

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

**Efecto de los nutrientes del suelo en la
regeneración de bosques tropicales secos
secundarios en la Sierra de Huautla,
Morelos**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A:

AGUEDA EDITH MARTÍNEZ MATEOS

DIRECTOR DE TESIS: DR. JULIO CAMPO ALVES

MÉXICO, D.F.

JUNIO, 2006



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

A mis padres Agueda y Faustino
con todo mi amor y admiración

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer principalmente al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México. Especialmente a la Maestría en Restauración Ecológica del Instituto de Ecología y a la Fundación Packard por el apoyo económico que permitió realizar esa tesis. Al CONACYT y a la DGEP por la beca otorgada para realizar la maestría.

Al Dr. Julio Campo Alves por el apoyo que me brindo en la realización de esta tesis, sus comentarios siempre me ayudaron a mejorar mi trabajo en el campo, en el laboratorio y en este manuscrito.

A mis sinodales: Dr. Arturo Flores Martínez por guiarme a lo largo de todo el trabajo en los métodos estadísticos y por su disposición para resolver todas mis dudas; Dr. Rodolfo Dirzo Minjarez por las sugerencias que siempre ayudaron a mejorar cada semestre este trabajo; Dr. Miguel Martínez Ramos y Dr. David Flores Román por todos los comentarios que enriquecieron este documento.

Al Centro de Educación Ambiental e Investigación Sierra de Huautla (CEAMISH) de la Universidad Autónoma de Morelos, por permitirme ocupar la Estación Biológica en el Ejido El Limón.

Al jefe de la estación Ing. Alejandro Mata por las facilidades otorgadas para el buen desarrollo del trabajo en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla y al Biól. Juan Carlos Juárez del herbario del CEAMISH por la determinación de las especies para este trabajo.

A toda la gente del Ejido El Limón que me permitieron visitarlos con regularidad, al personal de la Estación que siempre me recibieron con amabilidad y especialmente al Señor Gerardo por su valiosa ayuda durante todas las visitas que realice, su compañía y su conocimiento sobre la vegetación fueron fundamentales para el estudio.

A Georgina García Méndez por su ayuda y orientación en cada uno de los trámites administrativos a lo largo de toda la maestría.

Al M. en C. Enrique Solís Villalpando por enseñarme las técnicas de todos los análisis químico del suelo y mantillo de esta tesis, y a utilizar adecuadamente los aparatos del laboratorio, por su paciencia, disposición a ayudarme y por recibirme siempre con una sonrisa.

A la Comisión Nacional del Agua por proporcionarme los datos de precipitación y temperatura de la estación meteorológica del Ejido El Limón.

A todas las personas que me acompañaron en las salidas al campo y soportaron el sol, las arañas y la lluvia: Ana María, Pablo, Sofía, Arturo, Serbia, Oswaldo, Ulises, Carla, Gustavo, Hilda, Rigo, Enrique, gracias por su compañía y su invaluable ayuda.

A mis compañeros del laboratorio Rigo, Vinisa, Israel, Arturo, Lupita, Paty, Ana María, Pablo, por hacer que todos los días fueran más agradables y por sus palabras de aliento en esos días de mucho trabajo.

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

A todos mis amigos Ángel, Guadalupe, Iris, Ulises, Oswaldo, Yuriana y María Elena que siempre me han animado en todos los proyectos que realizo, gracias por su compañía, su cariño y su amistad.

Especialmente quiero agradecer a mis padres Agueda y Faustino que me han alentado para seguir desarrollándome en esta profesión, gracias a su educación y amor he podido llegar hasta este día.

A mis hermanos Olga, Fernando, Hilda y Carlos, gracias por sus consejos y su cariño de todos los días.

A Oswaldo Núñez por su ayuda en todo momento, su amistad y su amor que me motivan todos los días.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	
Los bosques tropicales secos y su deforestación	1
Regeneración en bosques tropicales secos	3
Fertilidad del suelo y regeneración en bosques tropicales	6
Estudios de fertilización en bosques tropicales	7
Restauración ecológica	11
JUSTIFICACIÓN	14
OBJETIVOS	16
HIPÓTESIS	17
SITIO DE ESTUDIO	18
MÉTODOS	
Diseño experimental y muestreos	23
Análisis químicos	28
Análisis estadísticos	30
RESULTADOS	
Regeneración	33
Efecto de la estacionalidad	43
Efecto de la fertilización	48
DISCUSIÓN	
Vegetación	55
Piso del bosque	57
Suelo	59
Efectos de la fertilización	62
Implicaciones para la restauración ecológica	64
CONCLUSIONES	68
LITERATURA CITADA	69
ANEXOS	78

RESUMEN

En este trabajo se evaluaron los efectos de la disponibilidad de nutrientes en el suelo y de la presencia del ganado sobre la regeneración del bosque tropical seco del estado de Morelos. Durante dos años se fertilizaron con nitrógeno (N) y/o con fósforo (P) un bosque secundario (~20 años de edad) con presencia de ganado (BSg), uno de la misma edad pero con exclusión al ganado desde su abandono (BS) y uno maduro, (referencia; BM) en la Sierra de Huautla. Durante el estudio se determinaron los efectos de la fertilización y del ganado sobre: (1) la composición y abundancia de especies de brinzales (especies leñosas de altura ≤ 1 m); (2) la biomasa aérea y subterránea de los brinzales; (3) la concentración y el almacén de N y de P en el piso del bosque; y, (4) la disponibilidad y el almacén total de N y de P en el suelo.

La vegetación secundaria ($DAP \geq 2.5$ cm) presentó menor diversidad de especies, equitabilidad, densidad de individuos y área basal que el BM. También, la densidad de individuos, densidad de especies y diversidad de brinzales fue menor en los bosques secundarios. La acumulación de mantillo y los contenidos de N y de P fueron menores en el piso del BSg, sugiriendo una menor producción de hojarasca. En cambio, fue en el BS donde la acumulación de mantillo y la concentración de P fueron mayores. Los suelos de los bosques secundarios presentaron un pH más ácido y una menor concentración de N que los correspondientes al BM.

Después de un año, no se encontró efecto de la aplicación de nutrientes en la biomasa, composición, densidad de especies y densidad de brinzales. En cambio, la aplicación de N y la de P disminuyeron la acumulación de mantillo y, la de P incrementó la concentración del nutriente en el piso de los tres bosques. Los cambios observados en el piso de los bosques no fueron acompañados por cambios en la disponibilidad y en los almacenes totales de N y de P en el suelo. La respuesta encontrada a la aplicación de P en el piso de los bosques indica la limitación de los procesos del ecosistema por este nutriente y sugiere que incrementar su disponibilidad podría contribuir a la regeneración de la vegetación.

INTRODUCCIÓN

LOS BOSQUES TROPICALES SECOS Y SU DEFORESTACIÓN

Los bosques tropicales secos (BTS) se encuentran ampliamente distribuidos y cubren potencialmente el 42% de la superficie forestal de la región tropical (Murphy y Lugo, 1986). Son los ecosistemas más explotados y amenazados del mundo (Janzen, 1986) y se estima que han sido modificados en un 78% de su área original en el ámbito mundial (Houhgton *et al.*, 1991). La conversión de su cobertura vegetal a tierras de cultivo y pastizales es considerada como una de las principales causas de la reducción (Lugo, 1986; Toledo, 1988). En México representan el segundo tipo de vegetación más extenso, ocupando potencialmente el 11% de la superficie del país (Velázquez *et al.*, 2002). Se estima que en el país sólo la cuarta parte de su área original se mantiene intacta (Trejo y Dirzo, 2000). La reducción en área de los BTS del país ocurre por ganadería (57%), agricultura (14%), extracción de madera (5%), incendios forestales (7%), así como por erosión y otros factores (16%) (ver Masera *et al.*, 1992).

La deforestación y el posterior uso de la tierra provocan la destrucción de la estructura, pérdida de especies y modifica el funcionamiento del ecosistema. Entre los efectos más importantes provocados por la deforestación y cambio de uso de suelo se encuentran la reducción de la diversidad de especies (Janzen, 1986), cambios en el balance hídrico (Bruijnzeel, 1990) y aumento de la erosión del suelo (Maass *et al.*, 1988). También, se producen cambios importantes en la disponibilidad y cantidad de nutrientes en el suelo (Maass, 1995).

Las prácticas de manejo de la tierra en los BTS en México incluyen la roza-tumba-quema, técnica con la que la vegetación es talada al inicio de la estación seca; los desechos leñosos son removidos y el área afectada es quemada al final de este periodo. Posteriormente, los terrenos son plantados con cultivos como el maíz al comenzar el período de lluvias. Estas áreas son cultivadas de 2 a 7 años y luego abandonadas y utilizadas para pastoreo.

La transformación de los BTS a cultivos reduce la biomasa aérea, debido a la remoción de la leña y su quema (Kauffman *et al.*, 1993; Kauffman *et al.*, 2003). Los bajos niveles de biomasa aérea durante el cultivo y primeros años de abandono disminuyen la entrada de materia orgánica al suelo vía hojarasca, reduciendo el contenido de carbono (C) y nitrógeno (N) (Brown y Lugo, 1982; García-Oliva *et al.*, 1994).

En general todos los nutrientes con excepción del C aumentan en la superficie del suelo después del fuego como resultado de la quema de la vegetación y depósito de cenizas (Maass, 1995). Sin embargo estos se pierden durante el manejo y después del abandono del terreno por procesos de erosión, lixiviación, pérdidas asociadas con la cosecha y con la aceleración de procesos biológicos como la desnitrificación (Maass *et al.*, 1988; Ellingson *et al.*, 2000; Giardina *et al.*, 2000). Todo ello conduce a la disminución de la fertilidad del suelo con el uso y abandono de los terrenos (Maass, 1995); ésta pérdida de nutrientes en el suelo podrían ser una limitante para la regeneración de estos ecosistemas (ver Ceccon *et al.*, 2004).

El pastoreo es otro factor que altera la disponibilidad de nutrientes. El ganado consume biomasa vegetal y reduce la cantidad de hojarasca (*i.e.*, de materia orgánica y nutrientes) que se deposita en el piso. Por otro lado, la deposición de heces y orina en la superficie del suelo por parte del ganado aporta cantidades importantes de N disponible

para las plantas (amonio y nitrato). Estas excreciones del ganado al estar en contacto con el mantillo en el piso pueden reducir la relación C:N y favorecer la descomposición del mantillo y liberación de nutrientes (Singer y Shoenecker, 2003). Así mismo, la presencia del ganado deteriora las propiedades físicas del suelo por el pisoteo constante; la densidad aparente del suelo aumenta y la estabilidad de agregados se reduce (Islam y Weil, 2000), disminuyendo la infiltración de agua y dificultando el establecimiento de las raíces de las plántulas. La presencia del ganado también disminuye la supervivencia de plántulas en el sotobosque por el ramoneo constante.

REGENERACIÓN EN BOSQUES TROPICALES SECOS

La recuperación de los BTS después del abandono de las tierras de cultivo y pastizales es muy lenta. Entre los principales factores que limitan el establecimiento de las especies en los BTS secundarios se encuentran la disponibilidad de propágulos (ver Gerhardt, 1993), la variación estacional en la disponibilidad de agua y de nutrientes (Khurana y Singh, 2001), la heterogeneidad espacial y la cantidad, calidad y tasa de descomposición del mantillo (Becker *et al.*, 1988; Brown, 1994). Otros factores son la compactación del suelo y la competencia con especies invasoras (ver Cabin *et al.*, 2000).

La recuperación de la vegetación después del abandono depende de la presencia de propágulos y la capacidad de dispersión desde los bosques remanentes (Gerhardt, 1993; Holl *et al.*, 2000). El tipo de dispersión y la distancia de la fuente de propágulos determinan la composición de los bosques secundarios. En un BTS de Guanacaste Janzen (1988) encontró que la dispersión de las semillas se da principalmente por animales (65%) y en menor grado por el viento (25%); pero los pastizales abandonados no son visitados por los

mamíferos y aves, reduciendo la entrada de semillas; el autor observó que la vegetación secundaria estaba compuesta principalmente por especies dispersadas por el viento que provenían del bosque maduro localizados a 200 m.

Los BTS son altamente estacionales, la estación seca puede durar de 3 a 8 meses (Murphy y Lugo, 1986); provocando que la disponibilidad de agua sea un factor crítico para el establecimiento de las plántulas. La pronunciada estacionalidad afecta también los patrones de producción y germinación de semillas y el desarrollo de las plántulas (Khurana y Singh, 2001). En éstos bosques las semillas de la mayoría de las especies arbóreas maduran en la época seca y son dispersadas a comienzos de la estación lluviosa cuando la humedad en el suelo es adecuada para la germinación de semillas y el crecimiento de las plántulas (Khurana y Singh, 2001). El período de crecimiento es restringido a la temporada de lluvias, cuando el bosque recupera su dosel y las plántulas crecen en un ambiente donde la intensidad de luz disminuye y la calidad de la luz es modificada bajo el dosel cerrado (Huante *et al.*, 1998; Khurana y Singh, 2001). En la estación seca, por el contrario, los árboles tiran las hojas y se produce incremento en la irradiación y reducción en la humedad por lo que las plántulas sufren desecación y la tasa de mortalidad se incrementa (Gerhardt, 1996).

La emergencia, establecimiento y crecimiento de plántulas en los BTS están sujetos a condiciones heterogéneas en términos de irradiación, temperatura y disponibilidad de agua (Khurana y Singh, 2001). Los sitios abiertos y los sombreados en estos bosques difieren en irradiación y composición espectral, en temperatura, humedad del suelo, tasa de descomposición del mantillo y presencia de competidores (Rincón y Huante, 1993). Estudios realizados en BTS de Jamaica reportan que la densidad de plántulas es mayor en los sitios con sombra que en los sitios abiertos (Lieberman y Li, 1992; Gerhardt, 1996;

Russell-Smith, 1996; McLaren y McDonald, 2003); y la tasa de supervivencia de las plántulas se incrementa en los sitios con mayor humedad y sombra durante la temporada seca (McLaren y McDonald, 2003).

Al parecer, en estos bosques la luz no llega a ser un factor tan importante para el establecimiento de las especies como lo es en los bosques tropicales húmedos. Sin embargo, Rincón y Huante (1993) distinguen para BTS a las especies asociadas a áreas perturbadas o claros (especies demandantes de luz, con altas tasas de crecimiento bajo condiciones de mayor irradiación), de las especies de boques maduros (especies tolerantes a la sombra, con tasas de crecimiento menores en sitios alterados). Ceccon *et al.* (2003) sugieren que los sitios con mayor irradiación favorecen la supervivencia de especies demandantes de luz y los sitios que reciben menos luz el establecimiento de especies sucesionales tardías de lento crecimiento.

La abundancia y distribución del mantillo en el piso del bosque puede ser un factor importante para el establecimiento de las plántulas en bosques tropicales estacionales (Molofsky y Augspurger, 1992). Se ha reportado que la presencia de mantillo en el piso del bosque puede inhibir la germinación de las especies demandantes de luz (con semillas pequeñas) y favorecer la germinación y establecimiento de especies tolerantes a la sombra (con semillas de mayor tamaño; Molofsky y Augspurger, 1992). Por otra parte, el mantillo es una fuente importante de flujo de nutrientes al suelo en BTS (Martínez-Yrizar, 1995; Campo *et al.*, 1998). En ecosistemas templados el mantillo puede inhibir el establecimiento de plántulas por interacciones alelopáticas (Rice, 1984) y al actuar como una barrera física (Sydes y Grime, 1981). El mantillo indirectamente puede favorecer el establecimiento de plántulas de especies leñosas al controlar la competencia con hierbas y la depredación al modificar las condiciones microambientales (Facelli y Pickett, 1991;

Facelli, 1994); factores que pueden también ser importante para el establecimiento de plántulas en los BTS.

FERTILIDAD DEL SUELO EN LA REGENERACIÓN DE BOSQUES TROPICALES

La disponibilidad de nutrientes en el suelo puede ser un factor limitante en el establecimiento, supervivencia y crecimiento de especies de árboles tropicales en etapas sucesionales tempranas (Lawrence, 2001). Estudios realizados en condiciones controladas de invernadero con especies leñosas de un BTS secundario en Jalisco revelaron que el crecimiento de las plántulas responde positivamente al incremento de P (Huante *et al.*, 1995). Experimentos de fertilización en un BTS de Indonesia, indican que las especies de plántulas de árboles incrementaron su crecimiento debido a la aplicación de N y su peso seco en tallos y raíces con la aplicación combinada de N y de P (Khurana y Singh, 2001).

Se ha reportado en BTS secundarios de Yucatán que la densidad de individuos y la riqueza de especies de árboles está correlacionada positivamente con el contenido de P en el suelo (Ceccon *et al.*, 2002). Evidencias experimentales obtenidas en campo indican que en estos bosques el incremento en la disponibilidad de P favorece el reclutamiento y la supervivencia de la comunidad de plántulas y el de N y el de P aumentan su densidad en etapas tempranas (~10 años) y tardías (~60 años) de la sucesión, respectivamente (Ceccon *et al.*, 2003; 2004).

En bosques tropicales húmedos de Costa Rica también se ha observado que la fertilización con P y con Mg incrementan la biomasa seca, el crecimiento y el número de hojas luego de 2 años (Gunatilleke, 1997). Fetcher (1996) por su parte reporta que la

adición de N y de P incrementan la biomasa de especies pioneras y la fertilización con N la de especies no pioneras; la concentración foliar de P se incrementó con la fertilización con P pero no sucedió en el caso del N para las especies pioneras; en cambio las especies no pioneras incrementaron el contenido de N y P con la adición de N y P respectivamente.

Lawrence (2003) en una revisión sobre el efecto de la fertilización en la comunidad de plántulas de especies leñosas para bosques tropicales, reporta que el crecimiento y el contenido de N y de P en los tejidos de especies demandantes de luz y tolerantes a la sombra fueron mayores con la fertilización del suelo. La autora concluye que la respuesta a la fertilización es diferente en estas especies; las especies demandantes de luz incrementan la tasa de crecimiento relativo y su biomasa en respuesta a la aplicación de nutrientes, mientras que las tolerantes a la sombra acumulan N y P en los tejidos en respuesta a la fertilización con estos nutrientes. Por otro lado, los incrementos en biomasa de las plántulas son mayores en especies arbustivas que los correspondientes a las plántulas de árboles. La autora asigna estas diferencias a la existencia de co-limitación por la luz, dado que las plántulas de los árboles tienen un menor acceso a la luz que las de arbustos. Este trabajo analizó la respuesta a la fertilización con nutrientes principalmente en bosques tropicales húmedos, sería importante poder evaluar la respuesta en la comunidad de plántulas para BTS.

ESTUDIOS DE FERTILIZACIÓN EN BOSQUES TROPICALES

Los experimentos de fertilización esencialmente se han realizado para determinar si existe limitación en el crecimiento de las plantas por algún nutriente en un ecosistema dado. Existe limitación por un nutriente cuando la tasa de algún proceso ecosistémico (p.e.,

productividad primaria neta) se incrementa por la incorporación al medio de un nutriente limitante.

Se han realizado pocos estudios en bosques tropicales donde se ponga a prueba a través un experimento de fertilización la limitación por nutrientes de un proceso dado del ecosistema. Los trabajos se concentraron en bosques tropicales montanos de Hawaii, Jamaica y Venezuela (Vitousek *et al.*, 1987; Gerrish *et al.*, 1988; Tanner *et al.*, 1990; Tanner *et al.*, 1992; Vitousek *et al.*, 1993; Raich *et al.*, 1996) donde se ha investigado la respuesta a la fertilización con nutrientes en el crecimiento de los árboles. Las evidencias obtenidas por estos autores permiten pensar en un cambio en los nutrientes limitantes con la edad del bosque; al comienzo de la sucesión la abundancia de N ha demostrado ser deficiente para la productividad primaria; y más avanzada la sucesión la abundancia de P resulta insuficiente para sostener la productividad de estos bosques. Sin embargo, en bosques tropicales húmedos se ha reportado la existencia de co-limitación por N y P (Lawrence, 2001).

En BTS los estudios son menos numerosos o sus reportes menos accesibles. En el Parque Nacional de Dzibilchaltún, al noroeste de la península de Yucatán en México, se realizaron experimentos de fertilización en bosques secundarios de 10 y 60 años de edad, que se desarrollan luego del cultivo de henequén. Campo y Dirzo (2003) reportaron que la fertilización con N y con P incrementaron la concentración de P en las hojas y consecuentemente el daño foliar fue mayor en los bosques secundarios jóvenes donde el P es limitante. La adición de P sólo o combinado con N incrementaron el crecimiento de árboles y la adición conjunta de N y de P la producción de hojarasca en ambos bosques; por otro lado la adición de P disminuyó la cantidad de mantillo en el piso del bosque secundario de 60 años, indicando una mayor descomposición del material (Campo y Vázquez-Yanes,

2004). La fertilización con P y con N+P incrementó el contenido de N y P en la hojarasca en ambos bosques (Valencia, 2004). La fertilización con P en el suelo favoreció el reclutamiento y la supervivencia de la comunidad de plántulas y la adición de P aumentaron la densidad en etapas tempranas (~10 años) y tardías (~60 años) de la sucesión, respectivamente (Ceccon *et al.*, 2003; 2004). El contenido de N y su potencial de mineralización aumentaron con la fertilización con P en el bosque sucesional temprano (Solís, 2004; Solís y Campo, 2004). Finalmente, el secuestro de C en el suelo fue favorecido en ambas etapas sucesionales por el incremento en la disponibilidad de P (Gamboa, 2005).

La manipulación experimental del nivel de nutrientes ha permitido determinar la limitación de procesos del ecosistema (p.e., de la productividad y descomposición; circulación de P; y tasas potenciales de transformación del N) y de la regeneración forestal (p.e., supervivencia y reclutamiento de plántulas) por N y por P al comienzo de la sucesión secundaria y, por P más avanzada la sucesión de Yucatán sobre suelos calizos. Sin embargo, las posibles respuestas de BTS sobre otros tipos de sustratos donde los procesos que regulan la dinámica de nutrientes están fuertemente determinados por la química de los coloides inorgánicos, resulta al presente una incógnita.

A partir de las evidencias sobre el efecto de la adición de nutrientes al suelo en la regeneración de bosques tropicales, se espera descubrir en este estudio lo siguiente:

1. Considerando que los nutrientes en el suelo disminuyen debido a la transformación de los BTS a sistemas agropecuarios (Kauffman *et al.*, 1993; Maass, 1995), y que esta disminución en la disponibilidad de nutrientes en el suelo puede limitar el establecimiento de las especies de árboles (Ceccon *et al.*, 2003; Lawrence 2003; Ceccon *et al.*, 2004), se espera que la fertilización con N y/o con P en los bosques secundarios

favorezca la entrada de especies leñosas, incremente su abundancia y afecte la composición de la comunidad de brinzales del bosque.

2. En los ecosistemas naturales los nutrientes absorbidos por las plantas se incorporan a su biomasa y se reciclan al suelo mediante la producción de mantillo y muerte de raíces. El contenido de nutrientes de las hojas refleja la disponibilidad de nutrientes en el suelo (Tanner *et al.*, 1998; Campo y Dirzo, 2003). Se espera que la fertilización con N y/o con P favorezca la adquisición de nutrientes por parte de las especies de brinzales e incremente la biomasa aérea y su contenido de N y de P.
3. Las plantas responden a la insuficiencia de recursos cambiando la asignación de estos, cuando los nutrientes son limitados incrementan la biomasa subterránea a expensas del tallo, para maximizar la adquisición de esos nutrientes que limitan el crecimiento (Bloom *et al.*, 1985). Se espera que la fertilización con N y/o con P reduzca la asignación de recursos a la raíz, lo cual se reflejaría en una disminución en la relación raíz-tallo de los brinzales.
4. La baja disponibilidad de nutrientes en el suelo limita la productividad primaria neta y la descomposición del mantillo en el piso de ecosistemas naturales (Campo y Vázquez-Yanes, 2004). La concentración de nutrientes en la hojarasca está determinada por la concentración de nutrientes en los tejidos de las hojas vivas y la forma en que estos nutrientes son reabsorbidos antes de la abscisión de las hojas (Chapin, 1991). Se espera que la fertilización del suelo con N y/o con P favorezca su concentración en el piso del bosque.
5. Los nutrientes del suelo en los BTS secundarios pueden ser limitantes en la regeneración, éstos se pierden durante la agricultura con técnicas como la roza-tumba-quema (Kauffman *et al.*, 1993) y por la conversión a pastizales (Maass, 1995). Se

espera que la fertilización con N y/o con P incremente la disponibilidad de N y de P en el suelo y la mineralización de N.

6. El pisoteo del ganado compacta el suelo, causando pérdida de nutrientes por erosión, reducción de la infiltración de agua al suelo y favorece el establecimiento de malezas y pastos; que junto al ramoneo de la vegetación, limitan el establecimiento de las especies leñosas. Se espera que el aislamiento de los bosques secundarios del ganado favorezca la entrada de especies leñosas, incremente la disponibilidad de N y de P en el suelo, e incremente el contenido de N y de P en el piso del bosque.

RESTAURACIÓN ECOLÓGICA

La restauración ecológica puede definirse como *el proceso de asistencia a la recuperación de un ecosistema que ha sido degradado, dañado o destruido* (Society for Ecological Restoration, 2002). Restaurar un ecosistema significa que éste sea regresado al estado previo a su degradación, lo cual dependerá de la intensidad del disturbio, la disponibilidad de propágulos y la técnica utilizada (Bradshaw, 1987).

