



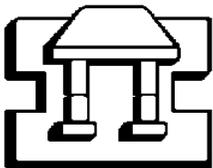
Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Estudios Superiores Iztacala

Contenido de N y P en hojas de *Lysiloma divaricata* y sus efectos en la descomposición

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G O
P R E S E N T A:
ISRAEL CARDENAS CAMARGO

Director de Tesis: Julio Campo Alves



TLALNEPANTLA, MEXICO

2004



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Dedicatoria

*A mis Padres Aurelio y Julia
por su vida, su alma y su entrega.
Por siempre y para siempre mi amor*

*A Mónica Rangel Villafranco
por hacerme parte de su vida*

*A mi abuelita Juana
por saber que siempre esta conmigo*

*A mi tía Lucrecia † (In memoriam)
por creer siempre en mí*

Agradecimientos

Quiero externar mi más profundo agradecimiento a todas las personas e instituciones que hicieron posible la realización de este trabajo.

Mi más sentido agradecimiento al Dr. Julio Campo Alves, por la dirección del presente trabajo, su invaluable ayuda en mi formación profesional y personal y por permitirme ser su discípulo. Espero que un día sea tan buen investigador como tu...porque en verdad lo eres.

A los profesores que fungieron como mis sinodales por sus valiosos comentarios, Dr. Salvador Rodríguez Zaragoza (el mejor profesor e investigador de la FES-Iztacala), Dr. Diodoro Granados Sanchez (el profesor que mas influyó en mí mis estudios en la FES-I), M. en C. Manuel Muñoz y M. en C. Daniel Iniestra.

A la Universidad de Morelos por permitirme utilizar las instalaciones del Centro de Educación Ambiental e Investigación “Sierra de Huautla” (CEAMISH) en Huautla Morelos. Así a los propietarios de los predios donde se realizaron los experimentos de esta tesis, los señores Cristino García, Sr., Reinaldo Álvarez y Sra. María Martínez.

Al Ing. Alejandro Mata subdirector del CEAMISH quien facilitó el hospedaje en dicha estación.

Al Biol. Enrique Solís Villalpando por compartir conmigo su saber en el laboratorio y fuera de el. Con toda mi admiración y respeto.

A la Biol. Mónica Rangel Villafranco por sus valiosas sugerencias y apoyo incondicional a este trabajo.

A los Biólogos Vinisa Saynes y Rigoberto Romualdo, por su gran apoyo en la realización de este trabajo, pero sobretodo por ser mis amigos. Buena parte de este trabajo es gracias a ustedes.

A todos mis compañeros del Laboratorio de Biogeoquímica del Instituto de Ecología de la UNAM, en especial a Patricia Valdespino, Guadalupe Valencia.

Al Dr. David Oropeza quien ayudó a la determinación taxonómica de los ejemplares traídos del campo.

A la Dra. Angelina Martínez-Yrizar por sus valiosos comentarios hacia esta tesis, a pesar de no pertenecer al comité evaluador de la misma.

A las instituciones que participaron de alguna forma la realización de esta tesis: Instituto de Ecología de la UNAM, CEAMISH, CONACYT y Museo Universum de la UNAM.

Al Programa PROBETEL por el apoyo en forma de beca para la realización de esta tesis

Por último y no por eso menos importante a mi querida *alma mater* Universidad Nacional Autónoma de México *campus* Iztacala

La tierra que es la madre de la naturaleza,
es también su tumba
y lo que es su féretro,
es también su matriz profundas

El hermano Laurent
Romeo y Julieta
Shakespeare

El ser Humano es una parte de la naturaleza
y su declaración de guerra contra la naturaleza es
inevitablemente,
una declaración de guerra contra sí mismo

Rachel Carson, ambientalista estadounidense
Autora de “La primavera silenciosa”

Contenido.....Página

Resumen

1 Introducción

1.1 *Los bosques tropicales secos*.....1

1.2 *La deforestación de bosques tropicales secos y sus efectos biogeoquímicos*.....3

2 Antecedentes

2.1 *Circulación de nutrientes en bosques tropicales secos*.....4

2.2 *Translocación de nutrientes*.....5

2.3 *Descomposición*.....7

2.4 *Sucesión secundaria en bosques tropicales secos*.....10

3 **Objetivos**.....12

4 **Sitios de estudio**.....13

5 Métodos

5.1 *Concentración y Translocación de N y de P*.....20

5.2 *Descomposición y liberación de N y de P*.....22

5.3 *Análisis químicos*.....24

5.4 *Análisis estadísticos*.....24

6 Resultados

6.1 *Fenología foliar*.....25

6.2 *Concentración de N y de P en hojas*.....25

6.3 *Translocación de N y de P*.....30

6.4	<i>Descomposición</i>	30
6.5	<i>Liberación de N</i>	36
6.6	<i>Liberación de P</i>	39
7	Discusión de Resultados	
7.1	<i>Fenología</i>	43
7.2	<i>Concentración de N y de P en hojas</i>	43
7.3	<i>Translocación de N y de P</i>	45
7.4	<i>Descomposición</i>	47
7.5	<i>Liberación de N y de P</i>	48
7.6	<i>Circulación de nutrientes durante la sucesión</i>	49
8	Conclusiones	52
9	Referencias	54



1. INTRODUCCIÓN

1.1 Los bosques tropicales secos

El bosque tropical seco (BTS), conocido en México también como bosque tropical caducifolio o selva baja caducifolia (Rzedowski 1978), está constituido por comunidades de árboles que crecen en climas calientes, con una marcada estacionalidad, donde el período de lluvias dura de 4 a 6 meses para continuar con un clima libre de lluvias el resto el año (Janzen 1986). Holdridge (1965) establece que los BTS se encuentran en zonas donde el promedio de temperatura anual está sobre los 17° C, la precipitación anual está en un rango de 250 a 2000 mm y el nivel de evaporatranspiración es mayor a 1 (como máximo 2). La vegetación de los BTS está formada, por comunidades de árboles cuyo tamaño rara vez rebasa los 20 m de alto, encontrándose una mayor abundancia de plantas de origen subtropical de tipo caducifolio (Rzedowski 1978).

En los BTS coexisten especies perennes y caducifolias; cada una cuenta con sus propias características en cuanto al tiempo de residencia, tamaño de sus hojas y grado de asimilación de nutrientes. La mayoría de las especies de BTS tiran sus hojas durante la estación seca (Lal et al.

2001a y b) y empiezan a salir sus brotes sus flores con el ascenso de la temperatura al inicio de la época de lluvias (Murphy y Lugo 1986).

Los BTS cubren grandes áreas en el Centro y Sudamérica, África, India, Sudeste de Asia y Australia (Janzen 1986). En México, se extienden desde el norte de la Costa del Pacífico hasta al Estado de Chiapas, siendo en los estados de Morelos y Puebla el ecosistema dominante (Dorado 1997). Con base en datos climáticos y en mapas, se estima que inicialmente cubría cerca del 14% del territorio nacional (Trejo y Dirzo 2000). Sin embargo, actualmente de acuerdo con mapas oficiales de 1970, solo el 8% del territorio nacional (160 000 km²) es ocupado por BTS (Trejo y Dirzo 2000) (Figura 1).

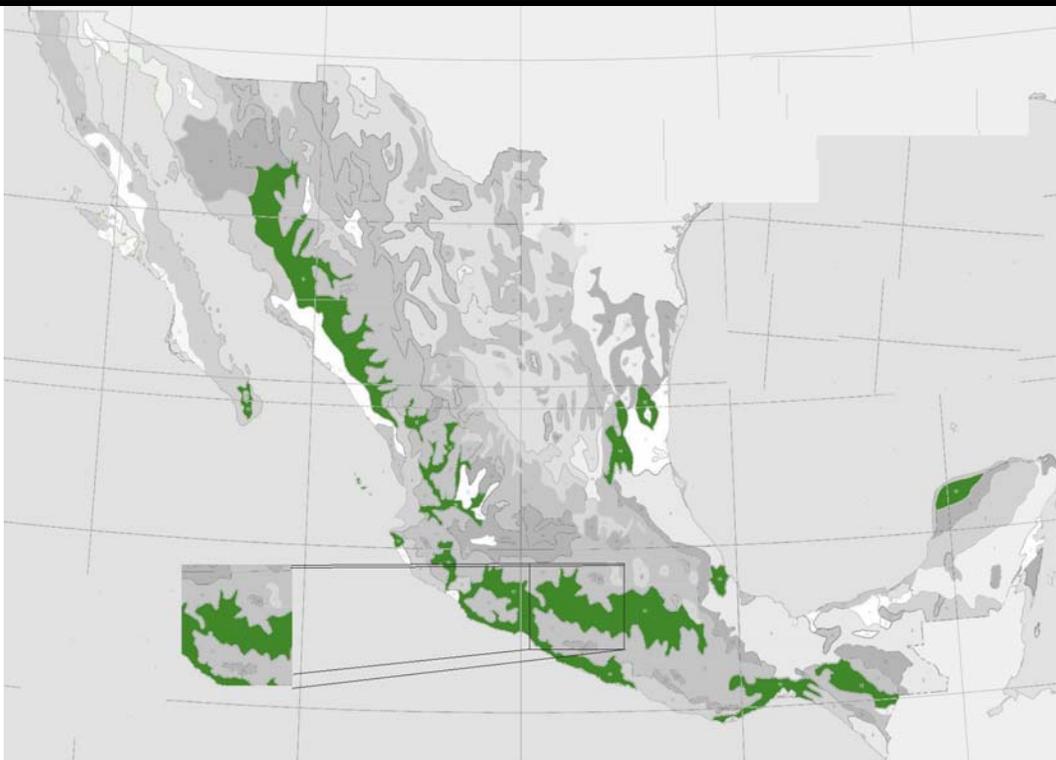


Figura 1. Distribución de los bosques tropicales secos en México (■), ampliación sobre el área de Morelos. (Fuente, Inventario forestal 2000, ver Velásquez et al. 2001)

1.2 La deforestación de bosques tropicales secos y sus efectos biogeoquímicos

La tasa anual de deforestación de BTS en México ha sido calculada entre 2.0% y 1.4% (Maser et al. 1997; Trejo y Dirzo 2000). En el Estado de Morelos, Trejo y Dirzo (2000) estiman que unos 269 555 km² pudieron ser cubiertos con BTS, de los cuales solo el 27% se encontraban intactos, otro 50% alterados y/o degradados y 23% estaban convertidos para actividades agrícolas y/o ganaderas.

La transformación de los BTS en cultivos y pastizales involucra desmotar y quemar la vegetación. Las tierras son cultivadas de 2 a 7 años, siendo abandonadas para después comenzar el mismo proceso en otra área del bosque (Kauffman et al. 1993). El manejo primario del fuego destruye la mayor parte de la biomasa aérea (Maass 1995) y libera nutrientes almacenados en los tejidos de las plantas. Durante la quema, el N contenido en la biomasa aérea se volatiliza, perdiéndose hasta el 96 % de su capital aéreo total (Kauffman et al. 1993), regresando solo el 3 % al suelo como ceniza, la cual en general se pierde con el viento y el agua (Giardina et al. 2000). Garcia Oliva et al. (1998), reportan que la práctica de roza, quema y tumba en BTS, disminuye la actividad microbiana del suelo y su capacidad de formar agregados. Giardina et al. (2000) reporta que después de esta práctica existe, una disminución en 150 kg N ha⁻¹. y de 25 kg P ha⁻¹. Maass (1995) reporta que los suelos de BTS después de ser utilizados como tierra de cultivo por mas de 5 años sufren una disminución en la capacidad de retención de agua y en su contenido de C orgánico y N total.



2. ANTECEDENTES

2.1 Circulación de nutrientes en bosques tropicales secos

El término circulación de nutrientes se define como la toma de nutrientes desde el suelo y la atmósfera por los seres vivos, para la biosíntesis de nuevos compuestos orgánicos, y el regreso de estos al suelo con la hojarasca y/o muerte de los organismos en la biogeocoenosis (Rodin y Bazillevich 1967). La circulación de nutrientes depende del balance entre ingresos y salidas. Considerando ingresos a las adiciones de nutrientes al ecosistema a través de la precipitación, la intemperización y la absorción de gases y, salidas, las pérdidas por lixiviación y volatilización (Vitousek y Sanford 1986).

Si bien la circulación de nutrientes ha sido estudiada y documentada para bosques tropicales húmedos (Dirham 1998, Camargo y Kapos 1995, Vitousek y Sanford 1986), existen pocos estudios para BTS (Murphy y Lugo, 1986; Jaramillo y Sanford 1995; Campo et al. 2000, 2001). Más recientemente, se han reportado balances de los cationes básicos (Campo et al. 2000) y del P (Campo et. al 2001), para un BTS no perturbado. Estos últimos estudios sugieren un comportamiento conservativo para el P por parte del ecosistema. Procesos que conllevan a la conservación de nutrientes como son la translocación y que regulan su

liberación (p.e. descomposición) son pasos claves para contender con una posible limitación del crecimiento de las plantas por nutrientes en un ecosistema.

2.2 Translocación de nutrientes

Podemos definir a la reabsorción o translocación de nutrientes como el proceso de movilización de nutrientes desde los tejidos senescentes a los almacenes en tejidos perennes (Aerts y Chapin 2002). La translocación en los árboles varía con la edad, tiempo de crecimiento y tipo fenológico del árbol (Landsberg y Gower 1997). Este proceso también está influido por la movilidad de cada elemento dentro de la planta.

