Sin embargo, la variación estacional en la masa de P en el piso del bosque asociado al dosel no fue diferente entre ambas especies e indica un aporte al suelo no menor de 30 a 40 mgP/m<sup>2</sup> adicional en comparación con el área fuera de la influencia de ambas especies. Esta cantidad representa aproximadamente entre el 8 y 10 % de la cantidad de P que se ha documentado retorna asociada a la hojarasca anualmente en BTS (390 y 550 mgP/m<sup>2</sup>; Singh y Singh, 1991), y evidencia un aporte considerable de P por parte de estas especies al sistema.

### **pH del suelo**

El pH en general fue ligeramente más ácido en la estación de lluvias que en la de secas, lo cual es consistente con los patrones de comportamiento de esta propiedad del suelo (Chapin, 1991). El pH varió entre especies en la estación seca, siendo 7.3 bajo *I. arborescens* y 6.4 bajo *A. cochliacantha*, este resultado sugiere que en la estación de secas en el suelo bajo *A. cochliacantha* al ser ligeramente más ácido, existe mayor solubilidad de



elementos, es decir el grado de adsorción de las partículas móviles como el P y otros elementos es mayor (Fisher y Binkley, 2000). Esta acidificación del suelo bajo *A. cochliacantha* sugiere ser un efecto de la calidad de materia orgánica rica en N que se acumula bajo esta especie, la cual estaría favoreciendo una mayor descomposición, actividad microbiana y producción de ácidos carbónicos, húmicos y fúlvicos (Binkley y Valentine, 1991) los cuales estarían afectando el pH del suelo, bajándolo, así como sugieren Rhoades (1997), Binkley y Valentine (1991), Fisher y Binkley (2000).

### **N y P en el suelo**

La concentración y la masa de N total, así como el N inorgánico (*i.e.*,  $\text{NO}_3^-$  más  $\text{NH}_4^+$ ) del suelo fueron mayores bajo *A. cochliacantha* que bajo *I. arborescens*. Si bien la diferencia estacional en la masa total de N y de  $\text{NH}_4^+$  fue similar para ambas especies, la correspondiente a la masa de  $\text{NO}_3^-$  fue mayor bajo *A. cochliacantha* que bajo *I. arborescens*. Estos resultados indican que las diferencias entre especies en el N del mantillo se reflejan en la mineralización y abundancia de este nutriente el suelo.

La abundancia de N-inorgánico y la transformación potencial del N en el suelo son indicadores de la disponibilidad del nutriente (Piccolo et al., 1994; Robertson et al., 1999). La masa de N potencialmente mineralizable y nitrificable indica una disponibilidad del nutriente mayor en el suelo bajo la cobertura de árboles de *A. cochliacantha*. Así, los niveles de N bajo la influencia de *A. cochliacantha*, indican que bajo estos árboles existen micrositios más favorables para otras plantas en términos de sus necesidades para la nutrición nitrogenada.

El capital de N total en el suelo bajo las dos especies (en promedio 137 gN/m<sup>2</sup>) y fuera de su influencia (129 gN/m<sup>2</sup>) es menor comparado con el correspondiente para la misma profundidad del suelo de otros BTS en sucesión temprana de 10-20 años: 180 gN/m<sup>2</sup> en la Sierra de Huautla (Saynes, 2004) y 177 gN/m<sup>2</sup> en Yucatán (Solís y Campo, 2004). Sin embargo, las concentraciones de NO<sub>3</sub><sup>-</sup> bajo el suelo de *A. cochliacantha* (58 µg/g) e *I. arborescens* (42 µg/g) fueron superiores a las reportadas para esas mismas localidades: 14 µg/g en Sierra de Huautla (Saynes, 2004), y de 25 µg/g en Yucatán (Solís y Campo, 2004), sugiriendo la existencia de mayor mineralización de nutrientes en el sitio de estudio. Debido a que la mineralización de nutrientes depende directamente de calidad y cantidad del mantillo (Tiessen et al., 1998) y esta a su vez es regulada por los mecanismos internos de las especies vegetales (Vitousek 1984), la mayor disponibilidad de N en el suelo del sitio de estudio presente podría deberse a la influencia creada por las especies de este estudio.

La cantidad de P total en el suelo fue similar bajo ambas especies y no evidenció cambios con la distancia al tronco. Si bien la abundancia de P lábil total en el suelo fue similar entre especies, el P lábil orgánico fue mayor bajo las copas de los árboles de *I. arborescens*, mientras que el P lábil inorgánico fue mayor en el suelo bajo la cobertura de *A. cochliacantha*. Así también, la variación estacional en la abundancia de P total y P lábil total fue similar en el suelo asociado a las dos especies, mientras que la variación estacional en la abundancia de P lábil inorgánico bajo la cobertura de *A. cochliacantha* duplicó aquella bajo las copas de los árboles de *I. arborescens*, y en contraposición, la variación estacional en la abundancia de P lábil orgánico fue dos veces mayor en el suelo asociado a *I. arborescens*. Esto evidencia, que el ciclo del nutriente en el suelo varía marcadamente dependiendo de la cobertura de las especies.

Los resultados del P en el suelo evidencian que así como en las hojas y en el mantillo no existieron diferencias significativas entre especies como tampoco existieron diferencias asociadas a las especies en el balance total de este nutriente. Sin embargo, la mayor variación estacional de P lábil inorgánico en el suelo encontrado bajo las copas de los árboles de *A. cochliacantha* nos indica que en el suelo bajo su influencia existe un mayor potencial para generar rápidamente P disponible para las plantas, considerando que la inmovilización y mineralización del nutriente por parte de microorganismos del suelo es afectada por la abundancia de P lábil inorgánico (Cross y Schlesinger, 1995; Levy y Schlesinger, 1999; Kitamaya et al., 2000)

Diversos estudios de plantas fijadoras de N indican que tienen altas demandas de P para sostener la adquisición del N (Ritchie y Tillman, 1995; Binkley et al., 2000). Los resultados de este trabajo sugieren que: (1) *A. cochliacantha* para soportar su mayor producción de N en las hojas necesita disponer de mayor cantidad de P que *I. arborescens*, y (2) la existencia de una mayor actividad microbiana bajo *A. cochliacantha* debido a los altos contenidos de N que presenta su tejido foliar, podría favorecer la descomposición de la necromasa vegetal y por esto, la liberación de P y su disponibilidad en el suelo. Por su parte *I. arborescens*, si bien con similar P en su follaje que la leguminosa, al producir mantillo con bajas concentraciones de N, este se podría descomponer más lentamente favoreciendo el almacenamiento de P orgánico para futuros períodos de nutrición.