Existen distintas estrategias para controlar, mitigar o revertir los efectos de la degradación en los ecosistemas, entre ellas se encuentran la restauración, la rehabilitación, el saneamiento o reclamación, el reemplazo y el recubrimiento vegetal (Bradshaw, 1987). Dichas estrategias varían en cuanto al grado de recuperación del ecosistema degradado. La restauración busca recuperar la estructura, funcionalidad y autosuficiencia semejantes a las presentadas originalmente en el ecosistema (Bradshaw, 1987). En el caso de la rehabilitación se trata de una estrategia encaminada a la recuperación parcial del ecosistema, donde se busca el restablecimiento de algunos de los elementos funcionales o

estructurales del sitio, sin llegar a la recuperación de los atributos originales. El saneamiento o reclamación se aplica en sitios severamente degradados por actividades agresivas (p.e., las minas a cielo abierto) donde se pretende dar un uso diferente al que provoca el disturbio. Se denomina reemplazamiento vegetal al proceso por el que se induce la formación de un ecosistema diferente al original. Finalmente, el recubrimiento vegetal o revegetación implica que por medio de la introducción de especies nativas se refuercen algunos de los procesos del ecosistema (p.e., la productividad, la incorporación de nutrientes) que permitan que el sistema regrese por si sólo a su estado original (Bradshaw, 1987; Figura 1).

La figura 1 es un ejemplo del desarrollo de un ecosistema cuantificado en dos dimensiones, la estructura y la función. Cuando el ecosistema es degradado completamente ambas dimensiones son cero. La primera alternativa es no intervenir en el ecosistema, entonces este puede recuperarse lentamente por procesos naturales o degradarse por erosión (negligencia). La segunda alternativa es tratar de recuperar la estructura y función que tenía antes de ser perturbado, cuando esto se logra exitosamente se llama restauración y si no se completa totalmente se está hablando de rehabilitación. La tercera opción es el reemplazamiento o reclamación cuando se produce un ecosistema alternativo al original, que puede ser más simple en estructura pero más productivo. . La última opción es el recubrimiento vegetal en el cual la introducción de especies puede ayudar a que el ecosistema regrese por si sólo a su estado original.

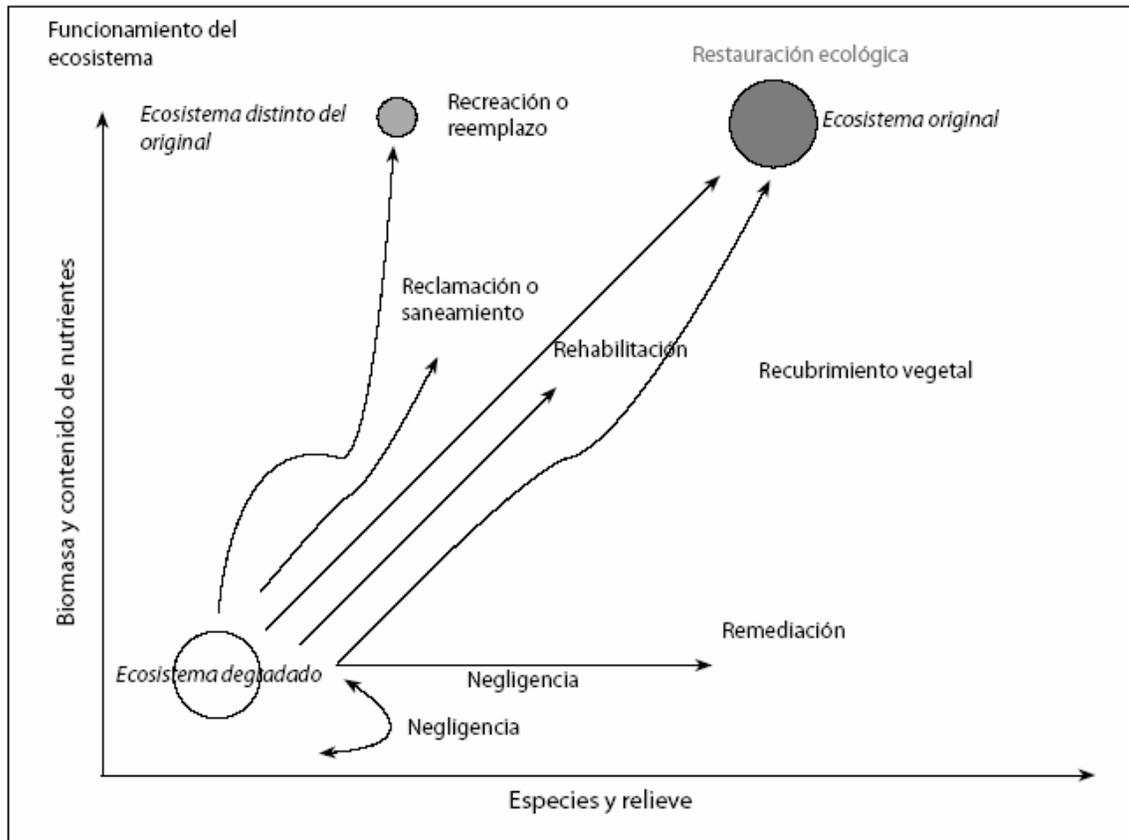


Figura 1.- Diferentes opciones para el mejoramiento de un ecosistema degradado expresado en términos de las características de estructura y función (tomado de Bradshaw, 1987; y modificado por Marqu ez-Huitzil, 2005).

JUSTIFICACIÓN

En el estado de Morelos, los BTS cubren una superficie de $\sim 1100 \text{ km}^2$; sólo la mitad de esta área presenta vegetación intacta (Trejo y Dirzo, 2000). La agricultura, la ganadería extensiva y la extracción de leña han reducido la superficie del bosque en la región. La mayoría de los habitantes practican la agricultura de temporal con una cosecha al año consistente en cultivos de maíz, frijol, calabaza, chile y cacahuete (Maldonado, 1997). En las áreas planas se utiliza maquinaria y en las zonas con pendiente la labor es manual (Dorado, 1997). Existe mucha presión sobre los bosques ya que constituyen una importante fuente de recursos en la zona. Durante el periodo 1973-1989 se estimó una tasa anual de deforestación de 1.4%, lo cual equivale a perder $\sim 18 \text{ km}^2$ cada año (Trejo y Dirzo, 2000).

Dada la acelerada deforestación y transformación de los BTS en México en los últimos años y la potencial pérdida de la biodiversidad que ello implica, resulta indispensable realizar estudios que conduzcan a facilitar la regeneración de la vegetación en las áreas perturbadas. Como la regeneración natural es un proceso lento o bien ausente cuando se ha degradado el ecosistema original, es necesario identificar las estrategias más adecuadas para la restauración ecológica de la vegetación, particularmente aquellas que permitan acelerar el proceso de sucesión secundaria y la recuperación del ecosistema. En este escenario, la manipulación experimental del nivel de los recursos para las plantas como es la fertilización del suelo con nutrientes inorgánicos, siendo estos limitantes para el crecimiento y supervivencia de las plántulas, podría representar una herramienta potencialmente útil para favorecer la recomposición de la cubierta vegetal en los sitios perturbados.

Existen otros factores en la Sierra de Huautla que retardan la recuperación de la vegetación, los bosques sucesionales están expuestos a la presencia de ganado durante la temporada de secas, ya que los terrenos son alquilados para el pastoreo de ganado por comunidades aledañas. La presencia de ganado contribuye a la pérdida de estructura del suelo y su erosión y, consecuentemente, a la disminución de disponibilidad de nutrientes para las plantas. Por tal motivo en este trabajo se evaluaron las respuestas de la comunidad de brinzales y los cambios en el suelo y el mantillo de bosques sucesionales a la modificación experimental de la disponibilidad de N y de P, en función de la presencia de ganado.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Determinar los efectos de la fertilización del suelo y de la liberación del pastoreo sobre la comunidad de brinzales y el contenido de nutrientes en el piso y suelo forestal; y evaluar la posibilidad que la manipulación experimental del nivel de nutrientes pueda ser utilizada como método de restauración en bosques tropicales secos de la Sierra de Huautla, Morelos.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Comparar (1) la composición y abundancia de árboles ($DAP \geq 2.5$ cm) y de brinzales ($altura \leq 1$ m); (2) la biomasa de mantillo y el almacén de N y de P en el piso; (3) la disponibilidad y el almacén total de N y de P en el suelo superficial, de un bosque maduro con aquellas correspondientes a bosques secundarios con y sin ganado.
2. Determinar el efecto de la estacionalidad de las lluvias en (1) la composición y abundancia de brinzales; (2) la biomasa de mantillo y el N y P asociado al mismo; (3) la disponibilidad y contenido total de N y de P en el suelo, de un bosque maduro y de bosques secundarios con y sin ganado.
3. Determinar el efecto de la fertilización de N y/o P en el suelo sobre (1) la composición, abundancia y biomasa de brinzales; (2) la biomasa de mantillo y el N y P asociado al

mismo; (3) la disponibilidad y almacén total de N y P del suelo superficial, de un bosque maduro y de bosques secundarios con y sin ganado.

4. Evaluar la posibilidad que la manipulación experimental del nivel de nutrientes en el suelo mediante la utilización de fertilizantes inorgánicos pueda ser utilizada como método para la restauración de bosques tropicales secos de la Sierra de Huautla, Morelos.

HIPÓTESIS

1. Si la disponibilidad de N y/o de P en el suelo limita la regeneración del bosque en el estadio de plántula, la aplicación de uno o ambos nutrientes al medio podría incrementar su disponibilidad y, la adquisición por parte de las plantas y así, favorecer el establecimiento, la supervivencia y el reclutamiento de brinzales en BTS secundarios de la Sierra de Huautla, Morelos.
2. Si la presencia del ganado afecta la dinámica de nutrientes en el suelo y el establecimiento de brinzales, el asilamiento del ganado y la modificación experimental de la disponibilidad de nutrientes podrían favorecer la entrada de especies nativas en BTS secundarios de la Sierra de Huautla, Morelos.

SITIO DE ESTUDIO

El estudio se realizó en una región con BTS ubicada dentro de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, en la parte sur del Estado de Morelos ($18^{\circ}20'10''\text{N}$ y $18^{\circ}34'20''\text{N}$ y $98^{\circ}51'20''\text{W}$ y $99^{\circ}08'15''\text{W}$) dentro de la cuenca del Río Balsas (Figura 2). El área (59000 ha) fue decretada Reserva de la Biosfera en 1999 y es considerada región prioritaria para la conservación de la biodiversidad.

El clima es cálido y subhúmedo con una marcada estación seca (de noviembre a mayo), cuando la precipitación acumulada es menor al 5% del total anual (Figura 3). La precipitación media anual es de 1039 mm año^{-1} ; el mes más húmedo es agosto cuando las lluvias alcanzan $\sim 280 \text{ mm}$ y los más secos son noviembre y diciembre con lluvias acumuladas $< 2 \text{ mm}$ (estación meteorológica de Huautla; García, 1988). La región es isotermal con oscilaciones de temperatura entre 20 y 29°C .

La topografía en la región es de lomeríos y mesetas con altitudes que varían de 900 a 1400 m.s.n.m. La litología predominante incluye materiales del Oligoceno-Mioceno con numerosas áreas de calizas y depósitos marinos de lutitas y areniscas. Los suelos, Entisoles del suborden Orthents (taxonomía de la USDA), son pedregosos, poco profundos (Saynes, 2004), de pH próximo a la neutralidad ($\text{pH} = 7.3$; Romualdo, 2003). En ellos la concentración de C total varía de 4.1 a 6.3% y la de N total 0.14 a 0.36% (Saynes, 2004). El contenido de P total es de $584 \mu\text{g g}^{-1}$, sólo del 2.5 a 3% está constituido por P lábil ($19.8 \mu\text{g g}^{-1}$; Romualdo, 2003). En general, la deforestación y la presencia del ganado han reducido la disponibilidad de macronutrientes (Saynes *et al.*, 2005).

La vegetación predominante en el área es el bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 1990) o selva baja caducifolia (Miranda y Hernández, 1963) con una altura media del dosel que varía de 4 a 10 m. Las familias más ricas en especies son Fabaceae, Poaceae, Asteraceae y Burseraceae (Dorado, 1997). En la Reserva la vegetación es dominada por algunas especies de leguminosas, siendo las más comunes *Conzattia multiflora*, *Lysiloma acapulcense*, *L. microphyllum*, y varias especies de los géneros *Bursera* (Burseraceae) y *Ceiba* (Bombacaceae). En las zonas alteradas se establecen asociaciones de vegetación secundaria formadas principalmente por arbustos espinosos mimosoideos (Fabaceae) de los géneros *Acacia*, *Mimosa* y *Prosopis* (Dorado, 1983). Hasta la fecha se han documentado para la Reserva un total de 967 especies de plantas vasculares y se calcula que posiblemente existen 1250 especies incluidas en 469 géneros y 130 familias (Arias *et al.*, 2002).

En la mayor parte de la región se practica la agricultura de temporal y sólo en algunos sitios de riego con mecanización, en los cerros y laderas abruptas se realiza agricultura de temporal en forma manual debido a las pendientes pronunciadas y suelos superficiales y pedregosos. El uso forestal de la vegetación se realiza a nivel doméstico, debido a que la explotación comercial es difícil ya que las fuertes pendientes y los terrenos pedregosos evitan el establecimiento de caminos de acceso, dificultando la extracción y transporte de los productos. La ganadería es el proceso de producción más importante en la zona, donde existen dos prácticas de manejo de animales; el semi-extensivo con ganado bovino, caprino, ovino, caballar, mular y asnar; y el de solar con guajolotes, cerdos, pichones y aves de corral en general. La recolección es una actividad que se lleva acabo en forma ocasional por algunas familias de las comunidades. La recolección es selectiva y de acuerdo a la época del año (p. e., las hierbas se colectan en lluvias y los frutos en secas). La

extracción de leña se realiza con fines de autoconsumo y para el comercio en las poblaciones cercanas; las especies de mayor demanda son el palo de Brasil (*Haematoxylum brasiletto*), tepeguaje (*Lysiloma acapulcense*), tepemezquite o tlahutol (*Lysiloma microphyllum*), palo dulce (*Eysenhardtia polystachya*) y tecolhuixtle (*Mimosa benhamii*).

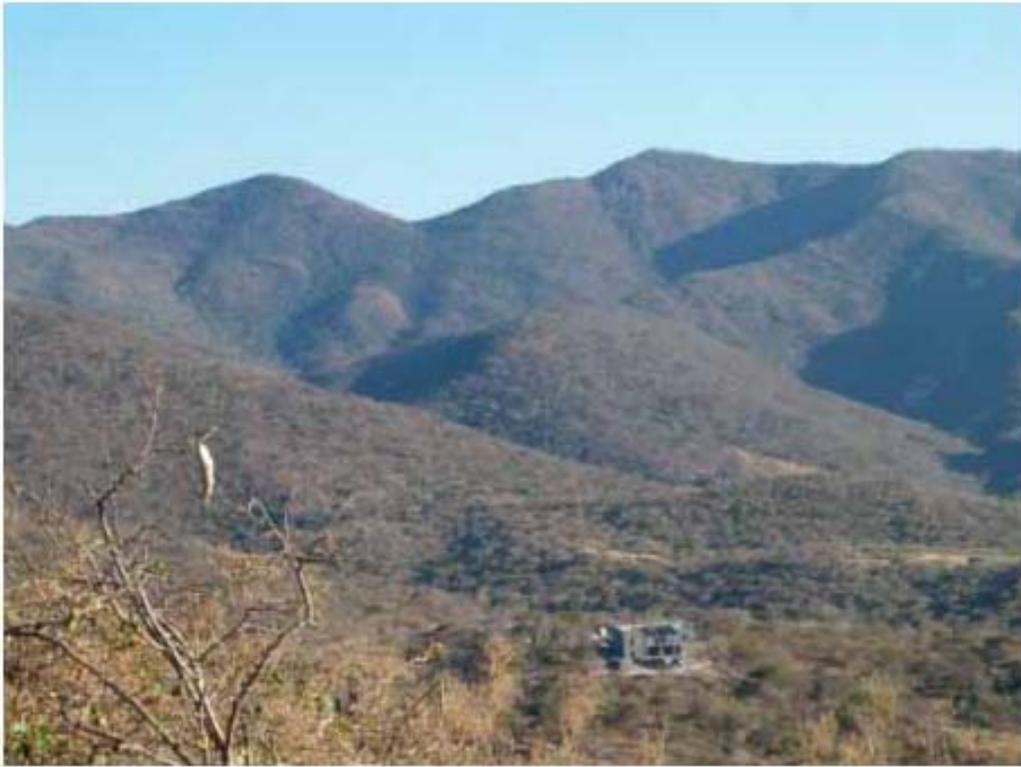
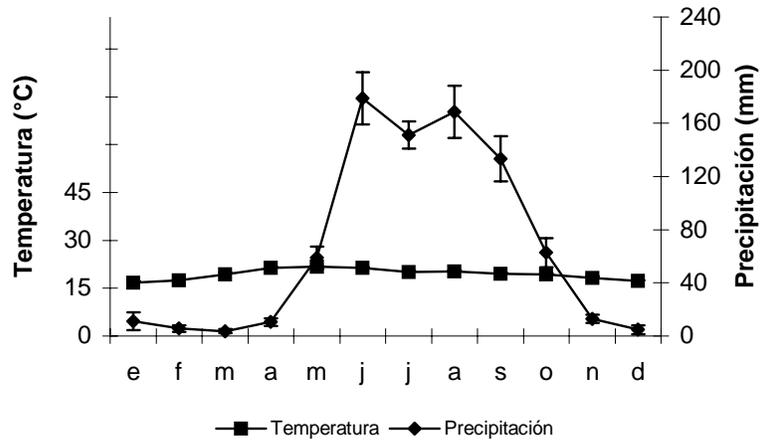


Figura 2.- Bosque tropical seco durante la estación de sequía y de lluvias en el Ejido El Limón en Sierra de Huautla, Morelos.

a)



b)

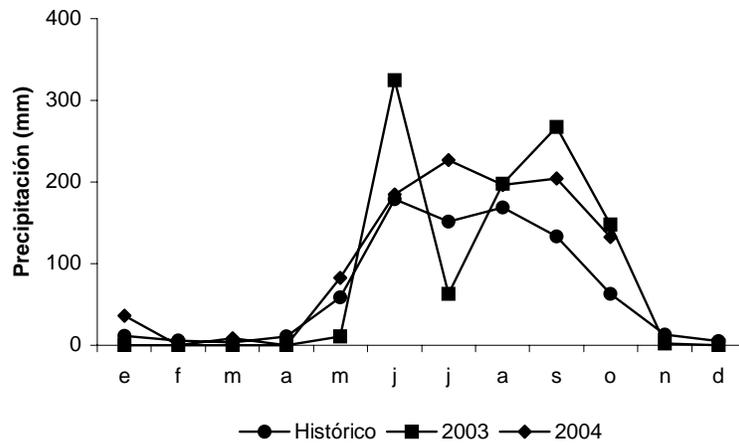


Figura 3.- Precipitación y temperatura mensual para el período 1979-1997 (a); y precipitación promedio mensual histórico (para el periodo 1979-1997) y en los dos años del estudio (2003 y 2004) (b) en el Ejido El Limón, Tepalcingo, Morelos (18°31'N y 98°56'W; Comisión Nacional del Agua, 2005).

MÉTODOS

DISEÑO EXPERIMENTAL Y MUESTREOS

Durante marzo de 2003 se seleccionaron tres sitios de estudio; (1) un bosque secundario utilizado previamente para la agricultura (de ~20 años de abandono) y que actualmente el ganado pastorea dentro (BSg; Figura 4a y 4b); (2) un bosque secundario de la misma edad y utilizado previamente para la agricultura, pero con exclusión del ganado (BS; Figura 4c y 4d); y (3) un bosque maduro o referencia (BM; Figura 4e y 4f). En cada sitio se delimitaron 16 parcelas de 5 m × 5 m con al menos 5 m de distancia entre sí. En las 16 parcelas de cada sitio se asignaron al azar los siguientes tratamientos: fertilización con nitrógeno (N); fertilización con fósforo (P); fertilización con nitrógeno y fósforo (N+P), y testigo (*i.e.*, sin fertilizante). Cada tratamiento estuvo representado en cuatro parcelas. La fertilización se realizó durante dos años (2003 y 2004). Cada año los fertilizantes fueron aplicados en dos oportunidades; 60% del total anual del fertilizante se suministró a finales de la estación seca (mayo) y el restante 40% a mediados de la temporada de lluvias (agosto). Se utilizó un total anual de 100 kg N ha⁻¹ (en forma de nitrato de amonio, NH₄NO₃) y/o 75 kg P ha⁻¹ (en forma de superfosfato triple, Ca(H₂PO₄)₂H₂O); la dosis utilizada ha obtenido respuesta favorable en el crecimiento de árboles en BTS de Yucatán (Campo y Dirzo, 2003). Los fertilizantes fueron aplicados manualmente por voleo en la superficie del suelo.

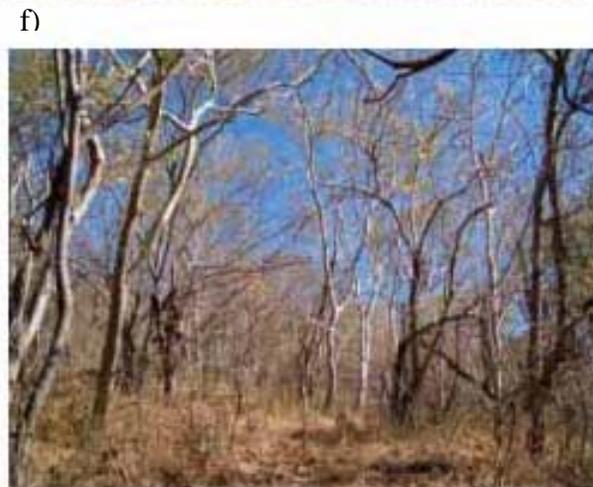
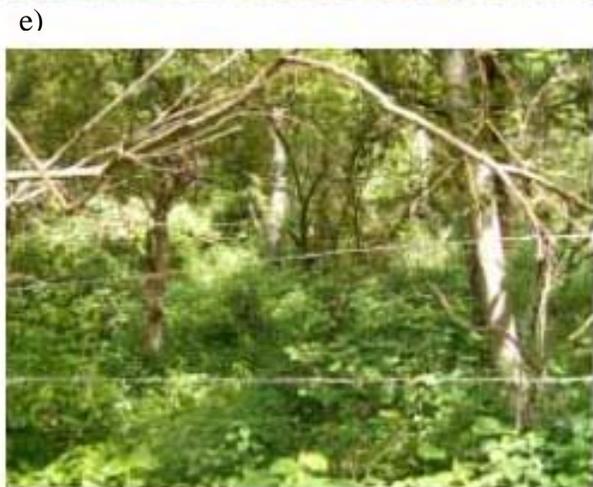
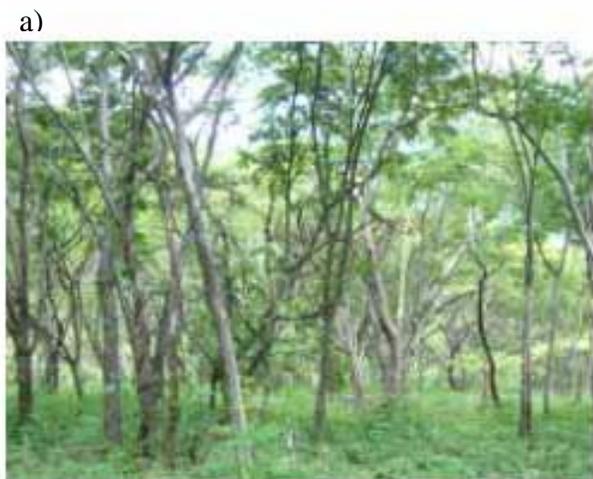


Figura 4.- Bosques secundario con ganado en la estación de lluvias (a) y de secas (b); bosque secundario en la estación de lluvias (c) y de secas (d): y bosque maduro en la estación de lluvias (e) y de secas (f), en la Sierra de Huautla, Morelos.

La composición de especies en el estrato arbóreo se determinó mediante la identificación de todas las especies arbóreas ($DAP \geq 2.5$ cm) en 4 parcelas de 10 x 25 m (250 m^2) en cada uno de los tres bosques. Con los datos se determinó la densidad, frecuencia y área basal de cada especie, y se calculó su valor de importancia relativa (VIR; Curtis y McIntosh, 1950).

$$VIR = DiR + FiR + BiR$$

donde: DiR es la densidad relativa, FiR es la frecuencia relativa y BiR es el área basal relativa para cada especie.

En cada uno de los sitios se determinó la riqueza de especies, la diversidad de especies (H'), la similitud (S) y la equitabilidad (J').

La riqueza de especies fue estimada mediante el programa Eco Sim 7.72 (2005).

La diversidad (H') fue estimada con el índice de Shannon-Wiener (Magurran, 1988).

$$H' = - \sum_{i=1}^k pi \log pi$$

donde: k es el número de especies, pi es la proporción de individuos encontrada en la i ésima especie; y \log es el logaritmo base 10.

La similitud (S) entre bosques fue evaluada mediante el índice modificado de Sørensen (Magurran, 1988; Chao *et al.*, 2005); mediante el programa EstimateS 7.0.

$$S = \frac{2C}{(A+B)}$$

donde: C, es el número de especies compartidas entre los sitios de estudio; A, es el número de especies encontradas en el sitio A; B, es el número de especies encontradas en el sitio B.