Los nutrientes que son retranslocados durante la senescencia están directamente disponibles para el crecimiento de plantas, las cuales podrían depender menos de la toma de nutrientes desde el suelo (Aerts y Chapin 2002). Comparando la translocación con la descomposición, este último proceso presenta desventajas para la planta, ya que acceder a los nutrientes liberados existe competencia con microorganismos y con plantas vecinas (Kaye y Hart 1997). Además, los nutrientes liberados por mineralización pueden ser incorporados a almacenes orgánicos del suelo, los cuales no están disponibles para las plantas (Aerts 1997).

En general para las diferentes formas de crecimiento en diferentes ecosistemas, se estiman rangos de translocación para el N y el P, entre el 50 y 60% (Aerts 1996, Killinberck 1996, Aerts y Chapin 2002) pudiendo llegar al 90% (p.e. *Larix*, Gower y Richards 1990). Lal et al. (2001b) reportan rangos de translocación de nutrientes en árboles de BTS que varían de 26 a 83% para el N y de 16 a 80% para el P.

Al inicio de la temporada de lluvias en los BTS, empieza el brote de las hojas, en ese momento la capacidad de suministrar nutrientes por

parte del suelo y absorberlos por parte de la raíces, se encuentra disminuida debido al bajo contenido de agua en el suelo (Pandey y Singh 1992). Por ello, la demanda inicial de nutrientes por parte de las hojas es probablemente soportada por la cantidad de nutrientes almacenados a principios de la senescencia de las hojas del año anterior (Singh y Singh 1992).

Relación entre la fertilidad del suelo y la translocación de nutrientes

Uno de los paradigmas de la Ecología, es la idea que las especies provenientes de ambientes pobres en nutrientes son más eficientes en la translocación de nutrientes que aquellas que crecen en suelos fértiles (Chapin et al. 1980, Hobbie 1992, Aerts y Chapin 2002). Killingberck (1996) sugieren que la relación que existe entre la disponibilidad de y la cantidad de nutrientes retranslocados es débil. Aerts (1996), realiza dos importantes indicaciones: 1) en la mayoría de los estudios solo se estudia una o muy pocas especies de una comunidad, por lo tanto los datos son limitados y 2) se comparan especies que crecen en ambientes pobres con las que crecen en ambientes ricos, en este sentido, las respuestas fenotípicas a diferentes niveles de fertilidad de suelo y diferencias interespecificas son confundidas.

Trabajos realizados en las islas de Hawai (Riley y Vitousek 1995, Vitousek 1998) demostraron que en sitios fértiles el potencial de translocación de N y de P fue de 40%, mientras que en sitios infértiles su translocación fue de 70%, pero el uso de fertilizantes no produjo una disminución de la translocación de N en sitios donde existía una limitación por falta de N, en cambio si produjo efecto en lugares que estaban limitados por P.

Las evidencias surgidas de los estudios sobre translocación y fenología no son del todo concluyentes. Chapin et al. (1980) han sugerido que las especies de arbustos y árboles perennes (formas de crecimiento dominantes en ambientes pobres) presentarán mayores tasas de translocación, que especies caducifolias. Sin embargo, Aerts (1996) no encontró diferencias en el porcentaje de translocación de N y de P entre las diferentes formas de fenología foliar (i.e. todas las formas tuvieron una media de translocación de N y de P de aproximadamente 50%, siendo la cantidad de P retranslocado más variable que la de N). En su análisis observa tres posibles situaciones: 1) las especies perennes almacenan más nutrientes desde las hojas senescentes que las caducas, 2) las especies caducas almacenan más nutrientes que las perennes y 3) no hay diferencia entre especies perennes y caducifolias.

2.3 Descomposición

La descomposición consiste en una serie de procesos físicos y químicos, por medio de los cuales la hojarasca se reduce a sus constituyentes químicos elementales (Aerts 1997). La descomposición es considerada una propiedad emergente del ecosistema y como tal es sensible a cambios en la organización del mismo (Mesquita et al. 1998). Constituye uno de los procesos más importantes en los ecosistemas, debido a que alrededor del 90% de la producción primaria neta retorna al suelo vía la descomposición de restos de plantas (hojas, raíces y madera) (Coleman y Crossley 1996).

Álvarez-Sánchez (2001) identifica 4 etapas en la descomposición, (1) trituración, que es el fraccionamiento de tejidos y (2) lixiviación, que se refiere a la pérdida de los compuestos más solubles por disolución en agua, (3) catabolismo (incluye a la mineralización y la humificación) que

es la transformación que realiza la microflora de los compuestos orgánicos a su forma inorgánica de tal forma que pueda ser utilizados por las plantas reintegrándose al ciclo, (4) humificación es la neoformación de materia orgánica por los microorganismos. Lonranger et al. (2002) establecen dos fases en la descomposición, lavado y post-lavado, cada una está regulada por diferentes parámetros de la calidad de la hoja, dependiendo del clima. Diferentes trabajos (Palm y Sanchez 1990, 1991, Xuluc-Tolosa et al. 2002) han demostrado que la degradación de la materia orgánica sigue una curva exponencial, es decir, la tasa relativa de la pérdida de peso se mantiene en una proporción constante con respecto al peso restante en un momento dado, por lo tanto la pérdida absoluta de peso es más rápida en las primeras etapas, pero disminuye con el tiempo (Brinkley 1991).

Lavelle et al. (1993) proponen un modelo jerárquico de los factores que influyen en la descomposición, identificando entre otros (1) factores climáticos (principalmente temperatura y precipitación) y (2) características químicas del residuo. A escala regional, el análisis de la variación climática ha sugerido que los factores que controlan el proceso de descomposición son la temperatura y la disponibilidad de agua (Austin 2002). La forma como la disponibilidad de agua afecta la descomposición fue estudiada por Austin y Vitousek (2000) quienes proponen que la disponibilidad del agua afecta la pérdida de masa y liberación de nutrientes, debido a que afecta la actividad microbiana. Además, la precipitación puede controlar el proceso de lavado, acelerando el rompimiento de la superficie del residuo. La pérdida de masa está estrechamente relacionada con el aumento de la precipitación; en cambio, la liberación de nutrientes no presentó relación con el aumento de la precipitación (Austin y Vitousek 2000). Estudios realizados en Hawaii, en

gradientes de lluvia demostraron que la descomposición tiene un comportamiento lineal (por debajo de los 2000 mm anuales) aumentando conforme aumenta la cantidad de lluvias (Austin y Vitousek 2000, Austin 2002).

La calidad del tejido foliar se refiere entre otras características a la cantidad de nutrientes que se encuentran en la materia orgánica. El contenido inicial de N y el rango C:N fueron considerados como los primeros parámetros para predecir el grado de descomposición del residuo. Palm y Sánchez (1990) sugieren que una mayor cantidad de nutrientes favorece una rápida descomposición. Recientemente, Kwabiah et al. (2001) señalan que el P es el factor más importante en la velocidad de descomposición del tejido foliar para muchas plantas leguminosas en condiciones subhúmedas.

Aber y Melillo (1991) plantean que las hojas que presentan mayor cantidad de polifenoles y ligninas se descomponen de manera más lenta que aquellas que presentan menor cantidad de estos compuestos. A partir de ello, sugieren que la acumulación de estos elementos retarda la descomposición y son una forma de protección contra especies invasoras al limitar la liberación de nutrientes.

La relación entre la descomposición y la estacionalidad de las lluvias es marcada en los BTS. Martínez-Yrizar (1980) encontró para un BTS de México una reducción en la masa del 68% del material puesto a descomponer al final de la estación de lluvias luego de seis meses; Barajas (1996) reporta pérdidas entre el 20% y el 70% de la masa foliar en periodos de 50 días de experimentación durante la estación lluviosa en el BTS. Galicia (2001) informa la pérdida de entre el 80% y el 60% de la masa inicial para tres especies de árboles de BTS a los 300 días de experimentación.

La liberación de N y de P en términos de su seguimiento en la pérdida en el material puesto a descomponer, ha sido reportada por Xuluc-Tolosa et al. (2002) informando un aumento en el porcentaje N y del P durante los primeros 190 días de incubación de las muestras en el campo. Galicia (2001), en cambio, reporta la liberación del 20% del contenido original de N en dos especies árboles y el aumento de 20% de N para hojas de otra especie de árboles, luego de 330 días de experimentación en el campo.

2.4 Sucesión secundaria en bosques tropicales secos

Se reconocen dos tipos de sucesión: la sucesión primaria que es el desarrollo de comunidades en áreas donde no existía previamente vegetación y, la sucesión secundaria que se refiere a la reforestación de un área donde la vegetación existía previamente (Landsberg y Gower 1997).

La sucesión en BTS usualmente empieza con una rápida cobertura de plantas herbáceas de rápido crecimiento (Ewel 1983). Gonzalez-Iturbe et al. (2002) reportan para estadíos tempranos de la sucesión de BTS en Yucatán, un alto porcentaje de herbáceas y una buena representación de la familia Fabaceae

Ceccon et al. (2003) reportaron para BTS secundarios de Yucatán que en las etapas tempranas de la regeneración la luz tiene fuertes efectos en la diferenciación de especies, existiendo especies que necesitan luz para establecerse y otras que lo hacen con éxito en condiciones de sombra. Huante et al. (1995) reportaron para un BTS de Jalisco, la existencia de dos grupos ecológicos distintos en la regeneración del bosque, plántulas de bosques maduros aparentemente más tolerantes a la baja disponibilidad de P y de luz y un segundo grupo en sitios de

plantas de sucesión temprana que tienen mayores requerimientos de P y luz. Campo y Vázquez-Yanes (2003) sugieren que la limitación de la capacidad de regeneración de BTS de Yucatán podría estar sujeta a la combinación de dos factores: reducido suministro de nutrientes y pocas especies disponibles (ver Ceccon et al. 2002).

En experimentos donde se analiza la respuesta de las plántulas y de árboles adultos a la fertilización, Ceccon et al. (2003) reportan aumentos en la densidad de plántulas y en su supervivencia ante la fertilización con N y con P en diferentes estados de regeneración, en especial encuentran una respuesta positiva de las especies dominantes en sitios sucesionales tempranos y tardíos ante la fertilización con P. Campo y Dirzo (2003) encuentran que la adición de N+P incrementa la concentración de P en las hojas de árboles dominantes en etapas iniciales de regeneración. Finalmente, Campo y Vázquez-Yanes (2003) demuestran que el crecimiento de las plantas en suelos pobres de Yucatán, está limitada principalmente por la disponibilidad de P.

Algunos estudios han comprobado la influencia del estado sucesional sobre la descomposición y liberación de nutrientes (Tilman 1986; Xuloc-Tolosa, et al. 2002), pero otros no han registrado efectos del estado sucesional sobre la descomposición (Ewel 1976, Mesquita et al. 1998, King et al., 2002, Neher et al. 2003). Dada la importancia que tiene la fertilidad del sitio para la regeneración de la vegetación en zonas perturbadas, el estudio del uso de nutrientes y sus consecuencias para la descomposición y ciclo de nutrientes contribuye a determinar los mecanismos que podrían regular la recuperación de la vegetación.

3

3. Objetivos e Hipótesis

Objetivo general

Determinar el contenido de N y de P en hojas de *Lysiloma divaricata* y sus efectos sobre la descomposición de hojas en la Sierra de Huautla, Morelos.

Objetivos particulares

- 1) Determinar la concentración de N y de P en hojas de *L. divaricata* durante un ciclo fenológico
- 2) Determinar el porcentaje de translocación de N y de P en hojas de *L. divaricata*
- 3) Determinar la descomposición y la liberación de N y de P de hojas senescentes *L. divaricata*.
- 4) Determinar el efecto del tiempo de regeneración del bosque sobre la concentración foliar de N y de P, su retranslocación, así como sobre la descomposición de las hojas senescentes de *L. divaricata*.

Hipótesis

El tiempo de regeneración del bosque acelerará la velocidad de descomposición, aumentará el contenido de N y de P en la hoja y la translocación de N y de P.



4. Sitios de estudio

El estudio se desarrolló en la Reserva de Biosfera Sierra de Huautla, Morelos, localizada entre los 18°20'10'' y 18°34'20'' latitud Norte y entre los 98° 51'20'' y los 99° 08'15'' longitud Oeste, (Dorado 1997). Abarca los municipios de Amacuzac, Puente de Ixtla, Jojutla, Tlalquitenango y Tepalcingo, (Figura 2). En el año de 1993 fue declarada Área Natural Protegida con carácter de Reserva de la Biosfera gran parte de los 59,030 ha se encuentran dentro del municipio de Tlaquitenango.

La Reserva ocupa dos provincias fisiográficas: la parte oriente y una porción importante del sur se halla dentro del eje Neovolcánico, en la subprovincia de Puebla; la zona occidental se enclava en la Sierra Madre del Sur, subprovincia de los Lagos y Volcanes del Anáhuac, en la cual se aprecian lomeríos intrincados y mesetas pequeñas con altitudes de los 900 a los 1400 msnm. De acuerdo a la clasificación de Köpen, la zona presenta clima cálido subhúmedo (Aw''o(w)(i'')(g)), el más seco de los climas subhúmedos con una temperatura anual de 24.3°C y una precipitación anual de 885 mm. El pico máximo de precipitación se presentan en el mes de julio (Figura 3).



Figura 2. Localización de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Morelos, (ver círculo).