El capital promedio de P total en el suelo del área de estudio ( $10.4 \text{ gP/m}^2$ ) es bajo en comparación con el reportado para otros suelos de BTS en estado de sucesión temprana de 10-20 años,  $71.4 \text{ gP/m}^2$  en otros sitios de la Sierra de Huautla (Romualdo, 2003) y  $43.1 \text{ gP/m}^2$  en Yucatán (Solís y Campo, 2004). Así también, la concentración de P lábil en el suelo del área de estudio ( $14 \text{ } \mu\text{g/g}$ ) fue menor en comparación con aquella reportada para

otros sitios de la Sierra de Huautla (17  $\mu\text{g/g}$ ; Romualdo, 2003) y representa aproximadamente 2/3 partes de la correspondiente a BTS de Yucatán (22  $\mu\text{g/g}$ ; Solís y Campo, 2004), donde se ha documentado la limitación de la productividad y de la regeneración del bosque como consecuencia de una baja disponibilidad de P (Campo y Vázquez-Yanes, 2004; Ceccon et al., 2004). Las comparaciones del P lábil total en los suelos del sitio de estudio respecto con otros sitios de BTS en condiciones de regeneración similares, indican una menor disponibilidad de P en el suelo del sitio del presente estudio y sugieren un papel crítico del nutriente. Esto es evidencia de que *A. cochliacantha* e *I. arborescens* están desarrollándose en suelos con deficiencias de P, y sugiere que los mecanismos de conservación de nutrientes por parte de estas especies son los que les estarían permitiendo, usar eficientemente el poco P disponible y favorecer la conservación de este recurso dentro del sistema.

### **Influencia de *A. cochliacantha* e *I. arborescens* en el suelo del BTS secundario de Sierra Huautla**

La influencia de las dos especies estudiadas en la regeneración del BTS de Sierra Huautla parece ser muy importante. En primer lugar *A. cochliacantha* es la especie con mayor valor de importancia en los sitios perturbados (este estudio; Cárdenas, 2004), por lo que podría tener una gran influencia en el suelo. De acuerdo con la información obtenida en campo sobre el área de cobertura del dosel de cada especie, se estima que *A. cochliacantha* con su dosel influye en un área aproximada de 1430  $\text{m}^2$  por ha (Fig. 17). Por su parte *I. arborescens*, la segunda especie dominante, influye un área aproximada 380  $\text{m}^2$  por ha. Entre ambas especies, se cubre aproximadamente un 18% del terreno.

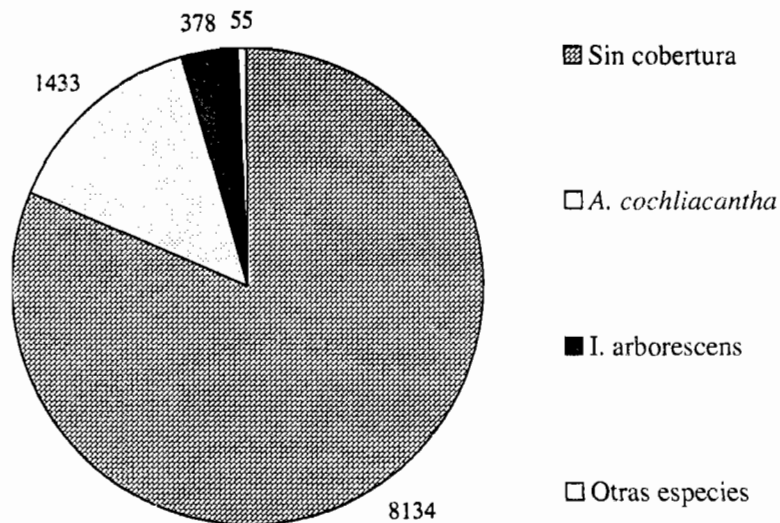
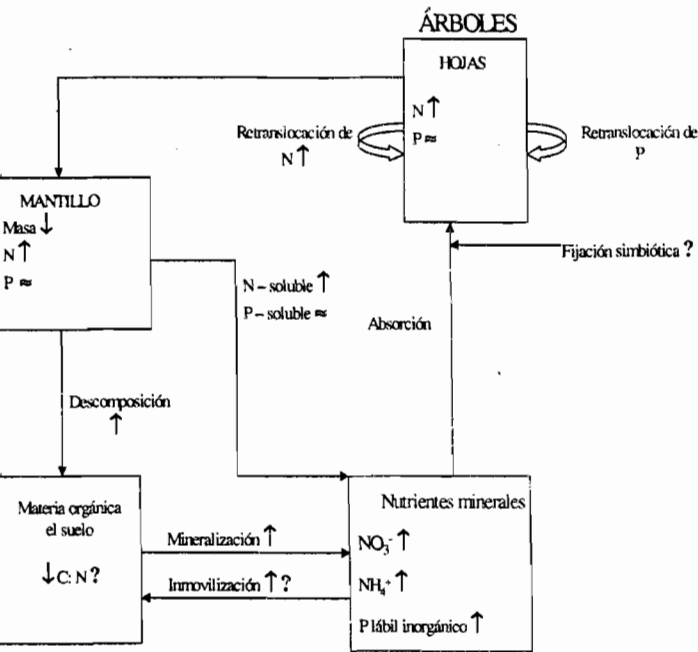


Figura 17. Cobertura (m<sup>2</sup>) de árboles de *A. cochliacantha* e *I. arborescens* en 1 ha de terreno de BTS explotada y con veinte años de abandono en la región de Sierra de Huautla, Morelos.