La equitabilidad se evaluó mediante la ecuación:

$$J' = \frac{H'}{H'_{\max}}$$

donde: H' es el índice de diversidad de Shannon-Wiener y H'_{\max} , es $\log k$ (logaritmo de la riqueza de especies).

En la parte central de cada parcela de 25 m², en los tres sitios (*i.e.*, los dos bosques secundarios y el maduro), se trazó un cuadro de 2 m × 2 m, dentro del cual se registró trimestralmente (de junio del 2003 a junio del 2004) la composición, densidad de especies, y número de individuos por especie de brinzales (altura ≤ 1 m). Los datos de densidad y composición de especies fueron utilizados para determinar la diversidad (H') y la equitabilidad (J') de las comunidades de brinzales de cada sitio; además se estimó la similitud (S) entre bosques, mediante los procedimientos descritos con anterioridad. El valor de importancia relativa de las especies de brinzales fue estimado mediante la siguiente ecuación:

$$\text{VIR} = \text{DiR} + \text{FiR}$$

donde: DiR es la densidad relativa y, FiR es la frecuencia relativa para cada especie.

Se evaluaron los cambios en la biomasa aérea y subterránea de los brinzales, después de 16 meses de fertilización, mediante la cosecha de todos los individuos con tallos $\leq 1\text{ m}$ de altura presentes dentro de los cuadros de 4 m^2 ($2\text{ m} \times 2\text{ m}$) en septiembre del 2004. En el laboratorio cada individuo fue secado a 45°C durante 72 h para determinar su peso seco.

Con el fin de determinar la existencia de cambios en la disponibilidad de N y de P como respuesta a los tratamientos, se hizo un muestreo del mantillo y del suelo. Consideramos al mantillo como la capa de residuos orgánicos que yace sobre la superficie del suelo de las comunidades vegetales (Martínez-Yrizar, 1995). Para determinar la masa de mantillo en el piso de cada bosque, se muestrearon cuatro puntos dentro de cada una de las parcelas de 25 m^2 , a un metro de los cuadros de 4 m^2 , con un anillo de plástico de 20 cm de diámetro (0.0314 m^2). Las colectas de mantillo se realizaron en puntos distintos cada tres meses, de marzo de 2003 (antes de comenzar el experimento de fertilización) a junio de 2004). En el laboratorio las muestras se secaron a 45°C durante 72 h para determinar su peso seco. Posteriormente, las cuatro muestras de cada parcela se molieron para formar una muestra compuesta para su análisis químico (N y P).

Para determinar las concentraciones de N y de P disponible y total en el suelo, semestralmente de marzo de 2003 (antes de comenzar el experimento de fertilización) a marzo de 2004, dentro de cada parcela de 25 m^2 y un metro fuera del cuadro de 4 m^2 , se tomaron 4 muestras del suelo superficial (0-10 cm de profundidad) en puntos distintos cada estación de muestreo, las cuales se combinaron en campo para formar una muestra compuesta por parcela. En laboratorio se pasaron por un tamiz de 2 mm y se almacenaron para su posterior análisis químico (pH, N y P).

ANÁLISIS QUÍMICOS

La concentración de N y la de P del mantillo se determinaron mediante el procedimiento de digestión de Kjeldahl (Anderson e Ingram, 1993). Se tomó una submuestra de 0.25 g del material seco (secado a 45°C durante 72 h) y molido de cada muestra, la que se colocó en tubos digestores de 75 ml a los que se añadió 7 ml de H₂SO₄ concentrado, 3 ml de H₂O₂ al 30% y 0.1g de la mezcla digestora (90% de NaSO₄ y 10% CuSO₄). Los tubos se colocaron en bloque digestor a 360°C durante 180 minutos. Posteriormente fueron aforados y se filtraron a través de papel filtro Whatman número 1. Las digestiones fueron almacenadas en viales y se refrigeraron hasta su posterior análisis mediante procedimientos automatizados utilizando un analizador para N y P.

La densidad aparente del suelo se determinó por el método de la probeta (Baver 1956). El pH se determinó en relación 1:5 con H₂O (Anderson y Ingram, 1993). La concentración de N y P total del suelo se determinó a partir del procedimiento de digestión de Kjeldahl (Anderson e Ingram, 1993). Se tomó una submuestra de 0.5 g de suelo, la cual se colocó en tubos digestores de 75 ml a los que se añadió 7 ml de H₂SO₄ concentrado y 0.1g de la mezcla digestora (90% de NaSO₄ y 10% CuSO₄). Los tubos se colocaron en bloque digestor a 360°C durante 180 minutos. Posteriormente fueron aforados y se filtraron en papel filtro Whatman número 1. Las digestiones fueron almacenadas en viales y se refrigeraron para su posterior análisis mediante procedimientos automatizados utilizando un analizador para N y P.

Para determinar la mineralización potencial de N se pesaron dos submuestras de 10 g de suelo en un vaso de plástico de 150 ml. Una de las submuestras fue extraída al comienzo de la incubación con 50 ml de KCl 2 N, para determinar la concentración inicial

de NO_3 y de NH_4 . La segunda submuestra de suelo fue humedecida con agua bidestilada y mantenida con humedad a capacidad de campo e incubada a 25°C durante 30 días antes de la extracción con KCl 2 N. La mineralización potencial de N se calculó restando las concentraciones finales de NO_3 y NH_4 (a los 30 días) a las concentraciones iniciales de NO_3 y NH_4 . La nitrificación potencial se determinó a partir de la diferencia entre la concentración final de NO_3 y la concentración inicial. La cantidad de NO_3 y NH_4 de los extractos se determinó en analizador para N y P.

La mineralización potencial de N se calculó como:

$$\text{Mineralización potencial} = (\text{NO}_3 + \text{NH}_4)_{tf} - (\text{NO}_3 + \text{NH}_4)_{t0}$$

donde: $(\text{NO}_3 + \text{NH}_4)_{tf}$, es la concentración de NO_3 y de NH_4 a los 30 días; $(\text{NO}_3 + \text{NH}_4)_{t0}$, es la concentración inicial de NO_3 y de NH_4 .

La nitrificación potencial se calculó como:

$$\text{Nitrificación potencial} = (\text{NO}_3)_{tf} - (\text{NO}_3)_{t0}$$

donde: $(\text{NO}_3)_{tf}$, es la concentración de NO_3 a los 30 días; $(\text{NO}_3)_{t0}$, es la concentración inicial de NO_3 .

Para la determinación del P lábil se tomó una submuestra del suelo de 0.5 g la cual se colocó en tubos de centrifuga de 50 cc y se le agregó 30 ml de la solución de NaHCO_3 0.5 N (pH ajustado a 8.5). Las muestras se agitaron durante 16 h, posteriormente se centrifugaron a 10,000 rpm durante 10 minutos a 0°C y el sobrenadante fue filtrado en papel Whatman número 1. De cada extracto se tomaron 5 ml los que se colocaron en

frascos Erlenmeyer de 50 ml y se les agregó 0.5 g de persulfato de amonio $[(\text{NH}_4)_2 \text{S}_2\text{O}_8]$ y 10 ml de H_2SO_4 1.8 N, y fueron digeridos en un autoclave durante 1 h. La concentración de P se determinó mediante el método de Murphy y Riley (1962).

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Se realizaron análisis de varianza unifactoriales para determinar diferencias entre los tres bosques estudiados antes de la fertilización (en marzo de 2003) para los siguientes parámetros: densidad aparente, pH, concentración de NO_3 , NH_4 , N total, P disponible, P total del suelo, y masa del mantillo y su contenido de N y P. Posteriormente, cuando existieron diferencias, éstas fueron examinadas usando pruebas de Tukey con un nivel de confianza de 95% mediante el programa estadístico STATISTICA V.5 (Statsoft, 2001). La densidad de individuos y de especies de árboles y brinzales se analizaron mediante modelos log- lineales, considerando una distribución del error del tipo poisson (Crawley 1993), con el programa estadístico GLIM 4.

Para determinar diferencias en la diversidad de especies (H') de árboles y brinzales entre los tres bosques se realizó una prueba de Hutchinson (Zar, 1985):

$$t = \frac{H'_1 - H'_2}{S_{H'_1 - H'_2}}$$

donde: H' es el índice de diversidad de Shannon y $S_{H'}$ es la desviación estándar que se obtiene de la raíz cuadrada de la varianza de H' .

La varianza de H' se obtiene de la ecuación:

$$S_{H'}^2 = \frac{\sum f_i \log^2 f_i - (\sum f_i \log f_i)^2 / n}{n^2}$$

donde: n es el tamaño de la muestra, f_i es el número de individuos en la i ésima especie y \log es el logaritmo base 10.

Se realizó un análisis de varianza para determinar diferencias entre los tres bosques y la estacionalidad de lluvias y secas, tomando como factores la estación de lluvias y la de secas y el tipo de bosque, para los siguientes parámetros: densidad aparente, pH, concentración de NO_3 , NH_4 , N total, P disponible, P total del suelo, y masa del mantillo y su contenido de N y P; con datos de marzo de 2003 y septiembre de 2003. Posteriormente, cuando existieron diferencias, estas fueron examinadas usando pruebas de Tukey con un nivel de confianza de 95% mediante el programa estadístico STATISTICA V.5 (Statsoft, 2001). Para determinar diferencias en la estacionalidad de lluvias y secas en la densidad de individuos y de especies de brinzales se realizaron análisis de devianza, utilizando como función de ligamiento tipo logarítmico y distribución del error tipo poisson (Crawley 1993); los análisis se realizaron utilizando el programa estadístico GLIM 4.

Para determinar diferencias entre tratamientos de fertilización, en el suelo (para septiembre de 2003 y marzo de 2004) y mantillo (para junio, septiembre, diciembre de 2003, marzo y junio de 2004), se utilizó un análisis de varianza, tomando como factores la fertilización con N y la fertilización con P con dos niveles (presencia y ausencia) y el tipo de bosque con tres niveles, mediante el programa estadístico STATISTICA (2001). Para evaluar si había diferencias en la densidad de especies y de brinzales (para septiembre y

diciembre de 2003; y, marzo y junio de 2004), se realizaron análisis de devianza, utilizando como función de ligamiento tipo logarítmico y distribución del error tipo poisson (Crawley 1993); los análisis se realizaron utilizando el programa estadístico GLIM 4.

RESULTADOS

REGENERACIÓN

Comunidad de árboles

La especie dominante en el BM fue *Euphorbia schlechtendalii*, mientras que en los bosques secundarios fue *Lysiloma microphyllum* (Cuadro 1; Figura 5). La densidad y diversidad de especies fueron mayores en el BM que en los bosques secundarios ($X^2=7.39$, $p<0.05$, $g.l.=2$ para la densidad y, para la diversidad, BM vs BS $t=4.230$, $p<0.0001$, $g.l.=316$; BM vs BSg $t=2.487$, $p<0.05$, $g.l.=138$; Cuadro 2). También, la equitabilidad aparenta ser mayor en el BM que en los bosques secundarios. Los bosques secundarios fueron más similares entre sí en composición de especies ($S=0.91$) que con el BM (BSg con el BM, $S=0.65$; BS con el BM, $S=0.73$; Cuadro 3).

La densidad de árboles y el área basal fueron superiores en el BM respecto a la correspondiente a los bosques secundarios ($X^2=24.23$, $p<0.00001$, $g.l.=2$; $F_{(2,9)}=20.4$, $p<0.001$; respectivamente; Cuadro 2).

Cuadro 1. - Valor de importancia relativo de las especies de árboles y arbustos (DAP \geq 2.5 cm) en un bosque maduro y dos secundarios en la Sierra de Huautla, Morelos. Se resaltan las dos especies con mayor valor de importancia en cada bosque.

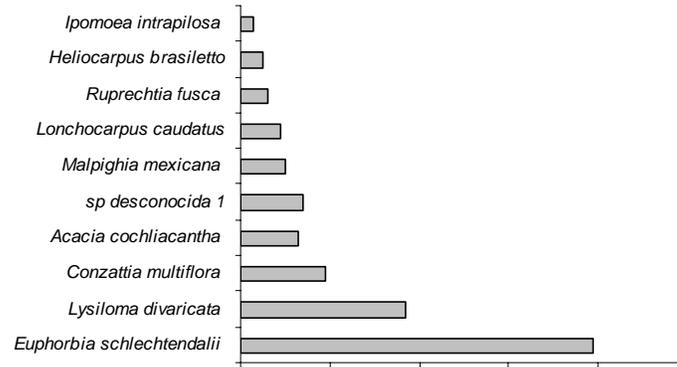
FAMILIA	ESPECIE	BOSQUE		
		MADURO	SECUNDARIO	SECUNDARIO CON GANADO
Anacardiaceae	<i>Spondias purpurea</i> L.		4.9	
Bombacaceae	<i>Ceiba aesculifolia</i> (Kunth) BMitten & Baker F.	2.84		
Burseraceae	<i>Bursera aloexylon</i> (Schied ex Schltdl.) Engl.		9.1	
	<i>B. grandifolia</i> (Schltdl.) Engl.	4.15		
Convolvulaceae	<i>Ipomoea intrapilosa</i> Rose	7.02	23.6	30.35
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia schlechtendalii</i> Boiss.	80.82		
Fabaceae	<i>Acacia cochliacantha</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	17.87	15.6	33.91
	<i>A. farnesiana</i> (L.) Willd			5.00
	<i>A. pennatula</i> (Schltdl. & Cham.) Benth			4.99
	<i>Conzattia multiflora</i> (B. L. Rob.) Standley	28.43	4.2	5.06
	<i>Conzattia</i> sp	3.31		
	<i>Eysenhardtia polystachya</i> (Ortega) Sarg	2.77		
	<i>Haematoxylon brasiletto</i> Karst	7.59		
	<i>Leucaena esculenta</i> (Moc. & Sessé ex DC.) Benth.		4.3	16.12
	<i>Lonchocarpus caudatus</i> Pittier	11.25		
	<i>Lysiloma microphyllum</i> Benth.	64.82	154.8	163.76
	<i>Mimosa benthamii</i> J. F. Mcbr.		21.2	30.81
	Especie desconocida 1	16.57	10.4	
	Malpighiaceae	<i>Bunchosia canescens</i> (W. T. Aiton) DC.	6.03	4.2
<i>Malpighia mexicana</i> A. Juss.		15.51	5.3	4.99
Opiliaceae	<i>Agonandra racemosa</i> (DC.) Standl.	3.48		
Polygonaceae	<i>Ruprechtia fusca</i> Fernald	11.01	4.2	
Sterculiaceae	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.		4.2	
Tiliaceae	<i>Heliocarpus microcarpus</i> Rose		29.7	
Ulmaceae	<i>Celtis caudata</i> Planch	5.50		
Verbenaceae	<i>Vitex mollis</i> Kunth		4.2	4.99
	Especie desconocida 2	5.51		
	Especie desconocida 3	2.75		
	Especie desconocida 4	2.76		

Cuadro 2. - Características estructurales de la comunidad de árboles (DAP \geq 2.5 cm) en un bosque maduro y dos bosques secundarios en la Sierra de Huautla, Morelos. Los valores son el promedio de 4 parcelas para cada parámetro \pm el error estándar.

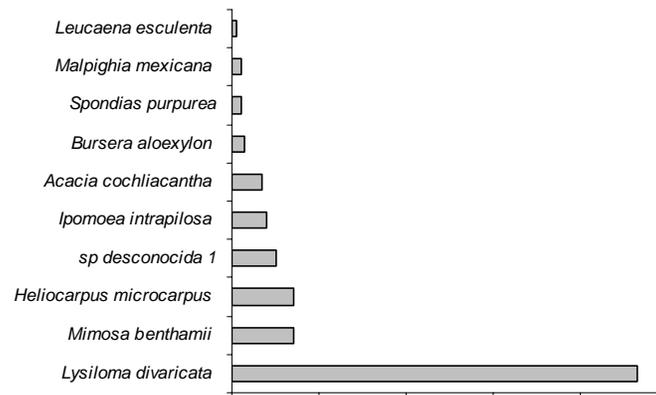
PARÁMETRO	BOSQUE		
	MADURO	SECUNDARIO	SECUNDARIO CON GANADO
Densidad de especies (spp 250 m ²)	11.3 \pm 1.6 a	6.8 \pm 1.1 b	6.0 \pm 0.4 b
Riqueza de especies estimada (spp 250 m ²)	5.9 \pm 0.88	4.45 \pm 0.66	4.83 \pm 0.09
Densidad de árboles (ind. ha ⁻¹)	2120 \pm 127.5 a	1590 \pm 207.4 b	1230 \pm 391.4 b
Área basal (m ² ha ⁻¹)	11.19 \pm 1.02 a	4.58 \pm 0.71 b	6.36 \pm 0.42 b
Diversidad (<i>H</i>)	0.933 a	0.686 b	0.563 b
Equitabilidad (<i>J</i>)	0.72	0.58	0.56
Densidad de especies (spp 1000 m ²)	20	15	10
Riqueza de especies estimada (spp 1000 m ²)	17	13	10

Letras diferentes indican diferencias significativas (p<0.05) entre sitios.

a)



b)



c)

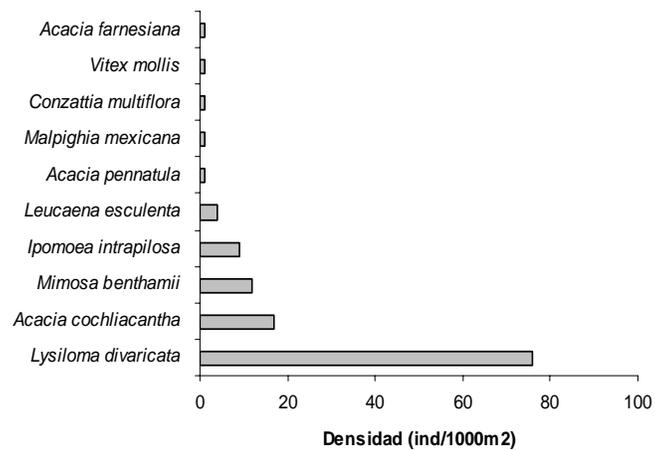


Figura 5.- Densidad de individuos para las diez especies de árboles más comunes (DAP \geq 2.5 cm) en: (a) bosque maduro, (b) bosque secundario y (c) bosque secundario con ganado de la Sierra de Huautla, Morelos.

Cuadro 3. – Índice de similitud de Chao-Sörensen para las especies de árboles y arbustos (DAP \geq 2.5 cm) en un bosque maduro y dos secundarios en la Sierra de Huautla, Morelos.

BOSQUE	MADURO	SECUNDARIO	SECUNDARIO CON GANADO
MADURO	20	0.73	0.65
SECUNDARIO	8	15	0.91
SECUNDARIO CON GANADO	5	8	10

Comunidad de brinzales

Las especies dominantes en la comunidad de brinzales en el BM fueron una especie no determinada de la familia Fabaceae y *Euphorbia schlechtendalii*; en el BS fueron *Ruprechtia fusca* y *Lysiloma microphyllum*; y en el BSg *Acacia cochliacantha* y *L. microphyllum* (Cuadro 4; Figura 6).

La densidad de especies de brinzales fue significativamente mayor en el BM que en los bosques secundarios ($X^2=35.28$, $p<0.00001$, $g.l.=2$; Cuadro 5). La diversidad de especies cambió en función de la presencia de ganado, pero no en función del estado sucesional del bosque; en el BSg fue menor que en el BS ($t=2.477$, $p<0.05$, $g.l.=70$) y en el BM ($t=6.778$, $p<0.0001$, $g.l.=184$); mientras que éstos dos últimos no presentaron diferencias entre sí ($t=0.785$, $p=0.436$, $g.l.=53$; Cuadro 5). La equitabilidad fue similar en los tres bosques. Los bosques secundarios con y sin ganado fueron más similares entre sí en cuanto a la composición de especies de brinzales ($S=0.91$) que con el BM (BSg con el BM, $S=0.20$; BS con el BM, $S=0.67$; Cuadro 6).

La densidad de individuos alcanzó valores significativamente más altos en el BM, que en la vegetación secundaria (*i.e.*, BS y BSg) donde la abundancia de brinzales fueron entre un orden de magnitud y cinco veces menor ($X^2=684$, $p<0.0001$, $g.l.=2$; Cuadro 5).

Finalmente, la composición de especies de la comunidad de brinzales resultó ser más similar con la comunidad de árboles en el BSG ($S=0.96$) que en el BM ($S=0.93$) y en el BS ($S=0.91$).

Cuadro 4.- Valor de importancia relativo para especies de brinzales (altura ≤ 1 m) en un bosque maduro y dos secundarios en la Sierra de Huautla, Morelos. Se resaltan las dos especies con mayor valor de importancia en cada bosque.

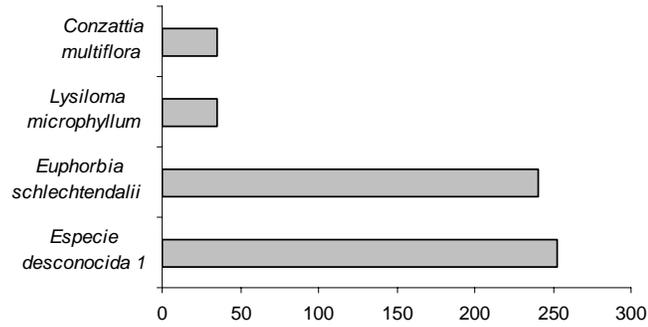
FAMILIA	ESPECIE	BOSQUE		
		MADURO	SECUNDARIO	SECUNDARIO CON GANADO
Burseraceae	<i>Bursera copallifera</i> (DC.) Bullock	6.25		
	<i>B. grandifolia</i> (Schltdl.) Engl		5.93	
Convolvulaceae	<i>Ipomoea intrapilosa</i> Rose	12.01	17.79	14.4
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia schlechtendalii</i> Boiss	59.44		
Fabaceae	<i>Acacia cochliacantha</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	13.00	8.01	143.2
	<i>Conzattia multiflora</i> (B. L. Rob.) Standley	18.92		
	<i>Lysiloma microphyllum</i> Benth.	21.56	118.75	36
	<i>Mimosa benthamii</i> J. F. Mcbr.		8.01	6.4
	<i>Pithecellobium dulce</i> (Roxb.) Benth.		5.93	
	Especie desconocida 1	61.42	11.86	
Malpighiaceae	<i>Malpighia mexicana</i> A. Juss.	1.48		
Polygonaceae	<i>Ruprechtia fusca</i> Fernald	2.96	23.72	
	Especie desconocida 2	2.96		

Cuadro 5. - Características de la comunidad de brinzales (altura ≤ 1 m) durante la estación de lluvias en junio de 2003 (un mes después de la primera fertilización) en un bosque maduro y dos bosques secundarios en la Sierra de Huautla, Morelos. Los valores son el promedio de 16 parcelas para cada parámetro \pm el error estándar.

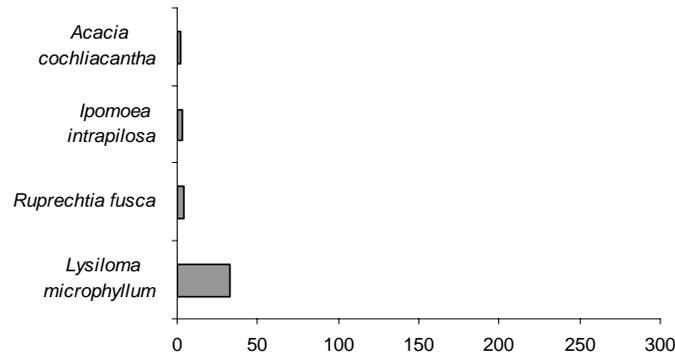
PARÁMETROS	BOSQUE		
	MADURO	SECUNDARIO	SECUNDARIO CON GANADO
Densidad de especies (spp 4 m ²)	4.8 \pm 0.3 a	1.7 \pm 0.3 b	1.6 \pm 0.2 b
Densidad de brinzales (ind 4 m ²)	37.9 \pm 4.8 a	3.0 \pm 0.5 b	7.8 \pm 1.1 b
Diversidad (H)	0.582 a	0.519 a	0.306 b
Equitabilidad (J)	0.58	0.58	0.56
Densidad de especies (spp 64 m ²)	10	8	4
Riqueza de especies estimada (spp 64 m ²)	6	8	4

Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre sitios.

a)



b)



c)

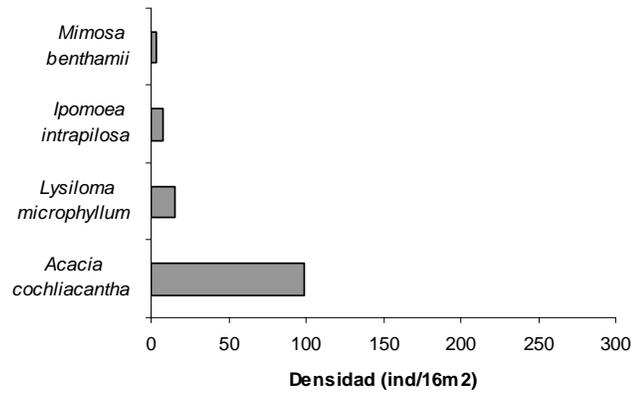


Figura 6.- Densidad de individuos para las cuatro especies de brinzales más comunes (altura $\leq 1\text{m}$) en: (a) bosque maduro, (b) bosque secundario y (c) bosque secundario con ganado de la Sierra de Huautla, Morelos.