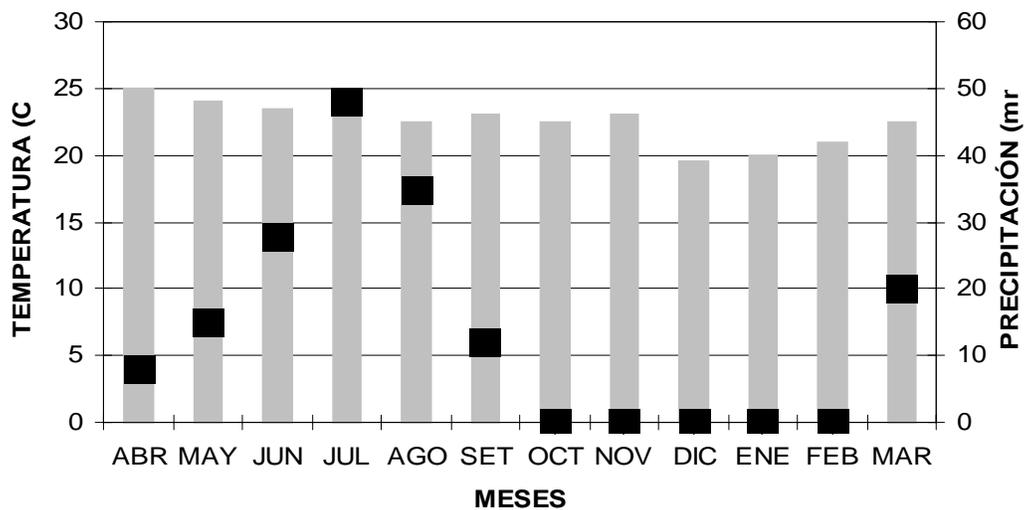


Figura 3. Diagrama ombretérmico de Huautla, Morelos. Temperatura media (■), precipitación máxima en 24 hrs. (■). Fuente Estación Meteorológica Huautla 2002.

En la Reserva se encuentra una variedad considerable de rocas ígneas sedimentarias. Las rocas más antiguas son las cuales datan del Cretácico Inferior, litológicamente clasificadas como calizas y depósitos marinos Inter-estratificados de arenisca y lutitas del Cretácico Superior. Las estructuras más notables y más abundantes son las rocas ígneas, las cuales datan del Oligoceno-Mioceno, en su composición existen derrames de andesitas, riolitas, tobas y brechas. Los suelos dominantes son: Faeozen háplico, Redzina, Regosol éutrico y Litosol (SSA, 1987).

La vegetación común en la región corresponde al BTS o selva baja caducifolia (Rzedowsky 1978). Los árboles presentan un tamaño reducido, siendo las mas comunes *Conzattia multiphthora*, *Lysiloma divaricata* y varias especies del género *Bursera* y *Ceiba*. En las zonas alteradas se establecen asociaciones de vegetación secundaria formadas principalmente por arbustos espinosos, donde muchos veces domina *L. divaricata*

En la Sierra de Huautla se pueden encontrar manchones extensos de BTS en buen estado de conservación. En esta zona se establecieron potreros para la ganadería vacuna, los cuales se mantuvieron hasta finales de la década de los años 30 (R. Dirzo, com.pers). La vegetación de esta zona constituye un mosaico de vegetación secundaria, con zonas activamente utilizadas para los potreros de ganado vacuno y árboles remanentes de la vegetación original (R Dirzo, com.pers.).



5. Métodos

Los sitios escogidos para este estudio se encuentran en las aproximaciones del poblado de Huautla, los cuales de acuerdo con la información obtenida de los dueños de los predios, correspondían a:

- **Bosque maduro**, el cual no ha sido objeto de perturbación.
- **Bosque sucesional temprano**, de aproximadamente 10 años de abandono.
- **Bosque sucesional tardío**, de aproximadamente 40 años de abandono.

En cada bosque se establecieron 8 parcelas de 12m × 12 m en el año 2000. En cada parcela se midieron e identificaron todos los árboles (Diámetro a la altura del pecho DAP \geq 2.5 cm) (Cuadro 1).

Con base en la frecuencia, densidad y área basal, se estimó la importancia relativa para cada especie (Cuadro 2). Con base a los datos de importancia relativa, *Lysiloma divaricata* fue una de las seis especies que se tenía en todos los sitios de estudio y fue la especie que presentaba el mayor valor de importancia en cada uno de los sitios; en los sitios con bosque de sucesión temprana tuvo un valor de 39%, en el bosque de

sucesión tardía su valor fue de 22% y en la vegetación madura fue de 17%.

*Lysiloma divaricata*¹ es originaria de México. Habita en los climas cálido y semicálido entre los 10 y 800 m.s.n.m., y se asocia a BTS y a la vegetación xerófila (Ciencias de la Naturaleza 1997). Es un árbol de 3 a 18 m de altura, de hojas bipinadas compuestas de 6 a 13 pares de pinas con numerosas hojuelas de 7 mm, flores blancas en cabezuelas y lobosas, el fruto es una vaina de 9 a 15 cm (Martínez 1979). Si bien no se reportan antecedentes de uso de la especie en la región de estudio, en el estado de Sonora se aprovecha su corteza para curar heridas (Martínez 1979).

¹ Los ejemplares traídos del campo se identificaron como *Lysiloma divaricata* por el Dr. David Oropeza del Instituto de Biología al comienzo de esta tesis. Agradezco a la Dra. Angelina Martínez Yrizar quien comentó durante la última parte de realización de la misma, que esta especie cambió su nombre a *Lysiloma microphyllum*, sin embargo debido a aspectos administrativos se seguirá utilizando el nombre de *L. divaricata*.

Cuadro 1. Densidad de árboles, área basal de árboles ($DAP \geq 2.5$ cm) en bosques tropicales secos maduros y sucesionales en la Sierra de Huautla, Morelos. Los valores representan las medias ± 1 E.E.

	Bosque		
	Maduro	Sucesional temprano	Sucesional tardío
Densidad (ind. ha ⁻¹)	2153 \pm 243	1649 \pm 235	1858 \pm 200
Area Basal (m ² ha ⁻¹)	13.5 \pm 2.3	8.5 \pm 1.7	10.6 \pm 4.0
Cantidad de especies (spp parcela ⁻¹)	7.0 \pm 1.0	4.0 \pm 0.5	6.5 \pm 1.0

Fuente, J Campo com. pers.

Cuadro 2. Valor de importancia (%) para especies de árboles en los bosques maduros y sucesionales de la Sierra de Huautla, Morelos.

Especie	Familia	Bosque		
		Maduro	Sucesional temprano	Sucesional tardío
<i>Rupertia fusta</i>	Polygonaceae	19	2	16
<i>Lysiloma divaricata</i>	Fabaceae	17	39	23
<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	Euphorbiaceae	8	2	-
<i>Bursera grandiphora</i>	Burseraceae	8	-	10
<i>Bursera aeloxilon</i>	Burseraceae	7	2	1
<i>Euphorbia fulva</i>	Euphorbiaceae	7	2	-
<i>Haematoxylon brasiletto</i>	Caesalpinoideae	6	-	4
<i>Ipomea arborences</i>		6	-	10
<i>Gyrocarpus jathrophilius</i>	Hernandiaceae	5	4	4
<i>Iresine celosia</i>	Amaranthaceae	4	2	-
<i>Jacaratia mexicana</i>	Caricaceae	4	1	9
<i>Serjania schiedeana</i>		4	1	4
<i>Quercus sp.</i>		3	-	10
<i>Bursera copallifera</i>	Burseraceae	2	16	1
<i>Amphipterigium astringensis</i>	Fabaceae	-	16	1
<i>Acacia sp.</i>	Fabaceae	-	6	1
<i>Heliocarpus pallidus</i>	Tiliaceae	-	5	4
<i>Corsetia glandulosa</i>	Fabaceae	-	2	-
<i>Iresine calea</i>	Amaranthaceae	-	-	2

Fuente, J Campo com. pers.

En el Cuadro 3 se presentan algunas propiedades químicas de suelo de los sitios.

En cada uno de los sitios se estudió la dinámica temporal del N y del P en las hojas de *L. divaricata*, así como la descomposición de las hojas senescentes y liberación de ambos nutrientes, en experimentos llevados a cabo en el campo durante 1 año (15 de diciembre 2001 a 15 de diciembre 2002).

5.1 Concentración y retranslocación de N y de P

Para determinar la dinámica temporal de la concentración de N y de P en las hojas de *L. divaricata* se seleccionaron 10 individuos adultos con DAP > 2.5 cm a 5 cm en cada bosque, un total de 30 individuos fueron seleccionados (10 árboles x 3 bosques). De cada árbol se tomó una muestra compuesta de sus hojas mensualmente durante un ciclo fenológico (junio a diciembre del 2001). La concentración de N y de P en las hojas fue determinada en el Laboratorio de Biogeoquímica del Instituto de Ecología, UNAM (ver Análisis químicos). El análisis sobre la concentración de N y de P en hojas maduras y senescentes se realizó tomando en cuenta como maduro al momento en que la hoja presentaba la máxima concentración de nutrientes (octubre) y como senescente al último muestreo de las hojas (criterio tomado de Lal et al. 2001a y b).

Cuadro 3. Propiedades del suelo (0-5 cm) para los bosques tropicales secos maduros y sucesionales en sierra de Huautla, Morelos. Los valores representan las medias \pm 1E.E.

Parámetro	Bosque			Fuente
	Maduro	Sucesional temprano	Sucesional tardo	
C (mg g ⁻¹)	43 \pm 4	55 \pm 4	57 \pm 7	Saynes (2003)
NO ₃ (μg g ⁻¹)	49 \pm 11	63 \pm 14	37 \pm 7	Saynes (2003)
NH ₄ (μg g ⁻¹)	4 \pm 1	11 \pm 2	7 \pm 2	Saynes (2003)
N-Total (mg g ⁻¹)	1.8 \pm 0.1	3.0 \pm 0.2	2.7 \pm 0.3	Saynes (2003)
P-HCO ₃ (μg g ⁻¹)	1.8 \pm 0.2	12 \pm 3	15 \pm 2	Romualdo (2003)
P-Total (mg g ⁻¹)	0.6 \pm 0.03	0.4 \pm 0.03	0.4 \pm 0.02	Romualdo (2003)

Con base en la máxima concentración de cada nutriente y su concentración final previa a la caída de la hoja se calculó la retranslocación por cada nutriente. Siguiendo el procedimiento propuesto por Chapin et al. (1980)

$$\text{Coeficiente de Retranslocación} = ((C_m - C_f) / C_m) * 100$$

Donde C_m es la concentración máxima del nutriente y C_f es la concentración final.

5.2 Descomposición y liberación de N y de P

La descomposición y liberación de N y de P de hojas de *L. divaricata* se estudió mediante la técnica de transplante recíproco (Vitousek et al. 1994) con el fin de examinar por separado los efectos del sitio y de la calidad del sustrato. El efecto combinado de estos factores fue examinado por el seguimiento de la pérdida de masa de las hojas en su sitio de origen, llamado experimento “in situ”. El efecto del sitio fue evaluado por el seguimiento de la pérdida de masa de las hojas colectadas en un sitio (bosque sucesional tardío) las que fueron puestas a descomponer en los otros sitios, el experimento será referido como experimento “efecto sitio”. Este experimento controla la variación en la calidad del tejido y da una prueba clara del efecto de los diferentes sitios sobre la descomposición. El efecto de la calidad química inicial del residuo fue analizado a través del seguimiento de la pérdida de masa de las hojas de todos los sitios puestas a descomponer en un sitio común (bosque sucesional tardío), experimento que será referido como “calidad del tejido”.

En cada ensayo se utilizaron 5 réplicas por experimento, contado cada repetición con 5 bolsas de descomposición que contenían 5 g de hojas previamente secadas (40°C durante 48 h). El material fue colectada previamente a su caída durante el mes de noviembre (2001). Las bolsas fueron colocadas a una distancia de 1 m de los troncos de árboles de *L. divaricata* en diciembre del 2001 y fueron colectadas durante los meses de enero, marzo, junio, septiembre y diciembre del 2002. La utilización de bolsas es la metodología más usada en los experimentos de descomposición (ver Palm y Sánchez 1990, 1991, Jamaludheen et al. 1999, Hobbie 2000). Este método permite colocar a descomponer una masa conocida de material y medir en función del tiempo la pérdida de masa, así como la liberación de nutrientes. La constante de descomposición, así como la liberación de N y de P, se calcularon con la ecuación Wierder y Lang (1982)

$$Y = \exp^{-kt}$$

donde k es la proporción restante de masa foliar, de N o de P (según sea el caso de interés) en el tiempo (t). Esta constante de descomposición (k) se calculó mediante regresión lineal de logaritmo natural de Y vs. tiempo. El valor de k es útil para comparar la rapidez de descomposición de los diferentes tipos de tejidos, así como para determinar el tiempo que se necesita para alcanzar un determinado porcentaje de pérdida de material.

5.3 Análisis químicos

Una submuestra de 0.25 g de cada muestra de hoja fresca o de material en descomposición, previamente secado (60°C durante 72 h) y molido fue colocado en tubos digestores de 75 ml. A cada tubo se le agregó 0.1 g de mezcla digestora (90% de NaSO₄ y 10% de CuSO₄), 7 ml de H₂SO₄ puro y 3 ml de H₂O₂ al 30%. Cada submuestra fue digerida durante 4 h a 380 °C. Posteriormente se aforó cada tubo con agua desionizada y las digestiones fueron filtradas con papel Whatman N°1, las digestiones se leyeron en autoanalizador (A2 Bran+Luebbe).