En el diagrama de flujo de nutrientes propuesto con los resultados del presente estudio (Fig. 18) podemos apreciar la influencia que tiene *A. cochliacantha* sobre la disponibilidad de N y P en el suelo en comparación con aquella de *I. arborescens*. La dinámica temporal de nutrientes en las hojas indica que existe una mayor concentración y reabsorción de N en las hojas de *A. cochliacantha* que en aquellas de *I. arborescens*, mientras que la concentración y reabsorción de P es similar entre ambas especies. La acumulación de nutrientes en el mantillo, indica que la concentración de N total y soluble es mayor bajo la cobertura de *A. cochliacantha* que en el aquel bajo la cobertura de *I. arborescens*, mientras que la concentración de P total y P soluble es similar bajo la cobertura de ambas especies. Por su parte la masa de mantillo es mayor bajo la cobertura de

*I. arborescens*. En el flujo de nutrientes desde el piso del bosque al suelo, el diagrama sugiere que existe mayor mineralización de N bajo la cobertura de *A. cochliacantha*, lo cual se ve reflejado en una mayor abundancia de N-mineral y es evidencia de que existe una mayor disponibilidad de N en el suelo bajo *A. cochliacantha*. Por otra parte, la mayor variación estacional en el P lábil inorgánico en el suelo bajo *A. cochliacantha*, sugiere que esta especie favorece un mayor potencial de P disponible para las plantas. En contraste, *I. arborescens* acumula una alta cantidad de mantillo, sugiriendo lenta descomposición y mayor acumulación de materia orgánica de baja calidad en el suelo, que se ve reflejada en una menor mineralización de N y en una mayor acumulación de P orgánico en el suelo.

*Acacia cochliacantha*



*Ipomoea arborescens*

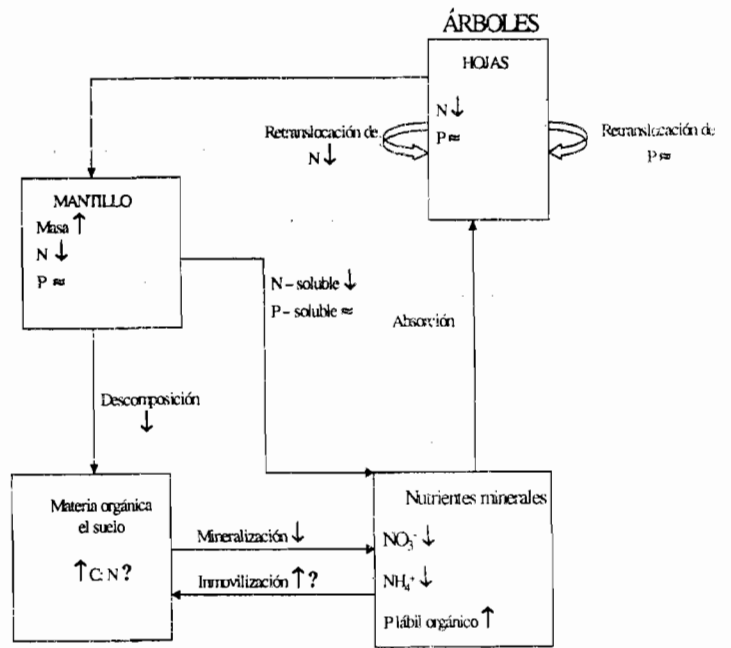


Figura 18. Diagrama del flujo de N y de P asociados con la presencia de árboles de *A. cochliacantha* e *I. arborescens*. Los compartimentos indican las reservas de nutrientes. Las flechas indican los flujos. El símbolo ↑ indica un valor alto, el símbolo ↓ indica un valor bajo. El símbolo ≈ indica valores comparablemente similares entre especies. El símbolo ? indica valores desconocidos.

Los resultados de esta investigación son consistentes con los resultados de otros estudios que señalan que desde el punto de vista funcional las especies arbóreas colonizadoras en suelos con deficiencia de nutrientes, constituyen una fuente importante de ingreso y reserva de nutrientes para el ecosistema (Vitousek y Hooper, 1993; Belsky, 1994). En particular, mi estudio constituye una evidencia novedosa sobre la influencia distintiva de las especies colonizadoras sobre los suelos, determinadas por las características funcionales.

Debido a que las condiciones del suelo en el BTS pueden ser muy heterogéneas y dependen de diversos factores, la carencia de replicación de la condición del bosque secundario estudiado limita la generalización de estos resultados a otros sitios de BTS. Particularmente, considerando que la composición y abundancia de especies pioneras que pudieran actuar como facilitadoras de recursos (en especial nutrientes) en otros sitios de BTS secundario podría variar. A pesar de ello, el modelo de estudio presente plantea la importancia que tiene la influencia de las especies arbóreas colonizadoras sobre la disponibilidad de nutrientes en el suelo en sitios abandonados de BTS y constituye una herramienta útil para: (1) identificar especies que pudieran actuar como facilitadoras de nutrientes en otros sitios sucesionales con BTS, e (2) identificar sitios con mayor disponibilidad de nutrientes dentro del ecosistema degradado que pudieran ser los más adecuados para la siembra de especies de estados de sucesión tardía con demanda de nutrientes.

## CONCLUSIONES

El presente estudio ha permitido determinar luego de 20 años de sucesión, que *A. cochliacantha* mejora la disponibilidad de N en el suelo, así como su capacidad para administrar P a las plantas. Por su parte, *I. arborescens* mejora la estructura del suelo con un mayor aporte de materia orgánica y aumenta la reserva de P que puede estar disponible para las plantas por períodos más prolongados de tiempo.