Cuadro 6. – Índice de similitud de Chao-Sörensen para las especies de brinzales (altura < 1m) en un bosque maduro y dos secundarios en la Sierra de Huautla, Morelos.

BOSQUE	MADURO	SECUNDARIO	SECUNDARIO CON GANADO
MADURO	10	0.67	0.20
SECUNDARIO	5	8	0.91
SECUNDARIO CON GANADO	3	4	4

Mantillo

La masa de mantillo en el piso del bosque durante la temporada de secas (marzo de 2003) disminuyó siguiendo el orden BS>BM>BSg ($F_{(2,189)}=13.05$, $p<0.0001$; Cuadro 7). La concentración de N en el mantillo difirió significativamente entre todos los sitios siguiendo un orden decreciente BM>BS>BSg ($F_{(2,45)}=24.14$, $p<0.0001$), mientras que su almacén fue menor en el BSg ($F_{(2,45)}=7.40$, $p<0.005$; Cuadro 7). La concentración de P en el BSg fue menor que en los otros bosques ($F_{(2,44)}=21.37$, $p<0.0001$) y su almacén mayor en el BS ($F_{(2,45)}=10.11$, $p<0.001$). La relación N:P en el mantillo fue significativamente mayor en el piso del BM que en el de los bosques secundarios ($F_{(2,45)}=15.16$, $p<0.0001$).

Cuadro 7. - Características iniciales del mantillo durante la estación seca (en marzo de 2003 antes del experimento de fertilización) en un bosque maduro y dos bosques secundarios en la Sierra de Huautla, Morelos. Los valores son el promedio de 16 parcelas para cada parámetro \pm el error estándar.

PARÁMETROS	BOSQUE		
	MADURO	SECUNDARIO	SECUNDARIO CON GANADO
Masa ($g\ m^{-2}$)	307.94 \pm 20.83 b	398.78 \pm 28.62 a	232.34 \pm 18.54 c
N ($mg\ g^{-1}$)	19.21 \pm 1.25 a	13.18 \pm 1.23 b	9.10 \pm 0.37 c
P ($mg\ g^{-1}$)	1.37 \pm 0.04 a	1.53 \pm 0.05 a	1.09 \pm 0.05 b
N ($g\ m^{-2}$)	6.07 \pm 0.70 a	5.69 \pm 1.17 a	2.12 \pm 0.26 b
P ($g\ m^{-2}$)	0.43 \pm 0.04 b	0.63 \pm 0.09 a	0.27 \pm 0.03 b
Relación N: P	14.27 \pm 1.12 a	8.54 \pm 0.62 b	8.35 \pm 0.78 b

Letras diferentes indican diferencias significativas ($p<0.05$) entre sitios.

Suelo

Durante la temporada de secas (marzo de 2003) el pH del suelo fue neutro en el BM y en el BS y, significativamente menor en el BSg ($F_{(2,45)}=14.50$, $p<0.001$; Cuadro 8). La densidad del suelo fue significativamente mayor en el BS que en el BM, pero no difirió de la correspondiente al BSg ($F_{(2,45)}=3.16$, $p<0.05$; Cuadro 8).

La concentración de N total en el suelo fue mayor en los suelos del BM respecto al BS ($F_{(2,45)}=5.10$, $p<0.05$) e intermedia en el suelo del BSg (Cuadro 8). La concentración de NH_4 fue mayor en los suelos del BSg ($F_{(2,45)}=7.23$, $p<0.005$), mientras que la de NO_3 no varió entre bosques ($F_{(2,45)}=2.41$, $p=0.10$). Tampoco, la relación $\text{NO}_3:\text{NH}_4$ varió entre bosques ($F_{(2,45)}=1.37$, $p=0.26$). La mineralización de N y la nitrificación potenciales no presentaron diferencias entre bosques ($F_{(2,45)}=0.30$, $p=0.74$; $F_{(2,45)}=0.02$, $p=0.98$, respectivamente; Cuadro 8).

La concentración de P total y la relación N total:P total no fueron afectadas por el estatus sucesional del bosque, ni por la presencia de ganado ($F_{(2,45)}=1.62$, $p=0.21$, $F_{(2,45)}=0.28$, $p=0.76$; respectivamente, Cuadro 8). La concentración de P lábil en los suelos fue baja en todos los suelos y no varió entre bosques ($F_{(2,45)}=0.50$, $p=0.61$).

Cuadro 8. - Características iniciales del suelo durante la estación seca (en marzo de 2003 antes del experimento de fertilización) en un bosque maduro y dos bosques secundarios en la Sierra de Huautla, Morelos. Los valores son el promedio de 16 parcelas para cada parámetro \pm el error estándar.

PARÁMETROS	BOSQUE		
	MADURO	SECUNDARIO	SECUNDARIO CON GANADO
pH	7.0 \pm 0.1 a	6.8 \pm 0.1 a	6.3 \pm 0.1 b
Densidad aparente (g cm ⁻³)	0.81 \pm 0.02 b	0.86 \pm 0.01 a	0.85 \pm 0.02 ab
N total (mg g ⁻¹)	3.65 \pm 0.27 a	2.72 \pm 0.11 b	3.20 \pm 0.20 ab
N-NO ₃ (μg.g ⁻¹)	28.01 \pm 4.40 a	19.72 \pm 2.12 a	29.52 \pm 3.29 a
N-NH ₄ (μg.g ⁻¹)	7.45 \pm 0.50 b	7.40 \pm 0.80 b	12.81 \pm 1.77 a
Relación NO ₃ :NH ₄	4.00 \pm 0.67 a	3.07 \pm 0.44 a	2.79 \pm 0.48 a
Mineralización potencial de N (μg N g ⁻¹ día ⁻¹)	2.46 \pm 0.48 a	2.07 \pm 0.49 a	2.59 \pm 0.50 a
Nitrificación potencial (μg N g ⁻¹ día ⁻¹)	1.85 \pm 0.49 a	1.74 \pm 0.56 a	1.91 \pm 0.66 a
P total (mg * g ⁻¹)	0.31 \pm 0.04 a	0.26 \pm 0.03 a	0.24 \pm 0.02 a
P-HCO ₃ lábil (μg g-1)	9.92 \pm 0.97 a	9.84 \pm 1.65 a	8.31 \pm 1.14 a
Relación N total:P total	15.9 \pm 2.9 a	13.6 \pm 1.8 a	14.6 \pm 1.2 a

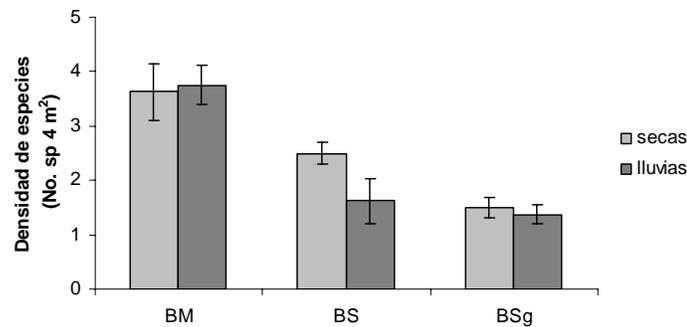
Letras diferentes indican diferencias significativas (p<0.05) entre sitios.

EFEECTO DE LA ESTACIONALIDAD

Comunidad de brinzales

La densidad de especies no presento cambios significativos con la estacionalidad de las lluvias ($X^2=0.46$, $p=0.50$, $g.l.=1$; Figuras 7a). En cambio, la densidad de brinzales aumento significativamente durante la temporada de lluvias respecto a la de secas en el BM y BSg, pero en el BS la mayor densidad se observó en la temporada de secas ($X^2=20.72$, $p<0.0001$, $g.l.=2$; Figuras 7b).

a)



b)

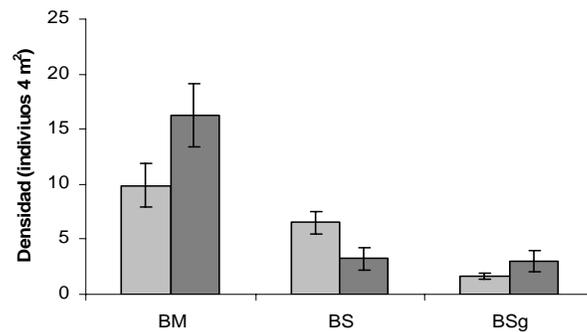


Figura 7.- Densidad de especies (a) y de individuos (b) de brinzales durante la temporada de secas y de lluvias en el bosque maduro (BM), bosque secundario (BS) y bosque secundario con ganado (BSg) en la Sierra de Huautla, Morelos. Las barras verticales indican \pm el error estándar.

Mantillo

La masa de mantillo disminuyó significativamente durante la estación de lluvias respecto a la de secas en el piso de los bosques secundarios. Si bien en el piso del BM la masa de mantillo también disminuyó en la estación húmeda, la diferencia entre estaciones no fue significativa ($F_{2,90}=1.0$, $p<0.05$; Figura 8d).

Durante la temporada de lluvias la concentración de N en el mantillo disminuyó significativamente en el BM, pero no varió en los bosques secundarios ($F_{(2,17)}=9.08$, $p<0.005$; Figura 8a). Mientras que la concentración de P durante las lluvias fue cerca de la mitad de la registrada en la estación de secas en los tres bosques ($F_{(1,18)}=69.8$, $p<0.001$; Figura 8b). La relación N:P en el mantillo del BM y BS no cambió con la estacionalidad de las lluvias, pero sí lo hizo en el BSg ($F_{(2,17)}=8.16$, $p<0.005$; Figura 8c). El almacén de N en el mantillo se redujo en el BM en la estación de lluvias respecto a la de secas; pero no cambió estacionalmente en el BS y BSg ($F_{(1,18)}=5.61$, $p<0.05$; Figura 8e). Aunque el almacén de P en el mantillo se redujo en los tres bosques durante temporada de lluvias, las diferencias fueron significativas sólo en el BS ($F_{(1,18)}=16.2$, $p=0.001$; Figura 8f).

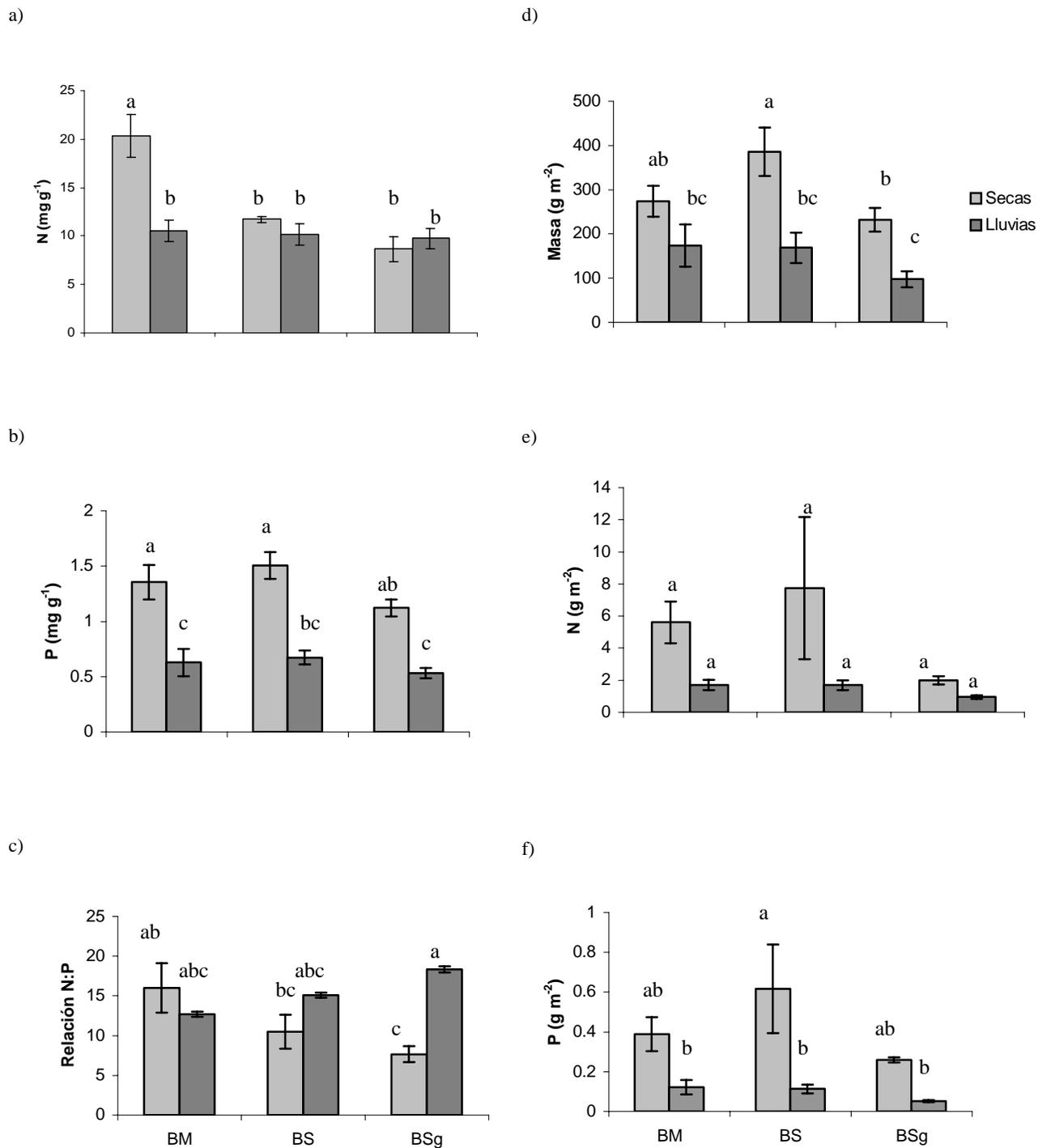


Figura 8.- Características del mantillo durante la temporada de secas y de lluvias: a) concentración de N total; b) concentración de P total; c) relación N:P; d) biomasa; e) masa de N, y f) masa de P en el piso del bosque maduro (BM), bosque secundario (BS) y bosque secundario con ganado (BSg) de la Sierra de Huautla, Morelos. Las barras verticales indican \pm el error estándar.

Suelo

El pH del suelo no cambió significativamente con la estacionalidad de las lluvias en ninguno de los tres bosques ($F_{(2,18)}=1.45$, $p=0.26$; Figura 9). La concentración de N total en el suelo tampoco fue afectada por las lluvias ($F_{(2,18)}=0.35$, $p=0.71$; Figura 10a). En cambio, el N inorgánico en el suelo disminuyó significativamente en la temporada de lluvias en los tres bosques ($F_{(2,18)}=9.1$, $p<0.005$ y $F_{(2,18)}=12.5$, $p<0.001$; para el NO_3 y NH_4 respectivamente; Figuras 10b y 10c). No se observaron cambios temporales en la concentración de P total y en la de P lábil ($F_{(2,18)}=1.01$, $p=0.38$ y $F_{(2,18)}=0.87$, $p=0.44$; para el P total y P lábil respectivamente; Figuras 10d y 10e). La relación N total:P total no cambió con la estacionalidad de las lluvias en los tres bosques ($F_{(2,18)}=1.99$, $p=0.17$; Figura 10f).

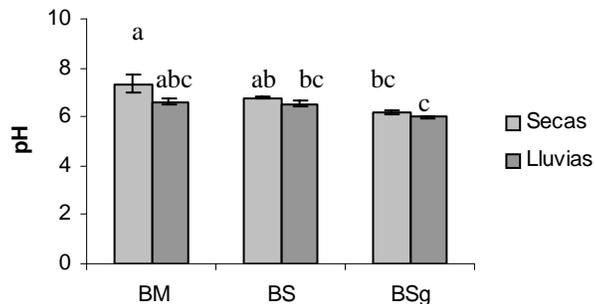


Figura 9 .- pH del suelo durante la temporada de secas y de lluvias en el bosque maduro (BM), Bosque secundario (BS) y bosque secundario con ganado (BSg) de la Sierra de Huautla, Morelos. Las barras verticales indican \pm el error estándar.

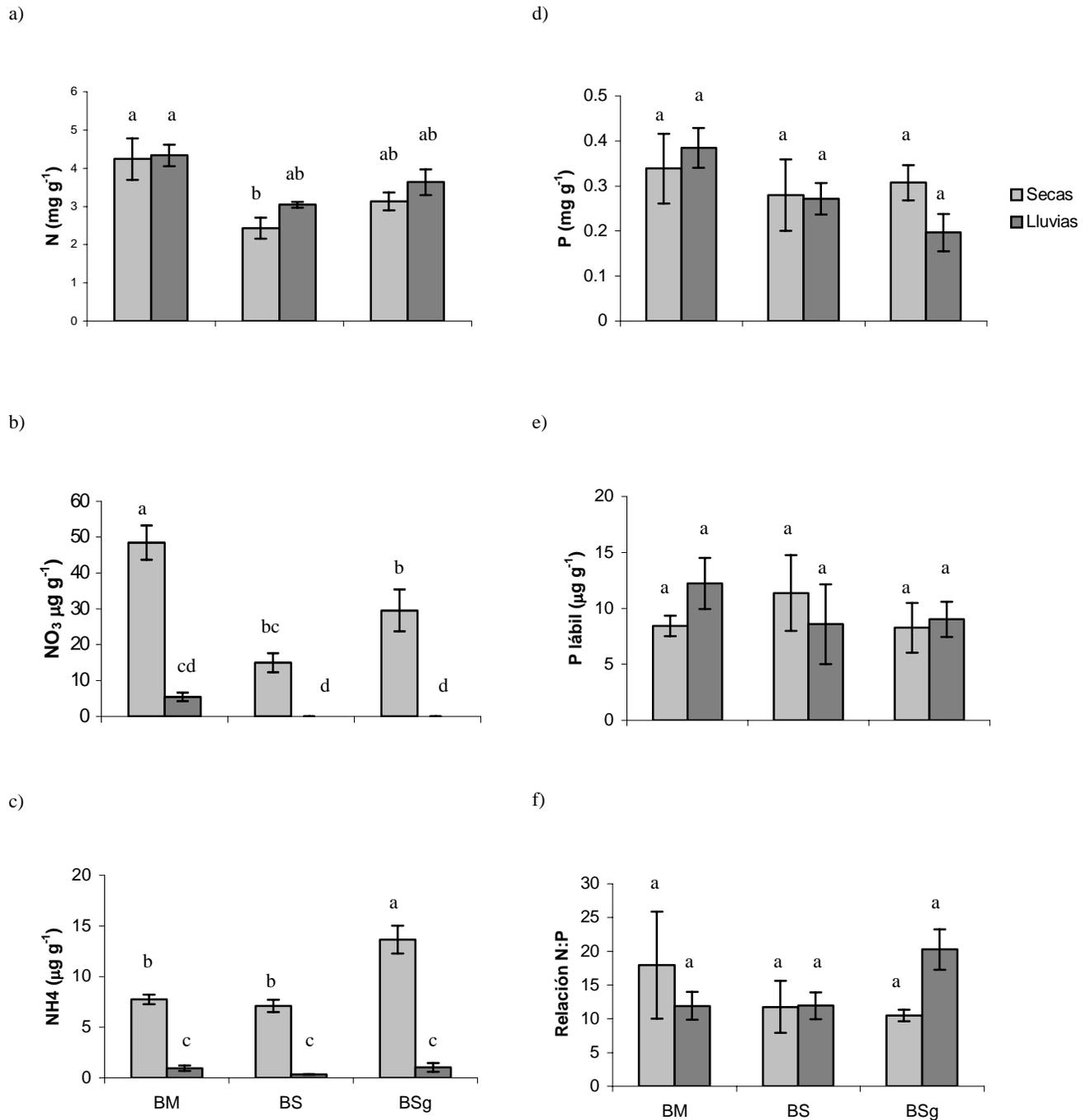


Figura 10.- Características del suelo durante la temporada de secas y de lluvias: a) concentración N total; b) concentración de NO₃; c) concentración de NH₄; d) concentración de P total; e) concentración de P lábil, y f) relación N:P en el bosque maduro (BM), Bosque secundario (BS) y bosque secundario con ganado (BSg) de la Sierra de Huautla, Morelos. Las barras verticales indican ± el error estándar. Letras diferentes significan diferencias significativas

EFECTO DE LA FERTILIZACIÓN

Con el fin de facilitar la lectura de los resultados del efecto de la fertilización con N y/o con P sobre las características de la comunidad de brinzales, el piso del bosque y el suelo, sólo se mencionarán aquellas variables que fueron afectadas significativamente por algún tratamiento de fertilización y no se referirá aquella en donde no hubo diferencias significativas.

Fertilización con nitrógeno

La fertilización con N (solo o combinado con P) redujo la masa de mantillo en la estación seca (diciembre de 2003) en los tres bosques ($F_{(1, 175)}=4.10$, $p<0.05$; Figura 11) y modificó el pH del suelo durante la estación de lluvias (septiembre 2003; incrementándolo en el BM y, reduciéndolo en los bosques secundarios $F_{(2, 36)}=4.83$, $p<0.05$; Figura 15).

La fertilización sólo con N aumentó la relación N:P en el piso de los tres bosques durante la temporada de lluvias (septiembre de 2003; $F_{(1, 34)}=7.13$, $p<0.05$) y en el piso del BSG ($F_{(2, 34)}=3.96$, $p<0.05$; Figura 13).

Fertilización con fósforo

La fertilización con P (solo o combinado con N) redujo la masa de mantillo en el piso de los tres bosques al comienzo de la temporada de lluvias (junio de 2003; $F_{(1, 175)}=5.25$, $p<0.05$; Figura 11) e incrementó la concentración de P en el piso del bosque tanto en la temporada de lluvias (en todos los bosques; septiembre 2003; $F_{(1, 36)}=8.25$, $p<0.01$; Figura 12), como en la de secas (en los bosques secundarios; marzo de 2004; $F_{(2, 36)}=5.63$, $p<0.01$; Figura 12). La masa de P en el mantillo sólo fue mayor en las parcelas fertilizadas con P

(sólo o combinado con N) en el BS durante la temporada de lluvias (septiembre de 2003; $F_{(2, 36)}=4.05$, $p<0.05$; Figura 14). La aplicación de P (solo o combinado con N) redujo la relación N:P durante la estación seca (marzo de 2004) en el piso de los tres bosques en conjunto ($F_{(1, 36)}=9.33$, $p<0.01$) y en el de BSg ($F_{(2, 36)}=4.16$, $p<0.05$; Figura13). Finalmente, en el suelo sólo se encontraron cambios por adición de P en el pH bajo la vegetación madura durante la siguiente temporada de secas (marzo 2004; $F_{(2, 36)}=3.54$, $p<0.05$; Figura 15).

Fertilización con nitrógeno y con fósforo

Se observaron efectos exclusivos de la aplicación combinada de N y de P en la masa de mantillo en la temporada de lluvias (septiembre de 2003), disminuyó en las parcelas fertilizadas con N+P respecto a las parcelas que fueron fertilizadas con N o con P ($F_{(1, 173)}=3.91$, $p<0.05$; Figura 11).

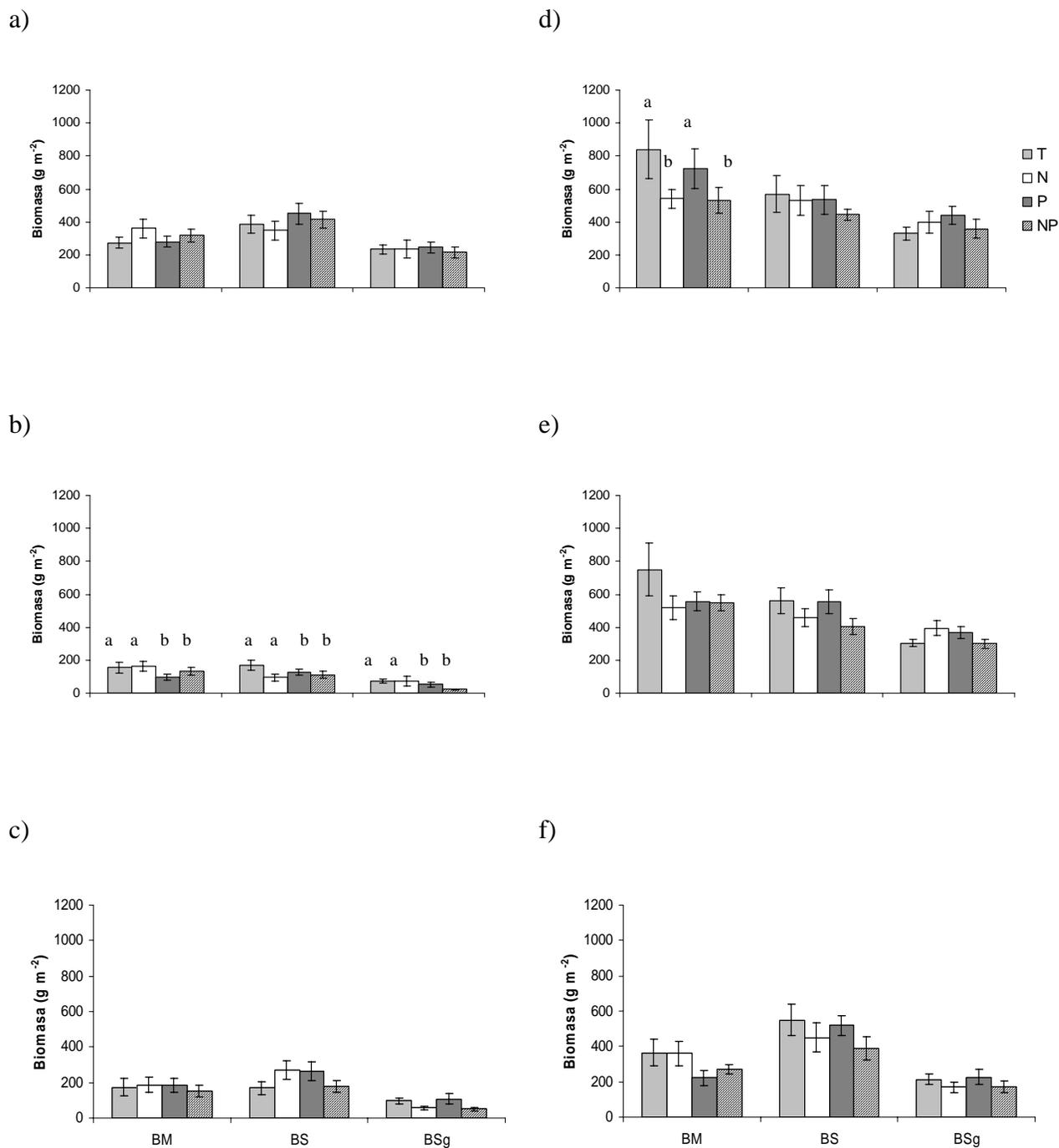


Figura 11.- Masa de mantillo en los siguientes tratamientos de fertilización: T, testigo; N, nitrógeno; P, fósforo; NP, nitrógeno + fósforo; en marzo de 2003 (a); junio de 2003 (b); septiembre de 2003 (c); diciembre de 2003 (d); marzo de 2004 (e); junio de 2004 (f); en un bosque maduro (BM), un bosque secundario (BS) y un bosque secundario con ganado (BSg) de la Sierra de Huautla, Morelos. En barras se indica ± 1 E. E.

