



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

Centro de Investigaciones en Ecosistemas

**Efecto del carbono orgánico sobre la
disponibilidad de fósforo y nitrógeno en el
suelo de un ecosistema tropical
estacional mexicano**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
DOCTOR EN CIENCIAS

P R E S E N T A

Noé Manuel Montaña Arias

DIRECTOR DE TESIS: Dr. Felipe Francisco García-Oliva

MÉXICO, D.F.

ENERO, 2008



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:

Genaro y Esperanza
*quienes sin escatimar me
lo han dado todo*

PARA:

Carolina Poleth, por alegrar mi vida

Mi tía Estela y Ana Georgina, por su compañía y apoyo

Genaro y Susana, por el apoyo y las tareas que no hice

Hilda, por el futuro...

Al que cada día me permite existir
y hace posible todo lo que soy

Noé Manuel Montaña agradece:

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT)-México (beca No. 163199), a la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) de la UNAM, a la Fundación TELMEX y al Posgrado en Ciencias Biológicas-UNAM por el apoyo económico que le otorgaron durante sus estudios de doctorado.

Esta tesis se realizó en los laboratorios del *Grupo Cuencas* en el Centro de Investigaciones en Ecosistemas (CIEco), Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Bajo la tutoría de:

Dr. Felipe García-Oliva (director de la tesis, CIEco-UNAM)

Dr. Víctor J. Jaramillo Luque (tutor, CIEco-UNAM)

Dr. Edmundo García-Moya (tutor, Colegio de Postgraduados)

Esta tesis es una contribución al Proyecto “Estructura y Funcionamiento de un Ecosistema Tropical Estacional”. La investigación fue financiada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT)-México (No. G27674-N) y por el Programa de Apoyo a Estudiantes de Posgrado-UNAM.

Forma sugerida para citar esta tesis:

Montaña N.M. 2008. *Efecto del carbono orgánico sobre la disponibilidad de fósforo y nitrógeno en el suelo de un ecosistema tropical estacional mexicano. Tesis de Doctorado.* Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México, Distrito Federal, México (135 pp).

Montaña N.M. 2008. *Effect of organic carbon on soil phosphorous and nitrogen availability of a Mexican tropical deciduous forest. Thesis Ph.D. Dissertation.* Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México. México, Distrito Federal, México (135 pp).

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Felipe García-Oliva, director de esta tesis, por brindarme la oportunidad de trabajar en el “Proyecto Cuencas”, por enseñarme a hacer investigación y sobre todo por su enorme paciencia y apoyo para poder iniciar y concluir esta tesis. Gracias Felipe por creer en mí, por tu disposición, guía, múltiples correcciones y por tus siempre sabias y valiosas aportaciones.

A mis tutores, los doctores Víctor J. Jaramillo y Edmundo García-Moya por su tiempo, apoyo y correcciones a mi trabajo, todo contribuyó enormemente al buen término de esta tesis. Con el Dr. Jaramillo (quien siempre me dará miedo) estoy profundamente agradecido por no permitir que me “hundiera con el barco” cuando el Dr. García-Oliva estuvo de sabático y porque con sus brillantes aportaciones, siempre acompañadas de una amplia visión, me rescató varias veces de lo que parecía imposible salir. Al Dr. García-Moya agradezco sus consejos, el acceso a su siempre actualizado acervo bibliográfico y por guiarme a la brevedad y la contundencia.

A los doctores: Mayra E. Gavito, Norma E. García-Calderón, Jorge Etchevers y Juan José Peña Cabriales por su participación como sinodales de mi examen de doctorado, su tiempo y sus útiles e importantes sugerencias para mejorar la versión final de esta tesis.

Los doctores: Alfonso Valiente, Christina Siebe, Julio Campo y Pilar Huante realizaron importantes comentarios para mejorar el proyecto durante la obtención de mi candidatura a doctor.

La asesoría y apoyo de la M. en C. Maribel Nava-Mendoza fue fundamental para realizar los análisis químicos y microbiológicos del suelo. Gracias Maribel por luchar juntos contra el fósforo y por tu disposición a resolver cualquier inconveniente técnico en el laboratorio. Al Sr. Enrique Tapia y a la Sra. Lolita Lugo agradezco el tiempo extra que muchas veces asignaron a preparar el material del laboratorio.

Al Ing. Salvador Araiza, a Abel Verduzco y Gustavo Verduzco por su ayuda con las colectas de suelo y al personal de la Estación de Biología Chamela de la UNAM por el apoyo logístico durante los tres años de trabajo de campo.

Al Biól. Raúl Ahedo, al Ing. Heberto Ferreira, al Ing. Alberto Valencia, al Ing. Atzimba López y al Ing. Sandokan Barajas por su soporte técnico en el manejo de datos y con varios otros aspectos técnicos de cómputo. El Biól. Genaro Montaña-Arias (FES-Zaragoza, UNAM) varias veces me apoyó en la recopilación de información bibliográfica. Las fotos de los cultivos de bacterias fueron posibles gracias al talentoso trabajo fotográfico de la M. en C. Leonor Solís Rojas.

A los doctores Manuel Maass, Angelina Martínez-Yrizar y Jorge Etchevers por las sugerencias que realizaron al inicio del proyecto. Los Drs. Juan Manuel Sánchez-Yañez (Universidad Michoacana), Mayra Gavito (CIEco UNAM) y John Larsen y Tina Tønnersen (Instituto de Ciencias Agrícolas, Dinamarca) me apoyaron y asesoraron en el estudio de las comunidades bacterianas. Asimismo, gracias al apoyo del Dr. Gerardo Cruz-Flores y de la Biól. Rosario Hernández-Damián (FES-Zaragoza, UNAM) fue posible la medición de la actividad de las fosfatasa.

Con Carlos Anaya Merchant, mi amigo y hermano biogeoquímico, estoy en deuda por toda su ayuda, gracias Carlos por el tiempo asignado a la discusión de ideas, al trabajo de campo y a leer mis manuscritos. A Ana Noguez agradezco su ayuda en el campo durante el primer año de estudio y a Yareni Perroni por las interesantes pláticas al inicio y las “porras” al final de este proyecto.

Con Sandra Quijas y Rosaura Luna estoy profundamente agradecido por que leyeron varias veces el escrito de mi examen de candidatura y por compartir conmigo tiempo, ideas y amistad. A Sandra Quijas le agradezco además por escucharme siempre y por que desde que la conocí con su amistad me rescata del abismo cada día.

Con Ana Lidia Sandoval estoy también en deuda, gran parte del trabajo microbiológico fue gracias a su entusiasta interés en el proyecto y a su talentosa ayuda en el laboratorio de biogeoquímica y microbiología. Gracias Ana por compartir la aventura de aprender microbiología conmigo y por tu alegre compañía en cada viaje.

A los Drs. J. C. Tarafdar (India), H. Laanbroeken (Holanda), Belén Turrion (España), Juan Manuel Ruiz-Lozano (España), Juan Gallardo (España) y Mark Bradford (University of Georgia USA) agradezco el envío de sus publicaciones; al Dr. Mauro Martínez (Universidad Michoacana-México) por prestarme la liofilizadora y a la Dra. Esperanza Martínez-Romero (UNAM-Cuernavaca, México) por sus contundentes lecciones que me ofreció al leer varias veces la revisión bibliográfica que realicé sobre microbiología.

A mi grupo de interlocutores por el tiempo que asignaron para comentar conmigo diversos temas de la Ecología en general y de mi tesis en particular: Rosalva García-Sánchez, Gerardo Cruz, Sara Lucía Camargo, Neptalí Ramírez, Alejandro Alarcón, Hilda Isela Medrano, Verónica Quiroz, Genaro Montaño, Guadalupe Ávila, Manuel Rico, Arcadio Monroy, Susana Montaño, Marlín Pérez-Suárez, Tulio Arredondo, S. Mónica Avilés y David Espinosa-Organista.

A mis amigos y compañeros: Luz Piedad Romero, César González, Sandra Pérez, Ana Burgos, Lyliana Rentería, Humberto Rendón, Jenny Trilleras, Arturo Jiménez, Pablo Piña, Adriana Saldaña, Carmen Herrera, Yolanda García, Guadalupe García, Brenda Miranda, Ivan Chirino, Mari-Jose Martínez, Alejandra González, Teresa Vieyra, etc. Con todos ellos tuve el gusto de compartir gratos momentos de trabajo, compañerismo y calidad humana, gracias a todos por las largas horas compartidas. Especialmente estoy en deuda con Luz Piedad Romero y César González por su continua asesoría en el uso de los Software y con Lyliana Rentería por su disposición a auxiliarme ante mis trámites extra.

Agradezco al Centro de Investigaciones en Ecosistemas de la UNAM por brindarme apoyo durante mis estudios de doctorado. Asimismo, a mis maestros: Alejandro Casas, Miguel Martínez-Ramos, Omar Masera, Ellen Andresen, Víctor Manuel Toledo, Manuel Maass, Angelina Martínez-Yrizar, Patricia Balvanera, Guillermo Ibarra y Gerardo Bocco por sus excelentes cátedras.

Finalmente, quiero agradecer a mi familia en Morelia: mi abuelita Juana Garibay[†], mis tías: Estela, Chela, Adelina, María, mi tío Adolfo y a todos mis primos, quienes siempre me apoyaron durante mis estudios, haciendo fácil mi existir e inolvidable mi estancia en la bella ciudad de Morelia.

ÍNDICE

RESUMEN	1
<i>ABSTRACT</i>	2
PRESENTACIÓN	3
CAPÍTULO I	7
Dissolved organic carbon affects soil microbial activity and nitrogen dynamics in a Mexican tropical deciduous forest	
<i>El carbono orgánico disuelto afecta la actividad microbiana y la dinámica del nitrógeno del suelo en un bosque tropical caducifolio de México</i>	
CAPÍTULO II	33
Linking bacterial communities to soil C and N dynamics in a tropical deciduous forest	
<i>Ligando las comunidades bacterianas a la dinámica del C y N del suelo en un bosque tropical caducifolio</i>	
CAPÍTULO III	62
Relación entre el carbono orgánico disuelto y la dinámica del fósforo en el suelo de un bosque tropical caducifolio de México	
<i>Relationship between dissolved organic carbon and soil phosphorus dynamics of a Mexican tropical deciduous forest</i>	
CAPÍTULO IV	87
Dinámica del nitrógeno y fósforo en el suelo y su relación con la disponibilidad de C: una síntesis y tres modelos para bosque tropical caducifolio	
<i>Soil nitrogen and phosphorus dynamics and its relationship with carbon availability: a synthesis and three models for tropical deciduous forest soils</i>	
CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS	108
ANEXOS	112

RESUMEN

En esta tesis se examinó la variación estacional del C orgánico disuelto (COD) y su efecto sobre la actividad microbiana, la estructura de las comunidades bacterianas cultivables y sobre los procesos de disponibilidad del N y del P en el suelo de un bosque tropical caducifolio en el occidente de México.

En el Capítulo I, se muestra que el suelo de las crestas tuvo dos veces más COD que el suelo de la ladera. Estos sitios fueron usados como tratamientos naturales con niveles contrastantes de COD en el suelo. El COD disminuyó de la estación seca a la estación lluviosa en ambos suelos. La disponibilidad de COD aumentó la biomasa microbiana y su actividad medida como mineralización de C. En cuanto a la dinámica de N se encontró que el N orgánico disuelto, el amonio y la inmovilización de N fueron mayores en el suelo con más COD que en el suelo con menos COD. En contraste, el suelo con menos COD tuvo más nitrato y nitrificación neta que el suelo con mayor COD. Estas evidencias sugieren que la disponibilidad de C favorece la mineralización del N y la protección del amonio en la biomasa microbiana, mientras que el amonio es nitrificado al reducirse la disponibilidad de C para los microorganismos heterótrofos.

En el caso de las comunidades bacterianas (Capítulo II), se registraron en total 28 géneros y 61 especies de bacterias heterótrofas cultivables. La riqueza de especies bacterianas (crestas: 48 spp y laderas: 32 spp, con sólo 19 spp compartidas) y el número de colonias de bacterias heterótrofas fueron mayores en los sitios con más COD, mientras que el número de colonias de bacterias nitrificantes fue mayor en el suelo con menos COD, durante la estación de lluvias. La composición de la comunidad bacteriana cambió cuando disminuyó la concentración de formas lábiles de nutrientes, lo cual posiblemente permite la degradación de compuestos menos lábiles. La baja similitud (36%) en la composición bacteriana entre sitios sugirió que no todas las bacterias son ubicuas, ya que responden de manera distinta a la disponibilidad de nutrientes. También se encontró que las diferencias en la biomasa y composición bacteriana podrían estar más ligadas a la mineralización de C y la nitrificación que la riqueza bacteriana.

En cuanto a la disponibilidad de P (P_i y P_o lábiles; Capítulo III), los suelos con más y menor COD tuvieron similar concentración de P_o y actividad de fosfatasa, mientras las concentraciones de P_i fueron menores y las de P microbiano mayores en el suelo con más COD en la estación seca y al inicio de la estación lluviosa del 2003. Sin embargo, esto no ocurrió en el 2004, cuando la lluvia se concentró al inicio de la estación húmeda. Las concentraciones de P_o y P_i aumentaron en el 2003 y disminuyeron en el 2004 de la estación seca a la lluviosa en ambos suelos, lo cual se asoció con una distinta variación en la humedad del suelo entre los dos años. Los resultados indicaron parcialmente que el C disponible podría regular la dinámica del P_i , pero depende de la variación estacional de la humedad del suelo. En contraste, la dinámica del P_o podría no estar afectada por la disponibilidad de C en el suelo del bosque tropical caducifolio.

En conclusión, esta tesis es el primer estudio en documentar para un bosque tropical caducifolio que a una menor disponibilidad de COD: (1) disminuye la biomasa y la actividad de los microorganismos heterótrofos y probablemente modifica la estructura de las comunidades bacterianas heterótrofas, (2) promueve la presencia de una comunidad bacteriana distinta que podría aprovechar formas menos lábiles de C y nutrientes, pero posiblemente menos competitiva por amonio, (3) disminuye la inmovilización microbiana de amonio y como consecuencia aumenta la actividad de las bacterias quimioautótrofas favoreciendo la nitrificación, lo cual podría promover pérdidas de N por lixiviación o por emisión de óxidos de N a la atmósfera, y (4) que la reducción en el C disponible no mostró una clara relación con la disponibilidad del P_i y P_o , debido a que la dinámica de estas fracciones lábiles de P depende más de la variación en la humedad asociada con la distribución anual de la lluvia que del C disponible en el suelo. Finalmente, estos resultados y los de estudios realizados en otros ecosistemas fueron sintetizados en tres modelos conceptuales (Capítulo IV), los cuales proponen que las dinámicas de las comunidades bacterianas, del N y del P podrían estar funcionalmente acopladas con la disponibilidad de C en los suelos del bosque tropical caducifolio.

ABSTRACT

In this dissertation, seasonal variation of dissolved organic carbon (DOC) and its effects on microbial activity, culturable-bacteria community structure, and N and P dynamics in soils with different organic C concentrations (hilltop and hillslope) were studied in a tropical deciduous forest in western Mexico. Chapter I shows that DOC concentrations were higher at the hilltop soil than at the hillslope soil, and they decreased from the dry to the rainy seasons in both soils. Microbial biomass and potential C mineralization rate (microbial activity), as well as, dissolved organic N and NH_4^+ concentrations and net N immobilization were higher in the soil with higher DOC (hilltop) than in the soil with lower DOC (hillslope). In contrast, net N immobilization and NH_4^+ concentration were depleted in the soil with lower DOC, whereas NO_3^- concentrations and net nitrification were increased. These evidences suggest that C availability favors N mineralization and allows N protection within microbial biomass, while soil autotrophic nitrification is magnified by decreases in C availability for heterotrophic microorganisms.

In the case of bacterial communities (Chapter II) a total of 28 genera and 61 species of culturable heterotrophic bacteria were registered. Bacterial species richness (hilltop: 48 spp and hillslope: 32 spp, with only 19 spp shared) and heterotrophic bacteria counts were higher in the soil with higher DOC. In contrast, nitrifying bacteria counts was higher in the soil with lower DOC during the rainy season. Bacterial composition changed when labile C and nutrients decreased, which could allow the degradation of less labile molecules. A low similarity (36%) in composition of heterotrophic bacterial species between the hilltop and the hillslope suggested that not all bacterial species are ubiquitous, because they respond differently to availability of soil nutrients. Microbial biomass and changes in heterotrophic bacterial composition had a stronger influence on soil C mineralization and nitrification than bacterial species richness.

On P availability (labile forms of P_i and P_o ; Chapter III), we found that both soils had similar P_o concentrations and phosphatase activity, while P_i concentrations were lower and microbial P higher in the soil with higher DOC during the dry and the early-rainy seasons in 2003. However, these results in 2004 were not found when the rain was concentrated in the early-rainy season. P_o and P_i concentrations increased in 2003 and decreased in 2004 from the dry to the rainy season in both soils, which were explained by a different soil moisture variation in the two study years. These results may suggest that likely available C could regulate P_i dynamics, but this regulation depend on seasonal variation of soil moisture, while P_o dynamics and soil C availability was not related.

In conclusion, this dissertation is the first study in tropical deciduous forest soils that provides an evidence which supports that a reduction in soil C availability: (1) decreases microbial biomass and activity of heterotrophic microorganisms, and probably modifies the structure of heterotrophic bacterial communities, (2) promotes the presence of different bacterial communities which could take advantage of less labile C and nutrients, but probably less competitive for NH_4^+ (3) decreases the microbial N immobilization and as a consequence increases autotrophic nitrification, which could promote N loss as NO_3^- leaching, as well as by emissions of N oxides, and (4) soil available C did not show a clear relationship with P_i and P_o availability, because its dynamics could be more coupled to soil moisture variations. Finally, our results and those of studies conducted in other ecosystems were synthesized in three conceptual models (Chapter IV), which propose that bacterial communities, N and P dynamics could be functionally coupled with soil DOC availability in the tropical deciduous forest.

Palabras clave: Biomasa microbiana · Bosque tropical seco · C orgánico disuelto · Disponibilidad de C y N · Diversidad bacteriana · Dinámica de N y P · Ecología funcional · Fosfatasas · Nitrificación.

Key words: Bacterial diversity · Dissolved organic C · Functional soil Ecology · Microbial biomass · N and C availability · Nitrification · soil P inorganic · Phosphatases · Tropical dry forests.

Presentación

*No podemos entender a la biodiversidad sin estudiar
qué ocurre en el sustrato que le da soporte, el suelo*

J. Sarukhán 2006
1er. Congreso Mexicano de Ecología

The nation that destroys its soils destroys itself

F. Roosevelt 1937

PRESENTACIÓN

El nitrógeno (N) y el fósforo (P) son nutrientes esenciales en el crecimiento y desarrollo de los animales, las plantas y los microorganismos. En consecuencia, su disponibilidad es crítica para el funcionamiento de los ecosistemas terrestres (Paul y Clark 1989, Chapin et al. 2002). La disponibilidad de N y de P en el suelo está gran en parte determinada por la actividad de los microorganismos, la cual depende tanto de la disponibilidad de agua como de energía (Atlas y Bartha 2002). La principal fuente de energía para los microorganismos es el C orgánico, sin embargo, éste llega a ser un factor limitante de la actividad microbiana cuando el agua se encuentra disponible, debido a que la mayoría del C en el suelo está en formas recalcitrantes. El C orgánico disponible, esencialmente formado por moléculas estructural y químicamente sencillas (i.e. carbohidratos, proteínas y aminoácidos), aporta sustratos solubles y ricos en energía que pueden ser fácilmente aprovechados por los microorganismos. Cuando hay humedad suficiente para la actividad microbiana, el C disponible puede afectar la disponibilidad de N y P en el suelo (Schimel y Weintraub 2003, García-Oliva et al. 2003). Por ejemplo, la disponibilidad de C promueve la inmovilización de nutrientes por microbios heterótrofos, pero podría reducir la nitrificación y la mineralización del N y del P en el suelo (Gressel y McColl 1997, Booth et al. 2005).