Considerando la restauración del BTS, estos resultados sugieren como posibles estrategias para acelerar los procesos de regeneración de la vegetación en los sitios perturbados:



Debido a que las condiciones del suelo en el BTS pueden ser muy heterogéneas y dependen de diversos factores, la carencia de replicación de la condición del bosque secundario estudiado limita la generalización de estos resultados a otros sitios de BTS. Particularmente, considerando que la composición y abundancia de especies pioneras que pudieran actuar como facilitadoras de recursos (en especial nutrientes) en otros sitios de BTS secundario podría variar. A pesar de ello, el modelo de estudio presente plantea la importancia que tiene la influencia de las especies arbóreas colonizadoras sobre la disponibilidad de nutrientes en el suelo en sitios abandonados de BTS y constituye una herramienta útil para: (1) identificar especies que pudieran actuar como facilitadoras de nutrientes en otros sitios sucesionales con BTS, e (2) identificar sitios con mayor disponibilidad de nutrientes dentro del ecosistema degradado que pudieran ser los más adecuados para la siembra de especies de estados de sucesión tardía con demanda de nutrientes.

## CONCLUSIONES

El presente estudio ha permitido determinar luego de 20 años de sucesión, que *A. cochliacantha* mejora la disponibilidad de N en el suelo, así como su capacidad para administrar P a las plantas. Por su parte, *I. arborescens* mejora la estructura del suelo con un mayor aporte de materia orgánica y aumenta la reserva de P que puede estar disponible para las plantas por períodos más prolongados de tiempo.

Considerando la restauración del BTS, estos resultados sugieren como posibles estrategias para acelerar los procesos de regeneración de la vegetación en los sitios perturbados:

- (1) Aprovechar la influencia de *A. cochliacantha* en los bosques secundarios jóvenes o perturbados para favorecer la disponibilidad de N y P a especies vegetales de sucesión tardía demandantes de nutrientes.
- (2) Aprovechar la influencia de *I. arborescens* para favorecer nutrientes a especies de sucesión tardía menos demandantes de N y P, pero que exigieran abundancia de este último nutriente por períodos prolongados.

### **Consideraciones económicas, sociales y ecológicas para la recuperación de la fertilidad del suelo de BTS de la Sierra de Huautla**

El mantenimiento de la fertilidad del suelo a través de los mecanismos de ciclaje y conservación de nutrientes por parte de las especies vegetales, ha sido sugerido como uno de los principales servicios ambientales que puede brindar el BTS en México (Maass et al., 2005). En el presente trabajo se evaluó la influencia que debido a sus mecanismos fisiológicos de conservación de nutrientes han tenido las especies pioneras *A. cochliacantha* e *I. arborescens* sobre la disponibilidad de nutrientes en el suelo en un terreno de 20 años de edad sucesional, y con estos resultados a continuación se hace una propuesta en términos económicos de los servicios ambientales de fertilización al ecosistema que el efecto de estas especies produce sobre el suelo.

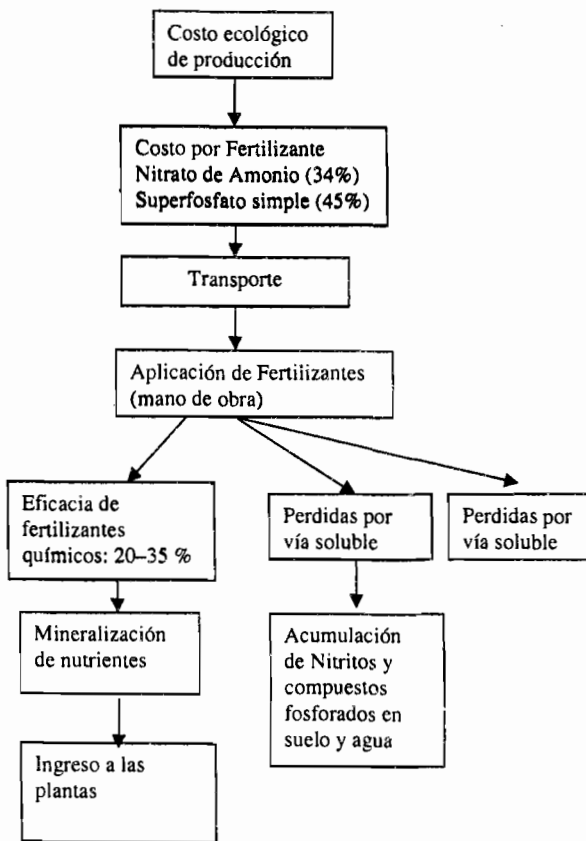
La presencia de las especies estudiadas favorece la acumulación de nutrientes en el suelo y reduce la necesidad de adiciones como son los fertilizantes. Por ejemplo, un kg de superfosfato triple ( $P_2O_5 \cdot P = 45.4\%$ ) cuesta 13 pesos (cotización en internet, abril 2005) y su eficiencia de aprovechamiento es considerada de 20% en suelos de pH neutro (Fisher y

Binkley, 2000), como es el caso de muchos sitios con BTS secundarios en Morelos (este trabajo; Saynes et al., 2005). Esto indica que el costo de incorporar 100 gP al suelo vía fertilización sería de 14 pesos. El aporte promedio mínimo de P desde el mantillo al suelo asociado a la cobertura de árboles de *A. cochliacantha* o de *I. arborescens* fue de 0.07 gP/m<sup>2</sup>/año. Considerando la influencia de ambas especies, *A. cochliacantha* e *I. arborescens* (1811 m<sup>2</sup>/ha), el aporte del mantillo en el área es igual a 127 gP por ha, lo cual equivale aproximadamente a 18 pesos.

El fertilizante nitrato de amonio (NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>- N = 35%) cuesta 15 pesos cada kg (cotización en internet, abril 2005), y su eficiencia de aprovechamiento es 34% (Fisher y Binkley, 2000), por lo que el costo de incorporar 100 gN al suelo sería de 13 pesos. El aporte de N desde el mantillo al suelo por parte de los árboles de *A. cochliacantha* fue de 0.7 gN/m<sup>2</sup>/año, y de *I. arborescens* fue 0.4 gN/m<sup>2</sup>/año. Los árboles de *A. cochliacantha* al cubrir un área de 1433 m<sup>2</sup>/ha en el sitio de estudio, aportan, entonces, mediante la descomposición de su mantillo no menos de 1003 gN /ha, lo cual equivale a 115 pesos; mientras que los árboles de *I. arborescens*, que cubren un área de 379 m<sup>2</sup>/ha y aportan 151 gN/ha, lo cual equivale a 19 pesos, haciendo un total de aproximadamente 135 pesos por parte de ambas especies. Así, combinados los beneficios económicos de ambas especies para ambos nutrientes superarían los 150 pesos por ha, cada año.