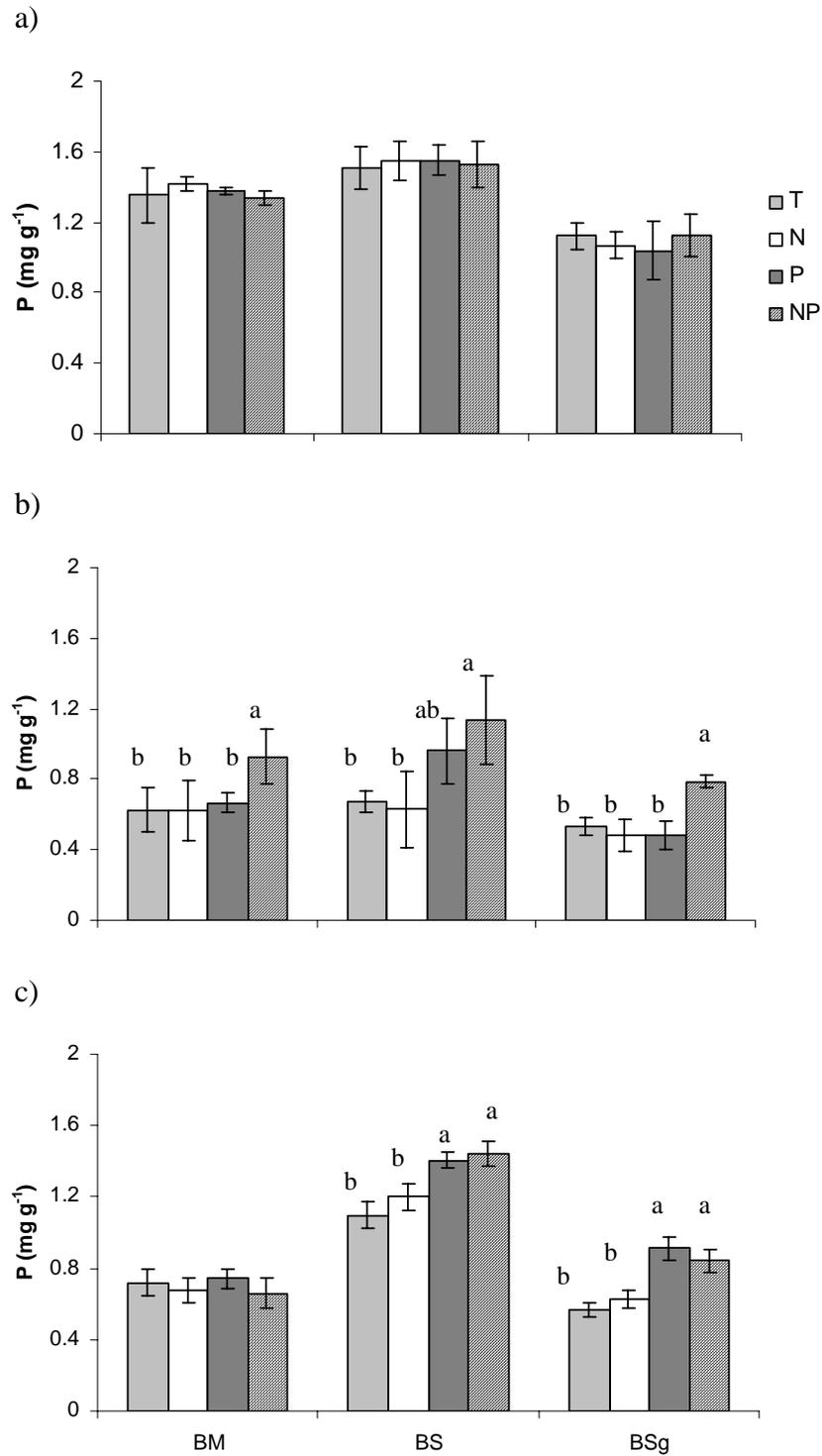


Figura 12.- Concentración de P en el mantillo en los siguientes tratamientos de fertilización: T, testigo; N, nitrógeno; P, fósforo; NP, nitrógeno + fósforo; en marzo de 2003 (a); septiembre de 2003 (b), y marzo de 2004 (c); en un bosque maduro (BM), un bosque secundario (BS) y un bosque secundario con ganado (BSg) de la Sierra de Huautla, Morelos. En barras se indica ± 1 E. E.

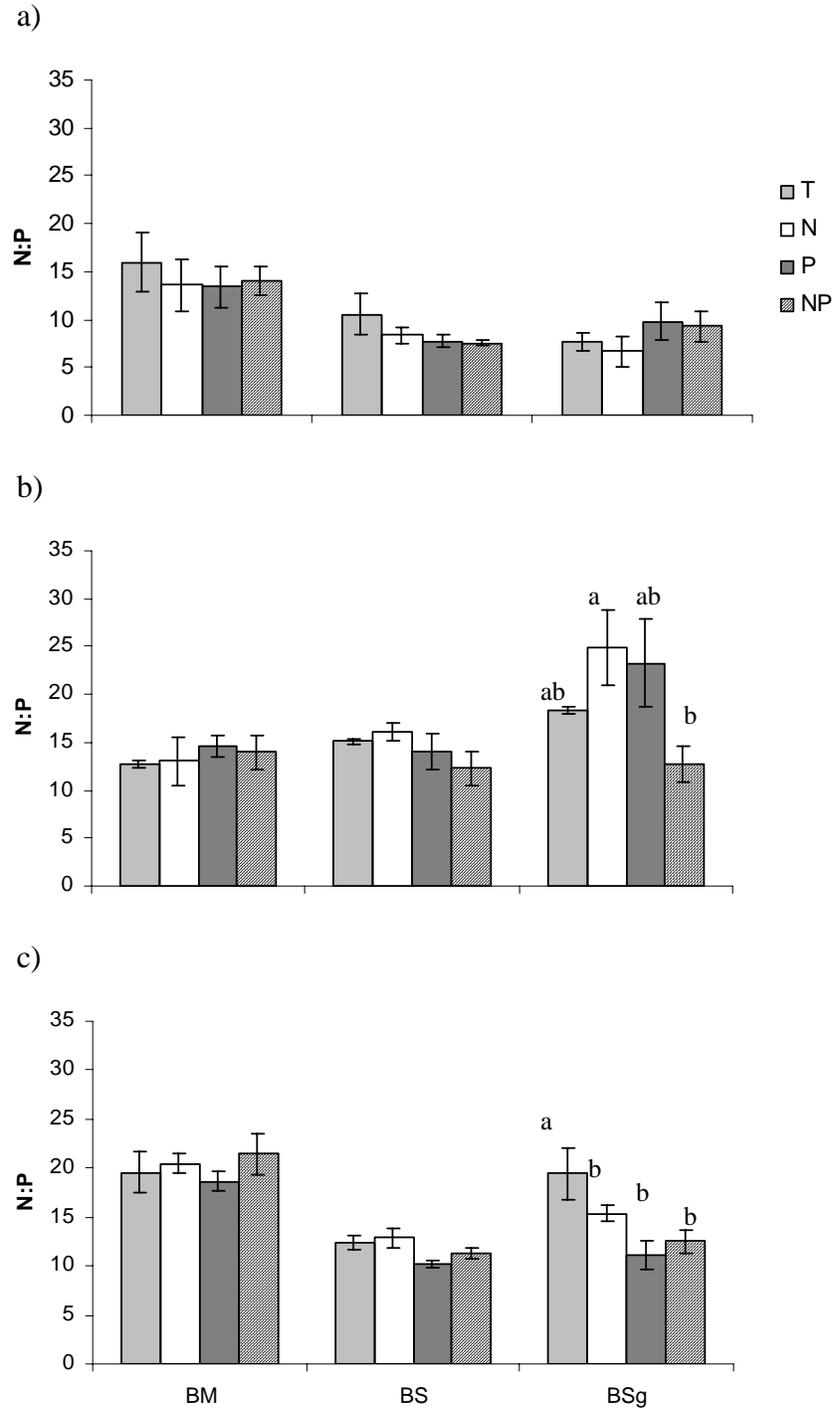


Figura 13.- Relación N:P en el mantillo en los siguientes tratamientos de fertilización: T, testigo; N, nitrógeno; P, fósforo; NP, nitrógeno + fósforo; en marzo de 2003 (a); septiembre de 2003 (b), y marzo de 2004 (c); en un bosque maduro (BM), un bosque secundario (BS) y un bosque secundario con ganado (BSg) de la Sierra de Huautla, Morelos. En barras se indica ± 1 E. E.

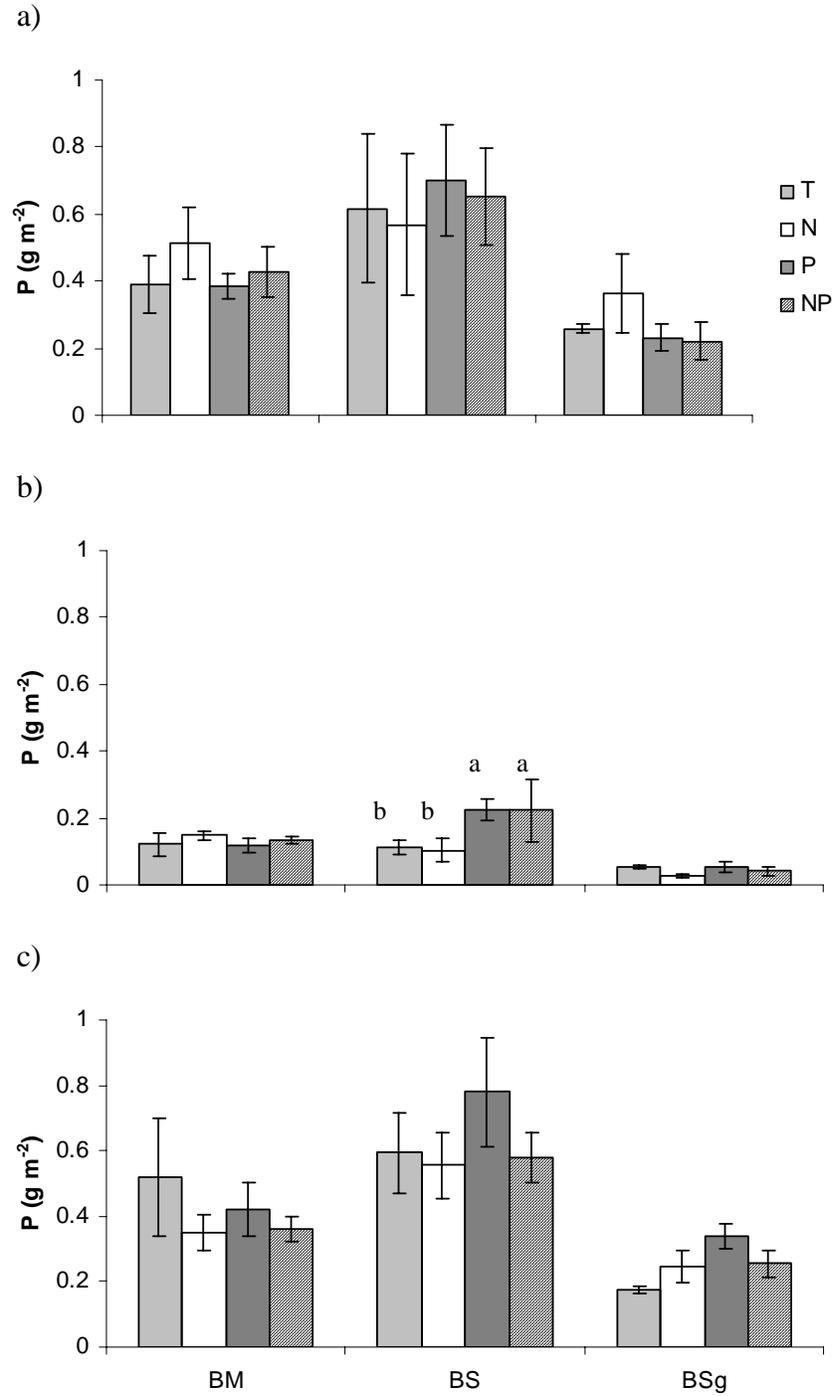


Figura 14.- Masa de P en el mantillo en los siguientes tratamientos de fertilización: T, testigo; N, nitrógeno; P, fósforo; NP, nitrógeno + fósforo; en marzo de 2003 (a); septiembre de 2003 (b), y marzo de 2004 (c); en un bosque maduro (BM), un bosque secundario (BS) y un bosque secundario con ganado (BSg) de la Sierra de Huautla, Morelos. En barras se indica ± 1 E. E.

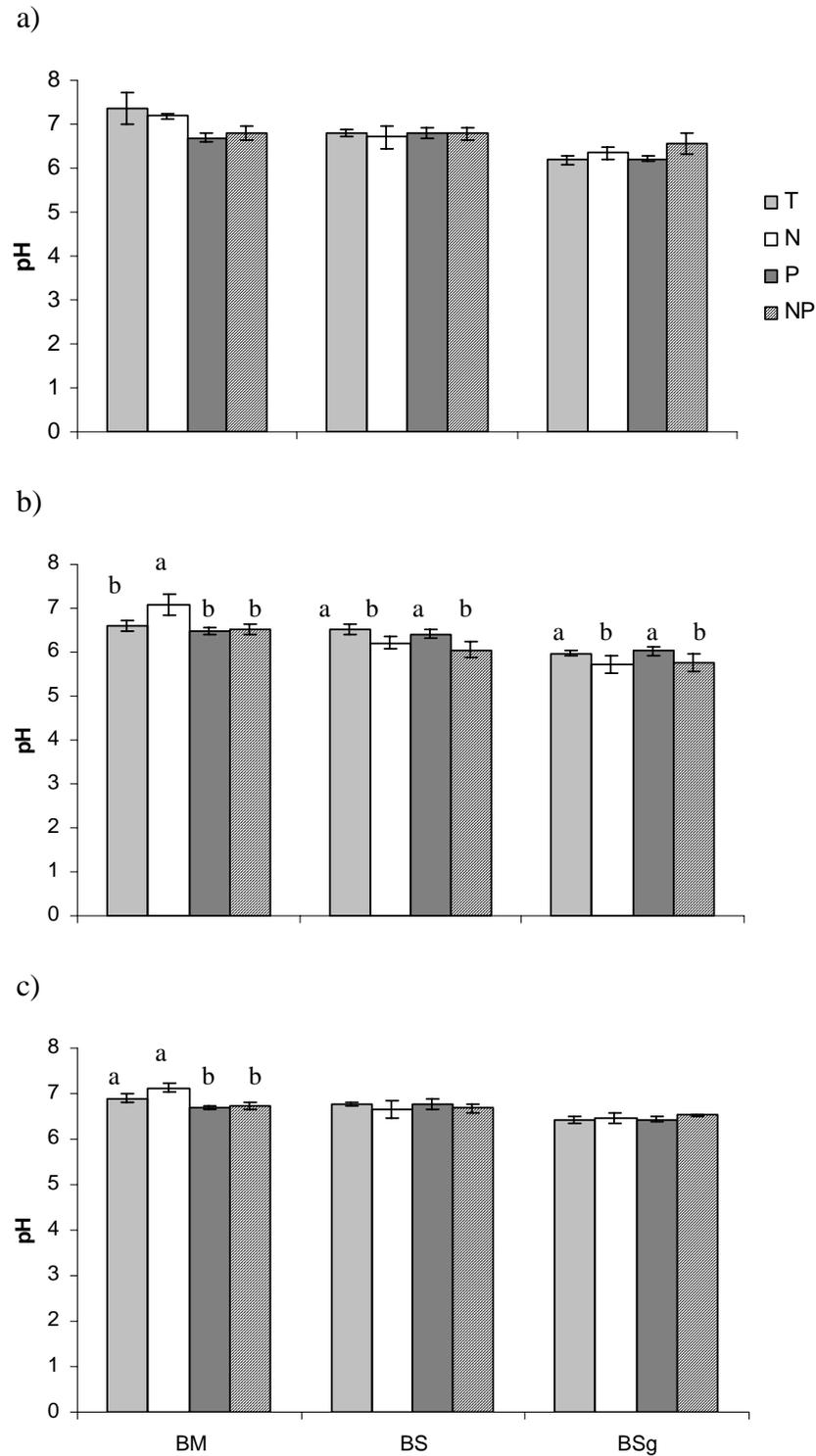


Figura 15.- pH en el suelo para los siguientes tratamientos de fertilización: T, testigo; N, nitrógeno; P, fósforo; NP, nitrógeno + fósforo; en marzo de 2003 (a); septiembre de 2003 (b), y marzo de 2004 (c); en un bosque maduro (BM), un bosque secundario (BS) y un bosque secundario con ganado (BSg) de la Sierra de Huautla, Morelos. En barras se indica ± 1 E. E.

DISCUSIÓN

VEGETACIÓN

La estructura de los bosques secundarios es más simple que su contraparte madura; por lo general tienen altas densidades de tallos con diámetros menores a 10 cm de DAP, menor área basal, árboles pequeños con diámetros pequeños, menor biomasa, y altos índices de área foliar (Brown y Lugo, 1990). Los BTS de la Sierra de Huautla presentaron valores bajos de área basal al compararlos con los reportados para BTS de otras localidades de la Sierra de Huautla (p. e., el área basal en el BM es aproximadamente 30% menor de los 16.4 m² ha⁻¹ y en los BSs 50% menor de los 8.5-12.8 m² ha⁻¹ reportados por Saynes *et al.*, 2005) y al hacerlo con BTS maduros y sucesionales de Yucatán. (15.0 y 9.4 m² ha⁻¹, respectivamente; Campo y Vázquez-Yanes, 2004). La tendencia encontrada en estos bosques fue la de aumentar el área basal conforme avanza el estado sucesional.

La densidad de árboles en los BSs (1230-1590 ind. ha⁻¹) de este estudio fue menor al bosque maduro y a bosques sucesionales de otra localidad de la Sierra de Huautla (1938-2153 ind. ha⁻¹; Saynes *et al.*, 2005), la presencia de ganado en estos bosques empobreció aún más la densidad de individuos.

Al comparar la composición, diversidad de especies arbóreas y equitabilidad en los BSs con las de la vegetación madura, es evidente que se han producido cambios en las relaciones de abundancia de especies y ha ocurrido un empobrecimiento de especies respecto a la vegetación madura. La composición de especies de árboles en los BSs difiere respecto al bosque maduro, en los BSs la especie dominante fue *Lysiloma microphyllum*, en

cambio en el BM la vegetación arbórea es dominada por *Euphorbia schlechtendalii*. La reducción en la biomasa y el predominio de especies como *E. schlechtendalii* y *L. microphyllum* en el BM sugieren que estos bosques están siendo perturbados por la presencia del ganado, ya que estas especies son frecuentemente encontradas en BTS sucesionales tempranos (Kalacska *et al.*, 2004).

La comunidad de brinzales en los BSG de este estudio fue poco diversa respecto al BS y BM. La densidad de especies de brinzales en el BM fue del doble que en los BSs, contrario a lo reportado en BTS sucesionales de Yucatán donde el número de especies fue mayor en los BS jóvenes respecto al tardío (5.5-8 y 9-9.7 especies en 4 m² para el BS tardío y temprano; Ceccon *et al.*, 2004).

La baja densidad de especies en el BM no es acompañada de una baja densidad de individuos (p.e., la densidad de individuos de brinzales registrada en el BM, 38 individuos en 4 m² fue superior a la reportada para un BM de Yucatán 12 a 18 individuos en la misma superficie; Ceccon *et al.*, 2004), la densidad de brinzales en la vegetación secundaria de este estudio (de 3 a 8 ind. en 4 m²) resulta baja en comparación con la correspondiente a otros BTS secundarios (11 a 31 individuos por 4 m² en Yucatán, y 5 a 44 individuos en 1 m² en Ghana; Ceccon *et al.*, 2004 y Lieberman y Li, 1992). Finalmente, la presencia de ganado durante la regeneración ha reducido la diversidad de brinzales en los sitios de estudio y con ello acentuado el bajo número de especies que participan en la regeneración de la vegetación natural. Posiblemente la baja disponibilidad y dispersión de semillas de bosques remanentes (Holl *et al.* 2000); junto con el ramoneo, la compactación del suelo y posibles cambios en las condiciones microambientales de los bosques secundarios (p. e., luz, humedad y temperatura) pudieron afectar el establecimiento y la supervivencia de las plántulas de especies leñosas (ver Lieberman y Li, 1992; Ceccon *et al.*, 2003).

La composición de especies entre bosques fue distinta; en el BM dos especies dominaron la comunidad de brinzales *E. schlechtendalii* y una especie de leguminosa no determinada, en el BS la especie dominante fue *L. microphyllum* y en el BSg fue *Acacia cochliacantha*.

La densidad de brinzales en el BM y BSg de la Sierra de Huautla siguió un patrón estacional. El reclutamiento de las especies ocurrió durante la estación de lluvias cuando el agua incrementa la disponibilidad de nutrientes, principalmente de aquellos poco móviles como p.e. el P (Campo *et al.*, 1998), que resultan con frecuencia limitantes para el establecimiento y crecimiento de las plantas en ambientes tropicales estacionales (Murphy y Lugo, 1986; Ceccon *et al.*, 2003; Campo y Vázquez Yanes, 2004). La mayor densidad de plantas se registró en el mes de junio cuando inician las lluvias, mes en el cual se produce un pulso de disponibilidad de nutrientes en los suelos (Eaton, 2001; García-Oliva *et al.*, 2003; Saynes *et al.*, 2005) y, el mínimo se registró a finales de la temporada de secas, demostrando que el agua es el principal factor limitante en estos ecosistemas estacionales (ver Holbrook *et al.*, 1995). Inesperadamente, en el BS el patrón estacional fue distinto al registrar la mayor densidad de brinzales durante la temporada de secas. Este resultado sugiere la presencia de brinzales que surgen de rebrotamiento, mecanismo de importancia en la dinámica de la comunidad de renuevos de BTS secundarios (Miller y Kauffman, 1998; Miller, 1999).

PISO DEL BOSQUE

La acumulación de mantillo en el piso de los bosques estudiados indica una reducción en 50% como consecuencia de la presencia de ganado. La forma como fue conducido este estudio no permite determinar si ello fue consecuencia de una menor producción en la

vegetación secundaria donde se permitía la entrada de ganado o de una mayor descomposición en el mismo; sin embargo, las características químicas (concentración de los nutrientes analizados) de esta necromasa en los tres bosques no permiten suponer una mayor descomposición en el sitio con ganado en comparación con la vegetación madura o aquella secundaria donde se excluyó al ganado. Los valores de masa de mantillo en los sitios de este estudio (200 a 400 g m⁻²) resultan bajos al compararlos con los reportados para otros BTS del mundo (rango de 0.4 a 1.3 kg m⁻²; Martínez-Yrizar, 1995) y con los reportados para otros BTS de la zona (670 a 870 g m⁻²; Valdespino, 2005). Estos bajos valores de acumulación de mantillo en el piso de estos bosques posiblemente sean resultado de una menor productividad en los sitios, como consecuencia de la baja densidad de individuos.