En el bosque tropical caducifolio (BTC), la actividad microbiana afecta la dinámica de nutrientes (N y P) en relación con la disponibilidad de agua: los nutrientes se acumulan en la biomasa microbiana durante la estación seca y son liberados durante la estación lluviosa (Singh et al. 1989, Jaramillo y Sanford 1985, Campo et al. 1998). A pesar de que se ha estudiado el efecto de la disponibilidad del agua sobre la dinámica microbiana y del N y P en el BTC (Jaramillo y Sanford 1985, Maass et al. 2002), hay sólo un trabajo que señala la posible importancia del C disponible en esta relación (García-Oliva et al. 2003). No obstante, no existen trabajos que hayan abordado la relación entre el C disponible, la dinámica de las comunidades microbianas y los procesos de disponibilidad y transformación de N y P en el suelo del BTC.

Estudiar el vínculo entre el C disponible y la transformación del N y del P en el BTC es relevante por al menos tres razones: (1) sus suelos son fuente importante de NO y N₂O a la atmósfera, gases producidos por las altas tasas de nitrificación (Vitousek et al. 1989); (2) la

nitrificación aumenta la posibilidad de pérdida de N por lixiviación o por desnitrificación (Paul y Clark 1989); y (3) identificar el factor que controla la disponibilidad del P inorgánico en el suelo ofrece información sobre un nutrimento clave para el funcionamiento del BTC (Jaramillo y Sanford 1985, Campo et al. 2001). Asimismo, incorporar el papel del C disponible en el ciclaje del N y del P es una prioridad ante los escenarios de cambio de uso del suelo y de cambio climático global, debido a que éstos modifican los flujos y almacenes del C (Trumbore 1997, García-Oliva et al. 2006) y en consecuencia, podrían afectar el C disponible para los procesos microbianos que regulan la disponibilidad de N y P en el suelo.

Esta tesis examina la dinámica estacional del C orgánico disuelto (COD) como una medida de C disponible y documenta las consecuencias de los cambios en su disponibilidad sobre la actividad microbiana, la estructura de las comunidades bacterianas y sobre los procesos que determinan la disponibilidad de N y P en el suelo de un bosque tropical caducifolio ubicado en Chamela, Jalisco, México.

Las principales preguntas de esta investigación fueron:

1. ¿Cuál es el efecto de la disponibilidad de C sobre la estructura de las comunidades bacterianas del suelo y sobre la biomasa y actividad microbianas?
2. ¿Cuál es la relación entre la disponibilidad de C, la mineralización de N y la nitrificación?
3. ¿Cómo afecta la disponibilidad de C a la dinámica de las formas disponibles de P?

Las tres preguntas de investigación son abordadas en cuatro capítulos de esta tesis. En el capítulo I, se presenta información experimental de campo y de laboratorio que documenta la dinámica del C orgánico disuelto (COD) y que revela su papel como regulador de la biomasa y actividad microbianas y de las transformaciones del N (preguntas 1 y 2). A partir de estas evidencias, en el capítulo II se analiza cómo la disponibilidad del COD, N y P afecta la estructura de las comunidades bacterianas del suelo y cómo esta relación podría regular la mineralización de C y la nitrificación (pregunta 1). En el capítulo III se evalúa la relación entre el COD, la actividad de las fosfatasa y la disponibilidad de las fracciones inorgánicas y orgánicas más lábiles de P en el suelo (pregunta 3). En el capítulo IV se presenta una revisión bibliográfica sobre los modelos actuales de las dinámicas de N y de P en los suelos de bosques

tropicales con énfasis en los bosques tropicales caducifolios. En esta revisión se analiza el papel del C disponible sobre las comunidades microbianas y las transformaciones de N y P en el suelo mediante tres modelos conceptuales hipotéticos que integran los resultados de esta tesis y sintetizan la información que existe en la literatura sobre este tema. Por último se presentan de forma resumida las principales conclusiones y perspectivas de esta investigación.

Literatura citada

- Atlas RM, Bartha R. 2002. *Microbial Ecology: Fundamentals and Applications*. Benjamin Cummings, Redwood City, CA (563pp).
- Booth MS, Stark JM, Rastetter E. 2005. Controls on nitrogen cycling in terrestrial ecosystems: a synthetic analysis of literature data. *Ecology* 75:139-157.
- Campo J, Jaramillo VJ, Maass JM. 1998. Pulses of soil phosphorus availability in a Mexican tropical dry forest: effects on seasonality and level of wetting. *Oecologia* 115: 167-172.
- Campo J, Maass JM, Jaramillo VJ, Martínez-Yrizar A, Sarukhán J. 2001. Phosphorous cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem. *Biogeochemistry* 53:161-179.
- Chapin III FS, Matson PA, Mooney HA. 2002. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer, Berlin Heidelberg-New York, USA, (436pp).
- García-Oliva F, Gallardo JF, Montaña NM, Islas P. 2006. Soil carbon and nitrogen dynamics followed by a forest-to-pasture conversion in western Mexico. *Agrof. Syst.* 66:93-100
- García-Oliva F, Sveshtarova B, Oliva M. 2003. Seasonal effect on soil organic carbon dynamic in a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *J. Trop. Ecol.* 19: 1-11
- Gressel N, Mccoll JG. 1997. Phosphorus mineralization and organic matter decomposition: A critical review. In: Cadisch, G. & Giller, K.E. (eds.). *Driven by nature: plant litter quality and decomposition*. CAB International, pp. 297-309
- Jaramillo VJ, Sanford RL Jr. 1995. Nutrient cycling in tropical deciduous forest. In: S.H. Bullock; H.A. Mooney, E. Medina. *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press, pp. 346-361.
- Maass JM, Jaramillo VJ, Martínez-Yrizar A, García-Oliva F, Pérez-Jiménez A, Sarukhán J. 2002. Aspectos funcionales del ecosistema de la selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco. In: Noguera FA, Vega JH, García A, Quezada M (eds) *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM, Mexico City, pp 525-551.
- Paul EA, Clark FE. 1989. *Soil Microbiology and Biochemistry*. Acad. Press, San Diego, (273p).
- Schimel JP, Weintraub MN. 2003. The implications of exoenzyme activity on microbial C and N limitation in soil: a theoretical model. *Soil Biol. Biochem.* 35: 549-563.
- Singh JS, Raghubanshi AS, Singh RS, Srivastava SC. 1989. Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. *Nature* 338: 499-500.
- Trumbore SF. 1997. Potential responses of soil organic carbon to global environmental change. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94: 8284-8291.
- Vitousek P, Matson PM, Volkman C, Maass JM, García-Méndez G. 1989. Nitrous oxide flux from dry tropical forests. *Global Biogeochem Cycles* 3:375-382.

Capítulo I

Dissolved organic carbon affects soil microbial activity and nitrogen dynamics in a Mexican tropical deciduous forest*

El carbono orgánico disuelto afecta la actividad microbiana y la dinámica del nitrógeno del suelo en un bosque tropical caducifolio de México

*Este manuscrito fue publicado en *Plant and Soil* 295: 265-277, 2007 (ver Anexos)

Short running title: Soil N dynamics in a tropical deciduous forest

Dissolved organic carbon affects soil microbial activity and nitrogen dynamics in a Mexican tropical deciduous forest

Noé Manuel Montaña · Felipe García-Oliva* · Víctor J. Jaramillo

*Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México,
Apartado Postal 27-3 Sta. María de Guido, 58090 Morelia, Michoacán, México*

** Corresponding author*

E-mail: fgarcia@oikos.unam.mx

Tel. +52-443-3222715, and Fax: +52-443-3222719

Number of total pages: 32

Number of text pages (included references): 21

Number of tables: 5

Number of figures: 4

Abstract

Seasonal variation of dissolved organic C (DOC) and its effects on microbial activity and N dynamics were studied during two consecutive years in soils with different organic C concentrations (hilltop and hillslope) in a tropical deciduous forest of Mexico. We found that DOC concentrations were higher at the hilltop than at the hillslope soils, and in both soils generally decreased from the dry to the rainy season during the two study years. Microbial biomass and potential C mineralization rates, as well as dissolved organic N (DON) and NH_4^+ concentrations and net N immobilization were higher in soils with higher DOC than in soils with lower DOC. In contrast, net N immobilization and NH_4^+ concentration were depleted in the soil with lowest DOC, whereas NO_3^- concentrations and net nitrification increased. Negative correlations between net nitrification and DOC concentration suggested that NH_4^+ was transformed to NO_3^- by nitrifiers when the C availability was depleted. Taken together, our results suggest that available C appears to control soil microbial activity and N dynamics, and that microbial N immobilization is facilitated by active heterotrophic microorganisms stimulated by high C availability. Soil autotrophic nitrification is magnified by decreases in C availability for heterotrophic microbial activity. This study provides an experimental data set that supports the conceptual model to show and highlight that microbial dynamics and N transformations could be functionally coupled with DOC availability in the tropical deciduous forest soils.

Keywords C and N availability · Dissolved organic C · Microbial biomass · Mexico · Nitrification · Tropical dry forests

Abbreviations DOC – dissolved organic carbon · DON – dissolved organic nitrogen

Introduction

The activity and growth of heterotrophic microorganisms in most soils are limited by C availability when water is not constrained. Dissolved organic C (DOC) represents the main source of energy-rich C substrates for these microorganisms (Wardle 1992; Neff and Asner 2001). Studies show that microbial biomass and activity decrease with the reduction of available C, affecting soil nutrient transformations (Chen and Stark 2000; Schimel and Weintraub 2003; García-Oliva et al. 2003). Soil N dynamics are regulated by microorganisms

that often rely on available C supplies. For example, C availability promotes microbial N immobilization mainly by heterotrophic microbes and in so doing should be related to N demand (Jansson 1958; Hart et al. 1994; Barrett and Burke 2000; Chapin et al. 2002). In contrast, the activity of nitrifying microbes increases when heterotrophic microbes are constrained by available C, because they obtain energy from ammonium oxidation and not from organic C (Verhagen and Laanbroek 1991). Studies in aquatic systems and agricultural and temperate forest soils have documented that C availability favors N immobilization and decreases nitrification (Hart et al. 1994; Strauss and Lamberti 2002; Bernhardt and Likens 2002; Booth et al. 2005). In turn, nitrification may be confined to C depleted sites (Chen and Stark 2000). The relationship between available C and N dynamics has not been studied in tropical deciduous forest soils.

Our comprehension of DOC and dissolved organic N (DON) dynamics in tropical deciduous forests is poor compared to temperate forests, where most studies have been focused (Neff and Asner 2001; Chantigny 2003). To have a complete understanding of N mineralization in tropical forests it is necessary to consider both DOC and DON dynamics because they represent the main stocks of released monomers available for microorganisms (Neff and Asner 2001; Schimel and Bennett 2004). Considerable efforts have been made to understand soil inorganic N dynamics in tropical deciduous forests (Singh et al. 1989; García-Méndez et al. 1991; Raghubanshi 1992; Jha et al. 1996; Saynes et al. 2005; Singh and Kashyap 2006). These studies have suggested that soil moisture is the limiting factor for N-mineralization and nitrification in these tropical forests. However, there is evidence of a possible relationship between N transformations and soil organic C: nitrification rates increase in the rainy season, when soil organic matter and microbial activity decrease (García-Méndez et al. 1991; Roy and Singh 1995; Jha et al. 1996; García-Oliva et al. 2003; Singh and Kashyap 2006). This inverse relationship suggests that N transformations could be controlled by C availability when water is not limiting. The greater nitrous oxide fluxes in tropical deciduous forest than in temperate forests as a result of high soil nitrification (Vitousek et al. 1989; Davidson and Kinglerlee 1997) makes the understanding of N transformations relevant.

The objectives of this study in a tropical deciduous forest in western Mexico were (1) to quantify soil DOC and to establish its relationship with microbial biomass and activity, and (2) to assess the relationship between N mineralization and nitrification with soil DOC. We studied the seasonal dynamics of these variables in two soils with different organic C concentrations which thus provide natural experimental treatments of C levels. We expected:

(A) Higher microbial biomass and activity and net N mineralization in soils with higher organic C and (B) Higher net nitrification in soils with lower organic C. This approach does not alter soil properties as could occur with short-term experimental additions of C or litter removals.

Materials and methods

Study site

We conducted this study in the tropical deciduous forest of the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve, located near the Pacific Coast of Mexico (19°29' N and 105° 01' W). Mean annual temperature is 24.6 °C and mean annual rainfall is 746 mm (1983-2002; García-Oliva et al. 2002). Rainfall is strongly seasonal with seven dry months per year and with 80% of annual rainfall falling from June to October (García-Oliva et al. 1991). The vegetation is a highly diverse tropical deciduous forest (Lott 1993). Its total net primary productivity amounts to 12 Mg ha⁻¹ yr⁻¹ (Martínez-Yrizar et al. 1996). Because of rainfall seasonality, most of the tree species drop their leaves at the end of the rainy season, which represents a new input of organic matter to the soil (Martínez-Yrizar 1995). Soils are sandy-clay-loams, poorly developed, classified as Eutric Regosols in the FAO system (Cotler et al. 2002). The common soil parent material is Tertiary rhyolite and kaolinite is the dominant clay (Campo et al. 2001). Soil organic matter (SOM) content is < 5%, mainly concentrated in the top 5 cm (García-Oliva and Maass 1998).

Field experimental design and soil sampling

The study was conducted in an undisturbed forest within three small watersheds of a long-term ecosystem project (Maass et al. 2002). These watersheds have the same parent material, geologic age, vegetation type, and have different topographic units (López-Blanco et al. 1999). To test the effect of soil organic C on microbial activity and N transformations, we established ten replicate plots in each of two topographic positions: hilltop (slope= 1.2° ± 0.7) and south-facing hillslope (slope= 26° ± 3), distributed in the three watersheds. These topographic positions have different soil C concentrations (37 and 24 mg C g⁻¹ in hilltop and hillslope soils, respectively). Both topographic positions have similar annual solar radiation index (SRI: 4356 and 4475 MJ m⁻² yr⁻¹ for hilltop and hillslope, respectively; Galicia et al. 1999), soil texture (Solís 1993), soil water content (Galicia et al. 1999), and they support similar vegetation (Balvanera et al. 2002).

Each replicate plot was 150 m² (10 x 15 m) and was at least 300 m away from the nearest plot. Soil samples were collected in each plot at three sampling dates: dry (April), early-rainy (June), and rainy (September) seasons, during two consecutive years (2002 and 2003). Annual precipitation was 649 mm in 2002 and 794 mm in 2003. At each sampling date and in each plot, 15 topsoil sub-samples (0-5 cm depth) of approximately 50 g were randomly collected and mixed by hand to form a composite soil sample for each plot. Large pieces of plant remains were removed by hand prior to sampling. The soil samples were stored in black plastic bags, refrigerated at 10 °C, and processed in the laboratory within three days after sampling.

Laboratory analyses

Soil moisture, pH, and nutrients

The composite soil samples were passed through a 2-mm sieve. A sub-sample was oven-dried at 75 °C to constant weight for soil moisture determination by the gravimetric method. Soil pH was measured in deionized water (soil:solution ratio, 1:2 w/v) with a pH meter equipped with a glass electrode (Corning). All C forms were determined with a Total Carbon Analyzer (UIC Mod. CM5012), while N forms were determined colorimetrically using a Bran-Luebbe Auto Analyzer III (Norderstedt, Germany). Each dry sample was ground with a mortar and pestle prior to total soil nutrient analyses. Total C was determined by combustion and coulometric detection (UIC 1995). A correction for inorganic C was unnecessary because its average concentration in these soils (0.024 %) was considered negligible. Total N was determined after acid digestion by a macro-Kjeldahl method and determined colorimetrically (Technicon 1977). Inorganic N (NH_4^+ and NO_3^-) was extracted from fresh sub-samples with 2 M KCl, followed by filtration through a Whatman No. 1 paper filter (Robertson et al. 1999), and determined colorimetrically by the phenol-hypochlorite method (Technicon 1977). Total dissolved nitrogen (TDN) was extracted with deionized water after shaking for 1h and filtering through a Millipore 0.42 μm filter (Jones and Willett 2006); the filtrate was digested with a macro-Kjeldahl procedure and determined as total N. Dissolved organic N (DON) was calculated as the difference between TDN and inorganic N (DIN). Previous to acid digestion one aliquot of the filtrate was used to determine dissolved inorganic N (NH_4^+ plus NO_3^-) in deionized water extracts.

Microbial biomass and carbon availability

Microbial C and N concentrations were determined in field-moist samples by the chloroform fumigation-extraction method (Vance et al. 1987). Fumigated and non-fumigated samples were incubated during 24 h at 25 °C and constant moisture. Microbial C was extracted from both fumigated and non-fumigated samples with 0.5 M K_2SO_4 , filtered through Whatman No. 42 filters (Brookes et al. 1985). C concentration was measured in the C analyzer (see above). Microbial C was calculated by subtracting the extracted C in non-fumigated samples from that of fumigated samples and dividing it by a K_{EC} value of 0.45 (Joergensen 1996). Microbial N was extracted with the same procedure used for microbial C, but was filtered through a Whatman No. 1 paper. The filtrate was acid digested and determined as total N by a macro-Kjeldahl method (Brookes et al. 1985). Microbial N was calculated similar to microbial C, but divided by a K_{EN} value of 0.54 (Joergensen and Mueller 1996).

Water-extracted C represents DOC in the soil solution (Jones and Willett 2006) and constitutes a readily-available C source for microbes (Neff and Asner 2001). Dissolved organic carbon (DOC) was extracted from soil samples with deionized water (1:5 w/v) after shaking for 1 h, filtered through a 0.42- μ m Millipore (cellulose-acetate filter) and determined in the C analyzer (UIC 1995). We used DOC in the soil solution as an index of C availability to microbes because this DOC fraction is presumed to be available to them in the short term compared to DOC in the exchange phase. For example, the free monomers in the soil solution (e.g. amino acids) have an extremely fast turnover rate due to rapid microbial use (Jones et al. 2005).

Potential C mineralization and N transformations

Potential C mineralization, net N mineralization-immobilization, nitrification and DOC and DON changes were measured in 16-day laboratory aerobic incubations. Soil sub-samples were placed in PVC (polyvinyl-chloride) tube cores with a 0.17 mm mesh at the bottom. Following Robertson et al. (1999), each sample was wetted to field water holding capacity with deionized water and incubated in 1 L jars at 26 °C. The jars were regularly aerated and soil moisture was adjusted to field capacity every two days. Potential C mineralization was estimated as evolved CO_2 -C collected in 1 M NaOH traps. Carbonates were precipitated by adding 1.5 M $BaCl_2$ and then titrated with 1 M HCl. The CO_2 -C values were corrected for soil dry weight. Net microbial N immobilization during each incubation period was estimated as the difference between initial and final microbial N concentrations. Thus, positive values represent

immobilization and negative values represent N release from microbial biomass. Also, before and after the incubation, ammonium (NH₄-N), nitrate (NO₃-N), DOC and DON were determined with the previously described methods. Differences between post- and pre-incubation values of inorganic N (NH₄-N plus NO₃-N), NO₃-N, DOC and DON were used to calculate net N mineralization, net nitrification, ΔDOC, and ΔDON; respectively.

Data analyses

All statistical analyses were performed with Statistica 6 software (StatSoft 2000). All data were expressed on a dry-weight basis unless otherwise stated. Data were subjected to a repeated measures analysis of variance (RMANOVA) with one between-subject factor (site: hilltop and hillslope) and two within-factors (year and sampling date), where year and date were treated as repeated measures. A Greenhouse-Geisser correction for time factors was used when the data did not meet the circularity assumption of the repeated-measures analysis. When the RMANOVA indicated significant factor effects, mean comparisons were performed with Tukey's HSD multiple comparison test (von Ende 1993). Data were log-transformed to meet ANOVA assumptions when required (Sokal and Rohlf 1995), but are reported in their original scale of measurement. Pearson correlations were used to explore relationships among soil parameters. Stepwise multiple-regression analysis was performed to examine control variables on microbial activity and N dynamics measured in laboratory incubations. In all cases, $P \leq 0.05$ was taken to be significant.