En el diagrama siguiente se indican las implicaciones económicas, ecológicas y sociales (Fig. 19), que podría tener la aplicación de fertilizantes químicos para mejorar la disponibilidad de N y de P en el suelo, en comparación con el aporte de nutrientes que representa la producción de mantillo por parte de los árboles de *A. cochliacantha* e *I. arborescens*.

## Fertilizantes Químicos



## *A. cochliacantha* e *I. arborescens*

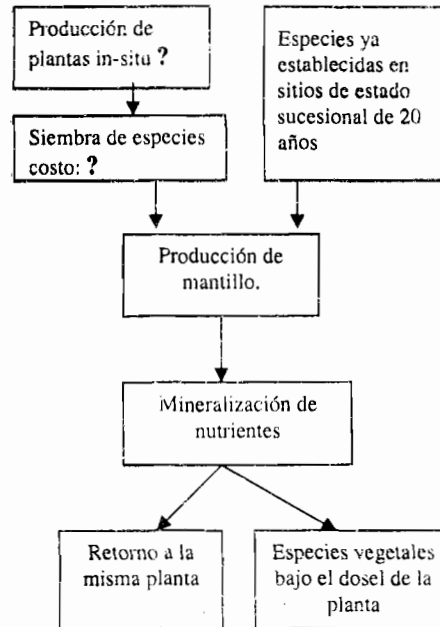


Figura 19. Diagrama de las implicaciones económicas, ecológicas y sociales de la aplicación de fertilizantes químicos vs el aporte de nutrientes en el mantillo por parte de las especies arbóreas *A. cochliacantha* e *I. arborescens*.

El análisis del diagrama (Fig. 19) sugiere que la producción de fertilizantes químicos puede tener un costo ambiental alto, seguido del alto costo por adquirir los fertilizantes y el costo de su aplicación. Posteriormente de la aplicación hay una pérdida del 80 % para el P y 66% para el N de lo invertido en el fertilizante, ya que solo del 20 al 34% llega al suelo (Fisher y Binkley, 2000) Estas pérdidas por producción de óxidos de N y por lixiviación, incrementan el poder radiativo de la atmósfera y contaminan las fuentes de agua, causando un costo ecológico alto, el cual finalmente llega a representar un gran costo social (Moiser y Kroeze, 1998). Si bien de baja movilidad en el suelo, el P aplicado vía

fertilización y que no es tomado por las plantas o fijado al suelo, puede alcanzar los cuerpos de agua epicontinentales favoreciendo su eutrofización (Raven y Loeppert, 1997). Por otra parte, el utilizar los efectos de especies vegetales como *A. cochliacantha* e *I. arborescens*, sobre la disponibilidad de N y P en el suelo, implicaría también un costo alto de producción y siembra de las especies y exige la financiación de estudios, entre otros aquellos dirigidos a mejorar su establecimiento. Sin embargo, aprovechar la influencia ya creada por los árboles de estas especies en etapas tempranas de la sucesión (p.e. a los 10-20 años) para plantar especies de sucesión tardía demandantes, podría favorecer la regeneración de la diversidad perdida.

Considerando todos los aspectos mencionados, se enfatiza que el uso de la influencia de estas especies vegetales *A. cochliacantha* e *I. arborescens* para mejorar la disponibilidad de N y P en el suelo y restaurar, resulta una estrategia ecológica y económicamente interesante para la restauración de áreas abandonadas que ya cuentan con árboles bien establecidos de estas especies.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aerts, R. y R. F. Chapin. 2000. The mineral nutrition of wild plants, revisited: An re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research* 30: 1- 67.
- Anderson, J. M. y J. S. Ingram. 1993. Tropical Soil Biology and Fertility. *A Handbook of Methods*. CAB International, Wallingford.
- Ashton, P. M., Samarasinghe, S., Gunatilleke, I. y C. V. Gunatilleke. 1997. Role of legumes in release of successional arrested grasslands in the central Hills of Sri Lanka. *Restoration Ecology* 5: 36-43.
- Becker, M. y D. Johnson. 1998. Legumes as dry season fallow in upland rice-based systems of West Africa. *Biology and Fertility of Soils* 27: 358-367.
- Belsky, A. J., Amundson, R. G., Duxbuury, J. M., Rih, S.J. y S. M. Mwonga. 1989. The effects of trees on their physical, chemical, and biological environments in a semi-arid savanna in Kenya. *Journal Applied Ecology* 26: 1005 – 1024.
- Belsky, A. J. 1994. Influences of tree on savanna productivity: test of shade nutrients, and tree-grass competition. *Ecology* 75: 922-932.
- Bernhard, F. 1993. Dynamics of litter and organic matter at the soil-litter interface in fast-growing tree plantation on sandy ferrallic soils (Congo). *Acta Oecológica* 14:179-195.
- Binkley, D. 1995. The influence of tree species on forest soils: proceses and patterns. Pag. 1- 34. En: Mead, D e I. S. Cornforth (Eds.). *Proceedings of the trees and Soils workshop, Lincoln University, Agronomy Society of New Zealand*. Canterbury.

- Binkley, D. y D. W. Valentine. 1991. Fifty-year biogeochemical of Norway spruce, white pine, and green ash in a replicated experiment. *Forest Ecology and Management* 40:13-25.
- Binkley, D. y C. Giardina. 1998. Why do tree species affect soils? The warp and woof of tree-soil interactions. *Biogeochemistry* 42: 89-106.
- Binkley, D. Giardina, C. y M. Baskin. 2000. Soil phosphorus pools and supply under the influence of *Eucalyptus saligna* and nitrogen-fixing *Albizia facaltaria*. *Forest Ecology and Management* 128: 241-247.
- Brown, S y A. Lugo. 1990. Tropical secondary forest. *Journal of Tropical Ecology* 6: 1-32.
- Bruno, J., Stachowicz, J., y M. D. Bertness. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 119-125.
- Bye, R. 1995. Ethnobotany of the Mexican tropical dry forest. Pag. 423-439. En: Bullock, S. H., Mooney, H. A. y E. Medina (Eds.). *Seasonally Dry Tropical Forest*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Campo-Alves, J. 2003. Disponibilidad y flujos de nutrientes en una toposecuencia con bosque tropical seco en México. *Agrociencia* 37: 211-219.
- Campo, J., Jaramillo, V. J., y J. M. Maass. 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, M., Jaramillo, V. J. y A. Martínez-Yrizar. 2000. Calcium, potassium, and magnesium cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem. *Biogeochemistry* 49: 21-36.