La concentración de N en el mantillo de los BTS de la Sierra de Huautla indica una reducción en el contenido del nutriente en la vegetación secundaria (1.9% en el BM, 1.3% en el BS y 0.9% en el BSg). Estos valores se ubican dentro del rango reportado para la concentración del nutriente en BTS del mundo (0.9-1.8%; Moore *et al.*, 1967; Misra, 1972; Lambert *et al.*, 1980; Lugo y Murphy, 1986; Esteban en Jaramillo y Sanford, 1995; Valdespino, 2005). En contraste, la de P (0.11-0.14%) no registra cambios con el estado sucesional del bosque, pero la presencia de ganado disminuye su concentración; estos valores se ubica en la parte superior del rango reportado para BTS del mundo (0.01-0.12%; Moore *et al.*, 1967; Lambert *et al.*, 1980; Lugo y Murphy, 1986; Esteban en Jaramillo y Sanford, 1995; Campo *et al.*, 2001; Valdespino, 2005). Estas altas concentraciones de P en el piso de los bosques estudiados podrían ser consecuencia de una producción de hojarasca rica en el nutriente (*i.e.*, una baja eficiencia de uso del nutriente por parte de la vegetación; *sensu* Vitousek, 1982), o a la inmovilización del nutriente por parte de la biomasa

microbiana en el piso forestal (ver Vogt *et al.*, 1986). Si bien la falta de estudios de las características químicas de la hojarasca producida en estos bosques no permite determinar cual de estos mecanismos está actuando, la baja disponibilidad de P en el suelo (ver más adelante) lleva a descartar la posibilidad de una producción de hojarasca rica en el nutriente por parte de los BTS estudiados. Finalmente, los almacenes de ambos nutrientes en el piso de los bosques indican un empobrecimiento en los capitales de N bajo vegetación secundaria y en los capitales de P con la presencia de ganado.

SUELO

La reducción en el N presente en el mantillo de la vegetación secundaria, es acompañada por cambios en la misma dirección en la concentración de N total y de NO_3 en el suelo del BS. Los valores de N total (2.7 a 3.6 mg g^{-1}) y de NO_3 (20 - $28 \text{ } \mu\text{gN g}^{-1}$) se encuentran en la parte inferior del rango reportado para otros BTS en el mundo (1.0 - 17.4 mg g^{-1} para N-total y 0.4 - $80.7 \text{ } \mu\text{gN g}^{-1}$ para NO_3 ; ver Cuadro 9), lo cual indica una baja abundancia relativa del nutriente considerando la vegetación. De forma consistente con esta baja abundancia de N en los suelos de los BTS de este estudio, las tasas potenciales de transformación del nutriente en el suelo son bajas (mineralización potencial de N de 2.1 - $2.6 \text{ } \mu\text{gN g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ vs. 10 a $107 \text{ } \mu\text{gN g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ para otros BTS del mundo; y nitrificación potencial de 1.7 a $1.9 \text{ } \mu\text{gN g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ vs. 0.13 a $108 \text{ } \mu\text{gN g}^{-1} \text{ día}^{-1}$; ver Cuadro 9). Finalmente, durante la sucesión secundaria parece acentuarse esta baja abundancia del nutriente, dada la tendencia a disminuir la transformación potencial de N bajo la vegetación secundaria respecto a la correspondiente bajo vegetación madura.

Cuadro 9.- Concentración de N total (mg g^{-1}), NO_3 y NH_4 ($\mu\text{g g}^{-1}$), nitrificación y mineralización potencial ($\mu\text{g N g}^{-1} \text{ día}^{-1}$) para diferentes bosques tropicales secos.

Lugar	Precipitación	Suelo	N total	$\text{NO}_3\text{-N}$	$\text{NH}_4\text{-N}$	Mineralización	Nitrificación	Referencias
Sierra de Huautla, Morelos	1039	Orthens	3.65	28.0	7.5	2.5	1.9	Este estudio
Sierra de Huautla, Morelos	1039	Orthens	1.4-3.6	49.4	4.3	-10-107	-0.13-108	Saynes, 2004
Chamela, Jalisco	679	Entisol	4.6-9.6	18-63.2	12.1-17.6	3.1-4.3	3.5-4.8	Dockersmith, 1999
Chamela, Jalisco	748	Entisol	4.6	4.0-14.6	3.2-22.8			García-Méndez, 1991
Chamela, Jalisco	679	Entiso	4.3-5.7	5.6-8.4	12.0-13.3			Ellingson <i>et al.</i> , 2000
Chamela, Jalisco	707	Entisol	1.4-2.3					Martijena, 1998
Dzibichaltúm, Yucatán	760	Lítico Rendolls	10.8					Ceccon <i>et al.</i> , 2002
Dzibichaltúm, Yucatán	760	Lítico Rendolls	3.4-5.9	46.2-80.7	5.7-37.5	1.3-4.5	1.3-7.3	Solis, 2004
Dzibichaltúm, Yucatán	760	Lítico Rendolls	17.4					Campo y Vazquez-Yanes, 2004
Santa Lucía	1700	Inceptisol y Vertisol				1.5	1.6	Gonzalez y Zak, 1996
Brasil			1.6-2.7					Kauffman <i>et al.</i> , 1993
Guánica, Puerto Rico	860		8.0	10.2-14.5	12.0-21.4	0.9-1.1	1.8-3.0	Erickson <i>et al.</i> , 2002
Bangladesh	1800		1.0					Islam y Weil, 2000
Vindhyan India,		Ultisol		0.40-0.56	1.2-4.0			Singh <i>et al.</i> , 1989
Mozambique	930			5.9	17.5			Cambell <i>et al.</i> 1996
Guanacaste, Costa Rica	157	Entisol	1.0-2.0					Gerhardt, 1993

Cuadro 10.- Concentración de P total (mg g⁻¹) y lábil (µg g⁻¹) para diferentes bosques tropicales secos.

Lugar	Precipitación	Suelo	Vegetación	P Total	P lábil	Referencia
Sierra de Huautla, Morelos	1039	Orthens	Maduro	0.31	9.9	Este estudio
			Sucesional 20 años	0.26	9.8	Este estudio
			Sucesional 20 años con ganado	0.24	8.3	Este estudio
Sierra de Huautla, Morelos	1039	Orthens	Maduro	0.58	19.8	Romualdo, 2003
			Sucesional 20 años	0.43	17.4	Romualdo, 2003
			Sucesional 40 años	0.39	10	Romualdo, 2003
			Sucesional 60 años	0.41	15.2	Romualdo, 2003
Chamela, Jalisco	679	Entisol	Maduro	0.35	28.9	Campo <i>et al.</i> , 1998
Chamela, Jalisco	679	Entisol	Maduro	0.58-1.0		Dockersmith, 1999
Chamela, Jalisco	679	Entisol	Maduro	0.24-0.33		Roy y Singh, 1994
Chamela, Jalisco	679	Entisol	Maduro	0.24-0.34	11.0-14	Martijena, 1998
Dzibichaltúm, Yucatán	760	Lítico Rendolls	Sucesional 10 años	1.7	11	Campo y Vazquez-Yanes, 2004
			Sucesional 60 años	2.9	18.9	Campo y Vazquez-Yanes, 2004
Dzibichaltúm, Yucatán	760	Lítico Rendolls	Sucesional 10 años	2.2-2.6	10.0-11	Ceccon <i>et al.</i> , 2002
			Sucesional 60 años	3.7-4.1	18.7-18.9	Ceccon <i>et al.</i> , 2002
Dzibichaltúm, Yucatán	760	Lítico Rendolls	Sucesional 10 años	1.4-1.7	6.22-9-28	Solis, 2004
			Sucesional 60 años	2.1-2.5	6.39-8.33	Solis, 2004
Santa Lucia	1700	Inceptisol	Maduro		14.4	Gonzalez y Zak, 1996
Serra Talhada, Brasil	803	Inceptisol	Maduro	0.26-0.3		Kauffman <i>et al.</i> , 1993

La concentración de P total en los suelos de los BTS de la Sierra de Huautla (0.24-0.31 mg g⁻¹) se encuentra en el rango inferior reportado para suelos de otros BTS (0.24-4.1 mg g⁻¹; ver Cuadro 10). La de P lábil (8.3-9.9 µg g⁻¹) indica una baja disponibilidad del nutriente para las plantas (los valores reportados para otros BTS son generalmente mayores, de 6.4 a 28.9 µg g⁻¹; ver Cuadro 10).

EFECTOS DE LA FERTILIZACIÓN

Los estudios referentes a la manipulación de nutrientes han descrito principalmente la respuesta en el crecimiento de árboles y su producción de hojarasca en bosques tropicales húmedos (Vitousek *et al.*, 1987; Gerrish *et al.*, 1988; Tanner *et al.*, 1990; Tanner *et al.*, 1992; Vitousek *et al.*, 1993; Raich *et al.*, 1996), mientras que son escasos los trabajos referentes al efecto en la comunidad de brinzales. En BTS, Ceccon *et al.* (2003) analizaron los efectos de la aplicación de N y/o de P al suelo sobre la supervivencia y reclutamiento de plántulas en bosques sucesionales de Yucatán. Estos autores encontraron que el P puede aumentar la supervivencia y el reclutamiento de la comunidad de plántulas y el N aumentar el número de individuos luego de 2 años de fertilizaciones continuas. En los bosques estudiados en este trabajo no se encontró respuesta en el primer año a la aplicación de N y/o de P en la densidad de especies y de individuos de brinzales. Esta falta de respuesta podría deberse a que el tiempo del estudio no fue suficiente para permitir cambios en la comunidad de brinzales, a la baja densidad de brinzales, su gran variabilidad espacial (ver más arriba), la baja disponibilidad de propágulos en los zona de estudio y/o su aislamiento de las fuente de semillas.

Los nutrientes adicionados al suelo podrían haber seguido varios caminos; incorporarse a la biomasa microbiana del suelo (ver Solís y Campo, 2004), ser absorbidos por los árboles adultos (ver Campo y Vázquez-Yanes, 2004; Campo y Dirzo, 2003), o haber sido perdidos por lixiviación, o por emisión de gases (el N puede ser transformado en NO₂; Erickson *et al.*, 2001), o haber sido adsorbidos en el complejo de intercambio del suelo (Fisher y Binkley, 2000). En este estudio sólo se analizó el contenido de nutrientes en el suelo y en el mantillo depositado en piso del bosque; otros compartimentos no fueron analizados. Sin embargo, a pesar de la complejidad que genera la existencia de una matriz de diversas especies que podría haber limitado la posibilidad de comprobar respuesta en el plazo del estudio, la existencia de cambios en la concentración de P en el mantillo (ver más adelante) sugiere la posible toma del nutriente por parte de la vegetación.

Por otro lado los estudios en bosques tropicales han revelado que las plántulas incrementan su biomasa al adicionar N y/o P al suelo (Lawrence, 2003). Sin embargo, en los bosques de este estudio no encontramos una respuesta en la biomasa de brinzales a la aplicación de nutrientes. Ello podría deberse a la gran heterogeneidad ambiental producida por la acumulación diferencial del mantillo en el piso de estos bosques y/o a la presencia de parcelas con mayor incidencia de luz que provocaron una alta variabilidad en el número de individuos dentro de un mismo bosque.

La acumulación de mantillo en el piso del bosque y su descomposición son procesos importantes para la circulación de nutrientes en los BTS (Martínez-Yrizar y Sarukhán, 1993; Campo *et al.* 2001). Aunque se ha evidenciado que la adición de nutrientes puede incrementar la productividad primaria neta en bosques tropicales (Tanner *et al.*, 1990; Tanner *et al.*, 1992; Vitousek *et al.*, 1993), la acumulación de necromasa en el piso y su contenido de nutrientes ha sido poco estudiada. Campo y Vázquez-Yanes (2004)

encontraron en BTS sucesionales de Yucatán que la adición de P puede disminuir la masa de mantillo, debido posiblemente a una mejor calidad del material depositado en el suelo permitiendo una tasa de descomposición mayor. En este estudio se encontró respuesta a la fertilización con N y con P sobre la acumulación de mantillo en el piso del bosque. La masa de mantillo en el piso del bosque se redujo con la aplicación de P al comenzar la temporada de lluvias. Durante la época seca el cambio se observó al fertilizar con N. Ello sugiere que la fertilización con N y con P parece haber estimulado la descomposición del mantillo y que indirectamente se favoreció la disponibilidad de nutrientes. Por otra parte, la adición de P incrementó el contenido de P del mantillo; fue mayor en las parcelas fertilizadas con P, pero no sucedió así en el caso de la concentración de N en el mantillo. Con esto podemos inferir que existió una mejor calidad del mantillo al fertilizar con P, lo cual podría haber estimulado la descomposición del mantillo en los bosques estudiados.

En resumen, la baja disponibilidad de P en los suelos de estos bosques y la respuesta presentada a la modificación experimental de su abundancia tanto en la masa como en su contenido en el mantillo, parecen indicar que estos bosques pueden estar limitados por P más que por N. Por otro lado, la presencia de ganado en los sitios abandonados ha modificado el ciclo de N y favorecido su disponibilidad en el suelo.

IMPLICACIONES PARA LA RESTAURACIÓN

Los resultados de este trabajo indican (1) un empobrecimiento de especies (árboles y brinzales) con el pastoreo en los bosques secundarios, (2) reducción en el contenido de N en el suelo y en el piso del bosque secundario; y, (3) la existencia de cambios funcionales en el ecosistema, los que son acentuados por la presencia del ganado. La modificación

experimental de la disponibilidad de N y de P, sugiere (1) la incorporación de P por parte de la vegetación y (2) una mayor descomposición del material en el piso de los bosques bajo la adición de este nutriente.

Las evidencias encontradas en los BTS secundarios de Yucatán demuestran que la fertilización con P puede aumentar el crecimiento vegetal, la asimilación de nutrientes, la producción de hojarasca, la tasa de descomposición al mejorar la calidad de los tejidos senescentes, la supervivencia y reclutamiento de plántulas, el contenido de N y su mineralización potencial en el suelo, y mejorar la calidad de la materia orgánica del suelo al disminuir la relación C:N del suelo (Campo y Dirzo, 2003; Ceccon *et al.*, 2003; 2004; Campo y Vázquez-Yanes, 2004; Solís y Campo, 2004; Valencia, 2004; Gamboa, 2005). Los resultados en este estudio nos indican que la adición de P puede contribuir a la circulación de nutrientes y a la recuperación de la fertilidad de los suelos. A pesar de esto no se puede concluir que la adición de nutrientes al suelo pueda ser una buena herramienta para la recuperación de los BTS de Morelos, ya que es necesario evaluar durante más tiempo la respuesta en la comunidad de brinzales y en las propiedades físico-químicas del suelo.

La mayoría de los estudios sobre restauración en bosques tropicales se refieren a selvas altas perenifolias y son escasos los que refieren a BTS (Meli, 2003). En estos trabajos se manejan acciones orientadas al transplante de plántulas nativas en los sitios degradados y el establecimiento de plantaciones con especies comerciales que facilitan la entrada de especies secundarias al bosque (Montagnini, 2001). Se han empleado otras técnicas en menor grado como son la introducción de semillas de especies nativas al suelo, propagación vegetativa de árboles e introducción de especies arbóreas dirigidas que actúen como perchas para aves dispersoras de semillas (Florentine y Westbrooke, 2004). El

objetivo de estas técnicas ha sido reestablecer la composición del bosque, al manipular los componentes bióticos del ecosistema y con esto permitir que el sistema regrese por sí sólo a su estado original. Sin embargo se ha dejado de lado la importancia de recuperar la estructura y fertilidad del suelo, indispensables para el establecimiento de la comunidad vegetal. En este trabajo se manipularon los componentes abióticos del ecosistema (*i. e.* el contenido de nutrientes en el suelo) mediante la fertilización con N y con P inorgánico, para recuperar la función y composición del ecosistema.

El utilizar fertilizantes inorgánicos tiene ventajas tales como su bajo costo, disponibilidad y fácil manipulación, por tanto pueden ser utilizados para recuperar la fertilidad del suelo. Pero también existen desventajas que tienen que tomarse en cuenta; en general sólo la cuarta parte del fertilizante es tomado por los árboles en los primeros años de fertilización, 25% o más es inmovilizado en la biomasa microbiana y materia orgánica del suelo y el resto se pierde a través de la lixiviación o volatilización (Fisher y Binkley, 2000). Los fertilizantes nitrogenados incrementan la cantidad de NO_3 en el suelo y agua; produciendo la eutrofización de aguas superficiales y acidificación del suelo, estos también incrementan la concentración de óxido nitroso (N_2O) en la atmósfera. En cambio los fertilizantes fosfatados pueden perderse por escorrentía y llegan a contaminar los cuerpos de agua. Es por ello que cuando se aplican fertilizantes se debe tener un cuidado especial en los aspectos que maximicen la utilización de estos por parte de la biota (p. e., la búsqueda de un buen acoplamiento entre los tiempos de aplicación y los de demanda por parte de la planta), y reducir los riesgos de efectos negativos (p. e., evitar o reducir la probabilidad de realizar aplicaciones en cantidades excesivas).

Finalmente la presencia del ganado en los bosques sucesionales de la Sierra de Huautla parece no estar permitiendo el establecimiento de especies leñosas, además de

disminuir la acumulación de biomasa y contenido de N y de P en el piso y suelo forestal. Para poder obtener mejores resultado con la aplicación de nutrientes es necesario liberar a estos bosques del pastoreo, como una primer medida que permita el restablecimiento de la vegetación.

CONCLUSIONES

En los BTS de Sierra de Huautla la densidad y diversidad de especies, así como la densidad de individuos de árboles y de brinzales fueron menores en los bosques secundarios con 20 años de abandono que en la vegetación madura, y la presencia de ganado acentuó la reducción en la biodiversidad y densidad de plantas.

El piso forestal del bosque secundario y el maduro, presentan similitudes en biomasa y contenido de nutrientes, pero la presencia del ganado en los bosques secundarios redujo a ambas características de los bosques.

El contenido de N en el suelo fue menor en el bosque secundario que en el maduro, pero la presencia del ganado, en cambio, incrementa la disponibilidad del nutriente incluso en comparación con la vegetación madura.

Un año de fertilización con N y/o con P no fueron suficientes para encontrar respuestas significativas en la regeneración de la vegetación de los bosques secundarios. Sin embargo, la adición de P incrementó la concentración del nutriente en el mantillo y aceleró la descomposición de la materia orgánica en el piso de los tres bosques.

LITERATURA CITADA

- Anderson, J. M. y J. S. I. Ingram, 1993. *Tropical soil biology and fertility. A handbook of methods*. C A B International. Oxford.
- Arias, D. E., O. Dorado y B. Maldonado, 2002. Biodiversidad e importancia de la selva baja caducifolia: la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla. *Biodiversitas* 45: 7-12.
- Baver, L. D., 1956. *Soil Physics*. John Wiley and Sons. Nueva York, E. U.
- Becker, P. R., P. E. Rabenold, J. R. Idol y A. P. Smith, 1988. Water potential gradients for gaps and slopes in a Panamanian tropical moist forests dry season. *Journal of Tropical Ecology* 4: 173-193.
- Bloom, A. J., F. S. Chapin y H. A. Mooney, 1985. Resource limitation in plants- An economic analogy. *Annal Review Ecological Systems* 16: 363-392.
- Bradshaw, A. D., 1987. The reclamation of derelict land and the ecology of ecosystems. Pp 53-74. En. Jordan III, W. R., M. E. Gilpin, J. D. Aber (Eds). *Restoration ecology a synthetic approach to ecological reserch*. Cambridge University press, Cambridge.
- Brown, N., 1994. The implications of climate and gap microclimate for seedling growth in a Bornean lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 9: 153-158.
- Brown, S. y A. E. Lugo, 1982. The storage and production of organic matter in tropical forest and their role in the global carbon cycle. *Biotropica* 14: 161-187.
- Brown, A. Y A. E. Lugo, 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6: 1-32.
- Bruijnzeel, L. A., 1990. *Hydrology of Moist Tropical Forest and Effects of Conversion: a state of knowledge review*. UNESCO International Hydrological Programme, Free Univesity, Amsterdam.
- Cabin R. J., S. G. Weller, D. H. Lawence, T. W. Flynn, A. K. Sakai, D. Sandquist y L. Hadway, 2000. Effects of long-term ungulate exclusion and recent alien species control on the preservation and restoration of a Hawaiian tropical dry forest. *Conservation Biology* 14: 439-453.
- Cambell, B. M., T. Lynam y J. C. Hatton, 1990. Small-scale patterning in the recruitment of forest species during succession in tropicla dry forest, Mozambique. *Vegetatio* 87: 51-57.
- 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: 311-319.

Campo, J. y R. Dirzo, 2003. Leaf quality and herbivory responses to soil nutrient addition in secondary tropical dry forests of Yucatán, México. *Journal of Tropical Ecology* **19**: 525-530.

Campo, J., J. M. Maass, V. J. Jaramillo, A. Martínez-Yrizar y J. Sarukhán, 2001. Phosphorus cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem. *Biogeochemistry* **53**: 161-179.

Campo, J., V. J. Jaramillo 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.

Chao, A., R. L. Chadzon, R. K. Colwell y T. J. Shen, 2005. A new statistical approach for assessing a similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters* **8**: 148-159.

Ceccon, E., I. Olmsted, C. Vázquez-Yanes y J. Campo, 2002. Vegetation and soil properties in two tropical dry forests of differing regeneration status in Yucatan. *Agrociencia* **36**: 621-631.

Ceccon, E., P. Huante 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 forests in Yucatán, Mexico. *Forest Ecology and Management* **182**: 387-402.

Ceccon, E., S. Sánchez y J. Campo, 2004. Tree seedling dynamics in two abandoned tropical dry forests of differing successional status in Yucatán, México: a field experiment with N and P fertilization. *Plant Ecology* **170**: 277-285.

Crawley, M. J., 1993. *GLIM for Ecologists*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 379 p.

Curtis, J. T. y R. P. McIntosh, 1950. The integration of certain analytic and synthetic phytosociological characters. *Ecology* **31**: 434-455.

Døckersmith, I. C., C. P. Giardina 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., 1983. *La subfamilia Mimosidae (familia leguminosae) en el Estado de Morelos*. Tesis de Licenciatura. Escuela de Ciencias Biológicas. Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca. 190 pp.

Dorado, O., 1997. Sustainable development in the tropical deciduous forest of Mexico: myths and realities. Pp 263-278. En: Houglan, K. E. y A. Y. Rossman (Eds.). *Global genetics resources: Access, ownership and intellectual property rights*. Association of Systematics collections. Washington.

Eaton, W. D., 2001. Microbial and nutrient activity in soil from three different subtropical forest habitats in Belize. Central America before and during the transition from dry to wet season. *Applied Soil Ecology* **16**: 219-227

Ellingson, L. J., J. B. Kauffman y D. L. Cummings, 2000. Soil N dynamics associated with deforestation, biomass burning and pasture conversion in a Mexican tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* **137**: 41-51.

Erickson, H., E. A. Davidson y M. Keller, 2002. Former land-use and tree species affect nitrogen oxide emissions from a tropical dry forest. *Oecologia* **130**: 297-308.

Erickson, H., M. Keller y E. A. Davidson, 2001. Nitrogen oxide fluxes and nitrogen cycling during postagricultural sucesion and forest fertilization in the humid tropics. *Ecosystems* **4**: 67-84.

Facelli, J. M. y S. T. Pickett, 1991. Plant litter: light interception and effects on an old-field plant community. *Ecology* **73**: 1024-1031.

Facelli, J. M., 1994. Multiple indirect effects of plant litter affect the establishment of woody seedlings in old fields. *Ecology* **75**: 1227-1735.

Fetcher, N., B. L. Haines, R. A. Cordero, D. J. Lodge, L. R. Walker, D. S. Fernandez y W. T. Lawrence, 1996. Responses of tropical plants to nutrients and light on a landslide in Puerto Rico. *Journal of Ecology* **84**: 331-341.

Fisher, R. F. y D. Binkley, 2000. *Ecology and management of forest soils*. John Wiley and Sons, Inc., Canada. 489 pp.

Florentine, S. K. y M. E. Westbrooke, 2004. Restoration on abandoned tropical pastureslands-do we know enough? *Journal for Nature Conservation* **12**: 85-94.

Gamboa, A., 2005. *Efecto de la fertilización con nitrógeno y fósforo sobre la materia orgánica del suelo: implicaciones para la restauración del bosque tropical seco de Yucatán*. Tesis de maestría. Instituto de Ecología, UNAM. 107 pp.

García, E., 1988. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. México. 71 pp.

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

García-Oliva, F., I. Casar, P. Morales y J. Masss, 1994. Forest to pasture conversion influences on soil organic carbon dynamics in a tropical deciduous forest. *Oecologia* **99**: 392-396.

- García-Oliva, F., B. F. Svershtarova y M. Oliva, 2003. Seasonal effects on soil organic carbon dynamics in a tropical deciduous forest ecosystem. *Journal Tropical Ecology* **19**: 179-188.
- Gerhardt, K., 1993. Tree seedling development in tropical dry abandoned pasture and secondary forest in Costa Rica. *Journal of Vegetation Science* **4**: 95-102.
- Gerhardt, K., 1996. Effects of root competition and canopy openness on survival and growth of tree seedling in a tropical seasonal dry forest. *Forest Ecology and Management* **82**: 33-48.
- Gerrish, G., D. Mueller-Dombois y K. W. Bridges, 1988. Nutrients limitation and *Metrosideros* dieback in Hawaii. *Ecology* **69**: 723-727.
- Giardina, C. P., R. L. Sanford y I. C. Døckersmith, 2000. changes in soil phosphorus and nitrogen during slash-and-burn clearing of a dry tropical forest. *Soil Science Society of America Journal* **64**: 399-405.
- González, O. J. y D. R. Zak, 1996. Tropical dry forests of St. Lucia, West Indies: vegetation and soil properties. *Biotropica* **28**: 618-626.
- Gunatilleke, C. V., I. A. U. N. Gunatilleke, G. A. D. Perera, D. F. R. P. Burslem, P. M. S. Ashton y P. S. Ashton, 1997. Responses to nutrient addition among seedlings of eight closely related species of *Shorea* in Sri Lanka. *Journal of Ecology* **85**: 301-311.
- Holl, K. D., M. E. Loik, E. H. V. Lin y I. A. Samuels, 2000. Tropical Montane Forest Restoration in Costa Rica: Overcoming Barriers to Dispersal and Establishment. *Restoration Ecology* **8**: 339-349.
- Holbrook, N. M., J. L. Whitbeck y H. A. Mooney, 1995. Drought responses of neotropical dry forest trees. Pp 243-271. En: Bullock, S. H., H. A. Mooney y E. Medina (Eds). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Houhngton, R. A., D. S. Lefkowitz y D. L. Skole, 1991. Changes in the landscape of Latin America Between 1859 and 1985. I. Progressive loss of forest. *Forest Ecology and Management* **38**:143-172.
- Huante, P., E. Rincón y F. S. Chapin III, 1995. Responses to phosphorous of contrasting succession tree-seedling species from the tropical deciduous forest of Mexico. *Functional Ecology* **9**: 760-766.
- Huante, P., E. Rincón y F. S. Chapin III, 1998. Effect of changing light availability on nutrient foraging in tropical deciduous tree-seedling. *Oikos* **82**: 449-458.
- Islam, K. R. y R. R. Weil, 2000. Land use effects on soil quality in a tropical forest ecosystem of Bangladesh. *Agriculture Ecosystems and Environment* **79**: 9-16.