5.4 Análisis estadísticos

El análisis estadístico fue realizado usando el programa STATISTICA versión 6.0 . El análisis de la dinámica temporal de la concentración foliar de N y de P y de la descomposición se realizó con un análisis de varianza de medidas repetidas. Los coeficientes de descomposición y liberación de nutrientes, así como la retranslocación fueron analizados mediante un análisis de varianza de una sola vía. En casos de la existencia de diferencias significativas ($P < 0.05$) se aplicó una prueba *α posterior* (Test de Tukey).



6. Resultados

6.1 Fenología foliar

El tiempo de duración de las hojas de *L. divaricata* fue de 6 meses. La aparición de la hoja comenzó en el mes de junio; sin embargo, el desarrollo completo del dosel (i.e., la presencia de la totalidad de las hojas) se dio primero en el sitio de sucesión temprana (junio), comparada con el sitio maduro y de sucesión tardía donde se completó un mes después. El proceso de senescencia comenzó en el mes de noviembre y concluyó en diciembre en todos los sitios.

6.2 Concentración de N y de P en hojas

La concentración promedio de N fue de $24 \pm 1 \text{ mg g}^{-1}$. En el bosque maduro la concentración de N en las hojas ($23 \pm 1 \text{ mg g}^{-1}$) fue significativamente menor ($F = 5.08$, $P < 0.01$) que la correspondiente a hojas de los bosques de sucesión tardía ($25 \pm 2 \text{ mg g}^{-1}$) y el bosque de sucesión temprana ($25 \pm 1 \text{ mg g}^{-1}$).

La concentración de N en las hojas mostró variaciones a lo largo del tiempo en todos los bosques (Figura 5). El rango de variación de la concentración de N desde la aparición de la hoja hasta su senescencia fue de 16 a 34 mg g^{-1} . El porcentaje de N mostró en general dos picos, el primero al momento de la salida de la hoja

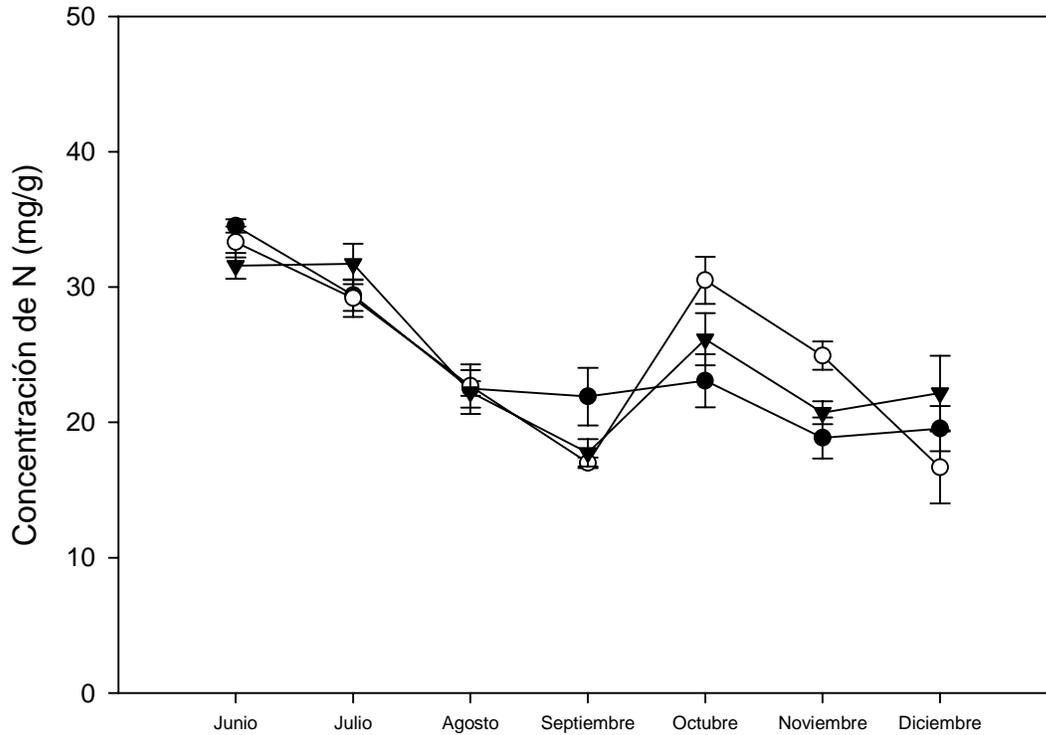


Figura 5. Variación temporal en la concentración de N (los valores son medias y en barras se presentan 1 E.E.) en hojas de *Lysiloma divaricata*. Los datos corresponden a hojas de bosque maduro (•), bosque sucesional temprano (○) y bosque sucesional tardío (▼).

(junio) y el segundo en octubre y dos momentos de menor concentración, a mediados de lluvias (en septiembre) y previo a su caída (diciembre).

Las hojas de *L. divaricata* del bosque maduro presentaron diferencias significativas en el porcentaje de N a lo largo del tiempo ($F = 24.27$, $P < 0.001$). En los dos primeros meses el contenido de N en las hojas no cambió, disminuyendo al siguiente mes (en agosto) y volvió a disminuir al final del estudio (diciembre).

También, en el bosque sucesional temprano, el contenido de N en las hojas cambio con el tiempo de forma significativa ($F = 20.55$, $P < 0.0001$), en los meses de junio, julio, octubre y noviembre se presentaron los máximos valores de N en la hoja.

El mismo análisis para el sitio de sucesional tardío también mostró diferencias significativas ($F = 10.24$, $P < 0.001$) en la concentración de N. El N foliar siguió casi el mismo patrón que en el bosque maduro, excepto por que se encontró un aumento significativo en el mes de octubre y descenso en los meses de noviembre y diciembre.

La concentración promedio de P en las hojas fue de $1.3 \pm 0.1 \text{ mg g}^{-1}$. En el bosque maduro la concentración de P en las hojas fue de $1.4 \pm 0.01 \text{ mg g}^{-1}$ la cual resultó significativamente mayor ($F = 5.27$ y $P < 0.01$), al de las hojas en bosque de sucesión tardía ($1.3 \pm 0.1 \text{ mg g}^{-1}$) y en el bosque de sucesión temprana de ($1.3 \pm 0.01 \text{ mg g}^{-1}$).

La concentración de P presentó variaciones a lo largo del tiempo de duración de la hoja en todos los BTS (Figura 6). La concentración inició en $1.5 \pm 0.1 \text{ mg g}^{-1}$ y concluyó en $0.8 \pm 0.1 \text{ mg g}^{-1}$.

El análisis estadístico de las hojas del bosque maduro mostró diferencias significadas ($F = 15.61$, $P < 0.001$) en el porcentaje de P a lo largo del tiempo. La concentración de P disminuyó en el mes de julio para mantenerse así hasta septiembre, aumentó significativamente en los meses de octubre y de noviembre y volvió a disminuir en diciembre (Figura 6).

En el bosque sucesional temprano la concentración de P disminuyó significativamente al final del estudio (diciembre, $F = 8.94$, $P < 0.001$). Previamente existió un grupo sin diferencias estadísticas desde el mes de junio hasta noviembre (Figura 6).

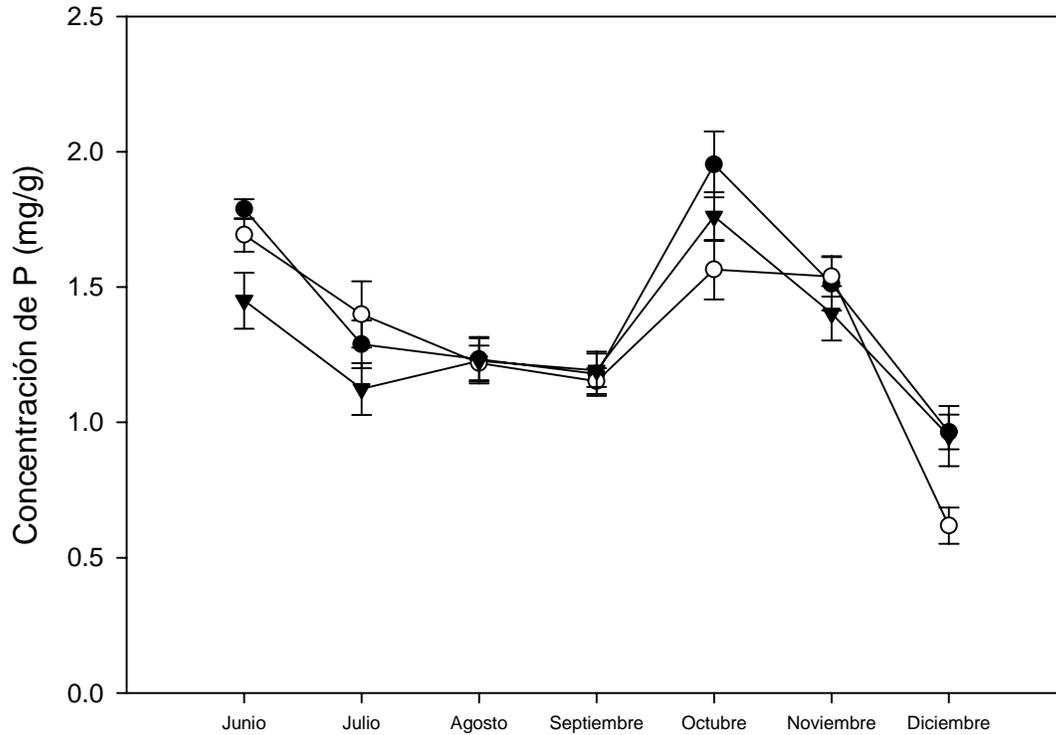


Figura 6. Variación temporal en la concentración de P (los valores son medias y en barras se presentan 1 E.E.) en hojas de *Lysiloma divaricata*. Los datos corresponden a hojas de bosque maduro (•), bosque sucesional temprano (o) y bosque sucesional tardío (▼).

En el bosque de sucesión tardía también existieron diferencias significativas ($F = 7.48$, $P < 0.001$) en el contenido de P en la hoja. En los primeros 4 meses (junio a septiembre) la concentración de P no cambió, aumentó significativamente en octubre y noviembre, y disminuyó en diciembre (Figura 6).

La concentración de N en la hoja madura presentó diferencias significativas entre los estados sucesionales ($F = 66.45$, $P < 0.0001$, ver Cuadro 4), siendo mayor en el bosque de sucesión temprana. La concentración de N senescente y las concentraciones de P foliar (maduro y senescente), no presentaron diferencias significativas entre bosques (Cuadro 4). Sin embargo, el cociente N/P de la hoja madura presentó diferencias significativas ($F = 8.46$, $P < 0.001$, ver Cuadro 4) entre bosques, siendo el estado sucesional temprano el que presentó el valor mayor. Este coeficiente (N/P) presentó diferencias significativas cuando se comparó la hoja madura con la senescente, en el bosque maduro ($F = 6.09$ $P < 0.01$) y en el bosque sucesional tardío ($F = 16.68$, $P < 0.001$).

Cuadro 4. Concentración (mgg^{-1}) de N y de P en hojas maduras y senescentes de *Lysiloma divaricata*, en bosques tropicales secos maduros y sucesionales, en la Sierra de Huautla, Morelos. Los valores representan las medias ± 1 E.E.

Nutriente	Bosque			F	P
	Maduro	Sucesional temprano	Sucesional tardío		
N-madura	23 \pm 6.2 a	32 \pm 3.8 b ₁	26 \pm 6.1 a	66.454	0.0001
N-senescente	19 \pm 5.3	22 \pm 6.4 ₂	16 \pm 6.7	0.301	0.703
P-madura	2.0 \pm 0.5	1.8 \pm 0.3 ₁	1.8 \pm 0.6	0.285	0.902
P-senescente	1.0 \pm 0.3	0.9 \pm 0.1 ₂	0.6 \pm 0.1	3.21	0.180
N/P- madura	12 \pm 4.10 a ₁	18 \pm 3.2 b	14 \pm 1.20 a ₁	8.459	0.001
N/P- senescente	19 \pm 9.34 ₂	24 \pm 9.4	27 \pm 5.24 ₂	1.850	0.352

Nota: En letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre bosques. En números se indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre hojas maduras y senescentes para un mismo bosque.

6.3 Translocación de N y de P

Este estudio indica que en promedio el 22 % del N y el 54% del P fueron retranslocados previamente a la caída de la hoja (Cuadro 5). La translocación de P fue significativamente mayor que la de N ($F = 96.66$, $P < 0.0001$). Existieron también, diferencias significativas del porcentaje de N y de P retranslocado entre los diferentes bosques ($F = 77.21$, y $F = 68.54$, $P < 0.0001$, respectivamente, ver Cuadro 5), siendo los árboles del sitio de sucesión temprana quienes presentaron la mayor translocación de N y de P.

6.4 Descomposición

El contenido inicial de nutrientes en las hojas de *L. divaricata* puestas a descomponer presentó similitud entre los bosques, siendo su promedio $28 \pm 5 \text{ mg g}^{-1}$ para el N y de $12 \pm 1 \text{ mg g}^{-1}$ para el P (Cuadro 6).