- Campo, J., Maass, M., Jaramillo, V. J., Martínez-Yrizar, A., y J. Sarukhán. 2001a. Phosphorus cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem. *Biogeochemistry* 53: 161-179.
- Campo, J., Maass, M. y L. de Pablo. 2001b. Intemperismo en un bosque tropical seco de México. *Agrociencia* 35: 245-253.
- Campo, J. y R. Dirzo. 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. y C. Vázquez-Yanes. 2004. Effects of nutrient limitation on aboveground carbon dynamics during tropical dry forest regeneration in Yucatán, Mexico. *Ecosystems* 7: 268-279.
- Cárdenas, I. 2004. Contenido de N y P en hojas de *Lysiloma microphyllum* y sus efectos en la descomposición. Tesis de Licenciatura. Instituto de Ecología. UNAM. 61 p
- Ceccon, E., Olmsted, I., Vazquez -Yánes, C. y J. Campo. 2002. Vegetation and soil properties in two tropical dry forest of differing regeneration status in Yucatán. *Agrociencia* 36:621-631.
- Ceccon, E., Huante, P. y J. Campo. 2003. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on the survival and recruitment of seedlings of dominant tree species in two abandoned tropical dry forest in Yucatán, Mexico. *Forest Ecology and Management* 182: 387-402.
- Ceccon, E., S. Sánchez y J. Campo. 2004. Tree seedling dynamics in two tropical abandoned dry forests of differing successional status in Yucatan, Mexico: a field experiment with N and P fertilization. *Plant Ecology* 170: 277-285.
- Chapin, F. S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 233 - 260.



- Chapin, F. S., Johnson, D. A., y J. D. McKendrick. 1980. Seasonal movements of nutrients in plants of differing growth form in an Alaskan tundra ecosystem: implications for herbivory. *Journal Ecology* 68: 189-209
- Chapin, F. S. 1983. Patterns of nutrient absorption and use by plants from natural and man-modified environments. Pag. 175 – 187, en H. A. Mooney y M. Gordon, editores. *Disturbance and Ecosystems. Ecological studies 44.* Springer – Verlag. USA.
- Chapin F. S. 1991. Effects of multiple environmental stresses on nutrient availability and use. Pag. 67-87. En: Mooney, H. A., Winner, W. E., Pell, E. J. y E. Chu. (Eds). *Response of Plants to Multiple Stresses.* Academic Press, USA.
- Charley, J. L. y B.N. Richards. 1983. Nutrient allocation in plant communities: mineral cycling in terrestrial ecosystems. Pag. 5-45. En Lange, O. L., Nobel, P.S., Osmond, C. B., y H. Ziegler. (ed.). *Physiological plant ecology. Ecosystem processes: Mineral cycling, productivity and man's influence.* Vol. IV. Springer Verlag, Nueva York.
- Connell, J. H, y R. O. Slayter. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-1144.
- Crews, T. E. 1999. The presence of nitrogen fixing legumes in terrestrial communities: evolutionary vs ecological considerations. *Biogeochemistry* 46: 233-246.
- Cross, A. F. y W. H. Schlesinger. 1995. A literature review and evaluation of the Hedley, fractionation: Applications to the biogeochemical cycle of soil phosphorus in natural ecosystems. *Geoderma* 64: 197 – 214.
- Cuevas, E. y A. E. Lugo. 1998. Dynamics of organic mater and nurient return from litter fall in stands of ten tropical plantation species. *Forest Ecology and Management* 112 : 263 – 279.

- Cuevas, E. y E. Medina. 1998. The role of nutrient cycling in the conservation of soil fertility in tropical forest ecosystems. Pag. 263-278. En Gopal, B. Pathak, P. S. y G. Saxena. (Eds.). *Ecology Today: An Anthology of Contemporary Ecological Research*. Internacional Scintific Publications. New Delhi, India.
- Curtis J.T., y R. P. McIntosh. 1950. The integration of certain analytic and synthetic phytosociological characters. *Ecology* 31: 434-455.
- Dickson, R. E. y G. Isebrands. 1991. Leaves as regulators of stress response. Pag. 4 –29. En: Mooney, H. A., Winner, W. E., Pell, E. J. y E. Chu. (Eds). *Response of Plants to Multiple Stresses*. Academic Press, USA.
- Døckersmith, I. C., Giardina, C. P., y R. L. Sanford. 1999. Persistence of tree related patterns in soil nutrients following slash-and- burn disturbance in the tropics. *Plant and Soil* 209: 137-156.
- Dorado O. 1997. Sustainable development in the tropical deciduous forest of México: myths and realities. Pag. 263-278. En: Houglan, K. E. y A. Y Rossman (Eds). *Global Genetic Resources: Access, Ownership and Intellectual Property Rights*. Association of Systematics Collections. Washington.
- Dorado O. y R de la Maza. 1998. *Documento Técnico Justificativo para la Creación de la Reserva de la Biosfera Sierra Huautla – Cerro Frío*. Instituto nacional de Ecología y Centro de Educación Ambiental e Investigación Sierra Huautla. UAEM. México. 70 p.
- Fisher R. F. y D. Binkley. 2000. *Ecology and Mangement of Forest Soils*. Wiley, Toronto. 489 p.
- García, E. 1988. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen, para Adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana*. México. 71 p.