- Janzen, D., 1986. Tropical dry forest: the most endangered major tropical ecosystems. Pp. 120-137, Wilson, E. O. y F. M. Peter (Eds). *Biodiversity*. National Academic Press. Washington, D.C.
- Jaramillo, V. J. y R. L. Sanford Jr., 1995. Nutrient cycling in tropical deciduous forests. Pp. 346. En: Bullock, S. H., H. A. Mooney y E. Medina (Eds). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Kalacska, M., G. A. Sanchez-Azofeifa, J. C. Calvo-Alvarado, M. Quesada, B. Rivard y D. H. Janzen, 2004. Species composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest. *Forest Ecology and Management* **200**: 227-247.
- Kauffman, J. B., M. D. Steele, D. L. Cummings y V. J. Jaramillo, 2003. Biomass dynamics associated with deforestation, fire and conversion to cattle pasture in a Mexican tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* **176**: 1-12.
- Kauffman, J. B., R. L. Sanford, D. L. Cummings, I. H. Salcedo y E. V. S. B. Sampairo, 1993. Biomass and nutrient dynamics associated with slash fires in neotropical dry forests. *Ecology* **74**: 140-151.
- Khurana, E. y J. S. Singh, 2001. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation* **28**: 39-25.
- Lambert, J. D., J. T. Arnason y J. L. Gale, 1980. Leaf-litter and changing nutrient levels in a seasonally dry tropical hardwood forest, Belize. *Plant Soil* **55**: 429-433
- Lawrence, D, 2001. Nitrogen and phosphorus enhance growth and luxury consumption of four secondary forest tree species in Borneo. *Journal of Tropical Ecology* **17**:859-869.
- Lawrence, D, 2003. The response of tropical tree seedling to nutrient supply: meta-analysis for understanding a changing tropical landscape. *Journal of Tropical Ecology* **19**: 239-250.
- Lieberman, D. y M. Li, 1992. Seedling recruitment patterns in a tropical dry forest in Ghana. *Journal of Vegetation Science* **3**: 375-382.
- Lugo, A. E. y P. G. Murphy, 1986. Nutrient dynamics of a Puerto Rican subtropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology* **2**: 55-72
- Lugo, A. E., 1986. Estimating reductions in the diversity of tropical forest species. Pp. 58-70. En: E. O. Wilson (Eds). *Biodiversity*. National Academy Press. Washington.
- Maass, J. M., 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. Pp 399-416. En: Bullock, S. H., H. A. Mooney y E. Medina (Eds). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press. Cambridge.

Maass, J. M., C. F. Jordan y J. Sarukán, 1988. Soil erosion and nutrient losses in seasonal tropical agroecosystems under various management techniques. *Journal of Applied Ecology* **25**: 595-607.

Magurran, A. E., 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princenton University Press, Nueva Jersey. 179 pp.

Maldonado, B., 1997. *Aprovechamiento de los recursos florísticos en la Sierra de Huautla, Morelos*. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. 170 pp.

Marqu ez-Huitzil, 2005. Fundamentos te ricos y convenciones para la restauraci n ecol gica: aplicaci n de conceptos y teor as a la resoluci n de problemas en la restauraci n. Pp. 159-168. En: S nchez, O., E. Peters, R. Marquez-Huitzil, E. Vega, G. Portales, M. Valdez y D. Azuara (Eds). *Temas sobre restauraci n ecol gica*. SEMARNAT, INE.

Martijena, N. E., 1998. Soil properties and seedling establishment in soils from monodominant and high-diversity stands of the tropical deciduous forests of Mexico. *Journal of Biogeography* **25**: 707-719.

Mart nez-Yrizar, A. y J. Sarukh n, 1993. Cambios estacionales del mantillo en el suelo de un bosque tropical caducifolio y uno subcaducifolio en Chamela, Jalisco, M xico. *Acta Bot nica Mexicana* **21**: 1-6.

Mart nez-Yrizar, A., 1995. Biomass distribution and primary productivity of tropical dry forest. Pp 327-343. En: Bullock, S. H., H. A. Mooney y E. Medina (Eds). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press. Cambridge.

Masera, O., M. J. Ordo nez y R. Dirzo, 1992. Emisiones de carbono a partir de la deforestaci n en M xico. *Ciencias* **45**: 151-153.

McLaren, K. P. y M. A. McDonald, 2003. The effects of moisture and shade on seed germination and seedling survival in a tropical dry forest in Jamaica. *Forest Ecology and Management* **183**: 61-71.

Meli, P., 2003. Restauraci n ecol gica en bosques tropicales. Veinte a os de investigaci n acad mica. *Interciencia* **28**: 581-598.

Miller, P. M. y J. B. Kauffman, 1998. Seedling and sprout response to slash-and-burn agriculture in a tropical deciduous forest. *Biotropica* **30**: 538-546.

Miller, P. M., 1999. Coppice shoot and foliar crown growth after disturbance of a tropical deciduous forest in Mexico. *Forest Ecology and Management* **116**: 163-173.

Miranda, F. G. y Hern ndez-X, 1963. Los tipos de vegetaci n de M xico y su clasificaci n. *Bolet n de la Sociedad de Bot nica Mexicana* **29**

Misra, R., 1972. A comparative study of net primary productivity of dry deciduous forest and grassland of Varanasi. Pp 279-293. En P. Golley y F. B. Golley (eds). ***Tropical ecology, with Emphasis on Organic Matter Production***. Intitute of Ecology, University of Georgia, Athens.

Molofsky, J. y C. K. Augspurger, 1992. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. ***Ecology* 73: 68-77.**

Montagnini, F., 2001. Strategies for the recovery of degraded ecosystems: experiences from Latin America. ***Interciencia* 26: 498-503.**

Moore, A. W., J. S. Russell y J. E. Coaldrake, 1967. Dry matter and nutrient content of a subtropical semiarid forest of *Acacia harpophylla* F. Muell. (Brigalow). ***Australian Journal of Botany* 15: 11-24.**

Murphy, P. G. y A. E. Lugo, 1986. Ecology of tropical dry forest. ***Annual Review of Ecology and Systematics* 17:67-88.**

Raich, J. W., A. R. Russell, T. E. Crews, H. Farrington y P. M. Vitousek, 1996. Both nitrogen and phosphorus limit plant production on young Hawaiian lava flows. ***Biogeochemistry* 32: 1-14.**

Rice, E. L., 1984. ***Allelopathy***. Academic Press. Londres, Inglaterra.

Rincón , E. y P. Huante, 1993. Growth responses of tropical deciduous tree seedling to contrasting ligh conditions. ***Tree* 7: 2 02-207.**

Romualdo, R., 2003. ***Dinámica de 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. 83 pp.

Roy, S. y J. S. Singh, 1994. Consequences of habitat heterogeneity for availability of nutrients in a dry tropical forest. ***Journa of Ecology* 82: 503-509.**

Russell-Smith, J., 1996. Regeneration of monsoon rain forest in northern Australia: the sanpling bank. ***Journal of Vegetation Science* 7: 889-900.**

Rzedowski, J., 1990. ***Vegetación potencial***. Atlas Nacional de México, Sección Naturaleza. Hoja IV. 8. 2, vol. II. Mapa escala 1:4000000. Instituto de Geografía. UNAM. México.

Saynes, V., 2004. ***Ciclos de carbono y nitrógeno en el suelo de bosques tropicales secos: efectos del tiempo de regeneración.*** Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 75 pp.

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.

Singer, F. J. y K. A. Shoenecker, 2003. Do ungulates accelerate or decelerate nitrogen cycling? *Forest Ecology and Management* **181**: 189-204.

Singh, J. S., A. S. Raghubanshi, R. S. Singh y S. C. Srivastava, 1989. Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. *Nature* **38**: 499-500.

Solís, E. y J. Campo, 2004. Soil N and P dynamics in two secondary tropical dry forests after fertilization. *Forest Ecology and Management* **195**: 409-418.

Solís, E., 2004. *Dinámica de N del suelo durante la sucesión secundaria y la fertilización de bosques tropicales secos de Yucatán*. Tesis Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 73 pp.

STATISTICA Stat Sofr, Inc. 2001

Sydes, C. y J. P. Grime, 1981. Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland. II. An experimental investigation. *Journal of Ecology* **69**: 249-262.

Tanner, E. V. J., P. M. Vitousek y E. Cuevas, 1998. Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains. *Ecology* **79**: 10-22.

Tanner, E. V. J., V. Kapos y W. Franco, 1992. Nitrogen and phosphorus fertilization effects on Venezuelan montane forest trunk growth and litterfall. *Ecology* **73**: 78-86-

Tanner, E. V. J., V. Kapos, S. Freskos, J. R. Healey y A. M. Theobald, 1990. Nitrogen and phosphorus fertilization of Jamaican montane forest trees. *Journal of Tropical Ecology* **6**: 231-238.

Toledo, V. M., 1988. La diversidad biológica de México. *Ciencia y Desarrollo* **8**: 7-16.

Trejo, I. y R. Dirzo, 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest; a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* **94**:133-142.

Valdespino, C. P., 2005. *Flujos de N y P asociados a la hojarasca de bosques tropicales secos secundarios en la Sierra de Huautla, Morelos*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 68 pp.

Valencia, M. G., 2004. *Efectos de la fertilización sobre el contenido de N y P en la hojarasca de dos bosques tropicales secos secundarios en Yucatán*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 61 pp.

Velázquez, A., J. F. Mas y J. L. Palacio, 2002. Mapas del análisis del cambio de uso de suelo. Instituto de Geografía, UNAM. 76 pp.

Vitousek, P. M., 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *American Naturalist* **119**: 553-573.

Vitousek, P. M., L. R. Walker, L. D. Whiteaker y P. A. Matson, 1993. Nutrients limitation to plant growth during primary succession in Hawaii Volcanoes National Park. *Biogeochemistry* **23**: 197-215.

Vitousek, P. M., L. R. Walker, L. D. Whiteaker, D. Muelle-Dombois y P. A. Matson, 1987. Biological invasion by *Myrica faya* alters ecosystem development in Hawaii. *Science* **238**:802-804.

Vogt, K. A., C. C. Grier y D. J. Vogt, 1986. Production, turnover and nutrient dynamics of above ground detritus of word forests. *Advances in Ecological Research* **15**: 3003-377.

Zar, J. H. 1985. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall Inc. Nueva Jersey.

ANEXOS

Anexo 1.- Características de la comunidad de brinzales, el mantillo y el suelo en la temporada de secas y de lluvias en un bosque maduro y dos secundarios en la Sierra de Huautla, Morelos. Los valores son el promedio de 4 parcelas testigo para cada parámetro \pm el error estándar.

PARÁMETROS	BOSQUE MADURO		BOSQUE SECUNDARIO		BOSQUE SECUNDARIO CON GANADO	
	SECAS	LLUVIAS	SECAS	LLUVIAS	SECAS	LLUVIAS
BRINZALES						
Densidad de especies	3.63 \pm 0.53	3.75 \pm 0.37	2.50 \pm 0.19	1.63 \pm 0.42	1.50 \pm 0.19	1.38 \pm 0.18
Densidad de individuos	9.88 \pm 1.99	16.25 \pm 2.84	6.50 \pm 1.07	3.25 \pm 1.01	1.63 \pm 0.26	3.00 \pm 0.96
MANTILLO						
Masa mantillo	274.12 \pm 35.19 ab	173.24 \pm 47.78 bc	385.46 \pm 54.98 a	168.79 \pm 34.50 bc	232.31 \pm 26.85 b	97.42 \pm 17.84 c
N total	20.31 \pm 2.21 a	10.50 \pm 1.11 b	11.71 \pm 0.35b	10.18 \pm 1.15 b	8.65 \pm 1.25 b	9.77 \pm 1.01 b
P total	1.35 \pm 0.16 a	0.63 \pm 0.12 c	1.51 \pm 0.12 a	0.67 \pm 0.06 bc	1.12 \pm 0.08 ab	0.53 \pm 0.05 c
Relación N:P	15.98 \pm 3.11 ab	12.70 \pm 0.34 abc	10.50 \pm 2.15 bc	15.09 \pm 0.32 abc	7.67 \pm 1.02 c	18.35 \pm 0.39 a
Masa N	5.61 \pm 1.30 a	1.69 \pm 0.32 b	7.74 \pm 4.43 a	1.70 \pm 0.30 a	1.99 \pm 0.27 a	0.95 \pm 0.11 a
Masa P	0.39 \pm 0.09 ab	0.12 \pm 0.04 b	0.62 \pm 0.22 a	0.11 \pm 0.02 b	0.26 \pm 0.01 ab	0.05 \pm 0.01 b
SUELO						
PH	7.36 \pm 0.36 a	6.61 \pm 0.13 abc	6.79 \pm 0.08 ab	6.53 \pm 0.12 bc	6.19 \pm 0.11 bc	5.98 \pm 0.07 c
N total	4.24 \pm 0.54 a	4.33 \pm 0.29 a	2.43 \pm 0.28 b	3.04 \pm 0.08 ab	3.13 \pm 0.24 ab	3.63 \pm 0.34 ab
N-NO ₃	48.47 \pm 4.76 a	5.44 \pm 1.20 cd	14.96 \pm 2.65 bc	0.00 d	29.57 \pm 5.85 b	0.00 d
N-NH ₄	7.74 \pm 0.47 b	0.95 \pm 0.27 c	7.09 \pm 0.61 b	0.33 \pm 0.04 c	13.66 \pm 1.37 a	1.03 \pm 0.43 c
P total	0.34 \pm 0.08 a	0.38 \pm 0.04 a	0.28 \pm 0.08 a	0.27 \pm 0.04 a	0.31 \pm 0.04 a	0.20 \pm 0.04 a
P-HCO ₃ lábil	8.43 \pm 0.91 a	12.24 \pm 2.28 a	11.37 \pm 3.39 a	8.59 \pm 3.57 a	8.27 \pm 2.22 a	9.03 \pm 1.58 a
Relación N:P	17.95 \pm 7.93 a	11.91 \pm 2.04 a	11.76 \pm 3.86 a	11.93 \pm 1.95 a	10.49 \pm 0.86 b	20.25 \pm 3.03 a

Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre la estación de lluvias y de secas para cada bosque.

Anexo 2.- Análisis de devianza para determinar el efecto del tipo de bosque y la estacionalidad sobre la densidad de especies y brinzales.

EFECTO	g.l.	X ²	P
DENSIDAD DE BRINZALES			
Bosque	2	17.5	<0.001*
Estación	1	0.46	0.50
Bosque*Estación	1	1.13	0.57
DENSIDAD DE ESPECIES			
Bosque	2	145.9	<0.0001*
Estación	1	4.01	<0.05*
Bosque*Estación	1	20.72	<0.0001*

Anexo 3.- Análisis de varianza para determinar el efecto del tipo de bosque y la estacionalidad sobre las características del mantillo.

EFECTO	SC	gl	CM	F	P
N (mg g⁻¹)					
Bosque	162.40	2	81.22	11.42	<0.001*
Estación	66.00	1	66.02	9.28	<0.01*
Bosque*Estación	129.20	2	64.59	9.08	<0.005*
Error	120.90	17	7.112		
P (mg g⁻¹)					
Bosque	0.28	2	0.14	3.20	0.065
Estación	3.09	1	3.09	69.82	<0.0001*
Bosque*Estación	0.06	2	0.03	0.68	0.52
Error	0.80	18	0.04		
N:P					
Bosque	10.10	2	5.05	0.46	0.64
Estación	90.60	1	90.57	8.21	<0.05*
Bosque*Estación	180.10	2	90.06	8.16	<0.005*
Error	187.65	17	11.04		
Masa (g m⁻²)					
Bosque	253000	2	127000	6.67	<0.005*
Estación	660000	1	660000	34.76	<0.0001*
Bosque*Estación	38100	2	19100	1.00	0.37
Error	1707847	90	18976		
N (g m⁻²)					
Bosque	43.98	2	21.99	1.526	0.244
Estación	80.87	1	80.87	5.612	<0.05*
Bosque*Estación	25.3	2	12.65	0.878	0.433
Error	259.41	18	14.41		
P (g m⁻²)					
Bosque	0.18	2	0.09	2.23	0.136
Estación	0.64	1	0.64	16.20	<0.001*
Bosque*Estación	0.10	2	0.05	1.25	0.311
Error	0.71	18	0.04		

Anexo 4.- Análisis de varianza para determinar el efecto del tipo de bosque y la estacionalidad sobre las condiciones del suelo.

EFEECTO	SC	gl	CM	F	p
pH					
Bosque	3.28	2	1.64	13.38	<0.0001*
Estación	0.99	1	0.99	8.11	<0.05*
Bosque*Estación	0.36	2	0.18	1.45	0.26
Error	2.20	18	0.12		
N (mg g⁻¹)					
Bosque	9.69	2	4.85	11.58	<0.001*
Estación	0.98	1	0.98	2.33	0.144
Bosque*Estación	0.30	2	0.15	0.35	0.706
Error	7.53	18	0.42		
NO₃ (µg g⁻¹)					
Bosque	1549	2	774	17.80	<0.0001*
Estación	5111	1	5111	117.30	<0.0001*
Bosque*Estación	789	2	394	9.10	<0.005*
Error	784	18	44		
NH₄ (µg g⁻¹)					
Bosque	60.20	2	30.10	16.5	<0.0001*
Estación	456.80	1	456.80	250.6	<0.0001*
Bosque*Estación	45.70	2	22.80	12.5	<0.0001*
Error	32.81	18	1.82		
P (mg g⁻¹)					
Bosque	0.05	2	0.03	2.13	0.148
Estación	0.00	1	0.00	0.28	0.604
Bosque*Estación	0.03	2	0.01	1.01	0.384
Error	0.23	18	0.01		
P lábil (µg g⁻¹)					
Bosque	12.62	2	6.31	0.25	0.78
Estación	2.11	1	2.11	0.08	0.775
Bosque*Estación	43.64	2	21.82	0.87	0.436
Error	451.88	18	25.10		
Relación N:P					
Bosque	58.90	2	29.40	0.46	0.637
Estación	10.10	1	10.10	0.16	0.695
Bosque*Estación	253.60	2	126.80	1.99	0.166
Error	1146.89	18	63.72		

Anexo 5.- Densidad de especies y de brinzales (altura <1 m) en los tratamientos de fertilización de dos bosques secundarios y uno referencia en la Sierra de Huautla, Morelos. Los valores son el promedio de 4 parcelas para cada parámetro \pm el error estándar.

Variable	Muestreo	Tratamiento			
		Testigo	N	P	N + P
BOSQUE MADURO					
Densidad de especies (spp 4 m ²)	Jun-03	4.00 \pm 0.71 a	6.00 \pm 0.58 a	4.50 \pm 0.29 a	4.75 \pm 0.48 a
	Sep-03	3.50 \pm 0.29 a	3.50 \pm 0.29 a	2.75 \pm 0.25 a	3.00 \pm 0.58 a
	Dic-03	4.00 \pm 0.91 a	4.00 \pm 0.41 a	2.50 \pm 0.50 a	3.00 \pm 0.58 a
	Mar-04	3.25 \pm 0.63 a	3.75 \pm 0.25 a	2.50 \pm 0.50 a	3.75 \pm 0.48 a
	Jun-04	3.00 \pm 0.41 a	4.00 \pm 0.71 a	2.75 \pm 0.25 a	3.50 \pm 0.50 a
Densidad de brinzales (ind 4 m ²)	Jun-03	19.75 \pm 3.50 a	44.50 \pm 7.59 a	52.50 \pm 13.05 a	35.25 \pm 5.51 a
	Sep-03	12.75 \pm 4.17 a	22.25 \pm 7.35 a	21.25 \pm 8.02 a	13.50 \pm 5.69 a
	Dic-03	10.00 \pm 2.89 a	12.00 \pm 2.68 a	16.25 \pm 6.12 a	11.25 \pm 5.25 a
	Mar-04	9.75 \pm 3.20 a	11.25 \pm 1.31 a	15.25 \pm 5.30 a	13.25 \pm 5.27 a
	Jun-04	14.50 \pm 7.88 a	24.00 \pm 8.49 a	13.25 \pm 3.54 a	15.75 \pm 4.17 a
BOSQUE SECUNDARIO					
Densidad de especies (spp 4 m ²)	Jun-03	1.75 \pm 0.63 a	2.00 \pm 0.71 a	1.25 \pm 0.48 a	1.75 \pm 0.48 a
	Sep-03	1.50 \pm 0.65 a	1.25 \pm 0.63 a	1.25 \pm 0.25 a	1.50 \pm 0.29 a
	Dic-03	2.50 \pm 0.29 a	1.50 \pm 0.65 a	1.25 \pm 0.25 a	2.00 \pm 0.41 a
	Mar-04	2.50 \pm 0.29 a	1.00 \pm 0.71 a	1.75 \pm 0.48 a	2.50 \pm 0.29 a
	Jun-04	2.25 \pm 0.25 a	2.00 \pm 0.71 a	1.75 \pm 0.63 a	2.00 \pm 0.41 a
Densidad de brinzales (ind 4 m ²)	Jun-03	3.75 \pm 1.65 a	2.00 \pm 0.71 a	3.00 \pm 1.08 a	3.25 \pm 0.75
	Sep-03	2.75 \pm 1.38 a	2.25 \pm 0.85 a	2.50 \pm 0.87 a	3.50 \pm 0.87
	Dic-03	6.75 \pm 1.65 a	1.75 \pm 0.63 a	2.25 \pm 1.25 a	4.75 \pm 1.11
	Mar-04	6.25 \pm 1.60 a	2.00 \pm 1.22 a	3.50 \pm 0.96 a	5.00 \pm 1.58
	Jun-04	4.00 \pm 1.08 a	2.50 \pm 0.65 a	4.25 \pm 1.84 a	4.50 \pm 1.04
BOSQUE SECUNDARIO CON GANADO					
Densidad de especies (spp 4 m ²)	Jun-03	1.50 \pm 0.29 a	1.50 \pm 0.50 a	1.75 \pm 0.25 a	1.75 \pm 0.25 a
	Sep-03	1.25 \pm 0.25 a	1.50 \pm 0.29 a	1.25 \pm 0.25 a	1.75 \pm 0.25 a
	Dic-03	1.50 \pm 0.29 a	1.00 \pm 0.58 a	1.50 \pm 0.29 a	1.50 \pm 0.65 a
	Mar-04	1.50 \pm 0.29 a	1.00 \pm 0.41 a	1.50 \pm 0.50 a	0.75 \pm 0.75 a
	Jun-04	1.00 \pm 0.58 a	1.00 a	2.50 \pm 0.50 a	1.50 \pm 0.50 a
Densidad de brinzales (ind 4 m ²)	Jun-03	4.50 \pm 1.66 a	11.50 \pm 1.55 a	10.50 \pm 1.55 a	4.75 \pm 1.49 a
	Sep-03	1.50 \pm 0.29 a	3.50 \pm 1.04 a	2.25 \pm 0.63 a	6.75 \pm 2.21 a
	Dic-03	1.75 \pm 0.48 a	1.75 \pm 1.03 a	5.25 \pm 2.36 a	2.50 \pm 1.55 a
	Mar-04	1.50 \pm 0.29 a	1.75 \pm 0.75 a	4.50 \pm 2.87 a	0.75 \pm 0.75 a
	Jun-04	1.25 \pm 0.75 a	1.75 \pm 0.48 a	5.00 \pm 1.08 a	1.67 \pm 0.88 a

Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre tratamientos.

Anexo 6.- Características del manillo en los tratamientos de fertilización de dos bosques secundarios y uno referencia en la Sierra de Huautla, Morelos. Los valores son el promedio de 4 parcelas para cada parámetro \pm el error estándar.