La constante de descomposición de las hojas en los BTS de la Sierra de Huautla presentó un valor promedio de $1.30 \pm 0.05 \text{ año}^{-1}$. El experimento *in situ* no presentó diferencias significativas entre los bosques (Cuadro 7). Sin embargo, los experimentos para analizar el efecto del sitio y de la calidad del tejido foliar, presentaron diferencias significativas. La descomposición de un mismo material en diferentes sitios (i.e., efecto sitio) indicó que las hojas en el bosque sucesional temprano se descompusieron de forma más acelerada que en los otros bosques. En un mismo sitio, (i.e., calidad del tejido foliar) las hojas del bosque sucesional tardío tuvieron una descomposición más lenta que las hojas de los dos restantes bosques (i.e., bosque maduro y bosque sucesional temprano).

Cuadro 5 Translocación de N y de P en hojas de *Lysiloma divaricata*, en bosques tropicales secos maduros y sucesionales, en la Sierra de Huautla, Morelos. Los valores representan las medias \pm 1 E.E

Coeficiente de Translocación	Bosque			<i>F</i>	<i>P</i>
	Maduro	Sucesional temprano	Sucesional tardío		
N (%)	15.32 \pm 2.48 a	46.66 \pm 6.23 b	16.39 \pm 2.42 a	77.21	<0.0001
P (%)	51.01 \pm 2.41 a	61.02 \pm 3.26 b	49.92 \pm 3.85 a	68.54	<0.0001

Nota: En letras diferentes indican diferencias significativas entre sitios ($P < 0.05$).

Cuadro 6. Concentración de N y de P en hojas de *Lysiloma divaricata* puestas descomponer en el campo, en bosques tropicales secos maduros y sucesionales, en la Sierra de Huautla, Morelos. Los valores representan las medias ± 1 E.E.

Nutriente	Bosque			F	P
	Maduro	Sucesional temprano	Sucesional tardío		
N (mgg⁻¹)	30 \pm 3.0	27 \pm 4	27 \pm 3.1	0.234	0.803
P (mgg⁻¹)	1.4 \pm 0.1	1.1 \pm 0.1	1.3 \pm 0.1	3.00	0.192

El experimento *in situ* (Figura 7-A) mostró diferencias a lo largo del experimento en la masa remanente. En el bosque maduro, existieron cambios significativos a los 90, 180 y 270 días ($F = 34.43$, $P < 0.0001$). La descomposición en los bosques secundarios mostraron diferencias a los 30 días, la masa en el sitio con bosque sucesional tardío se mantuvo sin cambios hasta los 240 días, para disminuir significativamente a los 365 días ($F = 51.49$, $P < 0.0001$). En cambio, en el sitio con bosque sucesional temprano, la masa remanente constituyó un grupo homogéneo estadísticamente desde los 90 días hasta el final del experimento ($F = 40.43$, $P < 0.0001$).

El experimento para el análisis del efecto del sitio (Figura 7-B), también evidenció diferencias en la pérdida de masa a lo largo del tiempo. La masa de las hojas puestas a descomponer en el sitio de sucesión temprana, mostró diferencias significativas ($F = 147.75$, $P < 0.0001$) a los 30, 90 y 180 días, para mantenerse y volver a disminuir a los 365 días. Las mismas hojas puestas a descomponer en el sitio con bosque maduro, presentaron diferencias significativas ($F = 217.40$, $P < 0.0001$) en su masa a los 30, 90, 240 y 365 días (i.e., existió un comportamiento diferencial en el patrón de descomposición entre los sitios ante un mismo material de descomposición).

Las hojas de los diferentes bosques puestas a descomponer en el sitio con bosque sucesional tardío (Figura 7-C, análisis de la calidad del tejido), presentaron diferencias significativas en la masa remanente entre las hojas del bosque maduro y las del bosque de sucesión temprana ($F = 160.22$, $F = 200.87$, $P < 0.0001$).

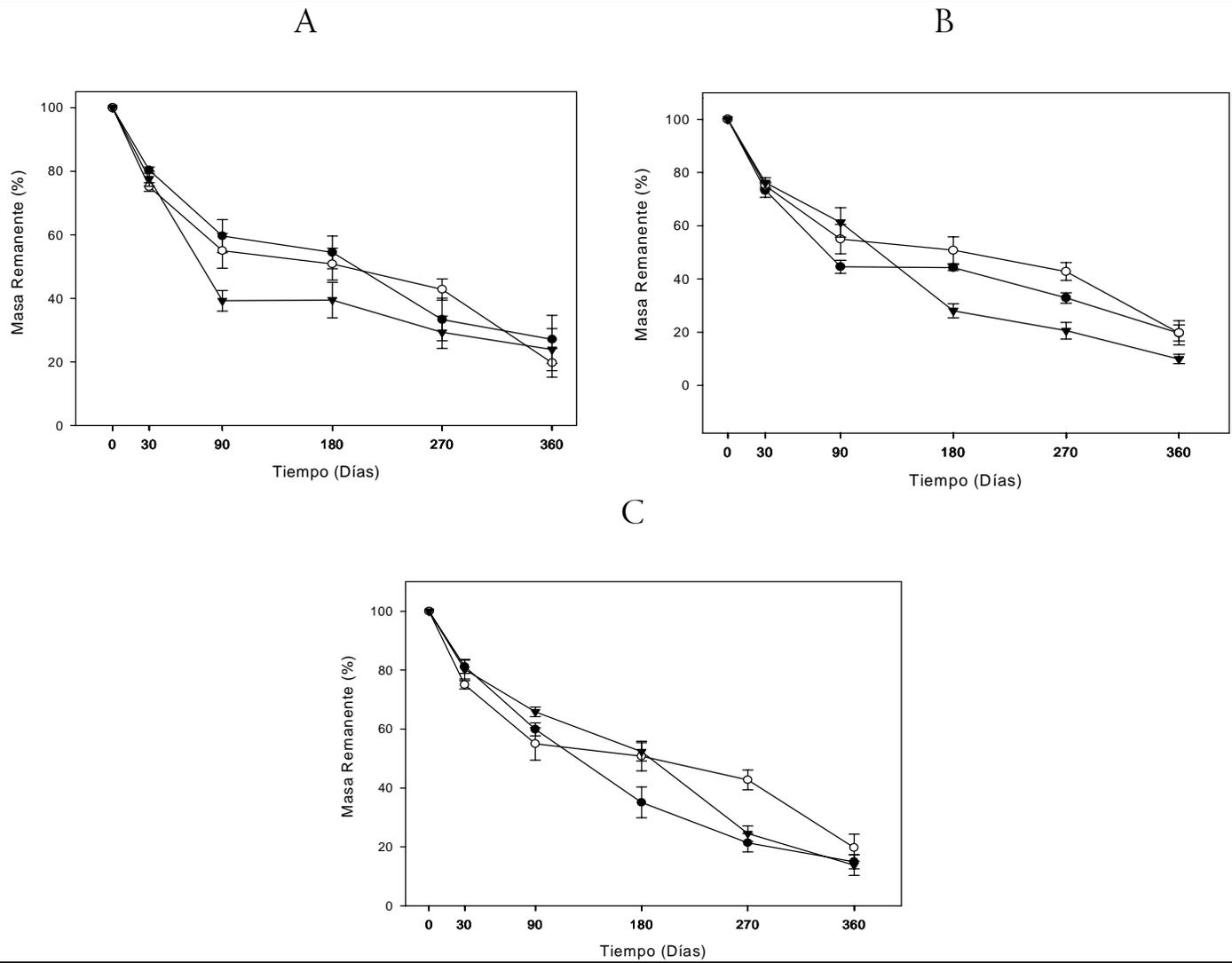


Figura 7. Pérdida de masa de hojas de *Lysiloma divaricata* puestas a descomponer en el campo. (A) Experimento *in situ*: (●) bosque maduro; (▼) bosque sucesional temprano; (○) bosques sucesional tardío. (B) Experimento para el análisis del efecto del sitio; hojas de *L. divaricata* del bosque sucesional tardío puestas a descomponer en: (●) bosque maduro; (▼) bosque de sucesional temprano; (○) bosques sucesional tardío. (C) Experimento para el análisis del efecto de la calidad del tejido foliar; hojas de *L. divaricata* del (●): bosque maduro; (▼) bosque sucesional temprano; (○) bosque sucesional tardío, puestas a descomponer en el bosque sucesional tardío.

Cuadro 7. Constantes y tiempo de descomposición de hojas de *Lysiloma divaricata* puestas descomponer en el campo, en bosques tropicales secos maduros y sucesionales, en la Sierra de Huautla, Morelos. Los valores representan las medias \pm 1 E.E.

Constante y tiempo de descomposición	Bosque			<i>F</i>	<i>P</i>
	Maduro	Sucesional temprano	Sucesional tardío		
<i>in situ</i> k (año ⁻¹)	1.26 \pm 0.07	1.29 \pm 0.09	1.34 \pm 0.06	0.365	0.821
Tiempo (días)	870 \pm 50	848 \pm 53	817 \pm 30	0.980	0.840
Efecto sitio k (año ⁻¹)	1.41 \pm 0.09 a	2.25 \pm 0.06 b	1.34 \pm 0.06 a	83.29	<0.0001
Tiempo (días)	776 \pm 40 a	486 \pm 35 b	817 \pm 30 a	132	<0.0001
Calidad del tejido foliar k (año ⁻¹)	1.93 \pm 0.09 a	1.91 \pm 0.07 a	1.34 b \pm 0.06 b	64.61	<0.0001
Tiempo (días)	567 \pm 26 a	573 \pm 25 a	817 \pm 30 b	141	<0.0001

Nota: Las letras diferentes entre columnas significan diferencia significativas ($P < 0.05$) entre bosques.

6.5 Liberación de N

La constante de liberación de N (K_N) presentó un valor promedio de todos los bosques de $2.17 \pm 0.07 \text{ año}^{-1}$ y un tiempo de liberación del 95% del N igual a 452 días. El experimento *in situ* no mostró diferencias significativas entre las K_N de cada bosque, al igual que el experimento donde se evaluó la calidad del tejido (Cuadro 8). Solo en el experimento donde se evaluó el efecto del sitio se encontraron diferencias significativas, el experimento que se realizó en el sitio con bosque sucesional tardío tuvo una liberación de N más lenta en comparación con los restantes bosques ($F = 137.92$, $P < 0.0001$).

El patrón que siguió la liberación de N con el tiempo fue diferente en cada experimento, resaltando el experimento del “efecto del sitio”, donde se observó inmovilización del nutriente a los 30 días (Figura 8). En el experimento *in situ* (Figura 8-A), las hojas de *L. divaricata* del sitio con bosque maduro y del sitio con bosque de sucesional tardío, presentaron pérdidas significativas de N ($F = 62.49$, $F = 140.59$, $P < 0.0001$, respectivamente) a los 30 y 90 días, para mantenerse sin cambios hasta los 365 días. En cambio, las hojas *L. divaricata* del bosque sucesional temprano, presentaron pérdidas significativas de N ($F = 56.31$, $P < 0.0001$) a los 90 y 365 días.

La liberación de N en los experimentos realizados para analizar el efecto del sitio (Figura 8-B) y de la calidad de tejido foliar (Figura 8-C) presentaron pérdidas significativas a los 30 y 90 días y a partir de entonces la concentración del nutriente no cambió ($F = 38.21$, $F = 40.81$, $P < 0.0001$).