Results

Soil pH, moisture and total C and N

Soil pH was slightly acidic (6.3-6.7) and did not vary between sites, years or sampling dates (Tables 1 and 3). In contrast, samples collected at hilltop soils had higher soil moisture than those collected at hillslope soils, but these differences were less than 3%, and moisture was lowest in samples collected in the dry season in both topographic positions in the two study years (Tables 1 and 3). Hilltop soils had higher C ($32.8 \pm 2 \text{ mg g}^{-1}$) and N ($2.5 \pm 0.4 \text{ mg g}^{-1}$) concentrations than hillslope soils ($C = 23.1 \pm 3$ and $N = 1.9 \pm 0.2 \text{ mg g}^{-1}$; Tables 1 and 3). Rainy-season soil showed the lowest C and N concentrations in the two topographic positions during both study years (Table 1). The C:N ratio in hilltop soils increased during the rainy season in both years (Tables 1 and 3).

Dissolved, available, and microbial forms

Dissolved organic C (DOC) was higher at the hilltop than at the hillslope soils (Tables 2 and 3) for all sampling dates, and generally decreased from the dry season towards the early-rainy and rainy seasons in both study years. DOC represented between 0.5 – 0.9% of the total soil organic C concentrations. In contrast, dissolved organic N (DON) concentrations only differed between topographic positions (Table 3), with an almost two-fold higher concentration in the hilltop than in hillslope soils both years (Table 2). Ammonium concentrations were higher in 2002 than in 2003 (9.7 ± 0.07 and $7.4 \pm 0.1 \mu\text{g g}^{-1}$, respectively) and higher at the hilltop soils ($10.3 \pm 1.8 \mu\text{g g}^{-1}$) than at the hillslope soils ($6.8 \pm 0.9 \mu\text{g g}^{-1}$). Also, ammonium concentrations were nearly twice as high in the dry season than in the early-rainy and rainy seasons (Tables 2 and 3) in both study years. In contrast, nitrate concentrations were higher at the hillslope ($32.1 \pm 2.9 \mu\text{g g}^{-1}$) than at the hilltop soils ($15.9 \pm 4.1 \mu\text{g g}^{-1}$), and increased consistently during the rainy season only at the hillslope soils in the two study years (Tables 2 and 3).

Microbial C was generally higher at the hilltop than at the hillslope soils and it decreased from the dry to the rainy season (Tables 2 and 3). In contrast, microbial N did not differ between topographic positions, except in the early-rainy season when the hilltop soils had higher concentration than the hillslope soils (Tables 2 and 3). Except for the hilltop soil during 2003, microbial N concentrations were lowest in rainy season samples (Table 2). Microbial C:N ratios were higher at the hilltop than at the hillslope soils, but did not show clear seasonal variation (Tables 2 and 3).

Correlation analysis showed that soil moisture was negatively correlated with DOC, microbial C and ammonium, but positively with nitrate (Table 4). DOC was positively correlated with DON, ammonium and microbial C and N. Likewise, ammonium was positively correlated with microbial C and N. In contrast, nitrate was negatively correlated with DOC, ammonium and microbial C (Table 4).

Laboratory soil incubations

Soil incubations resulted in a reduction of DOC concentrations. The hilltop and hillslope soils showed contrasting seasonal variation in ΔDOC both years. The incubated hilltop soils showed lower reduction of DOC in samples collected in the dry than for samples collected during the early-rainy and rainy seasons, whereas the opposite trend occurred at the hillslope soil: the greater reductions of DOC were measured in the incubated samples collected during

the dry season (Table 3; Fig. 1a). On the other hand, DON increased after incubation with no significant seasonal variation in the incubated hillslope soils (Table 3; Fig. 1b); whereas in the incubated hilltop soils DON increased in samples collected during dry season and decreased in those collected during the early-rainy and rainy seasons in both study years (Fig. 1b).

Potential C mineralization in the incubated hilltop samples was nearly double that of the hillslope soils and was generally higher in samples collected in the dry than in the early-rainy and rainy seasons in both study years (Tables 3; Fig. 2). Potential C mineralization was positively and significantly explained by both DOC and microbial C (Table 5). Net N immobilization was higher in the incubated hilltop samples than in the hillslope soils (more negative values, which represent N release from microbial biomass) in both study years (Tables 3; Fig. 3a). Seasonally, it was higher and positive in the samples collected during the dry season and generally lowest and negative in samples collected in the early-rainy and rainy seasons (Fig. 3a). N immobilization showed a positive relation to ammonium concentration and a negative relation to microbial N concentration (Table 5). Net N mineralization and net nitrification were lower in the incubated hilltop samples than in the hillslope soils. Net mineralization was higher in samples collected during the wet season (i.e., early and rainy) than in those collected in the dry season at both sites. Net nitrification was also generally higher in samples collected during the wet season (Table 3; Figs. 3b and c) and inversely related to both DOC and microbial C (Table 5).

Discussion

Our results showed that the soil at the two topographic positions had different soluble organic C availability. The higher DOC concentration in the hilltop soil agreed with a higher organic material accumulation, while the lower DOC concentration occurred in the hillslope soil, where organic material is removed by erosion as quickly as it accumulates (Galicía et al. 1995; García-Oliva et al. 1995; García-Oliva and Maass 1998). DOC accumulation during the dry season in both hilltop and hillslope soils may be attributed to the input of organic matter through litterfall and root death (Kummerow et al. 1990; Martínez-Yrizar 1995; García-Oliva et al. 2003). In contrast, DOC concentrations decreased during the rainy season, which was likely due to leaching, microbial use, and a lower microbial production of DOC during this period (Neff and Asner 2001). Another study conducted in this tropical forest reported higher concentrations of soluble carbohydrates and proteins in dry-season than in rainy-season soil (García-Oliva et al. 2003). This suggests a lower C availability during the growing season,

when soil moisture stimulates microbial activity and increases DOC consumption, because it represents the main C source for heterotrophic microorganisms (Wardle 1992; Neff and Asner 2001). Therefore, the decrease in soluble available C may constrain microbial growth and activity during the growing season when water availability is not limiting.

Soil microbial C and N concentrations showed the expected seasonal pattern in tropical deciduous forests: accumulation during the dry period and reduction during the rainy season (Singh et al. 1989; Srivastava 1992; Lodge et al. 1994; Jaramillo and Sanford 1995; Saynes et al. 2005). The reduction in microbial biomass during the wet period has been explained by microbivorous grazing and by microbial cell lysis due to soil wetting (Singh et al. 1989; Srivastava 1992). Additionally, the positive relationship among microbial biomass, potential C mineralization and DOC, suggest that the decreases in microbial biomass and activity during the rainy season could also be explained by the concurrent decreases in soil available C heavily consumed by heterotrophic microbes in the early-rainy season. This was suggested by García-Oliva et al. (2003) in a previous study conducted in the Chamela forest soils. Nevertheless, further work is required to test this hypothesis because correlative results cannot resolve if DOC was a substrate or a product of microbial activity and makes difficult establishment of causation (Neff and Asner 2001).

Soluble C availability stimulated heterotrophic microbial activity and thus N mineralization, which would explain the higher ammonium concentration in the soil with higher DOC (i.e., hilltop soil). This supports the hypothesis of a higher N mineralization favored by soluble C availability. Heterotrophic microorganisms use energy to mineralize DON and to immobilize ammonium and some DON forms when demand for N increases (Hadas et al. 1992; Asmar et al. 1994; Chapin et al. 2002). Our data showed that C availability also stimulated N immobilization, because a higher active heterotrophic biomass required greater N concentrations to supply their metabolic maintenance needs (Hart et al. 1994; Barrett and Burke 2000; Bernhardt and Likens 2002; Schimel and Weintraub 2003). For example, the soil with both higher DOC and potential C mineralization rate showed greater microbial C and higher net N immobilization. Likewise, the reduction in DON concentration at the end of incubation period in the soil with higher available C suggests an increase in the immobilization of DON; whereas the increase in DON concentration in the soil with lower available C indicates a decline in net DON immobilization. These differences between hilltop and hillslope soils are not due to differences in geochemical adsorption since both soils have similar texture and clay minerals (Solís 1993; Galicia et al. 1995; Campo et al. 2001). Thus

microbial N immobilization prevailed in the hilltop soils. In turn, we propose that higher soluble C availability promotes ammonium formation, but also increases microbial demand for DON and ammonium favoring a higher microbial N recycling. This is consistent with findings in a variety of ecosystems, which show that higher soil C availability favors N retention (Luizao et al. 1992; Hart et al. 1994; Barrett and Burke 2000; Booth et al. 2005).

Although, we expected higher net N mineralization in soils with higher DOC, this was not the case. This may be explained in two ways: (1) a rapid nitrification occurred during the incubation period representing approximately 96% of net N mineralization, similar to reports in other tropical forest soils (Vitousek and Matson 1988), and (2) net N mineralization likely did not reflect a relationship with C availability due to the limitation of net measurements. We could speculate that gross N mineralization may have been higher in soils with higher DOC. However, the higher nitrate concentration and net nitrification in the soil with lower DOC and the negative correlations between nitrate and ammonium concentrations, as well as between nitrate and DOC concentrations, support the hypothesis that low DOC concentration for heterotrophic microorganisms promotes autotrophic nitrification, because the reduction of C availability decreases N immobilization by heterotrophic microbes and favors that soil ammonium can be used by nitrifying bacteria as an energy source (Verhagen and Laanbroek 1991; Hart et al. 1994; Chen and Stark 2000; Bernhardt and Likens 2002; Strauss and Lamberti 2002; Booth et al. 2005). The higher net N mineralization and net nitrification during the rainy season is consistent with the seasonal pattern of nitrification reported in other studies in tropical deciduous forests (Singh et al. 1989; García-Méndez et al. 1991; Raghubanshi 1992; Roy and Singh 1995; Jha et al. 1996; Saynes et al. 2005; Singh and Kashyap 2006). Furthermore, our study showed that net nitrification increased during the rainy season when soil DOC concentration was lowest and N immobilization was negative. This highlights that soil C availability can exert strong control on autotrophic nitrification in tropical deciduous forests when water is not limiting.

Finally, this study is the first in tropical deciduous forest soils that provides an experimental data set that supports a conceptual model that has been developed over the last decade, which predicts that C availability may control microbial dynamics and N transformations (Hart et al. 1994; Chen and Stark 2000; Bernhardt and Likens 2002; Strauss and Lamberti 2002; Schimel and Bennett 2004; Booth et al 2005; Fig. 4). Based on our results we hypothesized that the prediction of conceptual model may also occur in soils of the Chamela tropical deciduous forest. The model suggests that DOC stimulates the activity of

heterotrophic microorganisms, which increases microbial demand for N and thus promotes N immobilization allowing N protection in microbial biomass (Fig. 4a). In contrast, lower soil DOC concentration reduces microbial N immobilization, because the growth and activity of the heterotrophic microorganisms are constrained by soluble C availability (Fig. 4b). Under this situation, nitrifiers are more efficient competitors for ammonium than heterotrophic microorganisms and as a consequence autotrophic nitrification increases. This could increase N loss by nitrate leaching as well as by emissions of N oxides (Paul and Clark 1989; Davidson and Kinglerlee 1997). N losses through nitrification could be magnified when soil C levels decrease due to forest conversion (García-Oliva et al. 2006). Our results highlight the need to consider functionally coupled C and N dynamics in tropical deciduous forest soils.

Acknowledgements

We thank Edmundo García-Moya for useful and constructive comments on this project. We would like to thank Maribel Nava-Mendoza for her technical support with chemical analyses in the laboratory. We are also grateful to Salvador Araiza, Abel Verduzco, Carlos Anaya and Ana Noguez for their help in the field work, and Enrique Tapia for his support in the laboratory. We thank Raúl Ahedo, Heberto Ferreira and Alberto Valencia for assistance in data processing, and the personnel of the Chamela Biological Station of the Institute of Biology, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) for logistic support during field work. We also thank the critical comments of two anonymous reviewers, who helped us to considerably improve the manuscript for publication. N.M. Montaña acknowledges Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT)-Mexico (No. 163199) and Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP)-UNAM for scholarships to pursue a doctoral degree in the Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM, Mexico. This project was supported by CONACyT-Mexico (G27674-N).

References

- Asmar F, Eiland F, Nielse NE (1994) Effect of extracellular-enzyme activities on solubilization rate of soil organic nitrogen. *Biol Fertil Soils* 17:32-38
- Balvanera P, Lott E, Segura G, Siebe Ch, Islas A (2002) Patterns of beta-diversity in a Mexican tropical dry forest. *J Veget Sci* 13:145-158
- Barrett JE, Burke IC (2000) Potential nitrogen immobilization in grassland soils across a soil organic matter gradient. *Soil Biol Biochem* 32:1707-1716
- Bernhardt ES, Likens G (2002) Dissolved organic carbon enrichment alters nitrogen dynamics in a forest stream. *Ecology* 83:1689-1700

- Booth MS, Stark JM, Rastetter E (2005) Controls on nitrogen cycling in terrestrial ecosystems: a synthetic analysis of literature data. *Ecology* 75:139-157
- Brookes P, Landman A, Pruden G, Jenkinson D (1985) Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: a rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil. *Soil Biol Biochem* 17:837-842
- Campo J, Maass JM, de Pablo L (2001) Intemperismo en un bosque tropical seco de México. *Agrociencia* 35:245-254
- Chantigny MH (2003) Dissolved and water-extractable organic matter in soils: a review on the influence of land use and management practices. *Geoderma* 113:357-380
- Chapin III FS, Matson PA, Mooney HA (2002) Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer, Berlin Heidelberg-New York, USA, p 436
- Chen J, Stark JM (2000) Plant species effects and carbon and nitrogen cycling in a sagebrush-crested wheatgrass soil. *Soil Biol Biochem* 32:47-57
- Cotler H, Durán E, Siebe Ch (2002) Caracterización morfo-edafológica y calidad de sitio de un bosque tropical caducifolio. In: Noguera FA, Vega JH, García A, Quezada M (eds) *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM, Mexico City, pp 17-79
- Davidson EA, Kinglerlee W (1997) A global inventory of nitric oxide emissions from soils. *Nutr Cycl Agroecosyst* 48:37-50
- Galicia L, García-Oliva F, López-Blanco J (1995) Efecto de la estructura jerárquica del relieve en la distribución de las características físicas de los suelos en una cuenca tropical estacional mexicana. *Bol Invest Geográficas* 13:53-75
- Galicia L, López-Blanco J, Zarco-Arista AE, Filips V, García-Oliva F (1999) The relationship between solar radiation interception and soil water content in a tropical deciduous forest in Mexico. *Catena* 36:153-164
- García-Méndez G, Maass JM, Matson P, Vitousek P (1991) Nitrogen transformations and nitrous oxide flux in a tropical deciduous forest in Mexico. *Oecologia* 88:362-366
- García-Oliva F, Ezcurra E, Galicia L (1991) Pattern of rainfall distribution in the Central Pacific coast of Mexico. *Geografiska Annaler* 73:179-186
- García-Oliva F, Martínez-Lugo R, Maass JM (1995) Long-term net soil erosion as determined by ¹³⁷Cs redistribution in an undisturbed and perturbed tropical deciduous forest ecosystem. *Geoderma* 68:135-147
- García-Oliva F, Maass JM (1998) Efecto de la transformación de la selva a pradera sobre la dinámica de los nutrientes en un ecosistema tropical estacional en México. *Bol Soc Bot Mex* 62:39-48
- García-Oliva F, Camu A, Maass JM (2002) El clima de la Región de Central de la costa del Pacífico Mexicano. In: Noguera FA, Vega JH, García A, Quezada M (eds) *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM, Mexico City, pp 3-10
- García-Oliva F, Sveshtarova B, Oliva M (2003) Seasonal effect on soil organic carbon dynamic in a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *J Trop Ecol* 19:1-11
- García-Oliva F, Gallardo JF, Montaña NM, Islas P (2006) Soil carbon and nitrogen dynamics followed by a forest-to-pasture conversion in western Mexico. *Agrof Syst* 66:93-100
- Hadas A, Sofer M, Molina JE, Barak P, Clapp CE (1992) Assimilation of nitrogen by soil microbial population: NH₄ versus organic N. *Soil Biol Biochem* 24:137-143
- Hart S, Nason GE, Myrold D, Perry DA (1994) Dynamics of gross nitrogen transformations in an old-growth forest: the carbon connection. *Ecology* 75:880-891
- Jansson SL (1958) Tracer studies on nitrogen transformation in soil with special attention to mineralization-immobilization relationships. *Ann Royal Agric Coll Sw* 24:101-361

- Jaramillo VJ, Sanford Jr RL (1995) Nutrient cycling in tropical deciduous forest. In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E (eds) Seasonally dry tropical forest. University Press, Cambridge, pp 346-361
- Jha PB, Singh JS, Kashyap AK (1996) Dynamics of viable nitrifier community and nutrient availability in dry tropical forest habitat as affected by cultivation and soil texture. *Plant Soil* 180:277-285
- Joergensen RG (1996) The fumigation-extraction method to estimate soil microbial biomass: calibration of the k_{EC} value. *Soil Biol Biochem* 28:25-31
- Joergensen RG, Mueller T (1996) The fumigation-extraction method to estimate soil microbial biomass: calibration of the k_{EN} value. *Soil Biol Biochem* 28:33-37
- Jones DL, Healey JR, Willett VB, Farrar JF, Hodge A (2005) Dissolved organic nitrogen uptake by plants an important N uptake pathway? *Soil Biol Biochem* 37:413-423
- Jones DL, Willett VB (2006) Experimental evaluation of methods to quantify dissolved organic nitrogen (DON) and dissolved organic carbon (DOC) in soil. *Soil Biol Biochem* 38:991-999
- Kummerow J, Castellanos J, Maass JM, Larigauderie A (1990) Productions of fine roots and the seasonality of their growth in a Mexican tropical dry forest. *Vegetatio* 90:73-80
- Lodge DJ, McDowell WH, McSwiney CP (1994) The importance of nutrient pulses in tropical forests. *Trends Ecol Evol* 9:384-387
- López-Blanco J, Galicia L, García-Oliva F (1999) Hierarchical analysis of relief features in a small watershed in a tropical deciduous forest ecosystem in Mexico. *Suppl Geogr Fis Dinam Quat* 22:33-40
- Lott EJ (1993) Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela Bay region, Jalisco, Mexico. *Occ Papers Calif Acad Sci* 148:1-60
- Luizao RC, Bonde TA, Rosswall T (1992) Seasonal variation of soil microbial biomass. The effects of clearfelling or tropical rainforest and establishment of pasture in the Central Amazon. *Soil Biol Biochem* 8:805-813
- Maass JM, Jaramillo VJ, Martínez-Yrizar A, García-Oliva F, Pérez-Jiménez A, Sarukhán J (2002) Aspectos funcionales del ecosistema de la selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco. In: Noguera FA, Vega JH, García A, Quezada M (eds) *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM, Mexico City, pp 525-551
- Martínez-Yrizar A (1995) Biomass distribution and primary productivity of tropical dry forest. In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E (eds) Seasonally dry tropical forest. University Press, Cambridge, pp 327-345
- Martínez-Yrizar A, Maass JM, Pérez-Jiménez A, Sarukhán J (1996) Net primary productivity of a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *J Trop Ecol* 12:169-175
- Neff JC, Asner GP (2001) Dissolved organic carbon in terrestrial ecosystems: synthesis and a model. *Ecosystems* 4:29-48
- Paul EA, Clark FE (1989) *Soil Microbiology and Biochemistry*. Academic Press, San Diego, Calif, p 273
- Raghubanshi AS (1992) Effect of topography on selected soil properties and nitrogen mineralization in a dry tropical forest. *Soil Biol Biochem* 24:145-150
- Robertson PG, Coleman DC, Bledsoe CS, Sollins P (1999) Standard soil methods for long-term ecological research (LTER). University Press, Oxford, New York, pp 258-271
- Roy S, Singh JS (1995) Seasonal and spatial dynamics of plant-available N and P pools and N-mineralization in relation to fine roots in a dry tropical forest habitat. *Soil Biol Biochem* 27:33-40
- Saynes V, Hidalgo C, Etchevers J, Campo J (2005) Soil C and N dynamics in primary and secondary seasonally dry tropical forests in Mexico. *Appl Soil Ecol* 29:282-289