- García-Montiel, D. y D. Binkley. 1998. Effects of *Eucalyptus saligna* and *Albizia facaltaria* on soil processes and nitrogen supply in Hawaii. *Oecologia* 113: 547-556.
- Garg, V. 1998. Interaction of tree crops with a sodic soil environment: potential for rehabilitation of degraded environments. *Land Degradation and Development* 9:81-93.
- Garg, V. 1999. Leguminous trees for the rehabilitation of sodic wasteland in northern India. *Restoration Ecology* 7: 281-287.
- Grubb, P. J. 1995. Mineral nutrients and soil fertility in tropical rain forest. Pag. 308 – 330. En: Lugo A. E. y C. Lowe (Eds.). *Tropical Forest: Management and Ecology. Ecological Studies* 112. Springer-Verlag. USA.
- Hartshorn, G.S. 1978: Treefalls and tropical forest dynamic. Pag. 617-638. En: P.B. Tomlinson, P. B. y M.H. Zimmerman, (Eds.). *Tropical Trees as Living Systems*. Cambridge University Press, Uk.
- Hobbie, S. 1992. Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends Ecology and Evolution* 7: 336-339.
- Holdrige, L. 1967. *Life Zone Ecology*. Tropical Science Center, San José, Costa Rica. 206 p.
- Janzen, D. H. 1988. Tropical dry forest, the most endangered major tropical ecosystem. Pag. 130-137. En : Wilson, E. O. (Ed.). *Biodiversity*. National Acedmy Press, Washington.
- Jones, C. G., Lawton, J. H., y M. Shachak. 1994. Organism as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.
- Jordan, C. F. 1985. *Nutrient Cycling in Tropical Forest Ecosystems*. John Wiley & songs. London. 190 p.

- Kauffman, J., Sanford, R. L., Cummings, D., Salcedo, I., y E. Sampaio. 1993. Biomass and nutrient dynamics associated with slash fires in neotropical dry forest. *Ecology* 74: 140-151.
- Kitamaya, K., Majalap, M. y A. Shin-Ichiro. 2000. Soil phosphorus fractionation and phosphorus-use efficiencies of tropical rainforest along altitudinal gradients of Mount Kimbalu, Borneo. *Oecologia* 123: 234-239.
- Ladha, J., Peoples, B., Garriby, P., Capuno, V., y J. Dart. 1993. Estimating nitrogen fixation of hedgerow vegetation using the nitrogen-15 natural abundance method. *Soil Science Society of America Journal* 57: 732-737.
- Lajtha, K., Driscoll, C. T., Jarrell, W. N. y E.T. Elliot. 1999. Soil phosphorus: characterization and total element analysis. Pag. 115 – 142. En: Robertson, G. P., Coleman, D. C., Bledsoe, C. S. y P. Sollins. (Eds.) *Standart Soil Methods for Long-Term Ecological Research*. Oxford University Press.
- Lal, C. B., Annapurna C., y J. S. Singh. 2001. Foliar demand and resource economy of nutrients in dry tropical forest species. *Journal of Vegetation Science* 12: 5–14.
- Lawrence, D. y D. Foster. 2002. Changes in forest biomass, litter dynamics and soils following shifting cultivation in southern Mexico: An overview. *Interciencia* 27: 400 – 408.
- Levy, E. T., y W. H. Schlesinger. 1999. A comparison of fractionation methods for forms of phosphorus in soils. *Biogeochemistry* 47: 25-38.
- Maass, J. M. 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. Pag. 399-416. En: Bullock, S. H., Mooney, H. A. y E. Medina (Eds.). *Seasonally Dry Tropical Forest*. Cambridge University Press. Cambridge.

- Maass, J. M., Jordan, C. F. y J. Sarukhán. 1988. Soil erosion and nutrient losses in seasonal tropical agroecosystems under various management techniques. *Journal of Applied Ecology* 25: 595-607.
- Maass, J., Balvanera, P., Castillo, A., Daily, G. C. , Mooney, H. A., Ehrlich, P., Quesada, M., Miranda, A., Jaramillo, V. J., García-Oliva, F., Martínez-Yrizar, A., Cotler, H., López-Blanco, J., Pérez-Jiménez, A., Búrquez, A., Tinoco, C., Ceballos, G., Barraza, L., Ayala, R., y J. Sarukhán. 2005. Ecosystem services of tropical dry forests: insights from long-term ecological and social research on the Pacific Coast of Mexico. *Ecology and Society* 10:1-17.
- Masera, O., Ordóñez, M. y R. Dirzo. 1992. Emisiones de carbono a partir de la deforestación en México. *Ciencias* 45: 151-153.
- Miranda, F. y E. Hernández . 1963. Los Tipos de Vegetación de México y su Clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 23: 29 – 47.
- Mosier, A. y C. Kroeze, C. 1998. A new approach to estimating emissions of nitrous oxide from agriculture and its implications for the global change N<sub>2</sub>O budget. *IGBP Global Change Newsletter* 34: 8-13.
- Murphy, J. y J. P. Riley. 1962. The modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytical Chemical Acta* 27: 31-36.
- Murphy, P. G. y A. E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:67-88.
- Nichols, D., Rosemeyer, M., Carpenter, L. y J. Kettler. 2001. Intercropping legume trees with native timber trees rapidly restores cover to eroded tropical pasture without fertilization. *Forest Ecology and Management* 152: 195-209.