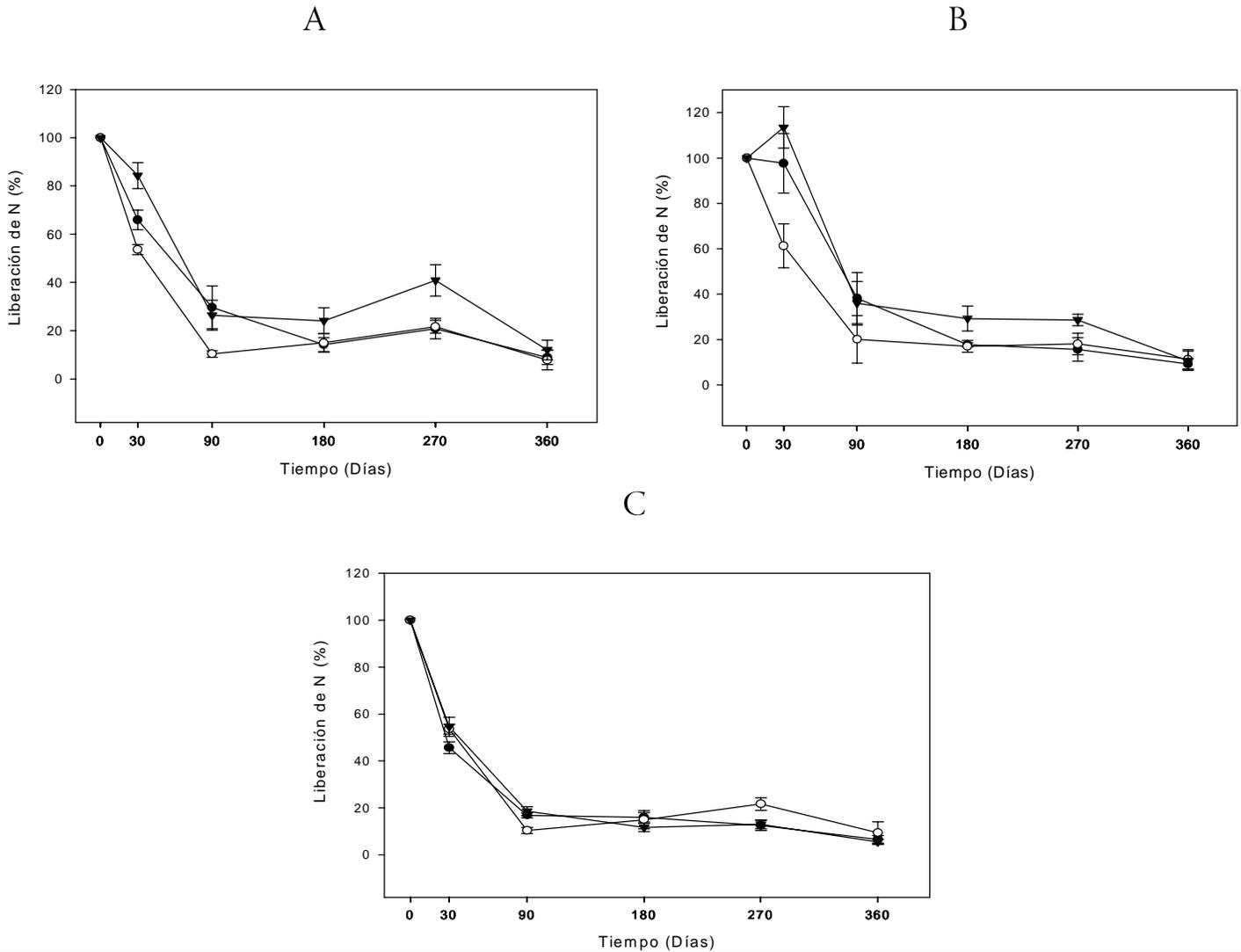


Figura 8. Liberación de N de hojas de *Lysiloma divaricata* puestas a descomponer en el campo. (A) Experimento *in situ*: (●) bosque maduro; (▼) bosque sucesional temprano; (○) bosques sucesional tardío. (B) Experimento para el análisis del efecto del sitio; hojas de *L. divaricata* del bosque sucesional tardío puestas a descomponer en: (●) bosque maduro; (▼) bosque de sucesional temprano; (○) bosques sucesional tardío. (C) Experimento para el análisis del efecto de la calidad del tejido foliar; hojas de *L. divaricata* del (●): bosque maduro; (▼) bosque sucesional temprano; (○) bosque sucesional tardío, puestas a descomponer en el bosque sucesional tardío.

Cuadro 8. Constantes y tiempo de liberación del N de hojas de *Lysiloma divaricata* puestas descomponer en el campo, en bosques tropicales secos maduros y sucesionales, en la Sierra de Huautla, Morelos. Los valores representan las medias \pm 1 E.E.

Constante y tiempo de liberación de N	Bosque			F	P
	Maduro	Sucesional temprano	Sucesional tardío		
<i>in situ</i> k (año ⁻¹)	2.23 \pm 0.11	1.94 \pm 0.14	2.35 \pm 0.10	0.221	0.705
Tiempo (días)	491 \pm 24	564 \pm 40	465 \pm 20	0.970	0.705
Efecto sitio k (año ⁻¹)	2.62 \pm 0.10 a	2.64 \pm 0.07 a	2.35 \pm 0.10 b	137.92	<0.001
Tiempo (días)	417 \pm 20 a	414 \pm 10 a	465 \pm 20 b	135.52	<0.001
Calidad del tejido foliar k (año ⁻¹)	2.66 \pm 0.07	2.85 \pm 0.05	2.35 \pm 0.10	2.65	0.2171
Tiempo (días)	411 \pm 15	384 \pm 17	465 \pm 20	5.08	0.188

Nota: Las letras diferentes entre columnas significan diferencia significativas ($P < 0.05$) entre bosques.

6.6 Liberación de P

La constante de liberación de P (K_P) presentó un valor promedio de $1.80 \pm 0.01 \text{ año}^{-1}$ y el tiempo promedio de liberación del 95 % del contenido de P de la hoja fue de 653 días.

Los diferentes experimentos presentaron diferencias significativas en la K_P (Cuadro 9). El experimento *in situ* permitió comprobar un gradiente de tiempo en la liberación del P desde la hoja de *L. divaricata*. Este gradiente tuvo el siguiente orden creciente de tiempo bosque sucesional temprano < bosque sucesional tardío < bosque maduro. Cuando el mismo material se puso a descomponer en los diferentes sitios (i. e., el efecto sitio) se comprobó que en el bosque sucesional temprano, la liberación de P era más acelerada en comparación con los otros bosques. Finalmente, las hojas de *L. divaricata* provenientes del bosque maduro demostraron una mayor liberación de P que de los del bosque sucesional tardío (ver experimento calidad del tejido foliar).

La liberación de P desde las hojas de *L. divaricata* presentó variaciones a lo largo del tiempo de realización de este experimento. El experimento *in situ*, (Figura 9-A), indicó que en el bosque maduro y en el bosque sucesional tardío no existieron diferencias significativas en el contenido de P entre 30 y 180 días, pero la cantidad de P disminuyó significativamente a los 240 días y se mantuvo así hasta los 365 días ($F = 11.78$, y $F = 12.56$, $P < 0.001$, respectivamente). En el bosque sucesional temprano, la liberación de P tuvo en general un comportamiento similar a los anteriores sitios, sin embargo presentó diferencias significativas también a los 365 días ($F = 25.75$, $P < 0.0001$).

La liberación de P de las hojas de *L. divaricata* provenientes del sitio de sucesión tardía puesta a descomponer en el bosque maduro

(Figura 9-B), presentó cambios significativos ($F = 77.24$, $P < 0.0001$) a los 90 y 240 días. En cambio, cuando se colocó el mismo material a descomponer en el sitio sucesional temprano, existieron cambios significativos en su contenido de P ($F = 64.58$, $P < 0.0001$), a los 180 días de iniciado el experimento.

Los hojas provenientes del bosque maduro y las provenientes del bosque del sucesión temprano puestas a descomponer en el bosque sucesional tardío (Figura 9-C), presentaron un comportamiento similar al inicio del experimento, con disminuciones significativas hasta los 180 días ($F = 38.64$, $F = 18.09$, $P < 0.0001$, respectivamente). Luego siguieron un patrón diferente, porque las hojas del bosque maduro no presentaron variaciones significativas, mientras que las provenientes del bosque temprano tuvieron otra disminución significativa a los 365 días.

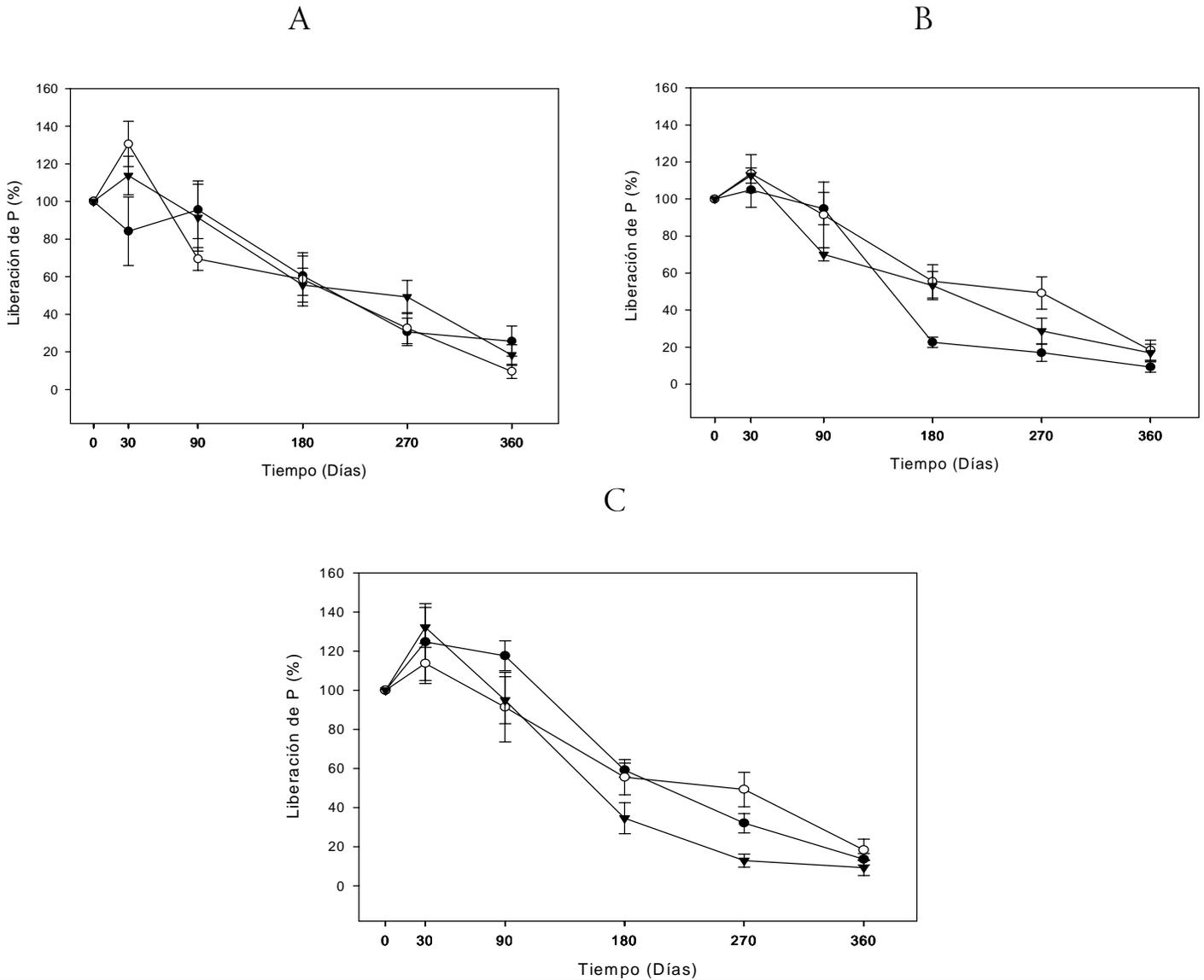


Figura 9. Liberación de P de hojas de *Lysiloma divaricata* puestas a descomponer en el campo. (A) Experimento *in situ*: (●) bosque maduro; (▼) bosque sucesional temprano; (○) bosques sucesional tardío. (B) Experimento para el análisis del efecto del sitio; hojas de *L. divaricata* del bosque sucesional tardío puestas a descomponer en: (●)bosque maduro; (▼) bosque de sucesional temprano; (○) bosques sucesional tardío. (C) Experimento para el análisis del efecto de la calidad del tejido foliar; hojas de *L. divaricata* del (●): bosque maduro; (▼) bosque sucesional temprano; (○) bosque sucesional tardío, puestas a descomponer en el bosque sucesional tardío.

Cuadro 9. Constantes y tiempo de liberación de P de hojas de *Lysiloma divaricata* puestas descomponer en el campo, en bosques tropicales secos maduros y sucesionales, en la Sierra de Huautla, Morelos. Los valores representan las medias \pm 1 E.E.

Constante y tiempo de liberación de P	Bosque			F	P
	Maduro	Sucesional temprano	Sucesional tardío		
<i>in situ</i> k (año ⁻¹)	1.36 \pm 0.15 b	2.33 \pm 0.16 a	1.70 \pm 0.12 a	24.38	<0.01
Tiempo (días)	805 \pm 90 b	469 \pm 32.20 a	644 \pm 45.60 a	24.023	<0.01
Efecto sitio k (año ⁻¹)	1.75 \pm 0.15 a	2.37 \pm 0.10 b	1.70 \pm 0.12 a	992.16	<0.0001
Tiempo (días)	625 \pm 52 a	462 \pm 20 b	644 \pm 45.60 a	979.13	<0.0001
Calidad del tejido foliar k (año ⁻¹)	2.37 \pm 0.17 b	1.97 \pm 0.15 a	1.70 \pm 0.12 a	12.14	<0.05
Tiempo (días)	462 \pm 33 b	555 \pm 42 a	644 \pm 45.60 a	23.08	<0.05

Nota: Las letras diferentes entre columnas significan diferencia significativas ($P < 0.05$) entre bosques.



7. Discusión

7.1 Fenología

El surgimiento de la hoja de *Lysiloma divaricata* a inicios de la temporada de lluvias coincide con lo reportado por Reich (1995) para otras especies de BTS de América Central. Hoolbrook (1995) vincula la aparición de las hojas en estos ecosistemas con el fotoperíodo y el incremento de las temperaturas nocturnas de la época de lluvias. La senescencia de las hojas de *L. divaricata* correspondió con el inicio de la época seca.

7.2 Concentración de N y de P en hojas

Los nutrientes limitantes para el crecimiento de las plantas más comunes son el N y el P (Aerts y Chapin 2002). La concentración de N en las hojas maduras de *L. divaricata* presentó un valor promedio de 24 mg g⁻¹, con una variación de 16 a 34 mg g⁻¹. Estos valores son similares con los referidos por Lal et al. (2001b) para plantas de la India de BTS (16 a 41 mg g⁻¹) y por Jaramillo y Sanford (1995) para hojas de diferentes especies de BTS de América latina (12 a 22 mg g⁻¹). La concentración de P en hojas maduras de *L. divaricata* presentó un

rango que varió de 1.6 a 2.0 mg g⁻¹, valores que son comparables con los reportados para otros BTS del mundo (0.6 a 2.8 mg g⁻¹ Jaramillo y Sanford 1995, 0.8 a 5.9 mg g⁻¹ Lal et al. 2001b).