- Schimel JP, Weintraub MN (2003) The implications of exoenzyme activity on microbial C and N limitation in soil: a theoretical model. *Soil Biol Biochem* 35:549-563
- Schimel JP, Bennett J (2004) Nitrogen mineralization: challenges of a changing paradigm. *Ecology* 85:591-602
- Singh JS, Raghubanshi AS, Singh RS, Srivastava SC (1989) Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. *Nature* 338:499-500
- Singh JS, Kashyap AK (2006) Dynamics of viable nitrifier community, N mineralization and nitrification in seasonally dry tropical forests and savanna. *Microbiol Res* 161:169-179
- Sokal RR, Rohlf FJ (1995) *Bometry*. Freeman and Company, San Francisco, Calif, p 832
- Solis E (1993) Características fisicoquímicas de un suelo en un ecosistema tropical estacional Bs. Thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, México City, Mexico, p 91
- Srivastava SC (1992) Microbial C, N and P in dry tropical soils: seasonal changes and influence of soil moisture. *Soil Biol Biochem* 24:711-714
- StatSoft (2000) *Statistica ver. 6.0. for Windows [Computer program manual]*. Tulsa, OK
- Strauss EA, Lamberti G (2002) Effect of dissolved organic carbon quality on microbial decomposition and nitrification rates in stream sediments. *Freshwater Biology* 47:65-74
- Technicon (1977) *Technicon industrial System. Method No. 329-74W/B Individual/simultaneous determinations of nitrogen and/or phosphorus in BD acid digest*. Technicon Industrial Systems, New York.
- UIC (1995) *Operation manual for the CM5012 CO2 Colourmeter*. UIC Joliet IL., USA
- Vance ED, Brookes AC, Jenkinson DS (1987) An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biol Biochem* 19:703-707
- Verhagen FJ, Laanbroek HJ (1991) Competition for ammonium between nitrifying and heterotrophic bacteria in dual energy-limited chemostats. *App Environ Microbiol* 57:3255-3263
- Vitousek P, Matson PM (1988) Nitrogen transformations in a range of tropical forest soils. *Soil Biol Biochem* 20:361-367
- Vitousek P, Matson PM, Volkman C, Maass JM, García-Méndez G (1989) Nitrous oxide flux from dry tropical forests. *Global Biogeochem Cycles* 3:375-382
- von Ende CN (1993) Repeated measures analysis: growth and other time-dependent measures. In: Scheiner SM, Gurevitch J (eds) *Design and analysis of ecological experiments*. Chapman and Hall, New York, USA, pp 113-137
- Wardle DA (1992) A comparative assessment of the factors which influence microbial biomass carbon and nitrogen levels in soil. *Biol Rev* 67:321-358

TABLES

Table 1 Seasonal means (\pm standard error) of pH, moisture, total nutrient concentrations, and C:N ratios at hilltop and hillslope soils during two consecutive years in a tropical deciduous forest at Chamela, Mexico

	Year 2002		Year 2003	
	Hilltop	Hillslope	Hilltop	Hillslope
pH (soil:water 1:2)				
Dry season	6.7 (0.07)	6.6 (0.07)	6.5 (0.09)	6.7 (0.03)
Early-rainy season	6.5 (0.20)	6.5 (0.10)	6.3 (0.18)	6.6 (0.07)
Rainy season	6.6 (0.09)	6.3 (0.20)	6.4 (0.10)	6.3 (0.13)
Moisture (%)				
Dry season	2.0 (0.1) ^{cA}	1.7 (0.2) ^{cB}	2.1 (0.3) ^{cA}	1.9 (0.5) ^{cB}
Early-rainy season	5.5 (0.1) ^{bA}	4.7 (0.1) ^{bB}	8.4 (0.5) ^{bA}	6.7 (0.7) ^{bB}
Rainy season	20.3 (0.8) ^{aA}	19.1 (0.7) ^{aB}	26.1 (0.6) ^{aA}	22.7 (1.0) ^{aB}
Total soil C (mg C g ⁻¹)				
Dry season	36.5 (3.1) ^{aA}	27.5 (1.5) ^{aB}	36.5 (2.9) ^{aA}	26.1 (1.0) ^{aB}
Early-rainy season	33.0 (1.0) ^{aA}	27.6 (2.1) ^{aB}	34.8 (2.4) ^{aA}	24.0 (1.2) ^{aB}
Rainy season	29.9 (2.2) ^{aA}	21.7 (2.2) ^{bB}	28.7 (1.4) ^{bA}	19.8 (2.2) ^{bB}
Total soil N (mg N g ⁻¹)				
Dry season	3.4 (0.2) ^{aA}	2.3 (0.1) ^{aB}	2.9 (0.2) ^{aA}	2.4 (0.1) ^{aB}
Early-rainy season	2.9 (0.2) ^{bA}	1.9 (0.1) ^{bB}	2.3 (0.1) ^{bA}	2.0 (0.1) ^{bB}
Rainy season	1.9 (0.2) ^{cA}	1.6 (0.1) ^{cB}	1.4 (0.1) ^{cA}	1.2 (0.1) ^{cB}
Total soil C:N				
Dry season	11.2 (1.2) ^{bA}	12.1 (1.0) ^{aA}	13.2 (1.5) ^{bA}	12.1 (1.9) ^{aA}
Early-rainy season	11.7 (0.8) ^{bA}	14.3 (1.4) ^{aA}	15.6 (1.8) ^{bA}	11.5 (0.8) ^{aA}
Rainy season	17.1 (2.9) ^{aA}	13.5 (2.8) ^{aA}	24.8 (4.8) ^{aA}	16.4 (3.0) ^{aA}

Values followed horizontally by a different uppercase letter (A and B) indicate that means are significantly different ($p \leq 0.05$) between sites (hilltop and hillslope) within sampling date in the same year; whereas different lowercase letters (a, b, c) vertically indicate that means are significantly different ($p \leq 0.05$) among sampling dates within a site

Table 2 Seasonal means (\pm standard error) of dissolved, available, and microbial forms of C and N at hilltop and hillslope soils during two consecutive years in a tropical deciduous forest at Chamela, Mexico

	Year 2002		Year 2003	
	Hilltop	Hillslope	Hilltop	Hillslope
Ammonium ($\mu\text{g NH}_4^+ \text{g}^{-1}$)				
Dry season	17.5 (1.6) ^{aA}	12.3 (1.9) ^{aB}	14.7 (1.2) ^{aA}	10.1 (1.1) ^{aB}
Early-rainy season	7.9 (1.1) ^{bA}	5.9 (1.1) ^{bB}	5.5 (0.8) ^{bA}	3.2 (0.7) ^{bB}
Rainy season	8.7 (1.2) ^{bA}	5.6 (1.2) ^{bB}	7.3 (0.8) ^{bA}	3.9 (1.0) ^{bB}
Nitrate ($\mu\text{g NO}_3^- \text{g}^{-1}$)				
Dry season	11.8 (1.1) ^{aB}	18.2 (0.5) ^{bA}	20.1 (1.5) ^{aB}	30.6 (5.2) ^{bA}
Early-rainy season	14.2 (1.5) ^{aB}	29.0 (4.9) ^{aA}	15.6 (1.4) ^{aB}	34.4 (5.4) ^{bA}
Rainy season	16.3 (1.1) ^{aB}	34.1 (3.4) ^{aA}	17.7 (0.8) ^{aB}	46.4 (2.1) ^{aA}
DOC ^a ($\mu\text{g g}^{-1}$)				
Dry season	217.3 (11.2) ^{aA}	160.4 (8.6) ^{aB}	244.9 (6.1) ^{aA}	181.2 (9.9) ^{aB}
Early-rainy season	115.9 (7.8) ^{cA}	61.4 (6.3) ^{bB}	163.8 (16.1) ^{bA}	67.7 (6.1) ^{bB}
Rainy season	177.6 (11.2) ^{bA}	49.6 (9.9) ^{bB}	102.2 (7.8) ^{cA}	33.2 (11.5) ^{cB}
DON ^b ($\mu\text{g g}^{-1}$)				
Dry season	77.9 (11) ^{aA}	41.3 (6.2) ^{aB}	95.4 (11) ^{aA}	30.9 (8.8) ^{aB}
Early-rainy season	78.9 (15) ^{aA}	50.0 (10) ^{aB}	84.2 (13) ^{aA}	35.7 (22) ^{aB}
Rainy season	50.7 (14) ^{aA}	34.1 (4.4) ^{aB}	63.5 (8.8) ^{aA}	42.2 (7.8) ^{aB}
Microbial C ($\mu\text{g C g}^{-1}$)				
Dry season	780 (47) ^{aA}	571 (43) ^{aB}	889 (107) ^{aA}	400 (61) ^{aB}
Early-rainy season	626 (37) ^{bA}	381 (37) ^{bB}	734 (75) ^{aA}	307 (61) ^{bB}
Rainy season	539 (66) ^{cA}	280 (51) ^{cB}	465 (61) ^{bA}	349 (29) ^{bA}
Microbial N ($\mu\text{g N g}^{-1}$)				
Dry season	82 (4) ^{aA}	94 (7) ^{aA}	87 (7) ^{aA}	100 (10) ^{aA}
Early-rainy season	80 (5) ^{aA}	52 (7) ^{bB}	94 (13) ^{aA}	75 (11) ^{bB}
Rainy season	61 (9) ^{bA}	74 (4) ^{bA}	82 (5) ^{aA}	67 (3) ^{bB}
Microbial C:N				
Dry season	7.2 (0.5) ^{aA}	5.4 (0.6) ^{aB}	11.1 (1.8) ^{aA}	6.0 (1.4) ^{aB}
Early-rainy season	7.8 (0.3) ^{aA}	6.6 (1.0) ^{aB}	8.8 (0.9) ^{aA}	5.4 (1.3) ^{aB}
Rainy season	7.7 (1.2) ^{aA}	3.9 (0.8) ^{bB}	5.4 (0.7) ^{bA}	5.5 (0.7) ^{aA}

^aDissolved organic carbon; ^bDissolved organic nitrogen

Values followed horizontally by a different uppercase letter (A and B) indicate that means are significantly different ($p \leq 0.05$) between sites (hilltop and hillslope) within sampling date in the same year; whereas different lowercase letters (a, b, c) vertically indicate that means are significantly different ($p \leq 0.05$) among sampling dates within a site

Table 3 *F*-ratios and significant levels of the repeated measures ANOVA for variables of hilltop and hillslope soils (sites) in a tropical deciduous forest at Chamela, Mexico

Parameters	Source of variation						
	Between subject	Within subjects					
	Site (S)	Year (Y)	Y x S	Date (D)	D x S	Y x D	Y x D x S
pH	0.03 ^{ns}	1.3 ^{ns}	3.9 ^{ns}	1.4 ^{ns}	1.7 ^{ns}	0.26 ^{ns}	0.05 ^{ns}
Soil moisture	11.8 ^{**}	54.9 ^{***}	2.8 ^{ns}	134.1 ^{***}	3.2 ^{ns}	14.8 ^{**}	0.89 ^{ns}
Total carbon	53.2 ^{***}	0.63 ^{ns}	0.79 ^{ns}	18.5 ^{***}	0.61 ^{ns}	0.004 ^{ns}	0.84 ^{ns}
Total nitrogen	24.5 ^{**}	4.3 ^{ns}	2.9 ^{ns}	44.2 ^{***}	1.9 ^{ns}	0.56 ^{ns}	0.9 ^{ns}
C:N	4.0 ^{ns}	1.4 ^{ns}	2.5 ^{ns}	5.1 [*]	3.8 [*]	0.53 ^{ns}	0.23 ^{ns}
DOC ^a	85.9 ^{***}	0.01 ^{ns}	0.21 ^{ns}	82.6 ^{***}	2.8 ^{ns}	8.2 ^{**}	3.7 ^{ns}
DON ^b	32.1 ^{**}	0.02 ^{ns}	0.41 ^{ns}	0.38 ^{ns}	1.42 ^{ns}	0.55 ^{ns}	0.08 ^{ns}
Ammonium	27.1 ^{***}	1.4 [*]	0.001 ^{ns}	51.3 ^{***}	1.3 ^{ns}	0.23 ^{ns}	0.06 ^{ns}
Nitrate	66.9 ^{***}	14.9 ^{**}	3.2 ^{ns}	8.5 ^{**}	6.4 [*]	1.4 ^{ns}	0.56 ^{ns}
Microbial C	49.9 ^{***}	0.02 ^{ns}	1.9 ^{ns}	18.9 ^{***}	2.3 ^{ns}	0.24 ^{ns}	4.4 [*]
Microbial N	0.49 ^{ns}	7.4 [*]	0.58 ^{ns}	6.1 ^{**}	4.8 [*]	0.96 ^{ns}	1.9 ^{ns}
Microbial C:N	11.2 ^{**}	0.61 ^{ns}	0.04 ^{ns}	0.23 ^{ns}	0.96 ^{ns}	3.2 ^{ns}	6.5 [*]
Δ ^c DOC	8.4 ^{**}	6.4 [*]	0.84 ^{ns}	3.7 [*]	31.9 ^{***}	1.1 ^{ns}	0.87 ^{ns}
Δ DON	63.5 ^{**}	0.01 ^{ns}	0.01 ^{ns}	27.4 ^{**}	5.3 [*]	1.23 ^{ns}	0.62 ^{ns}
CO ₂ -C ^d	202.9 ^{***}	0.38 ^{ns}	0.15 ^{ns}	149.2 ^{***}	0.53 ^{ns}	21.1 ^{***}	6.9 [*]
Net N-immobilization	5.1 [*]	0.02 ^{ns}	0.00 ^{ns}	14.1 ^{***}	0.02 ^{ns}	1.1 ^{ns}	0.20 ^{ns}
Net N-mineralization	9.7 ^{***}	2.3 ^{ns}	0.06 ^{ns}	21.1 ^{***}	0.69 ^{ns}	0.77 ^{ns}	0.07 ^{ns}
Net nitrification	32.6 ^{***}	4.3 [*]	1.2 ^{ns}	10.3 ^{***}	0.98 ^{ns}	0.46 ^{ns}	3.4 [*]

^aDissolved organic carbon; ^bdissolved organic nitrogen; ^cdelta (Δ) = changes in concentration; ^dpotential C mineralization rate. Note: ns= not significant. * *p* < 0.05; ** *p* < 0.01; *** *p* < 0.001

Table 4 Pearson correlation coefficients for available C and N and microbial biomass in soils of a tropical deciduous forest at Chamela, Mexico

	^a DOC	^b DON	^c NH ₄ ⁺	^d NO ₃ ⁻	Microbial C	Microbial N
pH	0.16	-0.10	0.16	-0.06	0.04	0.15
Soil moisture	-0.50*	-0.16	-0.40*	0.22*	-0.31*	-0.17
DOC	1	0.28*	0.47*	-0.53*	0.37*	0.19*
DON		1	0.19*	-0.29*	0.36*	-0.03
NH₄⁺			1	-0.31*	0.24*	0.36*
NO₃⁻				1	-0.35*	-0.04

^aDissolved organic carbon; ^bdissolved organic nitrogen; ^cNH₄⁺= ammonium; ^dNO₃⁻= nitrate

Note: n= 120; coefficients followed by an * are significant at p ≤ 0.05

Table 5 Stepwise multiple-regression analyses of soil C and N microbial processes measured in laboratory incubations. Soil was collected in the tropical deciduous forest at Chamela, Mexico

Dependent variable	All factors included			
	All factors included	Significant factors in the model	Coefficient	R ²
Potential C mineralization	DOC ^a	DOC	0.62	0.49***
	DON ^b Cmic ^c and Nmic ^d ^e NH ₄ ⁺ and ^f NO ₃ ⁻ Mineral N ^g	Cmic	0.28	
Net N-immobilization	DOC	NH ₄ ⁺	0.28	0.53***
	DON Cmic and Nmic NH ₄ ⁺ and NO ₃ ⁻ Mineral N	Nmic	-0.44	
Net nitrification	DOC	DOC	-0.29	0.23**
	NH ₄ ⁺ DON Cmic and Nmic Mineral N	Cmic	-0.26	

^aDissolved organic carbon; ^bdissolved organic nitrogen; ^cmicrobial C; ^dmicrobial N; ^eammonium; ^fnitrate; ^gammonium-plus-nitrate. Note: n= 120; significant: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

CAPTIONS TO FIGURES

Fig. 1 Seasonal variation in changes (Δ) of (a) dissolved organic carbon (DOC) and (b) dissolved organic nitrogen (DON) after 16 day incubations of hilltop and hillslope soils from a tropical deciduous forest at Chamela, Mexico. Bars with different uppercase letters (A and B) indicate that means are significantly different ($p \leq 0.05$) between sites (hilltop vs hillslope) within a sampling date. Different lowercase letters (a, b, c) indicate that means are significantly different ($p \leq 0.05$) among sampling dates within a site

Fig. 2 Seasonal variation of potential C mineralization rate ($\text{CO}_2\text{-C}$) after 16-day incubations of hilltop and hillslope soils from a tropical deciduous forest at Chamela, Mexico. Bars with different uppercase letters (A and B) indicate that means are significantly different ($p \leq 0.05$) between sites (hilltop vs hillslope) within a sampling date. Different lowercase letters (a, b, c) indicate that means are significantly different ($p \leq 0.05$) among sampling dates within a site

Fig. 3 Seasonal variation of (a) net N immobilization, (b) net N mineralization, and (c) net nitrification after a 16-day incubation of hilltop and hillslope soils from a tropical deciduous forest at Chamela, Mexico. Bars with different uppercase letters (A and B) indicate that means are significantly different ($p \leq 0.05$) between sites (hilltop vs hillslope) within a sampling date. Different lowercase letters (a, b, c) indicate that means are significantly different ($p \leq 0.05$) among sampling dates within a site

Fig. 4 Conceptual model summarizing the links between microbial biomass-activity and N transformations in two soils of a tropical deciduous forest: a) with high available DOC and b) with low available DOC. The size of the boxes indicates relative differences in nutrient concentrations, while arrow width shows the relative importance of processes. DOC= dissolved organic carbon; DON= dissolved organic nitrogen; $\text{CO}_2\text{-C}$ = potential C mineralization; NH_4^+ = ammonium; NO_3^- = nitrate