Variable	Muestreo	Tratamiento			
		Testigo	N	P	N + P
BOSQUE MADURO					
Masa (g m ⁻²)	Mar-03	274.12 \pm 35.19 a	360.47 \pm 56.61 a	278.85 \pm 31.92 a	318.30 \pm 38.72 a
	Jun-03	155.02 \pm 33.98 a	160.69 \pm 29.76 a	97.04 \pm 15.70 b	133.44 \pm 22.64 b
	Sep-03	173.24 \pm 47.78 b	187.35 \pm 45.02 a	187.56 \pm 39.23 a	152.07 \pm 31.67 b
	Dic-03	839.68 \pm 178.02 a	541.72 \pm 57.44 b	725.09 \pm 120.79 a	529.41 \pm 79.52 b
	Mar-04	750.06 \pm 160.42 a	519.23 \pm 74.61 a	555.71 \pm 57.63 a	547.15 \pm 47.27 a
	Jun-04	364.13 \pm 76.12 a	359.55 \pm 70.71 a	223.19 \pm 42.64 a	270.37 \pm 26.96 a
N (mg g ⁻¹)	Mar-03	20.31 \pm 2.21 a	19.03 \pm 3.26 a	18.64 \pm 3.13 a	18.87 \pm 2.36 a
	Sep-03	10.50 \pm 1.11 a	9.42 \pm 0.52 a	9.94 \pm 1.60 a	12.43 \pm 1.39 a
	Mar-04	13.66 \pm 0.99 a	13.69 \pm 1.11 a	13.75 \pm 0.62 a	13.65 \pm 0.43 a
P (mg g ⁻¹)	Mar-03	1.35 \pm 0.16 a	1.42 \pm 0.04 a	1.38 \pm 0.02 a	1.34 \pm 0.04 a
	Sep-03	0.63 \pm 0.12 b	0.63 \pm 0.17 b	0.67 \pm 0.05 a	0.93 \pm 0.15 a
	Mar-04	0.72 \pm 0.07 a	0.68 \pm 0.07 a	0.74 \pm 0.05 a	0.66 \pm 0.09 a
Relación N: P	Mar-03	15.98 \pm 3.11 a	13.60 \pm 2.68 a	13.46 \pm 2.15 a	14.05 \pm 1.49 a
	Sep-03	12.70 \pm 0.34 a	13.01 \pm 2.56 a	14.63 \pm 1.16 a	13.97 \pm 1.81 b
	Mar-04	19.57 \pm 2.09 a	20.49 \pm 1.01 a	18.68 \pm 1.07 a	21.45 \pm 2.06 a
N (g m ⁻²)	Mar-03	5.61 \pm 1.30 a	7.01 \pm 1.75 a	5.41 \pm 1.29 a	6.26 \pm 1.70 a
	Sep-03	1.69 \pm 0.32 a	3.39 \pm 1.41 a	1.69 \pm 0.21 a	1.86 \pm 0.20 a
	Mar-04	10.04 \pm 3.36 a	7.19 \pm 1.18 a	7.80 \pm 1.58 a	7.55 \pm 0.73 a
P (g m ⁻²)	Mar-03	0.39 \pm 0.09 a	0.51 \pm 0.11 a	0.39 \pm 0.04 a	0.43 \pm 0.07 a
	Sep-03	0.12 \pm 0.04 a	0.15 \pm 0.01 a	0.12 \pm 0.02 a	0.14 \pm 0.01 a
	Mar-04	0.52 \pm 0.18 a	0.35 \pm 0.05 a	0.42 \pm 0.08 a	0.36 \pm 0.04 a
BOSQUE SECUNDARIO					
Masa (g m ⁻²)	Mar-03	385.46 \pm 54.98 a	347.12 \pm 58.38 a	449.37 \pm 66.15 a	413.18 \pm 50.76 a
	Jun-03	168.98 \pm 28.44 a	95.32 \pm 21.23 b	128.65 \pm 18.39 b	110.93 \pm 21.06 b
	Sep-03	168.79 \pm 34.50 b	268.10 \pm 53.79 a	265.47 \pm 52.56 a	177.68 \pm 31.87 b
	Dic-03	568.82 \pm 109.68 a	531.92 \pm 91.22 b	534.64 \pm 86.92 a	443.34 \pm 33.08 b
	Mar-04	560.01 \pm 77.92 a	459.06 \pm 55.91 a	554.55 \pm 73.34 a	405.55 \pm 48.39 a
	Jun-04	548.78 \pm 87.66 a	449.85 \pm 81.05 a	518.70 \pm 56.88 a	388.38 \pm 64.44 a
N (mg g ⁻¹)	Mar-03	16.41 \pm 4.71 a	12.92 \pm 1.41 a	11.84 \pm 0.44 a	11.56 \pm 0.94 a
	Sep-03	10.18 \pm 1.15 a	12.89 \pm 1.54 a	12.43 \pm 0.56 a	12.85 \pm 1.24 a
	Mar-04	13.54 \pm 0.68 a	15.26 \pm 0.42 a	14.47 \pm 0.96 a	16.20 \pm 0.41 a
P (mg g ⁻¹)	Mar-03	1.51 \pm 0.12 a	1.55 \pm 0.11 a	1.55 \pm 0.09 a	1.53 \pm 0.13 a
	Sep-03	0.67 \pm 0.06 b	0.63 \pm 0.21 b	0.96 \pm 0.18 a	1.14 \pm 0.25 a
	Mar-04	1.10 \pm 0.08 b	1.20 \pm 0.07 b	1.41 \pm 0.05 a	1.44 \pm 0.07 a
Relación N: P	Mar-03	10.50 \pm 2.15 a	8.36 \pm 0.82 a	7.74 \pm 0.66 a	7.57 \pm 0.19 a
	Sep-03	15.09 \pm 0.32 b	16.16 \pm 0.94 a	13.98 \pm 1.90 b	12.31 \pm 1.75 b
	Mar-04	12.43 \pm 0.69 a	12.88 \pm 0.95 a	10.25 \pm 0.39 b	11.31 \pm 0.62 b
N (g m ⁻²)	Mar-03	7.74 \pm 4.43 a	4.70 \pm 1.64 a	5.40 \pm 1.40 a	4.93 \pm 1.09 a
	Sep-03	1.70 \pm 0.30 a	1.60 \pm 0.53 a	3.25 \pm 0.78 a	2.41 \pm 0.71 a
	Mar-04	7.31 \pm 1.45 a	6.94 \pm 0.93 a	8.05 \pm 1.79 a	6.51 \pm 0.79 a
P (g m ⁻²)	Mar-03	0.62 \pm 0.22 a	0.57 \pm 0.21 a	0.70 \pm 0.17 a	0.65 \pm 0.15 a
	Sep-03	0.11 \pm 0.02 b	0.10 \pm 0.03 b	0.22 \pm 0.03 a	0.22 \pm 0.09 a
	Mar-04	0.59 \pm 0.12 a	0.5 \pm 0.10 a	0.78 \pm 0.17 a	0.58 \pm 0.08 a

Variable	Muestreo	Tratamiento			
		Testigo	N	P	N + P
BOSQUE SECUNDARIO CON GANADO					
Masa (g m ⁻²)	Mar-03	232.31 ± 26.85 a	235.95 ± 52.47 a	245.24 ± 33.39 a	215.87 ± 33.99 a
	Jun-03	70.51 ± 13.02 a	71.98 ± 28.96 a	51.30 ± 14.67 b	22.73 ± 2.72 b
	Sep-03	97.42 ± 17.84 b	57.34 ± 10.42 b	107.39 ± 31.05 a	50.09 ± 9.56 b
	Dic-03	329.39 ± 38.03 a	397.65 ± 67.29 b	442.29 ± 54.72 a	357.10 ± 56.66 b
	Mar-04	304.47 ± 20.76 a	393.19 ± 44.59 a	368.16 ± 34.86 a	300.10 ± 26.23 a
	Jun-04	213.21 ± 29.50 a	170.79 ± 29.72 a	226.12 ± 42.41 a	171.65 ± 35.55 a
N (mg g ⁻¹)	Mar-03	8.65 ± 1.25 a	8.66 ± 0.55 a	9.22 ± 0.14 a	9.86 ± 0.70 a
	Sep-03	9.77 ± 1.01 a	11.26 ± 1.54 a	10.65 ± 2.42 a	10.05 ± 1.63 a
	Mar-04	10.88 ± 1.08 a	9.66 ± 0.93 a	9.89 ± 0.96 a	10.53 ± 1.09 a
P (mg g ⁻¹)	Mar-03	1.12 ± 0.08 a	1.07 ± 0.08 a	1.04 ± 0.16 a	1.12 ± 0.12 a
	Sep-03	0.53 ± 0.05 b	0.48 ± 0.09 b	0.48 ± 0.08 b	0.79 ± 0.04 a
	Mar-04	0.57 ± 0.04 b	0.63 ± 0.05 b	0.91 ± 0.07 a	0.85 ± 0.06 a
Relación N: P	Mar-03	7.67 ± 1.02 a	6.67 ± 1.63 a	9.77 ± 1.98 a	9.29 ± 1.58 a
	Sep-03	18.35 ± 0.39 b	24.98 ± 3.93 a	23.30 ± 4.53 b	12.68 ± 1.84 b
	Mar-04	19.43 ± 2.58 a	15.40 ± 0.88 a	11.07 ± 1.50 b	12.56 ± 1.17 b
N (g m ⁻²)	Mar-03	1.99 ± 0.27 a	1.94 ± 0.55 a	2.27 ± 0.53 a	2.26 ± 0.84 a
	Sep-03	0.95 ± 0.11 a	0.66 ± 0.12 a	1.08 ± 0.19 a	0.55 ± 0.20 a
	Mar-04	3.33 ± 0.37 a	3.88 ± 0.93 a	3.69 ± 0.54 a	3.08 ± 0.29 a
P (g m ⁻²)	Mar-03	0.26 ± 0.01 a	0.36 ± 0.12 a	0.23 ± 0.04 a	0.22 ± 0.05 a
	Sep-03	0.05 ± 0.01 a	0.03 ± 0.01 a	0.05 ± 0.01 a	0.04 ± 0.01 a
	Mar-04	0.17 ± 0.01 a	0.25 ± 0.05 a	0.34 ± 0.04 a	0.26 ± 0.04 a

Letras diferentes indican diferencias significativas (p<0.05) entre tratamientos.

Anexo 7.- Características del suelo en los tratamientos de fertilización de dos bosques secundarios y uno referencia en la Sierra de Huautla, Morelos. Los valores son el promedio de 4 parcelas para cada parámetro \pm el error estándar.

Variable	Muestreo	Tratamiento			
		Testigo	N	P	N + P
BOSQUE MADURO					
pH	Mar-03	7.36 \pm 0.36 a	7.20 \pm 0.06 a	6.70 \pm 0.10 a	6.81 \pm 0.15 a
	Sep-03	6.61 \pm 0.13 b	7.08 \pm 0.24 a	6.48 \pm 0.09 b	6.54 \pm 0.12 a
	Mar-04	6.90 \pm 0.10 a	7.12 \pm 0.10 a	6.70 \pm 0.04 b	6.72 \pm 0.07 b
Densidad aparente	Mar-03	0.82 \pm 0.03a	0.83 \pm 0.02 a	0.78 \pm 0.05 a	0.82 \pm 0.03 a
	Mar-04	0.75 \pm 0.01 a	0.80 \pm 0.04 a	0.78 \pm 0.04 a	0.75 \pm 0.01 a
N total (mg g ⁻¹)	Mar-03	4.24 \pm 0.54 a	3.13 \pm 0.03 a	3.16 \pm 0.40 a	4.08 \pm 0.83 a
	Sep-03	4.33 \pm 0.29 a	4.13 \pm 0.46 a	3.69 \pm 0.25 a	3.85 \pm 0.42 a
	Mar-04	6.65 \pm 1.90 a	8.41 \pm 1.72 a	7.62 \pm 1.84 a	9.46 \pm 2.39 a
N-NO ₃ (μg.g ⁻¹)	Mar-03	48.47 \pm 4.76 a	25.66 \pm 4.64 a	21.27 \pm 11.16 a	16.65 \pm 4.43 a
	Sep-03	5.44 \pm 1.20 a	6.12 \pm 3.42 a	1.82 \pm 1.07 a	6.76 \pm 0.71 a
	Mar-04	19.28 \pm 6.5 a5	25.55 \pm 2.67 a	6.55 \pm 2.39 a	29.69 \pm 3.31 a
N-NH ₄ (μg.g ⁻¹)	Mar-03	7.74 \pm 0.47 a	6.74 \pm 0.61 a	8.31 \pm 1.07 a	6.99 \pm 1.63 a
	Sep-03	0.95 \pm 0.27 a	0.71 \pm 0.27 a	0.44 \pm 0.14 a	0.54 \pm 0.14 a
	Mar-04	9.79 \pm 2.34 a	4.89 \pm 2.44 a	10.46 \pm 3.41 a	10.93 \pm 3.43 a
Relación NO ₃ :NH ₄	Mar-03	6.25 \pm 0.49 a	3.39 \pm 2.29 a	3.89 \pm 0.73 a	2.45 \pm 0.52 a
	Mar-04	2.95 \pm 1.61 a	0.68 \pm 0.24 a	25.99 \pm 15.95 a	3.39 \pm 0.77 a
Mineralización potencial de N (μg N g ⁻¹ día ⁻¹)	Mar-03	1.05 \pm 0.60 a	2.52 \pm 1.60 a	2.35 \pm 0.46 a	3.92 \pm 0.22 a
	Mar-04	-0.73 \pm 0.14 a	-0.38 \pm 0.22 a	-0.79 \pm 0.13 a	-0.96 \pm 0.20 a
Nitrificación potencial (μg N g ⁻¹ día ⁻¹)	Mar-03	0.32 \pm 0.20 a	2.02 \pm 1.47 a	1.34 \pm 0.82 a	3.70 \pm 0.05 a
	Mar-04	-0.64 \pm 0.22 a	-0.22 \pm 0.08 a	-0.85 \pm 0.09 a	-0.80 \pm 0.16 a
P total (mg * g ⁻¹)	Mar-03	0.34 \pm 0.08 a	0.32 \pm 0.08 a	0.26 \pm 0.10 a	0.32 \pm 0.05 a
	Sep-03	0.38 \pm 0.04 a	0.34 \pm 0.05 a	0.41 \pm 0.06 a	0.29 \pm 0.09 a
	Mar-04	0.56 \pm 0.09 a	0.59 \pm 0.08 a	0.45 \pm 0.10 a	0.51 \pm 0.11 a
P-HCO ₃ lábil (μg g-1)	Mar-03	8.43 \pm 0.91 a	12.95 \pm 3.34 a	8.44 \pm 0.90 a	9.87 \pm 1.26 a
	Sep-03	12.24 \pm 2.28 a	14.09 \pm 3.90 a	16.46 \pm 3.81 a	13.40 \pm 3.82 a
	Mar-04	15.82 \pm 1.77 a	14.27 \pm 1.28 a	14.01 \pm 2.31 a	17.86 \pm 5.06 a
Relación N:P	Mar-03	17.95 \pm 7.93 a	17.31 \pm 6.21 a	12.01 \pm 3.27 a	16.18 \pm 7.33 a
	Sep-03	11.91 \pm 2.04 a	9.53 \pm 1.30 a	12.86 \pm 2.06 a	9.66 \pm 0.50 a
	Mar-04	12.86 \pm 3.05 a	16.93 \pm 1.13 a	15.04 \pm 2.80 a	18.37 \pm 1.00 a
BOSQUE SECUNDARIO					
pH	Mar-03	6.79 \pm 0.08 a	6.72 \pm 0.26 a	6.80 \pm 0.12 a	6.79 \pm 0.14 a
	Sep-03	6.53 \pm 0.12 a	6.21 \pm 0.14 b	6.42 \pm 0.10 a	6.06 \pm 0.17 b
	Mar-04	6.77 \pm 0.05 a	6.66 \pm 0.19 a	6.78 \pm 0.12 a	6.68 \pm 0.10 a
Densidad aparente	Mar-03	0.87 \pm 0.02 a	0.84 \pm 0.02 a	0.88 \pm 0.03 a	0.86 \pm 0.02 a
	Mar-04	0.78 \pm 0.01 a	0.70 \pm 0.04 a	0.83 \pm 0.01 a	0.80 \pm 0.04 a
N total (mg g ⁻¹)	Mar-03	2.43 \pm 0.28 a	2.80 \pm 0.08 a	2.93 \pm 0.25 a	2.73 \pm 0.26 a
	Sep-03	3.04 \pm 0.08 a	3.46 \pm 0.12 a	3.09 \pm 0.18 a	3.19 \pm 0.15 a
	Mar-04	3.44 \pm 0.25 a	3.64 \pm 0.38 a	4.30 \pm 0.60 a	3.66 \pm 0.17 a

Variable	Muestreo	Tratamiento			
		Testigo	N	P	N + P
N-NO ₃ (µg.g ⁻¹)	Mar-03	14.96 ± 2.65 a	19.57 ± 2.64 a	26.46 ± 5.73 a	17.88 ± 4.37 a
	Sep-03	0.00	0.00	0.00	0.00
	Mar-04	2.12 ± 0.94 a	4.56 ± 2.64 a	6.13 ± 2.65 a	4.80 ± 1.72 a
N-NH ₄ (µg.g ⁻¹)	Mar-03	7.09 ± 0.61 a	5.84 ± 1.22 a	10.84 ± 2.04 a	5.84 ± 1.11 a
	Sep-03	0.33 ± 0.04 a	0.20 ± 0.06 a	0.53 ± 0.17 a	0.27 ± 0.12 a
	Mar-04	7.30 ± 0.95 a	8.12 ± 0.96 a	7.95 ± 0.51 a	9.08 ± 1.50 a
Relación NO ₃ :NH ₄	Mar-03	2.11 ± 0.28 a	2.59 ± 0.58 a	4.03 ± 1.10 a	3.55 ± 1.24 a
	Mar-04	0.28 ± 0.12 a	0.74 ± 0.29 a	0.63 ± 0.40 a	0.49 ± 0.20 a
Mineralización potencial de N (µg N g ⁻¹ día ⁻¹)	Mar-03	1.56 ± 0.50 a	1.68 ± 0.90 a	3.79 ± 1.04 a	1.27 ± 1.19 a
	Mar-04	-0.20 ± 0.05 a	-0.22 ± 0.18 a	-0.21 ± 0.11 a	-0.17 ± 0.14 a
Nitrificación potencial (µg N g ⁻¹ día ⁻¹)	Mar-03	1.38 ± 0.70 a	1.07 ± 1.16 a	3.43 ± 1.30 a	1.09 ± 1.25 a
	Mar-04	-0.07 ± 0.03 a	-0.20 ± 0.09 a	-0.15 ± 0.09 a	-0.16 ± 0.06 a
P total (mg * g ⁻¹)	Mar-03	0.28 ± 0.08 a	0.32 ± 0.09 a	0.21 ± 0.05 a	0.22 ± 0.05 a
	Sep-03	0.27 ± 0.04 a	0.30 ± 0.05 a	0.25 ± 0.11 a	0.18 ± 0.03 a
	Mar-04	0.38 ± 0.12 a	0.35 ± 0.09 a	0.34 ± 0.09 a	0.35 ± 0.08 a
P-HCO ₃ lábil (µg g ⁻¹)	Mar-03	11.37 ± 3.39 a	13.53 ± 4.28 a	6.83 ± 2.82 a	7.62 ± 2.58 a
	Sep-03	8.59 ± 3.57 a	13.24 ± 2.43 a	9.76 ± 2.90 a	16.92 ± 1.17 a
	Mar-04	14.76 ± 3.40 a	16.69 ± 2.43 a	10.48 ± 2.06 a	11.35 ± 3.18 a
P-HCO ₃ lábil (gP m ⁻²)	Mar-03	0.99 ± 0.31 a	0.57 ± 0.24 a	1.17 ± 0.35 a	0.65 ± 0.21 a
	Sep-03	0.73 ± 0.29 a	0.82 ± 0.24 a	1.17 ± 0.23 a	1.46 ± 0.10 a
	Mar-04	1.15 ± 0.28 a	0.73 ± 0.15 a	1.39 ± 0.22 a	0.92 ± 0.28 a
Relación N:P	Mar-03	11.76 ± 3.86 a	16.61 ± 4.90 a	11.43 ± 3.09 a	14.73 ± 3.30 a
	Sep-03	11.93 ± 1.95 a	27.88 ± 18.42 a	12.49 ± 1.98 a	20.64 ± 5.69 a
	Mar-04	12.82 ± 3.29 a	16.00 ± 3.21 a	13.65 ± 3.56 a	12.76 ± 2.12 a
BOSQUE SECUNDARIO CON GANADO					
pH	Mar-03	7.36 ± 0.36 a	7.20 ± 0.06 a	6.70 ± 0.10 a	6.81 ± 0.15 a
	Sep-03	6.61 ± 0.13 b	7.08 ± 0.24 a	6.48 ± 0.09 b	6.54 ± 0.12 b
	Mar-04	6.90 ± 0.10 a	7.12 ± 0.10 a	6.70 ± 0.04 a	6.72 ± 0.07 a
Densidad aparente	Mar-03	0.82 ± 0.03 a	0.83 ± 0.02 a	0.78 ± 0.05 a	0.82 ± 0.03 a
	Mar-04	0.75 ± 0.01 a	0.80 ± 0.04 a	0.78 ± 0.04 a	0.75 ± 0.01 a
N total (mg g ⁻¹)	Mar-03	4.24 ± 0.54 a	3.13 ± 0.03 a	3.16 ± 0.40 a	4.08 ± 0.83 a
	Sep-03	4.33 ± 0.29 a	4.13 ± 0.46 a	3.69 ± 0.25 a	3.85 ± 0.42 a
	Mar-04	6.65 ± 1.90 a	8.41 ± 1.72 a	7.62 ± 1.84 a	9.46 ± 2.39 a
N-NO ₃ (µg.g ⁻¹)	Mar-03	48.47 ± 4.76 a	25.66 ± 4.64 a	21.27 ± 11.16 a	16.65 ± 4.43 a
	Sep-03	5.44 ± 1.20 a	6.12 ± 3.42 a	1.82 ± 1.07 a	6.76 ± 0.71 a
	Mar-04	19.28 ± 6.55 a	25.55 ± 2.67 a	6.55 ± 2.39 a	29.69 ± 3.31 a
N-NH ₄ (µg.g ⁻¹)	Mar-03	7.74 ± 0.47 a	6.74 ± 0.61 a	8.31 ± 1.07 a	6.99 ± 1.63 a
	Sep-03	0.95 ± 0.27 a	0.71 ± 0.27 a	0.44 ± 0.14 a	0.54 ± 0.14 a
	Mar-04	9.79 ± 2.34 a	4.89 ± 2.44 a	10.46 ± 3.41 a	10.93 ± 3.43 a
Relación NO ₃ :NH ₄	Mar-03	6.25 ± 0.49 a	3.39 ± 2.29 a	3.89 ± 0.73 a	2.45 ± 0.52 a
	Mar-04	2.95 ± 1.61 a	0.68 ± 0.24 a	25.99 ± 15.95 a	3.39 ± 0.77 a
Mineralización potencial de N (µg N g ⁻¹ día ⁻¹)	Mar-03	1.05 ± 0.60 a	2.52 ± 1.60 a	2.35 ± 0.46 a	3.92 ± 0.22 a
	Mar-04	-0.73 ± 0.14 a	-0.38 ± 0.22 a	-0.79 ± 0.13 a	-0.96 ± 0.20 a

Variable	Muestreo	Tratamiento			
		Testigo	N	P	N + P
Nitrificación potencial ($\mu\text{g N g}^{-1} \text{ día}^{-1}$)	Mar-03	0.32 \pm 0.20 a	2.02 \pm 1.47 a	1.34 \pm 0.82 a	3.70 \pm 0.05 a
	Mar-04	-0.64 \pm 0.22 a	-0.22 \pm 0.08 a	-0.85 \pm 0.09 a	-0.80 \pm 0.16 a
P total (mg * g ⁻¹)	Mar-03	0.34 \pm 0.08 a	0.32 \pm 0.08 a	0.26 \pm 0.10 a	0.32 \pm 0.05 a
	Sep-03	0.38 \pm 0.04 a	0.34 \pm 0.05 a	0.41 \pm 0.06 a	0.29 \pm 0.09 a
	Mar-04	0.56 \pm 0.09 a	0.59 \pm 0.08 a	0.45 \pm 0.10 a	0.51 \pm 0.11 a
P-HCO ₃ lábil ($\mu\text{g g}^{-1}$)	Mar-03	8.43 \pm 0.91 a	12.95 \pm 3.34 a	8.44 \pm 0.90 a	9.87 \pm 1.26 a
	Sep-03	12.24 \pm 2.28 a	14.09 \pm 3.90 a	16.46 \pm 3.81 a	13.40 \pm 3.82 a
	Mar-04	15.82 \pm 1.77 a	14.27 \pm 1.28 a	14.01 \pm 2.31 a	17.86 \pm 5.06 a
P-HCO ₃ lábil (gP m ⁻²)	Mar-03	0.69 \pm 0.07 a	0.71 \pm 0.08 a	0.97 \pm 0.20 a	0.82 \pm 0.12 a
	Sep-03	1.01 \pm 0.22 a	1.38 \pm 0.33 a	1.13 \pm 0.37 a	1.12 \pm 0.34 a
	Mar-04	1.19 \pm 0.12 a	1.10 \pm 0.13 a	1.10 \pm 0.10 a	1.32 \pm 0.36 a
Relación N:P	Mar-03	17.95 \pm 7.93 a	17.31 \pm 6.21 a	12.01 \pm 3.27 a	16.18 \pm 7.33 a
	Sep-03	11.91 \pm 2.04 a	9.53 \pm 1.30 a	12.86 \pm 2.06 a	9.66 \pm 0.50 a
	Mar-04	12.86 \pm 3.05 a	16.93 \pm 1.13 a	15.04 \pm 2.80 a	18.37 \pm 1.00 a

Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre tratamientos.