En lo que corresponde al género *Lysiloma*, los valores de concentración de nutrientes en hojas de este estudio están por encima de los reportados por Campo y Dirzo (2003) para *L. latisiliquum* en un BTS de Yucatán (N = 18 mg g⁻¹ y de P = 0.5 mg g⁻¹). Por otra parte, la concentración de N de este estudio, se encuentra cercana a la reportada por Fabian (2001) para *L. divaricata* en un BTS del estado de Oaxaca (35 mg g⁻¹).

Las concentraciones de N y de P en las hojas senescentes de *L. divaricata* variaron en un rango de 17 a 22 mg g⁻¹ para el N y de 0.6 a 1.0 mg g⁻¹ para el P. Estos valores resultaron altos para el N si se comparan con reportados por Lal et al. (2001a 5.0 a 19 mg g⁻¹) y bajos para el P (0.5 mg g⁻¹). Killinbeck (1996) analizando datos provenientes de 76 especies arbóreas encontró concentraciones de N y de P en hojas senescentes que varían de 2.6 a 19 mg g⁻¹ y de 0.1 a 2.1 mg g⁻¹, respectivamente.

Los patrones generales de la variación temporal en la concentración de N y de P en la hoja de *L. divaricata*, fueron muy parecidos entre sí. La disminución observada en sus concentraciones al inicio del experimento podría ser un efecto de la lixiviación ocasionada por las lluvias. Generalmente en el mes de octubre cuando las lluvias disminuyeron, el contenido de N y de P en la hoja aumentó. La disminución en la concentración de nutrientes al final de la vida de la hoja, ha sido sugerida como el resultado del movimiento de nutrientes,

desde las hojas hacia tejidos perennes (Aerts 1996, Killingberck 1996, Aerts y Chapin 2000, Lal et al. 2001^a y b).

El estado sucesional del BTS tuvo influencia en el contenido foliar de N y de P de *L. divaricata*. En el bosque de regeneración temprana se presentó la mayor concentración de N en la hoja madura. Esta diferencia entre bosques en el contenido de N de la hoja, podría reflejar la mayor disponibilidad de N en el suelo al comienzo de la regeneración (Saynes 2003). En cambio, el bosque maduro presentó mayores concentraciones de P, lo cual coincide con el mayor contenido total y disponibilidad de P en el suelo (Romualdo 2003). Así, este estudio sostiene lo sugerido Aerts y Chapin (2002) que la concentración de los nutrientes podría reflejar la fertilidad del suelo.

Las concentraciones de N presentes en la hoja senescente, reflejó la translocación del nutriente. En cambio en el caso del P, su concentración en las hojas senescentes de los bosques secundarios temprano y maduro, podría ser consecuencia de otros limitantes fisiológicos para las plantas.

7.3 Translocación de N y de P

La translocación de N y de P varió en un rango de 15 a 47% y de 50 a 61%, respectivamente. El porcentaje de N retranslocado está por debajo del reportado por Lal et al. (2001a, b) para especies caducifolias de BTS de India (51 y 65%). En cambio, valores obtenidos para el P superan ligeramente lo informado por los mismos autores (53 y 48%). La translocación de P resultó mayor que la de N. Revisiones recientes de datos de diferentes orígenes sitúan a los rangos de translocación para el

N y para el P entre el 50 y el 60% (Aerts 1996, Killinberck 1996, Aerts y Chapin 2002).

La hipótesis de que las especies que crecen en ambientes con baja disponibilidad de nutrientes son más eficientes que aquellas que crecen en sitios de mayor disponibilidad (Chapin et al. 1980, Hobbie 1992), no es apoyada por este trabajo. Los individuos de *L. divaricata* que crecían en el sitio de sucesión temprana, en suelos con mayor disponibilidad de N en comparación con los suelos de los otros bosques, tuvieron los mayores porcentajes de translocación de N. En cambio si se cumplió para el P, ya que fue en sitio de sucesión temprana donde hubo mayor translocación y menor disponibilidad del nutriente.

La cantidad de N y de P retranslocado desde las hojas de *L. divaricata* fue influida por el estado regeneracional del BTS. Los bosques maduro y de sucesión tardía presentaron menores rangos de translocación de N que el bosque de sucesión temprana. Los porcentajes retranslocados de N son bajos, sugiriendo que este nutriente no parece ser limitante para el crecimiento de las plantas. La translocación de P fue mayor en el sitio de sucesión temprana que en los otros dos bosques. En todos los bosques el porcentaje de P retranslocado fue alto, lo cual indica un comportamiento conservativo para este nutriente y sugiere que la productividad y con ello la sucesión secundaria, podrían estar limitados por su abundancia en el suelo.

7.4 Descomposición

La constante de descomposición en los bosques de este estudio se ubica en la parte inferior del rango reportado para otros BTS del mundo (Martinez-Yrizar 1995, de 0.37 a 3.00 año⁻¹). Es baja si se compara con valores los reportados por Xuluc-Tolosa et al. (2002) para BTS secundarios de Yucatán (de 1.5 a 2.5 sitio sucesional temprano y de 1.5 a 2.7 sitio de sucesional tardío).

Los resultados de este estudio indican que el estado sucesional del bosque afecta la descomposición. Por ejemplo, la velocidad de descomposición de las hojas en los sitios con vegetación secundaria tendió a ser ligeramente más rápida que la correspondiente al bosque maduro. Si bien estas diferencias no fueron significativas, la tendencia está de acuerdo con lo propuesto por Vitousek (1984) quien muestra que la descomposición es más rápida en los estados sucesionales tempranos que en la vegetación madura.

La disminución de la masa puesta a descomponer con el tiempo se ajustó a un decaimiento exponencial con una pérdida importante al inicio de la descomposición. Álvarez-Sanchez (2001) y Landsberg y Gower (1997) sugieren que la pérdida de masa al comienzo de la descomposición es el resultado de la ruptura de moléculas que se oxidan y solubilizan con facilidad, luego ocurre una estabilización de la pérdida de masa debido a la presencia de compuestos más recalcitrantes como son la lignina y los polifenoles.

El inicio del experimento de descomposición coincidió con el inicio de la época de secas. Durante esta estación la masa remanente disminuyó en promedio 42%. Esta pérdida de masa en la estación seca,

ha sido reportada para otros BTS de México (Martinez-Yrizar 1980, reducción de entre 20 y 50%) podría ser explicada por la mayor exposición del material a la insolación lo cual podría acelerar el proceso de oxidación.

Durante la estación de lluvias la disminución de la masa fue en promedio 45%. Este valor es menor que el 68% de reportado por Martinez-Yrizar (1980), y cercano al 50% reportado por Galicia (2001). La disminución en la masa durante la estación de lluvias es favorecido por la mayor disponibilidad de agua, lo cual favorece la actividad de la biomasa microbiana (Campo et al. 1998, Clark y Clark 1989) y promueve los procesos de descomposición (Austin y Vitousek 2000).

Aerts y Chapin (2002) han propuesto que dentro de climas parecidos las condiciones propias del sitio influyen más en la descomposición que la química foliar del residuo. Los resultados del presente estudio concuerdan con la hipótesis de un efecto fuerte del sitio sobre la descomposición.

7.5 Liberación de N y de P

La liberación de N y de P siguió un patrón parecido a los reportados para otras zonas tropicales del mundo (Sundarapandian y Swamy 1999, Jamaludheen 1999), con una fase de pérdida rápida de nutrientes para luego continuar con una fase de liberación más lenta. Sundarapandian y Swamy (1999) determinan que la fase inicial de pérdida de nutrientes es ocasionada por el contenido de compuestos solubles al agua en el tejido fresco, compuestos simples que se presentan en grandes cantidades especialmente en especies de crecimiento rápido (p.e. leguminosas), mientras que la fase de

liberación más lenta es debido a la acumulación de compuestos recalcitrantes.

El tiempo de liberación del N desde las hojas en el suelo en los bosques de este estudio varió de 465 a 594 días (i.e., 1.3 a 1.6 años) y fue comparable al reportado para otro BTS de México (1.4 año) y mayor al reportado para un BTS de Belice (0.42 años) (ver Jaramillo y Sanford 1995). Mientras que el tiempo de liberación de P (1.3 a 2.2 años) resultó entre un orden de magnitud (0.10 años) y dos veces (1.00 años) superior al reportado para los BTS de Belice y de Chamela, México, respectivamente (ver Jaramillo y Sanford 1995). Sin embargo, la liberación de N y de P observada en nuestro estudio fue más rápida que la observada en un BTS de Puerto Rico (3.7 y 5.2 años, respectivamente) donde se ha propuesto que el crecimiento de las plantas estaría limitado por P (Murphy y Lugo 1986).

7.6 Circulación de nutrientes durante la sucesión

La circulación de los nutrientes juega un papel clave en el funcionamiento de los ecosistemas terrestres, siendo la translocación uno de los mecanismos de conservación de nutrientes (Aerts y Chapin 2002). Es indudable que altas (o bajas) tasas de translocación de nutrientes y por ende bajas (o altas) concentraciones de nutrientes en la hojarasca, tendrán efectos sobre la descomposición y la liberación de los nutrientes (Aerts 1997).

El balance entre los procesos de acumulación de nutrientes en las plantas, su translocación y su liberación a través de la descomposición en los BTS de Sierra de Huautla, presentó situaciones muy

contrastantes entre los bosques secundarios y el bosque maduro, si bien las mismas no siempre resultaron significativas, evidenciaron la existencia de patrones diferentes en la economía de nutrientes. La circulación de N asociada a *L. divaricata* en el bosque maduro, mostró un contenido de N foliar comparativamente bajo, una translocación baja y la liberación del nutriente desde las hojas puestas a descomponer fue comparativamente rápida. En cambio, la dinámica de N asociado a *L. divaricata* en el sitio de sucesión temprana presentó condiciones inversas, es decir, un alto contenido de N en las hojas, la translocación fue comparativamente más alta, y la liberación desde los tejidos puestas a descomponer fue comparativamente lenta. Estos resultados marcan entonces la existencia de un fuerte contraste en la economía de la circulación del N asociado a *L. divaricata* entre la vegetación madura y la secundaria, al menos al comienzo de la regeneración.

También, la circulación de P asociado a las hojas de *L. divaricata* presentó diferencias entre bosques. En el bosque maduro se presentó el mayor contenido de P en las hojas, la translocación fue comparativamente menor y la liberación de P fue lenta. El sitio de sucesión temprana presentó un contenido de P foliar menor que su contraparte madura, un alto porcentaje de P de las hojas fue retranslocado, sin embargo la liberación de P vía descomposición resultó rápida. Estos datos podrían indicar que el bosque maduro parece tener un comportamiento que conduce a una mayor conservación de este nutriente. Esta estrategia, parece ser aun más clara cuando se comparan los tiempos de liberación de P bajo el experimento de calidad del tejido foliar. Este experimento, permitió

comparar que el tejido foliar del bosque maduro es comparativamente de mayor calidad y de rápida liberación del P. La conservación de este nutriente indica la existencia de una estrategia dirigida a limitar su circulación, encaminada a evitar el establecimiento de otras especies. Estas posibilidades no han sido exploradas en este estudio y exigen el desarrollo de investigaciones a escala del ecosistema, la primera, y de la comunidad, la segunda.

El cambio de uso de suelo en los BTS, produce cambios en la composición del bosque y en sus mecanismos de conservación de nutrientes. Estos cambios en los mecanismos de conservación de nutrientes se encuentran sustentados en este trabajo, aunque cabe señalar que los datos solamente provienen de una sola especie. Los cambios en los procesos, entre los diferentes estados sucesionales de los BTS observados en este estudio son más contrastante cuando se comparan el bosque maduro con el bosque de sucesión temprana, mientras que la situación en el bosque de sucesional tardío parece ser funcionalmente más cercano a las condiciones de bosque maduro que a las de su contraparte más joven. Ello sugiere que ciertos indicadores del funcionamiento de ecosistemas en la Sierra de Huautla, podrían recuperarse de forma relativamente rápida (i.e. ≈ 60 años).



8. Conclusiones

Este trabajo ha permitido concluir que:

- 1) Las concentraciones de N y de P en las hojas de *Lysiloma divaricata* varían a lo largo del ciclo de la hoja, presentando un máximo a mediados de su tiempo de desarrollo.
- 2) La translocación de P desde la hoja previamente a su caída es mayor comparativamente a la de N.
- 3) La descomposición de las hojas provenientes del bosque maduro es más acelerada que las correspondientes a las hojas provenientes de los bosques secundarios.
- 4) El tiempo de regeneración del bosque tuvo un efecto en el contenido de N foliar de *Lysiloma divaricata*, al disminuir el contenido de N conforme la regeneración del bosque se presentaba.

- 5) El tiempo de regeneración del bosque tuvo un efecto en el contenido de P foliar de *Lysiloma divaricata*, al ser mayor el contenido en el sitio maduro que en los sitios sucesionales.
- 6) El tiempo de regeneración del bosque tuvo un efecto en el porcentaje de N y de P translocado de *Lysiloma divaricata*, al ser mayor la translocación de ambos nutrientes en el sitio sucesional temprano que en los demás bosques.
- 7) La liberación de N desde las hojas durante la descomposición es más acelerada en el bosque maduro que en los bosques secundarios, en cambio la liberación de P es más rápida en los bosques sucesionales que en el maduro.
- 8) La circulación de N asociada a las hojas de *Lysiloma divaricata* en el bosque sucesional temprano resultó ser más conservativa comparativamente con la correspondiente al bosque maduro al presentar un mayor contenido de N en la hoja, mayor porcentaje de translocación y una liberación del nutriente más lenta. La circulación de N asociada a *Lysiloma divaricata* en el bosque sucesional tardío presentó una condición intermedia.
- 9) La circulación de P asociada a *Lysiloma divaricata* en el bosque maduro resultó ser más conservativa comparativamente con la correspondiente a los bosques secundarios al presentar un contenido de P en la hoja mayor, un porcentaje de translocación menor y liberación más lenta.