FIGURES

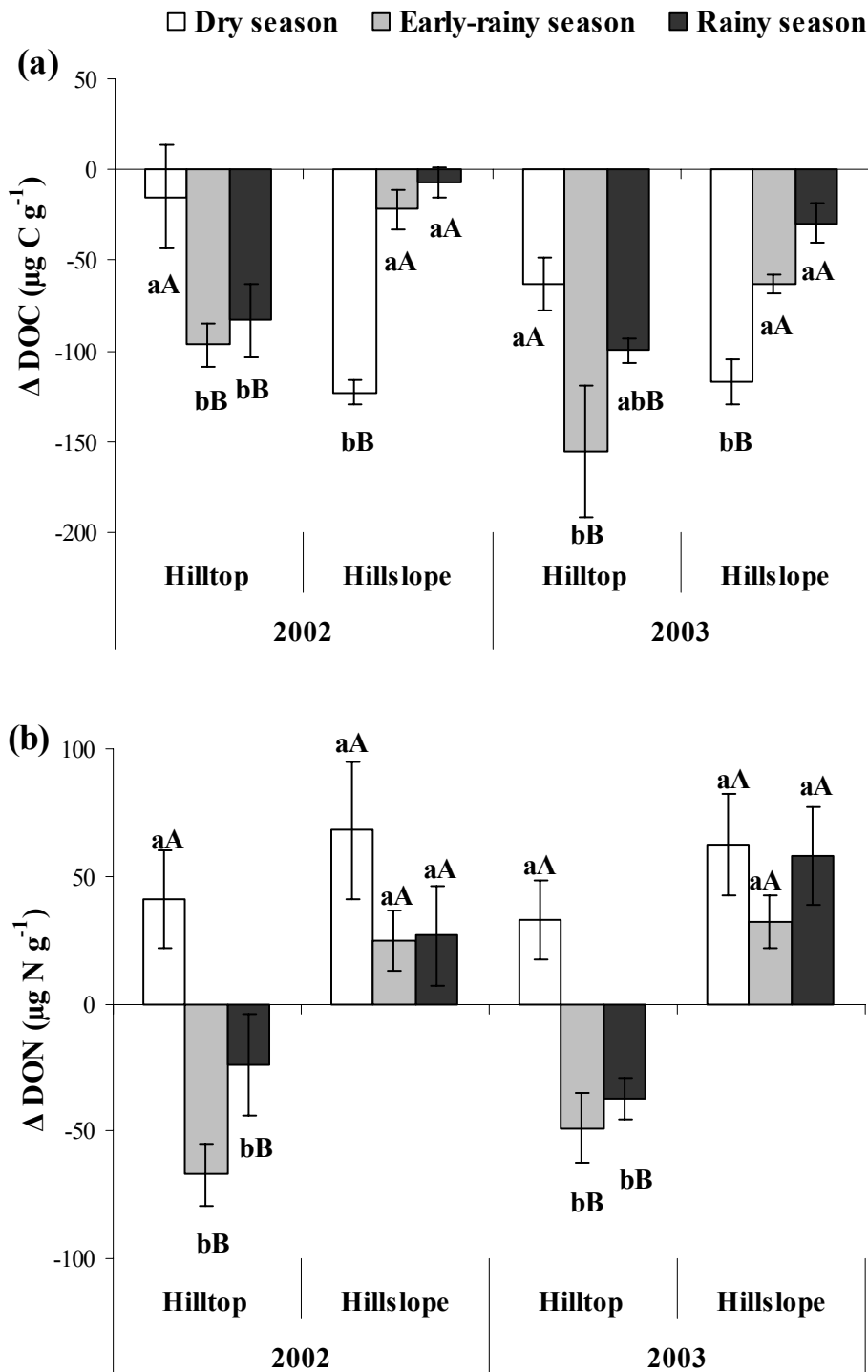


Fig. 1

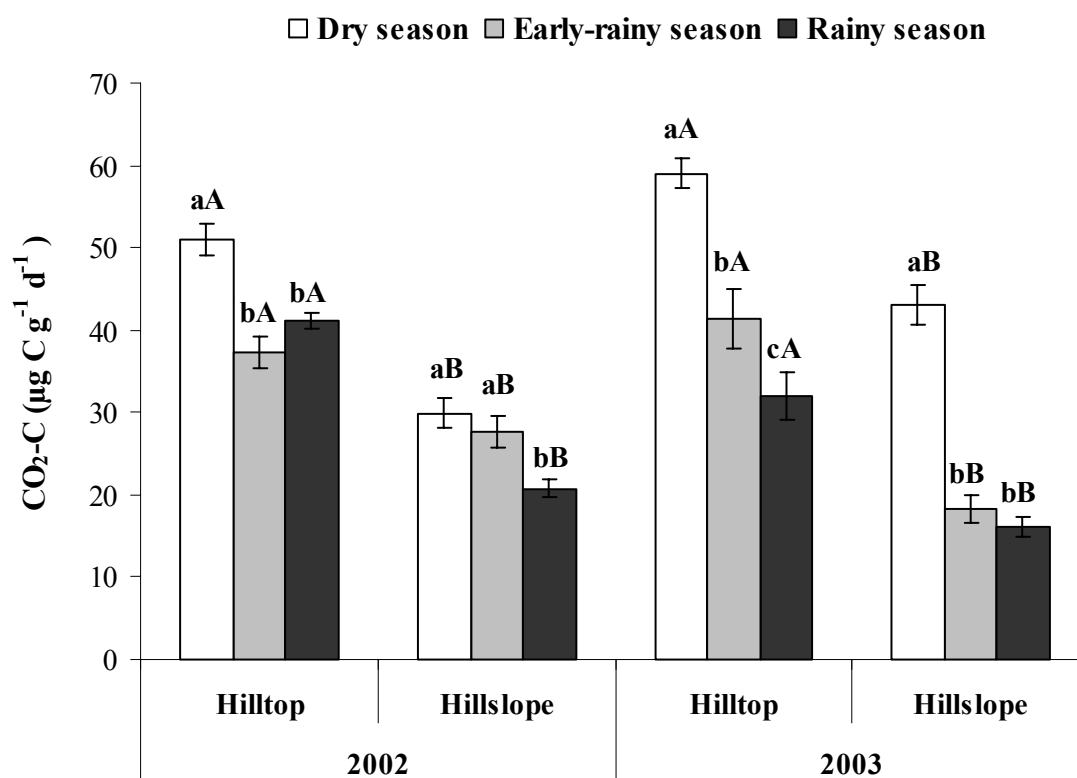


Fig. 2

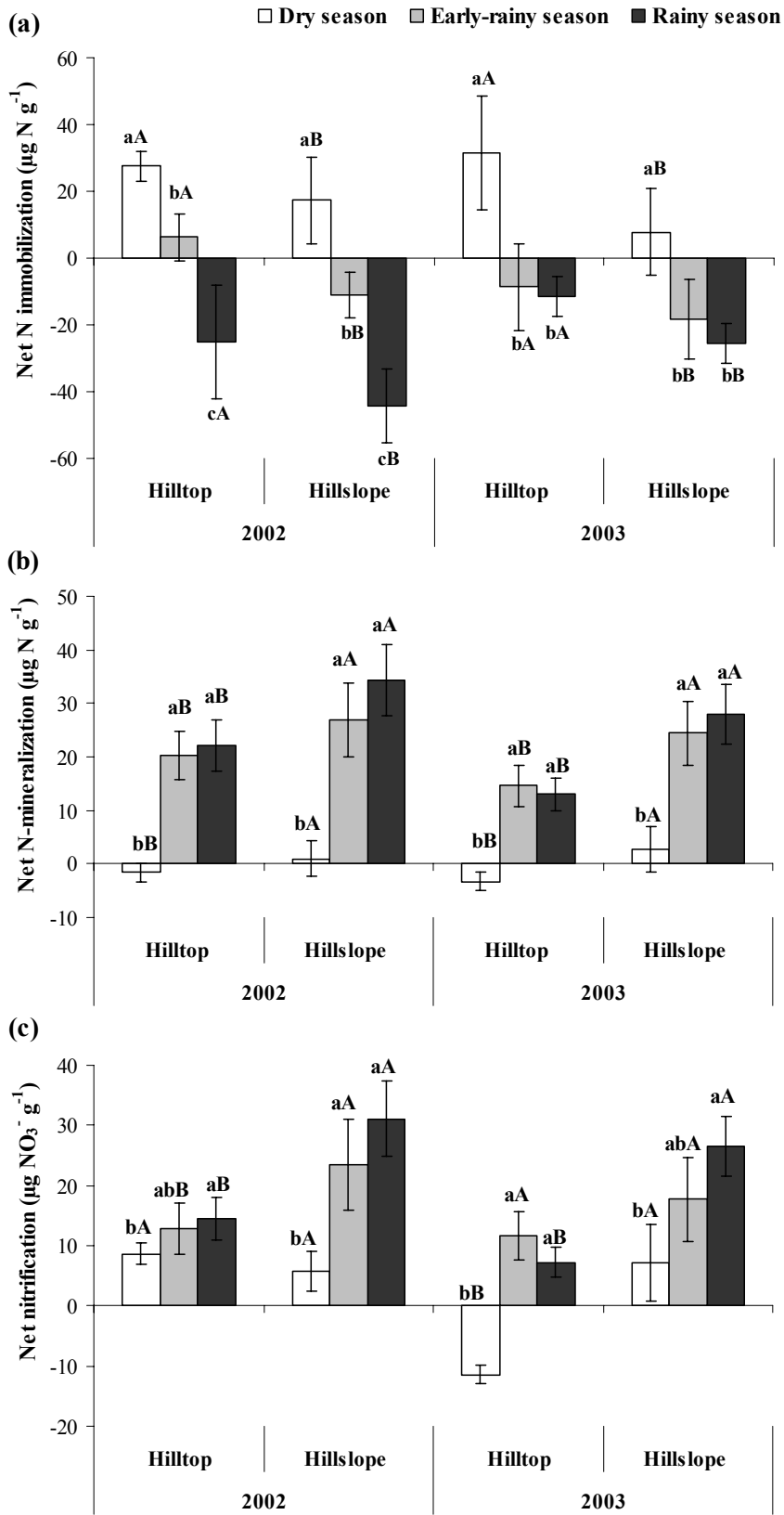
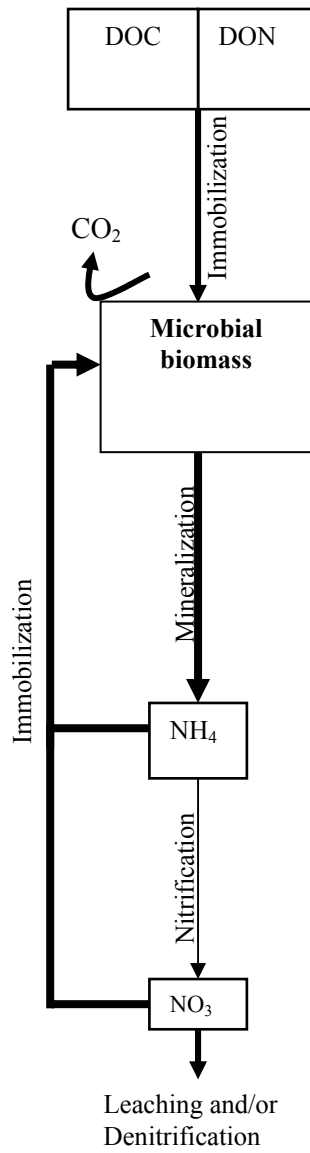


Fig. 3

(a) Soil with high DOC availability



(b) Soil with low DOC availability

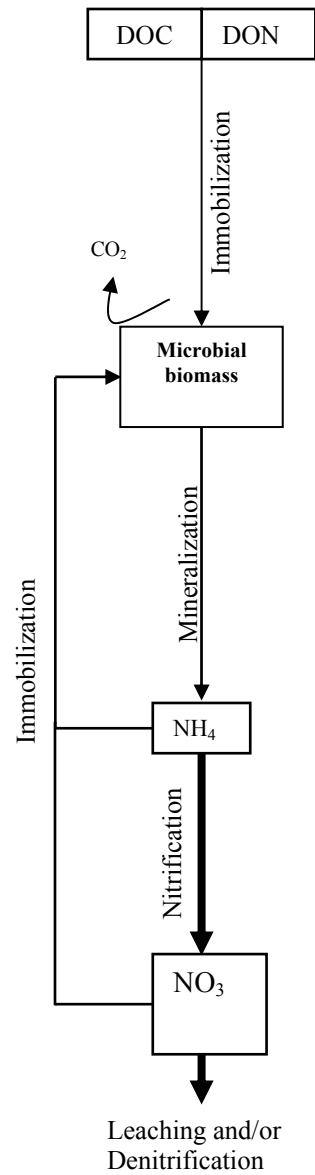


Fig. 4

Capítulo III

Linking bacterial communities to soil C and N dynamics in a tropical deciduous forest*

*Ligando las comunidades bacterianas a la dinámica del C y N
del suelo en un bosque tropical caducifolio*

*Este manuscrito está en revisión en: *Soil Biology and Biochemistry*

Type of contribution: Regular paper

Date of preparation: on November 10 th

Number of text pages (included references): 24

Number of tables: 5

Number of figures: 4

Linking bacterial communities to soil C and N dynamics in a tropical deciduous forest

Noé Manuel Montaña¹, Ana Lidia Sandoval-Pérez¹, Felipe García-Oliva^{1*},

John Larsen², Mayra E. Gavito¹

1. * *Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México*

(UNAM), Apartado Postal 27-3 Sta. María de Guido, 58090, Morelia, Michoacán, México

2. *University of Aarhus, Faculty of Agricultural Sciences, Department of Integrated Pest*

Management, Research Centre Flakkebjerg, DK-4200 Slagelse Denmark

* Corresponding author: Tel. +52-443-3222715; Fax: +52-443-3222719

E-mail address: fgarcia@oikos.unam.mx, (F. García-Oliva)

Abstract

The relationships between soil nutrient availability and biomass, species richness, and activity of soil bacterial communities were examined in a tropical deciduous forest of Mexico. Our main hypothesis was that soil microbial biomass, and culturable heterotrophic and nitrifying bacterial communities would be affected by the availability of soil resources and that this variation would be reflected in C mineralization and nitrification processes. Soil samples were taken from hilltops and hillslopes with different nutrient availability. C, N and P availability, microbial biomass, culturable heterotrophic and nitrifying bacteria, potential C mineralization and net nitrification were measured in three dates on one-year. Hilltops had higher dissolved organic C and ammonium concentrations than hillslopes. Similarly, active microbial biomass, species richness of heterotrophic bacteria and C mineralization were higher at the hilltops than at the hillslopes. Nitrifying bacteria counts and nitrification were, in contrast, higher in hillslopes than in hilltops. Hilltops and hillslopes had a low similarity in composition of heterotrophic bacterial species (36%). This supports the hypothesis that soil bacteria are not ubiquitous and suggests that C and N availability is an important controlling factor for microbial growth, diversity and function. In this study, the changes in bacterial functional groups (heterotrophs and nitrifiers), and in composition and abundance of heterotrophic bacteria had a stronger influence on soil C mineralization and nitrification than total species richness. We suggest that a change in bacterial composition is induced when soluble resources are low, which allows the degradation and use of less labile resources.

Keywords: Bacterial diversity, C mineralization, dissolved organic carbon, FAME, Mexico, microbial biomass, nitrogen, nitrification, tropical dry forest.

1. Introduction

Water and nutrients are basic resources for growth and activity of soil microbial communities (Atlas and Bartha, 2002). The availability of C and N favors heterotrophic microorganisms specialized on labile nutrients, whereas low availability in these resources favors microbes that are able to breakdown more recalcitrant soil organic matter (Hu et al., 1999; Fontaine et al., 2003; Fontaine and Barot, 2005). Consequently, microbial succession during soil organic matter decomposition depends on the enzymatic capabilities or resource

specificity of the different microorganisms involved in this process (Paul and Clark, 1989; Balser et al., 2002). Other microorganisms such as ammonia-oxidizing bacteria do not depend on organic matter directly, but differences in organic resources for heterotrophs may mediate N mineralization that provides them with ammonium (Verhagen and Laanbroek, 1991; Booth et al., 2005). Altogether this suggests that both type and supply of resources may determine the structure of soil microbial communities.

The diversity-structure and function of soil microorganisms is still poorly understood, despite the critical role of soil microbes in the regulation of nutrient cycling and ecosystem functioning (Balser et al., 2002). Resource availability has, theoretically, the potential to influence the structure of soil microbial communities but only a few studies have addressed this subject. Some studies suggest that soil microorganisms are ubiquitous (Finlay and Clark, 1999; Finlay, 2002), for which resource availability does not have an effect on microbial diversity. However, recent developments of molecular and biochemical detection methods have allowed a better quantification of bacterial diversity and suggest that not all soil bacteria are ubiquitous and that their distribution can be linked to the availability of soil nutrients (Torsvik and Øvreås, 2002; Torsvik et al., 2002; Noguez et al., 2005; Green and Bohannan, 2006). Several studies have shown that the size and composition of the microbial communities vary according to resource availability affecting soil C and N mineralization and nitrification (Waldrop et al., 2000; Carney et al., 2004, Carney and Matson, 2005; Balser and Firestone, 2005; Cookson et al., 2005; Cookson et al., 2007).

Rainfall seasonality and habitat heterogeneity alter the availability of resources (water and nutrients) in tropical deciduous forests by affecting soil moisture and organic matter input (Roy and Singh, 1994; Garcia-Oliva et al., 2003). It has been suggested that water limits C and N mineralization and nitrification in these forests (Singh et al., 1989; García-Méndez et al., 1991; García-Oliva et al., 2003; Singh and Kashyap, 2006), and recently that C availability is also critical for C and N transformations (Montaña et al., 2007). However, it has rarely been studied how species richness and composition of microbial communities interact with C and N dynamics. Despite the fact that tropical deciduous forest covers around 42% of the world tropical areas and around 47% of the forested area in Latin America (Murphy and Lugo, 1986) there are few studies on bacterial ecology in this type of ecosystem (Jha et al., 1996; García-Oliva et al., 2003; Noguez et al., 2005; Singh and Kashyap, 2006). Noguez et al. (2005) reported that neighboring hilltops and hillslopes within a Mexican tropical deciduous forest shared 54% of their bacterial species. This might suggest that the richness and composition of

bacterial communities can be related to the availability of nutrients, which has been found to be different in these topographic positions (Montaña et al., 2007). However, no study has so far investigated the relationship between resource availability and bacterial richness-function in these tropical deciduous forests.

This research was conducted to study some potential links between culturable bacterial communities and soil C and N dynamics in a tropical deciduous forest. Our main hypothesis was that soil microbial biomass, as well as culturable heterotrophic and nitrifying bacterial communities would be affected by availability of soil resources and that this variation in culturable bacterial communities would be reflected in C mineralization and nitrification processes. To address this hypothesis, we measured different soil nutrients and microbial parameters in two topographic positions of the forest with different nutrient availability (hilltops and hillslopes). This approach provided an experimental setup to assess the response of soil bacterial communities to natural differences in soil resources without soil disturbance effects or artificial manipulations.

2. Material and methods

2.1. Study area description

The study area is located at the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve, near the Pacific Coast of Mexico (19° 29' N and 105° 01' W). Mean annual temperature is 24.6 °C and mean annual rainfall is 746 mm (1983-2004). Rainfall is mainly concentrated in a clearly marked wet season that lasts from June to October, and peaks in September (García-Oliva et al., 2002). The soils are poorly developed sandy clay loams, classified as Eutric Regosols in the FAO system (Cotler et al., 2002). The soil parent material is Tertiary rhyolite and the dominant clay is kaolinite (Campo et al., 2001). Soil organic matter (SOM) content is < 5% and is mainly concentrated in the top 5 cm (García-Oliva and Maass, 1998). The vegetation is a highly diverse tropical deciduous forest (Lott, 1993), where most tree species are leafless during the 7-month dry season (Martínez-Yrizar et al., 1996).

2.2. Soil sampling

Soil samples were collected from an undisturbed forest located in three contiguous small watersheds that have been extensively studied for a long-term project on ecosystem function (Maass et al., 2002). These watersheds have the same geologic age, parent material, and different topographic units (slope and aspect; López-Blanco et al., 1999). We collected soil

from two topographic positions (sites): hilltops (slope $1.2^\circ \pm 0.7$) and south-facing hillslopes (slope $26^\circ \pm 3$), distributed in the three watersheds. Soils have different concentrations of organic C (hilltop: 37, hillslope: 24 mg C g⁻¹) and available organic C (244 and 92 µg C g⁻¹ for hilltop and hillslope, respectively; Montaña et al., 2007). Both sites support similar vegetation (Balvanera et al., 2002), annual solar radiation index (4356 and 4426 MJ m⁻² y⁻¹ for hilltop and hillslope, respectively; Galicia et al., 1999), and have the same soil (Eutric Regosol) with similar texture (Solís, 1993) and water holding capacity (Galicia et al., 1999).