- Palm, C. A. y P. A. Sánchez. 1991. Nitrogen release from leaves of some tropical legumes as affected by their lignin and polyphenolic contents. *Soil Biology and Biochemistry* 23: 83-88.
- Pandey, C. B. y J. S. Singh. 1991. Rainfall and grazing effects on net primary in a tropical savanna India. *Ecology* 73: 2007-2021.
- Piccolo, M., Neill, C. y C.C. Cerri. 1994. Net nitrogen mineralization and nitrification along a tropical forest – to- pasture chronosequence. *Plant and Soil* 162: 61-70.
- Pickett, S.T.A. y M. J. McDonnell. 1989. Changing perspectives in community dynamics: a theory of successional forces. *Tree* 4: 241- 245.
- Polhill, R. M. Raven, P. H. y C. H. Stirton. 1981. Evolution and systematics of the leguminosae. Pag.1-26. En Polhill, R.M. y P.H. Raven (Eds.). *Advances in Legume Systematics Part I*. Royal Botanic Gardens, Inglaterra.
- Pugnaire, F. I., Hase, P., Puigdefábregas, J., Cueto, M., Clark, S.K., y L. D. Incoll. 1996. Facilitation and succession under the canopy of a leguminous shrub, *Retama spaherocarpa*, in a semiarid environment in south-east Spain. *Oikos* 76: 455-464.
- Raven, K. P. y R. H. Loeppert. 1997. Trace element composition of fertilizers and soil amendments. *Journal of Environmental Quality* 26: 551-557.
- Rentería, L., Jaramillo, V. J., Martínez-Yrizar, A. y A. Perez-Jiménez. 2005. Nitrogen and phosphorus resorption in trees of a Mexican tropical dry forest. *Trees* 19: 431 – 441.
- Ritchie, M. D. y D. Tillman. 1995. Responses of legumes to herbivores and nutrients during succession and nitrogen-poor soil. *Ecology* 76: 2648-2655.
- Rhoades, C. 1997. Single-tree influences on soil properties in agroforestry: lessons from natural forest and savanna ecosystems. *Agroforestry Systems* 35:71-94.

- Rhoades, C., Sanford, R. y D. B. Clark. 1994. Gender dependent influences on soil phosphorus by the dioecious lowland tropical tree *Simarouba amara*. *Biotropica* 26: 362-368.
- Robertson, P., Wedin, D., Groffman, P., Blair, J., Holland, E., Nadelhoffer, K. y D. Harris. Soil 1999. Carbon and nitrogen availability. Pag. 258 – 265. En: Robertson, P., Coleman, D., Bledson C. y P. Sollins. (Eds.) *Standard Soil Methods for Long-term Ecological Research*. Oxford University Press. New York.
- Roggy, J.C., Prévost, M. F., Gourbiere, F., Casabianca, H., Garbaye, J. y A. M. Domenach. 1999. Leaf natural  $^{15}\text{N}$  abundance and total N concentration as potential indicators of plant N nutrition in legumes and pioneer species in a rain forest of French Guiana. *Oecologia* 120: 171-182.
- Romualdo, R. 2003. Dinámica del P en el suelo durante la regeneración de bosques tropicales secos en la Sierra de Huautla, Morelos. Tesis de Licenciatura. Instituto de Ecología. UNAM. 78 p.
- Russell, A. E., Raich, J. W. y P. M. Vitousek, 1998. The ecology of the climbing fern *Dicranopteris linearis*, on windward Mauna Loa, Hawaii. *Journal of Ecology* 86: 765-779.
- Rzedowsky, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México D. F.
- Saynes, V. 2004. Ciclos del carbono y nitrógeno de bosques tropicales secos: efectos del tiempo de regeneración. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. 75 p.
- Saynes, V., C. Hidalgo, J. D. Etchevers y J. E. Campo. 2005. Soil C and N dynamics in primary and secondary seasonally dry tropical forests in Mexico. *Applied Soil Ecology* 29: 282-289.

- Schlesinger , W. H. 1997. The biosphere: The carbon cycle of terrestrial ecosystems. P. 127-149. En: Schlesinger, W.H. *Biogeochemistry: An Analysis of Global Change*, Academic Press, Nueva York.
- Singh, L. y J. S. Singh. 1991. Storage and flux of nutrients in dry tropical forest in India. *Annals of Botany* 68: 275 – 284.
- Solís, E. y J. Campo. 2004. Soil N and P dynamics two secondary tropical dry forest after fertilization. *Forest Ecology and Management* 195: 409-418.
- Sprent, J. y R. Parsons. 1999. Nitrogen fixation in legume and non-legume trees. *Field Crops Research* 65: 183-196.
- Sprent, J. I. y P. Sprent. 1990. *Nitrogen Fixing Organisms*. Chapman & Hall, London. 256 p.
- Tiessen, H., Cuevas, E. e I. H. Salcedo. 1998. Organic matter stability and nutrient availability under temperate and tropical conditions. In *Towards Sustainable Land Use. Advances in GeoEcology* 31: 415-422.
- Trejo, I. y R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in México. *Biological Conservation* 94:133-142.
- Valdespino, P. M. 2005. Flujos de N y de P asociados a la hojarasca de bosques tropicales secos primarios y secundarios en la Sierra de Huautla, Morelos. Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. 72 p.
- Velázquez, A., Mas, J. F. y J. L. Palacio. 2002. Mapas del Análisis del Cambio de Uso del Suelo. Instituto de Geografía, UNAM e Instituto Nacional de Ecología. 76 p.
- Vitousek, P.M. 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *American Naturalist* 119: 553-572.



- Vitousek, P. M. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forest. *Ecology* 65 : 285-298.
- Vitousek, P. M. y R. L. Sanford. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:137-167.
- Vitousek, P. M. y D. U. Hooper. 1993. Biological diversity and terrestrial ecosystem biogeochemistry. Pag. 3 - 14. En: Schulze E. D. y H. A. Mooney (Eds.). *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer-Verlag. Berlin..
- Vitousek, P. M. y R.W. Howarth. 1991. Nitrogen limitation on land and the sea: How can it occur?. *Biogeochemistry* 13: 87-115.
- Vitousek, P. M., Cassman, K., Cleveland, C., Crews, T., Field, C., Grimm, N., Howarth, R., Marino, R., Martinelli, L., Rastetter, B., y J.I. Sprent. 2002. Towards and ecological understanding of biological nitrogen fixation. *Biogeochemistry* 57/58:1-45.
- Zárate, S. 1987. *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit subsp. glabrata. MIMOSACEAE. *Phytology* 63: 304-306.
- Zinke, P. J. 1962. The pattern of influence of individual forest trees on soil properties. *Ecology* 43: 130 – 133.
- Zinke, P. J. y R.L. Crocker. 1962. The influence of giant sequoia on soil properties. *Forest Science* 8: 2 –11.