Referencias

- Aber J, Melillo J (1991) Terrestrial ecosystems. Saunders College Publishing, USA, p 1-429
- Álvarez-Sánchez J (2001) Descomposición y ciclo de nutrientes en ecosistemas terrestres de México. Acta Zoológica Mexicana 1:11-27
- Aerts R (1996) Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are general patterns?. Journal of Ecology 84:597-608
- Aerts R (1997) Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. Oikos 79:439-449
- Aerts R, Chapin RF III (2002) The mineral nutrition of wild plants, revisited: A re-evaluation of processes and patterns. Advances in Ecological Research 30:1-67
- Austin AT (2002) Differential effects of Precipitation, production and decomposition along rainfall gradient in Hawaii. Ecology 83: 328-338
- Austin AT, Vitousek PM (2000) Precipitation, decomposition and litter decomposability of *Metrosideros polymorpha* in native forest Hawaii. Journal of Ecology 88: 129-138
- Barajas MG (1996) La influencia de la meso y macrofauna en la descomposición de la fracción foliar de la hojarasca de dos especies arbóreas en una selva húmeda tropical. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM, México, p 1-120

-
- Binkley D (1993) *Nutrición Forestal: Prácticas de Manejo*, Limusa, México DF, p 1-300
 - Camargo JLC, Kapos V (1995) Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. *Journal Tropical Ecology* 11:205-221
 - Campo J, Maass JM, Jaramillo VJ (1998) Pulses of soil phosphorus availability in a Mexican tropical dry forest: effects of seasonally and level of wetting. *Oecologia* 115:167-172
 - Campo J, Maass M, Jaramillo VJ, Martinez-Yrizar A, Sarukhan J (2000) Calcium, potassium and magnesium cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem. *Biogeochemistry* 49:21-36
 - Campo J, Maass M, Jaramillo VJ, Martinez-Yrizar A, Sarukhan J (2001) Phosphorus cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem. *Biogeochemistry* 53: 161-179
 - Campo J, Dirzo R (en prensa) Leaf quality and herbivory responses to soil nutrient add in secondary tropical dry forest of Yucatán, México. *Journal of Tropical Ecology*
 - Campo J, Vazquez-Yanes C (en prensa) Effects of nutrient limitation on aboveground carbon dynamics during tropical dry forest regeneration in Yucatan, Mexico. *Ecosystems*
 - Ceccon E, Huante P, Campo J (en prensa) Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on the survival and recruitment of seedlings of dominant tree in two abandoned tropical dry forest in Yucatán, Mexico. *Forest Ecology and Management*
 - Ceccon E, Olmsted I, Vázquez-Yanez C, Campo J (2002) Vegetación y propiedades del suelo en dos bosques tropicales secos de diferentes estados regeneracionales en Yucatán. *Agrociencia* 36:621-631
 - Chapin FS III, Johnson DA, Mckendrick JD (1980) Seasonal movement of nutrients in plants of differing growth from in Alaska tundra ecosystem: implications for herbivory. *Journal of Ecology* 68:189-209
 - Coleman DC, Crossley DA (1996) *Fundamentals of Soil Ecology*, Academia Press, Sandiego USA, p 205

- Ciencias de la Naturaleza (1997) Ediciones Barcelona, Barcelona, p415-416
- Dirham RK (1998) Altered leaf-litter decomposition rates in tropical forest fragments. *Oecologia* 116: 397-406
- Dorado O (1997) Sustainable development in the tropical deciduous forest of Mexico: myths and realities. En Hogland KE, Rossmann GE (eds) *Global genetics resources*, Association of Systematic Collections Washington, p 263-278
- Ewel JJ (1976) Litterfall and leaf decomposition in tropical forest succession in eastern Guatemala. *Journal of Ecology* 64:971-992
- Fabian NC (2001) Niveles de nitrógeno foliar en cuatro comunidades vegetales en el valle de Tehuacan Puebla México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala-UNAM, México
- Galicia SL (2001) Efecto de dos especies de árboles remanentes en la entrada de C y N al suelo en una pradera de un ecosistema tropical estacional. Tesis Doctoral. Instituto de Ecología. UNAM, México
- Garcia-Oliva F, Sanford RL, Kelly E (1998) Effect of burning of tropical deciduous forest soil in Mexico on the microbial degradation of organic matter. *Plant and Soil* 206 (1): 29-36
- Gentry AH, (1995) Diversity and floristic composition of neotropical dry forest. En: Bullock SH, Mooney HA, Medina E. (Eds.) *Seasonally Dry Tropical Forest*. Cambridge University Press, Cambridge, pp146-194
- Gonzalez-Iturbe JA, Olmsted I, Tun-Dzul F (2002) Tropical Dry Forest recovery after long term Henequen (sisal, *Agave fourcroydes* Lem.) plantation in northern Yucatán, México. *Forest Ecology and Management*. 167:67-82
- Gower ST y Richards JH (1990) Larches: Deciduous conifers in a evergreen world. *Bioscience*. 40:818-826
- Guardina CP, Sanford RL, Dockersmith IC (2000) Changes in soil phosphorus and nitrogen during slash-and-burn clearing of a dry tropical forest. *Soil science society of america journal*. 64 (1): 399-405

- Hobbie ES (1992) effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution* 7:215-222.
- Hobbie ES (2000) Interaction between lignin and soil nitrogen availability during leaf litter decomposition in a Hawaiian montane Forest. *Ecosystem* 3:484-494
- Hoolbrook MN, Whitebeck JI, Money HA (1995) Drought responses of neotropical dry forest trees En: Bullock SH, Mooney HA, Medina E. (Eds.) *Seasonally Dry Tropical Forest*. Cambridge University Press, Cambridge, p 243-276
- Holdridge. LR (1965) The tropics, a misunderstood ecosystem. *Assoc. Tropical Biology Bulletin* 5:21-30
- Huante P, Rincon E, Chapin III FS(1995) Responses to phosphorus of contrasting sucesional tree-seedling species from the tropical deciduous forest of Mexico. *Functional Ecology*. 9: 760-766
- Jamaludheen V, Mohan Kumar B (1999) Litter of multipurpose trees in Kerala, India: variation in the amount quality, decay rates and release of nutrients. *Forest Ecology and Management*. 115:1-11
- Janzen DH, (1986) Tropical dry forest: the most endangered mayor tropical system. En: Wilson EO (de) *Biodiversity National*. Academic Press. Washington DC.p130-137
- Jaramillo VJ, Sanford RL (1995) Nutrient cycling in deciduous forest En: Bullock SH, Mooney HA, Medina E. (Eds.) *Seasonally Dry Tropical Forest*. Cambridge University Press, Cambridge, p346-361
- Kauffman JB, Sanford RL, Cumming DL, Sampaio EV (1993) Biomass and nutrient dynamics associated eighth slash fires in neotropical dry forest. *Ecology* 74:140-151.
- Kaye JP y Hart SC (1997) Competition for nitrogen between plant and soil microorganism. *Trends in Ecology and Evolution* 12:139-143
- Killinbeck K, (1996) Nutrients in senesced leaves: Key to search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology* 77: 1716-1727
- King RF, Dromph KM, Bardgett RD, (2002) Changes in species evenness of litter have no effect on decomposition processes. *Soil Biology and Biochemistry* 34:1959-1963

- Kwabiah AB, Voroney RP y Palm CA (2001) Nitrogen and phosphorus release from decomposing leaves under sub-humid tropical conditions. *Biotropica* 33(2) 229-240
- Lal CB, Annapurna C, Raghubanshi RS, Singh JS (2001a) Effect of leaf and soil type on nutrient resorption and conservation in woody species of a dry tropical forest. *Canadian Journal of Botany* 79:1066-1075
- Lal CB, Annapurna C, Raghubanshi RS, Singh JS (2001b) Foliar demand and resource economy of nutrients in dry tropical forest species. *Journal of vegetation Science* 12:5-14
- Landsberg J y Gower S., (1997) *Applications of Physiological Ecology to Forest Management*. Academic Press, USA p354
- Lavelle P, Blanchart E, Martin E, Spain AV, Toutain F, (1993) A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: applications to soils of humid tropics. *Biotropica*. 25:130-150
- Lonranger G, Ponge FJ, Imbert D, Lavelle P (2002) Leaf decomposition in two semi-evergreen tropical forest: influence of litter quality. *Biology and Fertility Soils* 35:247-252
- Lugo AE, Murphy PG (1986) Nutrient dynamics of a Puerto Rico subtropical dry forest. *Journal of tropical Ecology* 2:55-72
- Martínez F (1979) *Catálogo de plantas medicinales de México*, 2da edición, FCE, México DF, p365-366
- Martínez-Yrizar A (1980) *Tasas de descomposición de materia orgánica foliar de especies arbóreas de selvas de clima estacional*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM México
- Martínez-Yrizar A (1995) Biomass distribution and primary productivity of tropical dry forest En: Bullock SH, Mooney HA, Medina E. (Eds.) *Seasonally Dry Tropical Forest*. Cambridge University Press, Cambridge, p 326-345
- Masera OR, Ordoñez MJ, Dirzo R (1997) Carbon emissions from Mexican forest: Current situation and long-term scenarios. *Climate Change* 35:265-295

- Mass JM (1995) Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture En: Bullock SH, Mooney HA, Medina E. (Eds.) Seasonally Dry Tropical Forest. Cambridge University Press, Cambridge, p 399-422
- Mellilo JR, Aber JD (1982) Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* 63 (3): 621-626
- Mesquita G, Workman S, Nelly L (1998) Show litter decomposition in *Cecropia* dominated secondary forest of central Amazonian. *Soil Biology and Biochemistry* 30:2 p 167-175
- Murphy PG y Lugo AE, (1986) Ecology of Tropical Dry Forest. Annual Review Ecology and Systematic 17:67-88
- Murphy PG y Lugo AE, (1995) Dry forest of Central America and the Caribben. En: Wilson EO (de) Biodiversity National. Academic Press. Washington DC.p9-34
- Neher DA, Barbercheck ME (2003) Effects of disturbance and ecosystem on descomposición Applied Soil Ecology 125-136
- Palm CA y Sanchez PA (1990) Decomposition and nutrient release patterns of the leaves of trees tropical legumes. *Biotropica* 22: 330-338
- Palm CA, y Sanchez PA (1991) Nitrogen release from the leaves of some tropical legumes as affected by their lignin and polyphenolic contents. *Soil Biology and Biochemistry* 23:83-88
- Pandey CB, Singh JS, (1992) Rainfall and grazing effects on net primary in a tropical savanna India. *Ecology* 73:2007-2021
- Reich PB (1995) Phenology of tropical forest: patterns, causes and consequences. *Canadian Journal of Botany* 73:164-174
- Riley R y Vitousek P (1995) Nutrients dynamics and trace gas flux during ecosystems develop in Hawaii montane rainforest. *Ecology* 76:292-304
- Rodin LE, Bazilevich NI (1967) Production and Mineral cycling in Terrestrial Vegetation. Edinburgh. Oliva & Boyd p 488

- Romualdo RR (2003) Dinámica del fósforo en el suelo durante la regeneración de bosques tropicales secos en la sierra de Huautla, Morelos. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios superiores Iztacala-UNAM, México
- Rzedowsky J (1978) La vegetación de México. Limusa, México
- Saynes VS (2003) Ciclos del carbono y nitrógeno en el suelo de bosques tropicales secos: efecto del tiempo de regeneracional. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias-UNAM, México
- Singh JS y Sinnggh VK (1992) Phenology of seasonally dry tropical forest. *Current Science*. 63:684-688
- SSA Institute (1987) JMP campus drive Kari, North Caroline USA
- Sundarapandian SM, Swamy PS (1999) Litter production and leaf-litter decomposition of selected tree species in tropical forest at Kodayar in the western Ghats, India. *Forest Ecology and Management* 123:231-244
- Tilman D (1986) Nitrogen-limited growth in plants from different successional stages. *Ecology* 67:555-563
- Trejo I, Dirzo R (2000) Deforestation on seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94:133-142
- Vitousek PM (1984) Litterfall, nutrient cycling and nutrient limitation in tropical forest. *Ecology* 65:285-298
- Vitousek PM (1998) Foliar y litter nutrients, nutrient resorption, and decomposition in Hawaii *Metrosideros polymorpha*. *Ecosystems* 1:401-4007
- Vitousek PM, Sanford RL, (1986) Nutrients cycling in moist tropical forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst* 17:137-167
- Vitousek PM, Turner DR, Parton WJ, Sansford RL (1994) Litters decomposition on the Mauna Loa environmental matrix, Hawaii: patters, mechanisms, and models. *Ecology* 75:4180-429
- Wierder R y Lang G (1982) A critique of the analytical methods used in examining decomposition data obtained from litter-bags. *Ecology* 63: 1636-1642

- Xuluc-Tolosa FJ, Vester HF, Ramirez-Marcial N, Castellanos-Albores J, Lawrence D (En prensa) Leaf litter decomposition of tree species in three sucesional phases of dry secondary forest in Campeche, México. *Forest Ecology & Managment*.