Ten replicate sampling plots (10 x 15 m) were established in each of the two topographic positions (sites). The plots were located at least 300 m apart. Soil samples were collected in each plot at three sampling dates, in the dry (April), early-rainy (June) and rainy (September) seasons in 2004, which had an annual precipitation of 578 mm. Fifteen undisturbed topsoil samples (0-5 cm depth), where most root and microbial activity is concentrated, were randomly collected from each plot at each sampling date. The samples were thoroughly mixed to form a composite soil sample per plot. Each soil sample was passed through a 2-mm sieve and one sub-sample was oven dried at 75°C to determine soil moisture gravimetrically. The remaining soil of each soil sample was divided in two portions. One was refrigerated at 10°C to determine soil nutrients and to conduct incubation assays, and the other was frozen at - 20°C for microbiological analyses.

2.3. Soil chemical analyses

Soil pH was measured in deionized water (w:v 1:2) with an electric digital pH meter (Corning). All C forms were determined with a Total Carbon Analyzer UIC Mod. CM5012, while N and P forms were determined colorimetrically using a Bran-Luebbe Auto Analyzer III (Norderstedt, Germany). Dried soil samples were ground with a mortar and pestle prior to total soil nutrients analyses. Total C was determined by combustion and coulometric detection (UIC, 1995). Total N and P were determined after acid digestion by a macro-Kjeldahl method. Total N was determined by colorimetric analysis (Technicon, 1977) and total P by the molybdate colorimetric method after ascorbic acid reduction (Murphy and Riley, 1962). Dissolved organic carbon (DOC) was extracted in deionized water, filtered through a Whatman No. 42 paper (Jones and Willett, 2006), and determined in the C analyzer (UIC, 1995). Inorganic N (NH₄⁺ and NO₃⁻) was extracted from fresh sub-samples with 2 M KCl, followed by filtration through a Whatman No. 1 paper filter (Robertson et al., 1999), and determined colorimetrically by the phenol-hypochlorite method (Technicon, 1977). Inorganic

phosphorus was extracted with sodium bicarbonate (Pi; pH 8.5), and was determined by the molybdate-ascorbic acid method (Murphy and Ridley, 1962).

2.4. Soil microbiological analyses

Microbial biomass C was determined with the chloroform fumigation extraction method (Vance et al., 1987). Fumigated and non-fumigated samples were incubated during 24 h at 25 °C and constant moisture (Brookes, 1985). Microbial C was extracted from both fumigated and non-fumigated samples with 0.5 M K₂SO₄, filtered through a Whatman No. 42 paper, and measured using a C analyzer (UIC, mod. CM5012). Microbial C was calculated by subtracting the extracted C in non-fumigated samples from that of fumigated samples and dividing by a K_{EC} value of 0.45 (Joergensen, 1996).

Culturable heterotrophic and nitrifying bacteria were quantified using ten grams of fresh soil from each composite sample and processing under sterile conditions. The soil was shaken with 90 mL of sterile deionized water, and aliquots (0.1 mL) of three ten-fold dilution series were used as inoculum to determine the heterotrophic bacteria with the plate count method (Zuberer, 1994), and the nitrifying bacteria with the most probable number method (MPN; Alexander, 1982). For the quantification of culturable heterotrophic bacteria, 0.1 mL of the extract was transferred to plates with sterile Tryptic-Soy-Agar medium (TSA; Bioxon). Plates were incubated at 25°C and colony-forming units (CFU) were counted after 3 days. Size, shape, color, concavity, consistency and edge type of colonies of heterotrophic bacteria were used to characterize and group isolates morphologically, which allowed us to identify morphotypes in each plate. Colonies of each morphotype found were streaked repeatedly on TSA medium and incubated again at 25°C for 80 h to obtain pure cultures. Pure cultures were then transferred into tubes containing solid TSA medium and stored at -40 °C until further identification based on fatty acid profiles. Ammonium-calcium carbonate [(NH₄)₂SO₄, 0.5 g; K₂PO₄, 1.0 g; FeSO₄ · 7H₂O, 0.03 g; NaCl, 0.3 g; MgSO₄ · 7H₂O, 0.3 g; CaCO₃, 7.5 g; deionized sterile water] in agar culture medium (Bioxon) was used to determine ammonium oxidizer bacteria. Five replicate culture tubes were used for each dilution. Each tube was inoculated with an extract of 0.1 mL and incubated for six weeks at 30°C. After the incubation period, each tube was tested for nitrite using Griess-Ilosvay reagent. The number of positive and negative tubes was used to calculate the CFU using a MPN table (Alexander, 1982). We were not able to isolate nitrifying bacteria for identification by fatty acid methyl-esters (FAME).

Whole-cell FAMES were used for biochemical identification of heterotrophic bacterial isolates. Gram positive and negative bacteria were estimated from the content of branched-chain or monoenoic and cyclopropane fatty acids, respectively. A loopful of cell material of late-log-phase cells of each isolate was transferred to a glass tube and fatty acids were extracted using standard and recommended procedures for gas chromatographic FAME analysis as described by Sasser (1990). Analysis was performed with an Agilent 6890 Plus Chromatograph and the Sherlock system software using the method TSBA41 and the library TSBA41 (Microbial Identification System MIDI Inc, Delaware, USA). A similarity index threshold of 0.30 was applied for acceptance of identification as recommended by the MIDI manual. Some isolates were not found in the identification library, but were considered as different bacterial morphotypes since they had a different composition of fatty acids. All bacterial isolates were incorporated to the bacteria strain collection of the Research Centre Flakkebjerg in Denmark.

Bacterial species richness was estimated in terms of the observed species number (S_{obs}) and with a non-parametric estimator based on presence-absence of bacterial species: Chao 2, using EstimateS software (Colwell, 2000; Magurran, 2004). We used a dissimilarity index by cluster analysis of the species composition between sites (hilltop and hillslope) and sampling dates (seasons) to estimate the proportion of bacterial species shared between sites. For this analysis we used Ward's Method with Euclidean distances based on species presence/absence data. The index is equal to 0 in cases of complete similarity, that is when two sets of species are identical, and 100% if the sites are dissimilar and have no species in common (Magurran, 2004). Using a presence/absence matrix we created an aggregate measure of the bacterial composition by using a Principal Components Analysis (PCA), which was performed using Statistica software (StatSoft, 2000). The first principal component (PC1) explained a 12% of total variance and was used for further correlation analysis as a variable of bacterial composition.

2.5. Soil functional processes

Two microbial functional processes were considered: potential C mineralization and net nitrification. These microbial processes were measured after 16-days aerobic incubation. Samples of homogenized fresh soil were wetted to water field capacity, placed in polyvinyl-chloride (PVC) tube cores and incubated in jars at 26°C. The jars were regularly aerated 1 h and every 48 h adjusted to field capacity with deionized water (Robertson et al., 1999).

Potential C mineralization was estimated as evolved CO₂-C collected in 1 M NaOH traps, which were changed every two days. Carbonates were precipitated by adding 1.5 M BaCl₂ and then titrated with 1 M HCl. Net nitrification during each incubation period was estimated as the difference between initial and final nitrate concentrations, which were analyzed using the method described above.

2.6. Statistics

All data were expressed on a dry-weight basis unless otherwise stated. Data were subjected to a repeated-measures analysis of variance (RMANOVA), where site (hilltop or hillslope) was considered as the main effect and sampling dates were treated as repeated measures. A Greenhouse-Geisser correction was estimated for the sphericity assumption of the time factor (von Ende, 1993), but it did not modify the significance of any *P* values. A Tukey's HSD multiple comparison test was used when statistical differences were observed with RMANOVA (Sokal and Rohlf, 1995). The data were transformed (log or square root) to satisfy ANOVA assumptions when required (Sokal and Rohlf, 1995), however, results are reported in their original scale of measurement. A stepwise regression analysis was used to assess the importance of available nutrients in relation to microbial biomass and bacterial communities and of both nutrients and bacterial communities on soil C mineralization and nitrification. Bacterial composition was related to soil nutrients and microbial processes by using Pearson's correlations because this variable was created with PCA analysis. All statistical analyses were performed with Statistica ver. 6.0 software (StatSoft, 2000), and a *P* ≤ 0.05 was considered significant.

3. Results

The soils had a slightly acid pH and the hillslope soils had a lower pH than the hilltop soils in the dry and the early-rainy seasons (Table 1). Hilltop soils had higher soil moisture than the hillslope soils. In both sites, the maximum soil moisture was recorded in the early-rainy season (Table 1). Hilltop soils had higher total soil C than the hillslope soils. The total N and P concentrations and C:P ratio were not affected by site or sampling date, but the hilltop soils had higher C:N ratios than the hillslope soils (Table 1).

Dissolved organic carbon (DOC) concentrations were in general higher at the hilltop soils than at the hillslope soils (Table 2). A significant date × site interaction indicated that DOC was more variable among sampling dates in the hilltop than at the hillslope soils (Table

2) though it showed the same trend decreasing from the dry to the early-rainy season and increasing to the middle of the rainy season. Ammonium concentrations were also higher at the hilltop than at the hillslope soils in the three sampling dates, and decreased progressively from the dry towards the rainy season in both sites. In contrast, nitrate concentrations did not vary between sites and were lowest in the dry season. The hillslope soils had higher $\text{NO}_3:\text{NH}_4$ ratios than the hilltop soils, with the highest $\text{NO}_3:\text{NH}_4$ ratios in the rainy season (Table 2). There was a significant interaction for extractable inorganic phosphorus (Pi) concentration indicating that the availability of this nutrient changed in a different way with time for both soils, with no clear trend suggesting more Pi availability in a given site or sampling date (Table 2).

Microbial C was higher at the hilltop soils than at the hillslope soils, and decreased from the dry season to the rainy season in both sites (Fig. 1a). The colony-forming units (CFU) of culturable heterotrophic bacteria were higher at the hilltop than at the hillslope soils in the early-rainy season. In both sites the CFU of heterotrophic bacteria were lowest in the rainy season, and only at the hilltop soils a peak was observed in the early-rainy season (Fig 1b). In contrast, the most probable number (MPN) of nitrifying bacteria was higher at the hillslope than at the hilltop soils only in the rainy season, and increased from the dry season to the rainy season in both sites (Fig. 1c).

Both observed and estimated bacterial species richness was higher at the hilltop than at the hillslope soils in the dry and early-rainy seasons, but the sites had similar bacterial richness in the rainy season (Figs. 2a and b). The highest bacterial richness was found in the rainy season in both sites. The species composition of culturable heterotrophic bacteria for each site is shown in Table 3. We documented a total of 28 genera with 61 bacterial species in the two sites. Of these bacterial isolates, 23 genera and 48 species were found from the hilltop soils and 16 genera and 32 species were identified from the hillslope soils. Nineteen species were common to both sites and 47% of the total species was found only in the hilltop and 31% only in the hillslope soils. *Bacillus*, *Brevibacillus* and *Paenibacillus* species accounted for 31% of the bacterial isolates found, while some of the other genera had less than four species. From the total number of culturable heterotrophic bacterial species, 67% were Gram+ and 33% were Gram- bacteria (Table 3). The species most frequently identified from the hilltop soils were five Gram+ species: *Bacillus megaterium*, *Bacillus cereus*, *Bacillus circulans* and *Brevibacillus laterosporus* and one Gram- species *Shingobacterium multivorum*. The most frequent species from the hillslope soils were four Gram+ species: *Bacillus cereus*, *Bacillus*

megaterium, *Bacillus thuringiensis kurstakii*, and *Brevibacillus laterosporus* (Table 3). Hilltop soils had similar number of Gram+ bacteria to the hillslope soils (30 and 25 spp., respectively), but the average number of Gram- bacteria was higher at the hilltop soils (18 spp.) than in the hillslope soils (7 spp.; Table 3).

The cluster analysis indicated a high dissimilarity (64%) in the bacterial composition of the hilltop and the hillslope soils (Fig. 3). The lowest dissimilarity indices (Ward's method), were found at the hillslope soils of the dry and early-rainy seasons, which were more similar in composition of bacterial species (23% dissimilarity), followed by the hilltop soils of the dry season (32% dissimilarity). The hilltop soils of the early-rainy and rainy seasons had the least similar bacterial communities (58%) to those of the other sites and sampling dates.

Hilltop soils had higher potential C mineralization (CO₂-C evolved) than the hillslope soils, and the dry season samples had the highest potential C mineralization (Fig. 4a). Net nitrification was consistently greater for the hillslope soils than for the hilltop soils, and the highest nitrification was recorded in the early-rainy and rainy seasons (Fig. 4b).

The results of the stepwise regression analysis are show in table 4. Total microbial biomass was explained by the DOC concentration, whereas the number of heterotrophic bacteria was related to ammonium and DOC. The number of nitrifying bacteria was negatively related to DOC concentration. The observed species richness of heterotrophic bacteria was related to extractable inorganic phosphorus. Gram-positive bacteria were not related to any variable, but Gram-negative bacteria were related to ammonium concentrations. Potential C mineralization was positively related to DOC and the number of heterotrophic bacteria, whereas net nitrification was negatively related to DOC and ammonium concentrations. The bacterial composition was related to ammonium, nitrate, and marginally to net nitrification (Table 5).

4. Discussion

The results suggested that resource availability is an important controlling factor for both microbial growth and bacterial species richness in this tropical deciduous forest. DOC and ammonium accumulation at the hilltops compared to hillslopes resulted in higher microbial growth most likely due to a higher availability of organic energy for heterotrophic microorganisms as previously suggested (García-Oliva et al., 2003; Montaña et al., 2007). Likewise, the higher richness of heterotrophic bacterial species at the hilltops could be also associated to the superabundance of resources, because they provide a broad range of different

niches that may be occupied by more bacterial species (Begon et al., 1986; Diamond, 1988; Torsvik et al., 2002). This agrees with studies in other contexts showing that soils with more resource availability have higher microbial diversities (Bossio et al., 1998; Torsvik and Øvreås, 2002; Zhou et al., 2002).

Bacterial richness showed an opposite seasonal trend to microbial biomass that may be explained in different ways: (1) microbial groups other than bacteria are dominant during the dry season, (2) a few active and fast-growing bacteria are able to use available nutrients when water availability is low, and (3) bacterial richness increases in the rainy season but growth is limited by low DOC and nutrient availability and reduced by grazing. The increase in microbial C in the dry season, when an accumulation of DOC, P and NH_4^+ also occurred, has already been documented in tropical deciduous forests (Singh et al., 1989; Campo et al., 1998; Montaña et al., 2007). This may be due to the presence of fast-growing bacteria that are resistant to drought conditions and have high efficiency in the utilization of labile resources (Atlas and Bartha, 2002). The rainy season samples with lower labile resource availability, in contrast, showed a higher species richness but lower growth. It is likely that these bacteria use most of their resources for complex organic matter decomposition to obtain nutrients at the expense of growth and reproduction (Waldrop et al., 2000; Atlas and Bartha, 2002; Fontaine et al., 2003). We suggest that a succession of bacterial groups with different growth and competitiveness for available resources likely occurs when water is not limiting (rainy season). The main functional implication of the impairment of microbial biomass and bacterial richness is that the conservation of nutrients in microbial biomass during the dry season (Singh et al., 1989) would depend on a few bacterial species functioning well under high nutrient, but low water, availability.

Interestingly, the soils with high and low resource availability had similar bacterial species richness during the rainy season when nutrient availability was low in both sites, but their bacterial composition was different. This indicates that other bacterial species better adapted to nutrient stress conditions must have appeared and could be attributed to the positive effects of the establishment of bacterial consortia, where each species produces specific enzymes required to degrade less labile compounds (Paul and Clark, 1989; Hu et al., 1999; Fontaine et al., 2003; Fontaine and Barot, 2005). Consequently, we propose that less labile resources requires of various other bacteria types, which could be explaining the increases in the bacterial richness at the hillslopes as much as the hilltops, and that when soluble resources

decrease during the rainy season, it also induces a change in bacterial composition that might allow degradation and use of less labile resources.

Our results indicate a relationship between resource availability and the composition of bacterial groups. The predominance of Gram+ bacteria in our study sites could be explained by the seasonal fluctuations in water and nutrients that occur in this forest, which may act as stress factors that select spore-forming Gram+ bacteria, more resistant to high stress and heterogeneous, unpredictable conditions (Paul and Clark, 1989; Atlas and Bartha, 2002). Gram+ bacteria are considered as more capable of metabolizing complex C substrates than Gram- bacteria, which are known for being fast-growing and highly competitive for simple substrates (Paul and Clark, 1989; Waldrop et al., 2000). This may also explain why we found more Gram+ bacteria in these soils compared to soils of other ecosystems (Atlas and Bartha, 2002), and more Gram- bacteria in the soil with the highest DOC and ammonium concentrations. Likewise, the observed increase in nitrifying bacterial colonies in soil with less ammonium and DOC suggests that low C availability reduced both growth and dominance of the heterotrophic bacteria and favoured nitrifiers. Nitrifiers obtain energy from ammonium oxidation, not from organic C (Verhagen and Laanbroek, 1991; Booth et al., 2005), and this could explain the decline in ammonium and the increase in the $\text{NO}_3:\text{NH}_4$ ratio and net nitrification at the hillslope soils, which have already been documented in this forest (Montaña et al., 2007). Overall, it seems that, as hypothesized, the differences in C mineralization and nitrification between our study sites are due to the presence of different bacterial functional groups.

We also found two remarkable patterns in relation to the composition of heterotrophic bacterial species: (1) 47% of bacteria were exclusive found in soil with high resource availability, and (2) there was a low similarity in bacterial species composition between sites (36%). This may indicate that not all heterotrophic bacteria respond in the same way to resource availability. Similarly, the presence of some species of bacteria in a given site depend on adaptations to specific resource limitations, such as has been showed for some microorganisms in other studies (Belotte et al, 2003; Goddard and Bradford, 2003). This hypothesis is further supported by another study conducted in the same forest as in the present study, where molecular tools revealed that the hilltops had higher bacterial diversity than the hillslopes, with 36% and 26% of the bacteria exclusively found for each site, respectively (Noguez et al., 2005). The results from the present study and that of Noguez et al. (2005) suggest that soil bacteria are non-ubiquitous and non-randomly distributed in this particular

forest, which may be explained by the influence of resource availability on bacterial community structure (Torsvik et al., 2002; Cookson et al., 2005; Cookson et al., 2007).

Correlations between species richness and functional processes have been reported previously (Schwartz et al., 2000). However, in our study bacterial functional groups, but not total species richness of heterotrophic bacteria was related to the two functional processes studied. Some reasons for that could be: (1) only a small fraction of the total bacterial community was measured due to the limitation of the culturable bacteria methods used in this study, (2) other microbial groups may be responsible for most C mineralization or nitrification rather than bacteria, such as fungi (Waldrop et al., 2000) or archaea (Leininger et al., 2006), and (3) probably the bacterial composition is more important than the number of species present in soil. Even though we found that bacterial composition was only marginally related to C mineralization and nitrification, the high dissimilarity in bacterial composition between sites suggests that resource utilization might depend on the kind of bacteria present and of their functional capabilities in a given site, which affect C and N dynamics. This finding is supported by other studies suggesting that microbial composition have a strong influence on soil functional processes (Waldrop et al., 2000; Balser et al., 2002). Nevertheless, the abundance of heterotrophic bacteria was an important factor affecting C mineralization in our study sites. This is in agreement with Carney and Matson (2005), who reported a strong relation between microbial biomass and C dynamics in a tropical forest, and suggests that soil bacterial abundance could also be important for soil C processes. Nitrification, in contrast, was more closely related to bacterial composition, likely due to the presence of heterotrophic bacteria that may not be competitive enough for ammonium since they grow slowly when resource availability is low. This situation favors the nitrifying bacteria, as we explained previously.

In conclusion, our study suggests that active microbial biomass and the richness of culturable bacteria depend on nutrient availability, but the high dissimilarity between hilltops and hillslopes indicates that not all bacterial species or groups respond to resource availability in the same way. These results support the hypothesis that soil bacteria are not ubiquitous, because their presence presumably depends on the availability of different resources. Similarly, changes in bacterial functional groups (heterotrophs and nitrifiers), and in both composition and abundance of heterotrophic bacteria had a stronger influence in soil C and N dynamics of this tropical deciduous forest than changes in species richness. The main functional implication of the seasonal impairment of microbial biomass and bacterial richness

is that during the dry season only a few bacterial species favoured by nutrient availability and tolerant to water stress could be acting as a soil nutrient-conservation mechanism in this forest. Consequently, we also suggest that a change in bacterial composition is induced when soluble resources are low, which allows the degradation and use of less labile resources.

Acknowledgements

We thank Víctor J. Jaramillo and Edmundo García-Moya for helpful discussions at different stages of this project. Maribel Nava-Mendoza and Enrique Tapia helped with chemical analyses, and Tina Tønnersen and Juan Manuel Sánchez-Yañez helped with microbiological analyses in the laboratory. Salvador Araiza, Abel Verduzco and Carlos Anaya helped with field work. Raúl Ahedo, Heberto Ferreira and Alberto Valencia assisted in data analyses. We are grateful to the personnel of the Estación de Biología Chamela, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) for logistic support during field work. This research was supported by CONACyT-México (G27674-N) and PAEP-UNAM. N.M. Montaña acknowledges CONACyT-México (163199), DGEP-UNAM and Fundación-TELMEX for scholarships to study a PhD in the UNAM, México.

References

- Alexander, M., 1982. Most probable number method for microbial populations. In *American Society Agronomy Agronomy 9*, Madison, Wisconsin, USA, pp. 815-820.
- Atlas, R.M., Bartha, R., 2002. *Microbial Ecology: Fundamentals and Applications*. Benjamin Cummings, Redwood City, CA (563pp).
- Balser, T.C., Kinzig, A.P., Firestone, M.K., 2002. Linking soil microbial communities and ecosystem functioning. In: Kinzig, A.P., Pacala, S.W. Tilman, D. (Eds.). *The Functional Consequences of Biodiversity: Empirical Progress and Theoretical extensions*. Princeton University Press, pp. 265-296.
- Balser, T.C., Firestone, M.K., 2005. Linking microbial community composition and soil processes in a California annual grassland and mixed-conifer forest. *Biogeochemistry* 73, 395-415.
- Balvanera, P., Lott, E., Segura, G., Siebe, Ch., Islas, A., 2002. Patterns of beta-diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal Vegetation Science* 13, 145-158.
- Begon, M., Harper, J.L., Townsend, C.R., 1986. *Ecology: individuals, populations, and communities*. Sinauer Associates, INC. Publishers, Massachusetts, USA (876 pp).
- Belotte, D., Curien, J.B., Maclean, R.C., Bell, G., 2003. An experimental test of local adaptation in soil bacteria. *Evolution* 57, 27-36.
- Booth, M.S., Stark, J.M., Rastetter, E., 2005. Controls on nitrogen cycling in terrestrial ecosystems: a synthetic analysis of literature data. *Ecology* 75, 139-157.
- Bossio, D.A., Scow, K.M., Guanapala, N., Graham, K.J., 1998. Determinants of soil microbial communities: effects of agricultural management, season, and soil type on phospholipids fatty acid profiles. *Microbial Ecology* 36, 1-12.

- Brookes, P., Landman, A., Pruden, G., Jenkinson, D., 1985. Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: a rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil. *Soil Biology & Biochemistry* 17, 837-842.
- Campo, J., Jaramillo, V.J., Maass, J.M., 1998. Pulses of soil phosphorus availability in a Mexican tropical dry forest: effects on seasonality and level of wetting. *Oecologia* 115, 167-172.
- Campo, J., Maass, J.M., de Pablo, L., 2001. Intemperismo en un bosque tropical seco de México. *Agrociencia* 35, 245-254.
- Carney, K.M., Matson, P.A., Bohannan, B.J., 2004. Diversity and composition of tropical soil nitrifiers across a plant diversity gradient and among land-use types. *Ecology Letters* 7, 648-694.
- Carney, K.M., Matson, P.A., 2005. Plant communities, soil microorganisms, and soil carbon cycling: does altering the worlds belowground matter to ecosystem functioning? *Ecosystems* 8, 928-940.
- Colwell, R.K., 2000. EstimateS V6.01b1. Statistical estimation of species Richness and Shared Species from Samples. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- Cookson, W.R., Abaye, D.A., Marschner, P., Muphy D.V., Stockdale, S.A., Goulding, K.W., 2005. The contribution of soil organic matter fractions to carbon and nitrogen mineralization and microbial community size and structure. *Soil Biology & Biochemistry* 37, 1726-1737.
- Cookson, W.R., Osman, M., Marschner, P., Abaye, D.A., Clark, I., Muphy D.V., Stockdale, S.A., Watson, C.A., 2007. Controls on soil nitrogen cycling and microbial community composition across land use and incubation temperature. *Soil Biology & Biochemistry* 39, 744-756.
- Cotler, H., Durán, E., Siebe, Ch., 2002. Caracterización morfo-edafológica y calidad de sitio de un bosque tropical caducifolio. In: Noguera, F., Vega, J., García, A., Quezada M. (Eds.). *Historia Natural de Chamela Instituto de Biología-UNAM. México*, pp. 17-79.
- Diamond, J., 1988. Factors controlling species diversity: overview and synthesis. *Annual Missouri Botany Garden* 75, 117-129.
- Finlay, B.J., Clark, J., 1999. Ubiquitous dispersal of microbial species. *Nature* 400, 828.
- Finlay, B.J., 2002. Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science* 296, 1061-1063.
- Fontaine, S., Mariotti, A., Abbadie, L., 2003. The priming effect of organic matter: a question of microbial competition. *Soil Biology & Biochemistry*. 35, 837-843.
- Fontaine, S., Barot, S., 2005. Size and functional diversity of microbe populations control plant persistence and long-term soil C accumulation. *Ecology Letters*. 8, 1075-1087.
- Galicia, L., López-Blanco, J., Zarco-Arista, A. E., Filips, V., García-Oliva, F., 1999. The relationship between solar radiation interception and soil water content in a tropical deciduous forest in Mexico. *Catena* 36, 153-164.
- García-Méndez, G., Maass, J.M., Matson, P., Vitousek, P., 1991. Nitrogen transformations and nitrous oxide flux in a tropical deciduous forest in Mexico. *Oecologia* 88, 362-366.
- García-Oliva, F., Maass, J.M., 1998. Efecto de la transformación de la selva a pradera sobre la dinámica de los nutrientes en un ecosistema tropical estacional en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 62, 39-48.
- García-Oliva, F., Camu, A., Maass, J.M., 2002. El clima de la Región de Central de la costa del Pacífico Mexicano. In: Noguera, F., Vega, J., García, A., Quezada, M. (Eds.). *Historia Natural de Chamela, Instituto de Biología-UNAM. Mexico*, pp. 3-10.

- García-Oliva, F., Sveshtarova, B., Oliva, M., 2003. Seasonal effect on soil organic carbon dynamic in a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 19, 1-11.
- Goddard, M.R., Bradford, M.A., 2003. The adaptive response of a natural microbial population to carbon and nitrogen limitation. *Ecology Letters* 6, 594-598.
- Green, J., Bohannan, B.J., 2006. Spatial scaling of microbial biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 5001-507.
- Hu, S.J., van Bruggen, A.H.C., Grünwald, N.J., 1999. Dynamics of bacterial populations in relation to carbon availability in a residue-amended soil. *Applied Soil Ecology* 13, 21-30.
- Jha, P.B., Singh, J.S., Kashyap, A.K., 1996. Dynamics of viable nitrifier community and nutrient availability in dry tropical forest habitat as affected by cultivation and soil texture. *Plant & Soil* 180, 277-285.
- Joergensen, R.G., 1996. The fumigation-extraction method to estimate soil microbial biomass: calibration of the *KEC* value. *Soil Biology & Biochemistry* 28, 25-31.
- Jones, D.L., Willett, V.B., 2006. Experimental evaluation of methods to quantify dissolved organic nitrogen (DON) and dissolved organic carbon (DOC) in soil. *Soil Biology & Biochemistry* 38, 991-999.
- Leininger, S., Urich, T., Schloter, M., Schwark, S., Qi, J., Nicol, G.W., Prosser J.I., Schuster S.C., Schleper, C., 2006. Archaea predominate among ammonia-oxidizing prokaryotes in soils. *Nature* 442, 806-809.
- López-Blanco, J., Galicia, L., García-Oliva, F., 1999. Hierarchical analysis of relief features in a small watershed in a tropical deciduous forest ecosystem in Mexico. *Supplementi Geografia Fisica e Dinamica Quaternaria* 22, 33-40.
- Lott, E.J., 1993. Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela Bay region, Jalisco, Mexico. *Occasional Papers of the California Academy of Sciences* 148, 1-60.
- Maass, J.M., Jaramillo, V., Martínez-Yrizar, A., García-Oliva, F., Pérez-Jiménez, A., Sarukhán, J., 2002. Aspectos funcionales del ecosistema de la selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco. In: Noguera, F., Vega, J., García, A., Quezada, M. (Eds.). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología-UNAM. Mexico, pp. 525-551.
- Magurran, A.E., 2004. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton (256pp).
- Martínez-Yrizar, A., Maass, J.M., Pérez-Jiménez, A., Sarukhán, J., 1996. Net primary productivity of a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12, 169-175.
- Montaña, N.M., García-Oliva, F., Jaramillo, J.V., 2007. Dissolved organic carbon affects soil microbial and nitrogen dynamics in a Mexican tropical deciduous forest. *Plant & Soil* 295, 265-277.
- Murphy, J., Riley, J.P., 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analyses Chemical Acta* 27, 31-36.
- Murphy, P.G., Lugo, E.A., 1986. Ecology of tropical dry forests. *Annual Review Ecology & Systematic* 17, 67-88.
- Noguez, A.M., Arita, H.T., Escalante, A.E., Forney, L.J., García-Oliva, F., Souza, V., 2005. Microbial macroecology: highly structured prokaryotic soil assemblages in a tropical deciduous forest. *Global Ecology & Biogeography* 14, 241-248.
- Paul, E.A., Clark F.E., 1989. *Soil Microbiology and Biochemistry*. Academic Press (275pp).
- Robertson, P.G., Coleman, D.C., Bledsoe, C.S., Sollins, P., 1999. *Standard soil methods for long-term ecological research (LTER)*. Oxford University Press (457pp).
- Roy, S., Singh, J.S., 1994. Consequences of habitat heterogeneity for availability of nutrients in a dry tropical forest. *Journal of Ecology* 82, 503-509.

- Sasser, M., 1990. Identification of bacteria by gas chromatography of cellular fatty acids. In: Klement, Z. Rudolph, K., Sands, D.C. (Eds.). *Methods in Phytobacteriology* Akademiai Kiado. Budapest, pp.199-203.
- Schwartz, M.W., Brigham, C.A., Hoeksema, J.D., Lyons, K.G., Mills, M.H., van Mantgem, P.G., 2000. Linking biodiversity to ecosystem function: implications for conservation ecology. *Oecologia* 122, 297-305.
- Singh, J.S., Raghubansi, S., Singh, R.S., Srivastava, C., 1989. Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. *Nature* 338, 499-500.
- Singh, J.S., Kashyap, A.K., 2006. Dynamics of viable nitrifier community, N mineralization and nitrification in seasonally dry tropical forests and savanna. *Microbiological Research* 161, 169-179.
- Sokal, R., Rohlf, F., 1995. *Biometry*. Freeman and Company, San Francisco, CA (832pp).
- Solis, E., 1993. Características fisicoquímicas de un suelo en un ecosistema tropical estacional Bs. Thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, México City, México. (91pp).
- StatSoft, 2000. *Statistica ver. 6.0. for Windows [Computer program manual]*. Tulsa, OK: StatSoft, Inc., 2300 East 14th Street, Tulsa.
- Technicon, 1977. *Technicon industrial System. Method No. 329-74W/B Individual/simultaneous determinations of nitrogen and/or phosphorus in BD acid digest*. Technicon Industrial Systems, New York.
- Torsvik, V., Øvreås, L., 2002. Microbial diversity and function in soil: from genes to ecosystems. *Current Opinion in Microbiology* 5, 240-245.
- Torsvik, V., Øvreås, L., Thingstad, T.E., 2002. Prokaryotic diversity-magnitude, dynamics and controlling factors. *Science* 296, 1064-1066.
- UIC., 1995. *Operation manual for the CM5012 CO2 Colourmeter*. Joliet IL., USA.
- Vance, E.D., Brookes, A.C., Jenkinson, D.S., 1987. An extraction method for measuring soil microbial biomass carbon. *Soil Biology & Biochemistry* 19, 703-707.
- Verhagen, F.J., Laanbroek, H.J., 1991. Competition for ammonium between nitrifying and heterotrophic bacteria in dual energy-limited chemostats. *Applied Environmental Microbiology* 57, 3255-3263.
- von Ende, C.N., 1993. Repeated measures analysis: growth and other time-dependent measures. In: Scheiner, S.M., Gurevitch, J. (Eds.). *Design and analysis of ecological experiments*. Chapman and Hall, New York, USA, pp. 113-137.
- Waldrop, M.P., Balsler, T.C., Firestone, M.K., 2000. Linking microbial community composition to function in a tropical soil. *Soil Biology & Biochemistry* 32, 1837-1846.
- Zhou, J., Xia, B., Traves, D.S., Wul, Y., March, T.L., O'Neill, R.V., Palumbo, A.V., Tiedje, J.M., 2002. Spatial and resource factors influencing high microbial diversity in soil. *Applied Environmental Microbiology* 68, 326-334.
- Zuberer, D., 1994. Recovery and enumeration of viable bacteria. *Methods of Soil Analysis, part 2. Microbiological and Biochemical properties-SSSA Book series, No. 5*. Soil Science Society of America, 677 Madison, WI 53711, USA.

TABLES

Table 1

Means (and standard errors) for pH, moisture, total nutrient concentrations, and C:nutrients ratios for hilltops and hillslopes in a tropical deciduous forest of Chamela Jalisco, Mexico.

	Sampling dates (season)			F-ratios: source of variation		
	Dry	Early-Rainy	Rainy	Site (S)	Date (D)	D x S
pH (water:soil 2:1)				9.7**	4.6*	3.3*
Hilltop (high C)	6.6 (0.1) ^{aA}	6.8 (0.1) ^{aA}	6.6 (0.1) ^{aA}			
Hillslope (low C)	6.2 (0.1) ^{bB}	6.5 (0.1) ^{aB}	6.5 (0.1) ^{aA}			
Moisture (%)				18.2**	195.6***	2.6 ^{ns}
Hilltop (high C)	2.7 (0.8) ^{cA}	15.9 (0.5) ^{aA}	6.6 (0.4) ^{bA}			
Hillslope (low C)	1.8 (0.6) ^{cB}	12.3 (0.9) ^{aB}	4.8 (0.3) ^{bB}			
Total soil C (mg C g ⁻¹)				35.8***	0.24 ^{ns}	0.31 ^{ns}
Hilltop (high C)	30.4 (2.4) ^{aA}	31.7 (1.1) ^{aA}	30.8 (1.8) ^{aA}			
Hillslope (low C)	21.3 (1.8) ^{aB}	21.5 (1.9) ^{aB}	23.4 (1.6) ^{aB}			
Total soil N (mg N g ⁻¹)				1.7 ^{ns}	0.59 ^{ns}	0.58 ^{ns}
Hilltop (high C)	3.3 (0.2) ^{aA}	3.0 (0.2) ^{aA}	3.3 (0.1) ^{aA}			
Hillslope (low C)	2.9 (0.2) ^{aA}	3.0 (0.2) ^{aA}	3.2 (0.1) ^{aA}			
Total soil P (mg P g ⁻¹)				3.6 ^{ns}	4.7 ^{ns}	0.20 ^{ns}
Hilltop (high C)	0.24 (0.02) ^{aA}	0.23 (0.02) ^{aA}	0.26 (0.02) ^{aA}			
Hillslope (low C)	0.20 (0.02) ^{aA}	0.20 (0.02) ^{aA}	0.22 (0.02) ^{aA}			
Total soil C:N				12.8**	0.46 ^{ns}	0.76 ^{ns}
Hilltop (high C)	9.2 (0.9) ^{aA}	11.1 (1.3) ^{aA}	9.3 (0.6) ^{aA}			
Hillslope (low C)	7.2 (0.5) ^{aB}	7.3 (0.7) ^{aB}	7.5 (0.5) ^{aB}			
Total soil C:P				3.0 ^{ns}	1.1 ^{ns}	0.64 ^{ns}
Hilltop (high C)	137 (17) ^{aA}	145 (15) ^{aA}	118 (12) ^{aA}			
Hillslope (low C)	111 (13) ^{aA}	111 (11) ^{aA}	107 (8) ^{aA}			

Values followed by a different uppercase letter (A and B) indicate that means are significantly different ($p \leq 0.05$) between sites (hilltop vs hillslope) within sampling date. Similarly, different lowercase letter (a, b, c) indicate that means are significantly different ($p \leq 0.05$) among sampling dates within a site. RMANOVA F-ratios with: ns= not significant.

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$ and *** $p < 0.001$

Table 2

Seasonal variation in nutrient availability: dissolved organic carbon (DOC), ammonium (NH₄-N), nitrate (NO₃-N), and bicarbonate extractable phosphorous (B-Pi) concentrations, and NO₃-N:NH₄-N ratios for hilltops and hillslopes in a tropical deciduous forest of Chamela Jalisco, Mexico.

	Sampling dates (season)			F-ratios: source of variation		
	Dry	Early-Rainy	Rainy	Site (S)	Date (D)	D x S
DOC (µg C g ⁻¹)				54.4 ^{***}	70.7 ^{***}	10.7 ^{**}
Hilltop (high C)	522 (43) ^{aA}	134 (8.0) ^{cA}	246 (15) ^{bA}			
Hillslope (low C)	278 (12) ^{aB}	111 (9.0) ^{bA}	147 (28) ^{bB}			
NH ₄ -N (µg N g ⁻¹)				11.7 ^{**}	40.1 ^{***}	1.7 ^{ns}
Hilltop (high C)	17 (1) ^{aA}	11 (0.6) ^{bA}	6 (1) ^{cA}			
Hillslope (low C)	14 (1) ^{aB}	6 (1.0) ^{bB}	3 (1) ^{cB}			
NO ₃ -N (µg N g ⁻¹)				4.0 ^{ns}	5.1 [*]	0.23 ^{ns}
Hilltop (high C)	16 (2) ^{bA}	26 (4) ^{aA}	20 (5) ^{aA}			
Hillslope (low C)	19 (1) ^{bA}	29 (5) ^{aA}	27 (3) ^{aA}			
NO ₃ -N:NH ₄ -N ratios				8.9 ^{***}	19.7 ^{***}	2.6 ^{ns}
Hilltop (high C)	1.0 (0.1) ^{cB}	2.4 (0.4) ^{bB}	6.1 (2) ^{aB}			
Hillslope (low C)	1.4 (0.1) ^{cA}	6.5 (2.1) ^{bA}	11.4 (2) ^{aA}			
Pi (µg P g ⁻¹)				3.1 ^{ns}	21.6 ^{**}	14.2 ^{***}
Hilltop (high C)	40 (2) ^{aA}	29 (4) ^{bB}	32 (3) ^{bA}			
Hillslope (low C)	37 (3) ^{aA}	42 (8) ^{aA}	17 (3) ^{bB}			

Values followed by a different uppercase letter (A and B) indicate that means are significantly different ($p \leq 0.05$) between sites (hilltop vs hillslope) within sampling date. Similarly, different lowercase letter (a, b, c) indicate that means are significantly different ($p \leq 0.05$) among sampling dates within a site. RMANOVA F-ratios with: ns= not significant. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$ and *** $p < 0.001$. DOC= dissolved organic carbon, Pi= inorganic phosphorus extracted with sodium bicarbonate.

Table 3

List of heterotrophic bacterial species identified at the hilltop and hillslope soils of a tropical deciduous forest of Chamela, Mexico. Total relative frequencies (%) per species at each site in columns and date in which species was recorded in parenthesis: I= dry, II= early-rainy, III= rainy seasons.

Genera	Species	Hilltop (high C)	Hillslope (low C)	Common species
Gram-positive:				
Arthrobacter	<i>Arthrobacter globiformis</i>	3.6 (I)		
	<i>Arthrobacter mysorens</i>	4.5 (III)		
Bacillus	<i>Bacillus cereus</i>	14.1 (II, III)	40.7 (II, III)	X
	<i>Bacillus cereus kurstakii</i>	2.3 (III)		
	<i>Bacillus circulans</i>	15.5 (I, II)	6.1 (III)	X
	<i>Bacillus lentimorbus</i>	9.5 (I, II)		
	<i>Bacillus megaterium</i>	23.5 (I,II,III)	47.7 (I, II, III)	X
	<i>Bacillus simplex</i>		5.3 (II)	
	<i>Bacillus thuringiensis canadensis</i>		3.0 (III)	
	<i>Bacillus thuringiensis israelensis</i>		10.5 (II)	
	<i>Bacillus thuringiensis kurstakii</i>	7.0 (I, II)	16.6 (II, III)	X
	<i>Bacillus thuringiensis dendrolium</i>		16.7 (I)	
Brevibacillus	<i>Brevibacillus brevis</i>	9.4 (I)	3.0 (III)	X
	<i>Brevibacillus epidermidis</i>	6.8 (III)	3.0 (III)	X
	<i>Brevibacillus laterosporus</i>	16.7 (I, II)	36.4 (I, III)	X
	<i>Brevibacillus laterosporus linens</i>		3.0 (III)	
Brevibacterium	<i>Brevibacterium epidermidis</i>		3.0 (III)	
	<i>Brevibacterium iodinum</i>		3.0 (III)	
Brochothrix	<i>Brochothrix campestris</i>	2.4 (II)		
	<i>Brochothrix thermosphacta</i>		3.0 (III)	
Callulomonas	<i>Callulomonas cartae</i>	9.4 (II, III)		
	<i>Callulomonas turbata</i>	10.6 (I, II, III)		
Kocuria	<i>Kocuria varians</i>	10.1 (I, III)	9.1 (III)	X
Micrococcus	<i>Micrococcus luteus</i>	6.8 (III)	6.1 (III)	X
Mocrobacterium	<i>Mocrobacterium imperiale</i>		5.3 (II)	
Nocardia	<i>Nocardia asteroides</i>	2.4 (II)		
Paenibacillus	<i>Paenibacillus glucanolyticus</i>	2.4 (II)		
	<i>Paenibacillus macerans</i>	6.0 (I, II)	5.3 (II)	X
	<i>Paenibacillus pabuli</i>	2.3 (III)	6.1 (III)	X
	<i>Paenibacillus polymyxa</i>	7.1 (II)	3.0 (III)	X
	<i>Paenibacillus thiaminolyticus</i>	3.6 (I)	6.1 (III)	X
Rathyibacter	<i>Rathyibacter rathayi</i>		3.0 (III)	
Salmonella	<i>Salmonella bongori</i>	4.5 (III)		
Staphylococcus	<i>Staphylococcus saprophyticus</i>	9.4 (II)	8.3 (II, III)	X
	<i>Staphylococcus xylosus</i>		8.3 (II, III)	
Streptoverticillium	<i>Streptoverticillium reticulum</i>	2.4 (II)		
Morphotypes	morphotype 18	2.4 (II)		
	morphotype 19	2.4 (II)		
	morphotype 21	2.4 (II)		

Table 1 conitueded

	morphotype 51	2.4 (II)		
	morphotype 56	6.9 (III)		
	Gram-negative:			
Acinetobacter	<i>Acinetobacter baumannii</i>	7.0 (III)		
	<i>Acinetobacter haemolyticus</i>	9.5 (I, II)		
Bergeyella	<i>Bergeyella zoohelcum</i>	9.5 (I, II)		
Cedecea	<i>Cedecea neteri</i>		3.0 (III)	
Hryseobacterium	<i>Chryseobacterium balustinum</i>	2.3 (III)		
Enterobacter	<i>Enterobacter cancerogenus</i>	2.4 (II)	6.1 (III)	X
Escherichia	<i>Escherichia coli</i>	2.3 (III)		
Gordona	<i>Gordona amarae</i>	4.5 (III)		
Klebsiella	<i>Klebsiella pneumoniae</i>	4.7(II, III)		
	<i>Klebsiella pneumonie ozaenae</i>	4.5 (II)	5.3 (III)	X
	<i>Klebsiella trevisanii</i>	6.8 (III)		
Kluyvera	<i>Kluyvera ascorbata</i>	2.3 (III)		
Pseudomonas	<i>Pseudomonas putida biotipe A</i>	2.3 (II)	10.5 (III)	X
	<i>Salmonella choleraesuis</i>		3.0 (III)	
	<i>Salmonella choleraesuis diarizonae</i>	2.3 (II)	5.3 (III)	X
Sphingobacterium	<i>Sphingobacterium multivorum</i>	2.3 (II)	5.3 (III)	X
	<i>Sphingobacterium spiritivorum</i>	18.9 (I, II, III)		
Xanthobacter	<i>Xanthobacter agilis</i>	2.3 (I, II)		
	morphotype 22	2.4 (II)		
	morphotype 42	2.4 (II)		
Total species		48	32	19
Exclusive species		29	13	

Table 4

Stepwise multiple regression, correlation coefficient and significance levels to detect controls on microbial biomass, culturable heterotrophic bacteria (number, richness and composition of species) and on potential C mineralization and net nitrification in the soil from a tropical deciduous forest of Mexico.

Y-variable	Log X-variable	r	r ²
Microbial biomass C	DOC	0.34	0.16*
Heterotrophs bacteria (HB) counts	Ammonium	0.53	0.39***
	DOC	0.20	
Nitrifying bacteria counts	DOC	-0.32	0.07*
HB species richness	Pi	-0.34	0.08*
Gram-positive bacteria counts	none	none	none
Gram-negative bacteria counts	Ammonium	0.35	0.11*
Potential C-mineralization	DOC	0.61	0.43***
	HB counts	0.34	
Net nitrification	Ammonium	-0.38	0.32***
	DOC	-0.32	

Regression analyses were performed on pooled data across the sites and seasons (forward procedure with n= 60).

In the analyses all soil variables were incorporated in the model to detect the main controls on Y-variable with two exceptions: for microbial variables both mineralization and nitrification were excluded and for both C mineralization and nitrification the manipulated variables during the incubation were not considered.

DOC= dissolved organic carbon, Pi= inorganic phosphorus extracted with sodium bicarbonate, HB= heterotrophic bacteria. $p < 0.05$; ** $p < 0.01$ and *** $p < 0.001$.

Table 5

Pearson’s correlations among heterotrophic bacterial composition (measured as the PC1), available nutrients and functional processes in soil from a tropical deciduous forest of Mexico.

Bacterial composition (PC1)[†]	
	P values
Dissolved organic C	0.48
Ammonium	0.03
Nitrate	0.03
Bicarbonate-extractable Pi	0.97
Potential C mineralization	0.08
Net nitrification	0.06

[†]The values of this variable were calculated by Principal Components Analysis, where first principal component (PC1) explained a 12% of total variance. Pi = inorganic phosphorus.

FIGURE CAPTIONS

Fig. 1. Seasonal variation in (a) microbial carbon and total number of culturable bacteria (CFU): (b) heterotrophs and (c) nitrifiers at hilltop and hillslope soils (high C and low C respectively) in a tropical deciduous forest of Chamela, México.

Different uppercase letter (A and B) indicate that means are significantly different ($p \leq 0.05$) between sites (hilltop vs hillslope) within sampling date. Similarly, different lowercase letter (a, b, c) indicate significant differences ($p \leq 0.05$) among sampling dates within a site. RMANOVA F-ratios with: ns= not significant, * $p \leq 0.05$, ** $p \leq 0.01$, *** $p \leq 0.001$

Fig. 2. Seasonal variation in heterotrophic bacteria richness at hilltop and hillslope soils (high C and low C respectively) in a tropical deciduous forest of Chamela, México. (a) The observed species richness (S obs) is in terms of the average of species and (b) estimated species richness using the nonparametric estimator Chao2, which is based on incidence (presence/absence) of species.

Different uppercase letter (A and B) indicate that means are significantly different ($p \leq 0.05$) between sites (hilltop vs hillslope) within sampling date. Similarly, different lowercase letter (a, b, c) indicate significant differences ($p \leq 0.05$) among sampling dates within a site. RMANOVA F-ratios with: ns= not significant, * $p \leq 0.05$, ** $p \leq 0.01$, *** $p \leq 0.01$

Fig. 3. Dissimilarity cluster (Ward's method, based on Euclidean distances) showing differences in heterotrophic bacterial composition at the hilltop and hillslope soils (high C and low C respectively) collected in Dry, Early-rainy (E-rainy) and Rainy seasons in a tropical deciduous forest of Chamela, Mexico.

Fig. 4. Seasonal variation of (a) potential C mineralization rate ($\text{CO}_2\text{-C}$), and (b) net nitrification after a 16-day incubation period in hilltop and hillslope soils (high C and low C respectively) from a tropical deciduous forest at Chamela, Mexico.

Different uppercase letter (A and B) indicate that means are significantly different ($p \leq 0.05$) between sites (hilltop vs hillslope) within sampling date. Similarly, different lowercase letter (a, b, c) indicate significant differences ($p \leq 0.05$) among sampling dates within a site. RMANOVA F-ratios with: ns= not significant, * $p \leq 0.05$; ** $p \leq 0.01$, *** $p \leq 0.001$

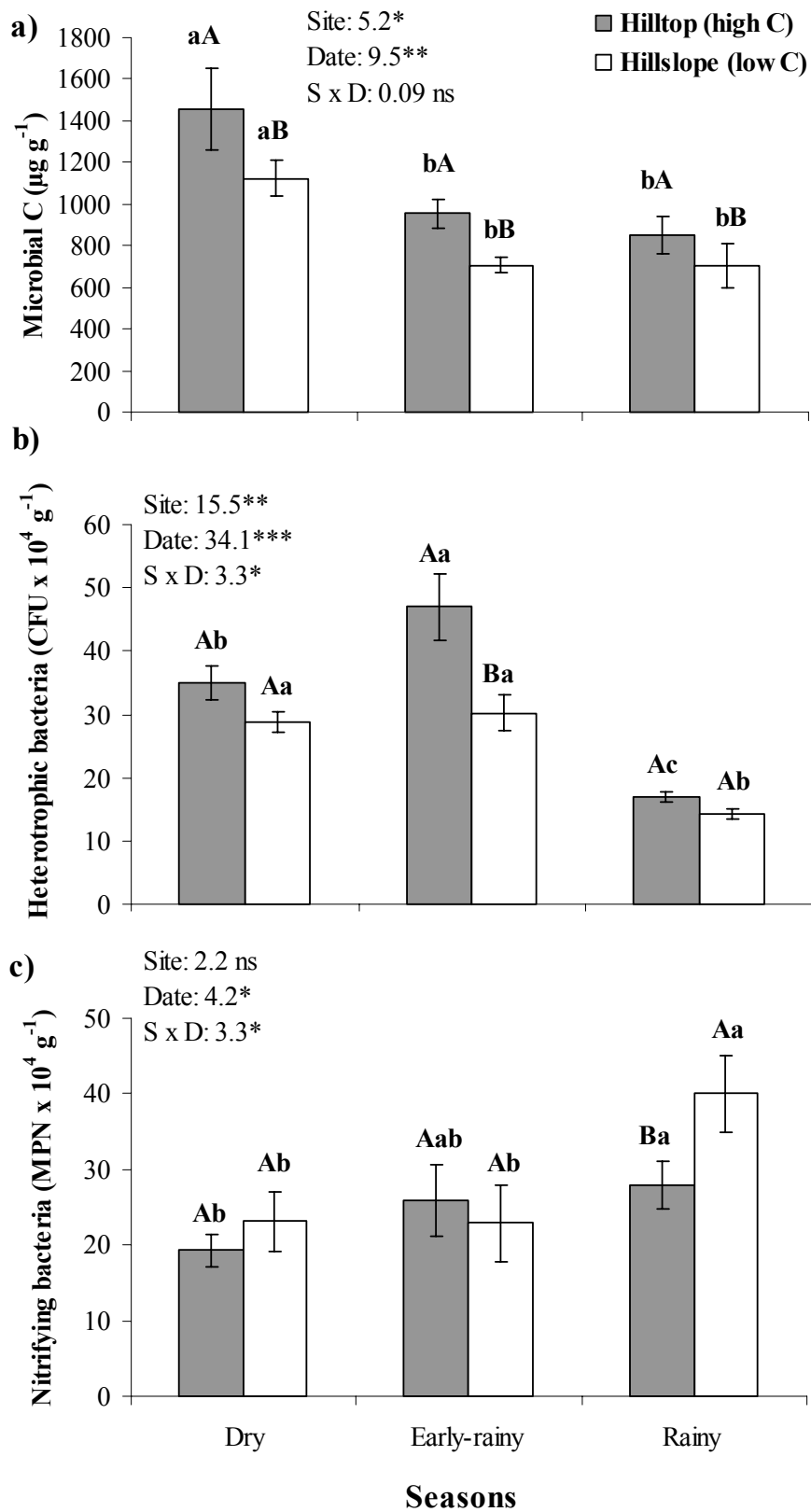


Figure 1

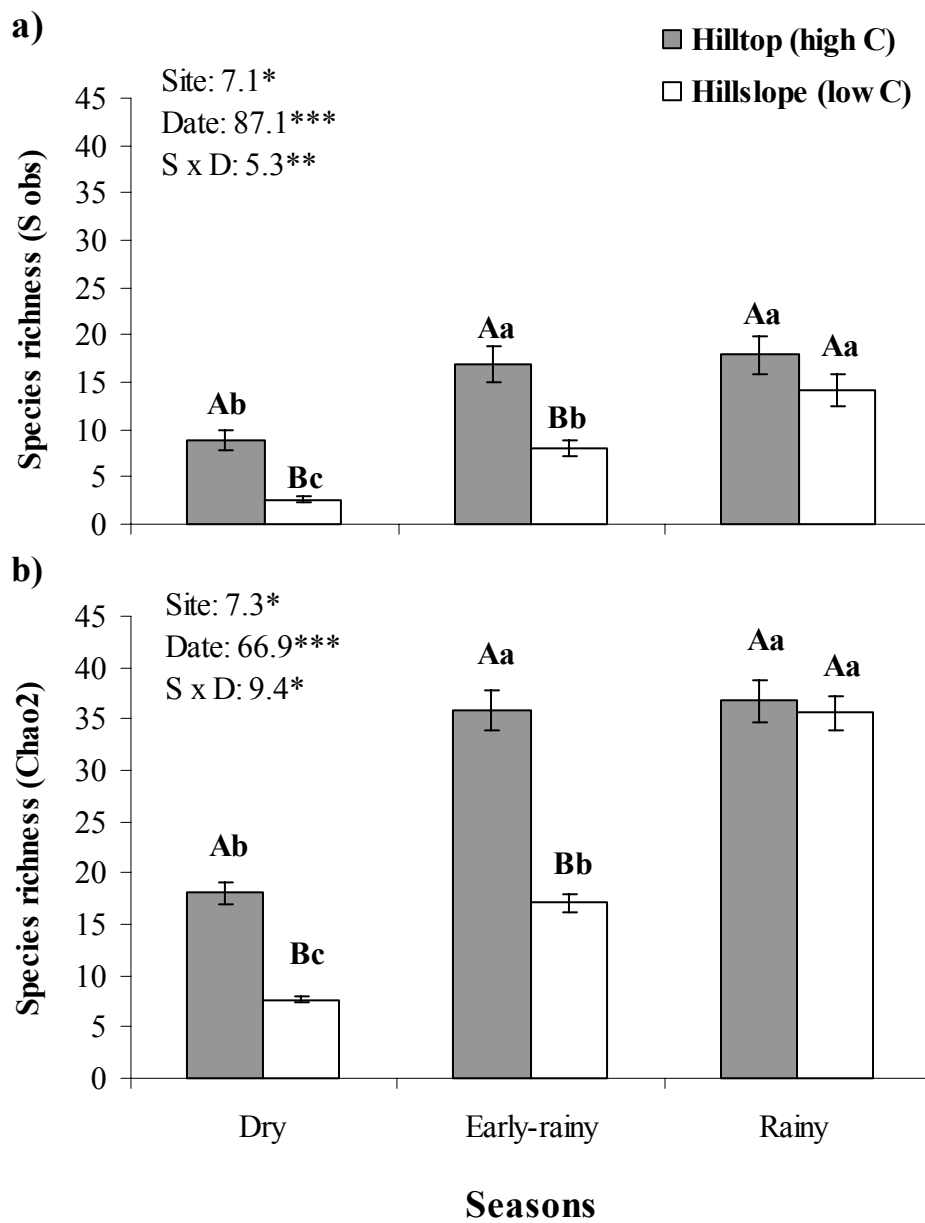


Figure 2

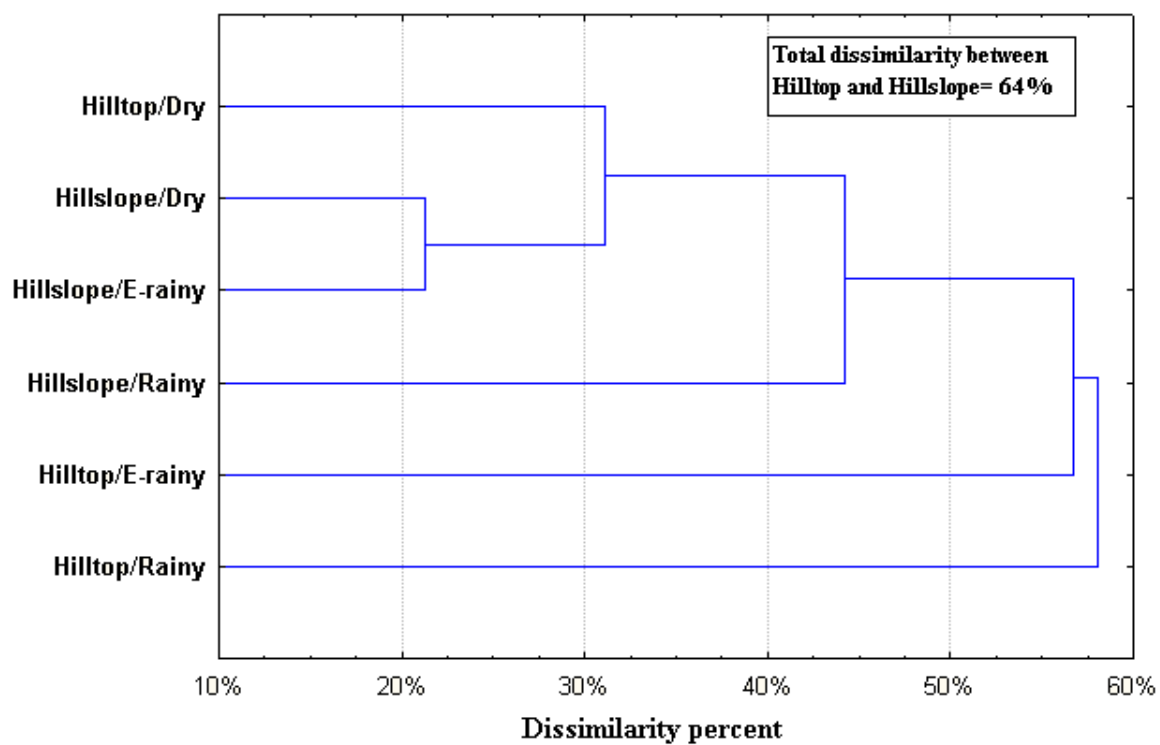


Figure 3

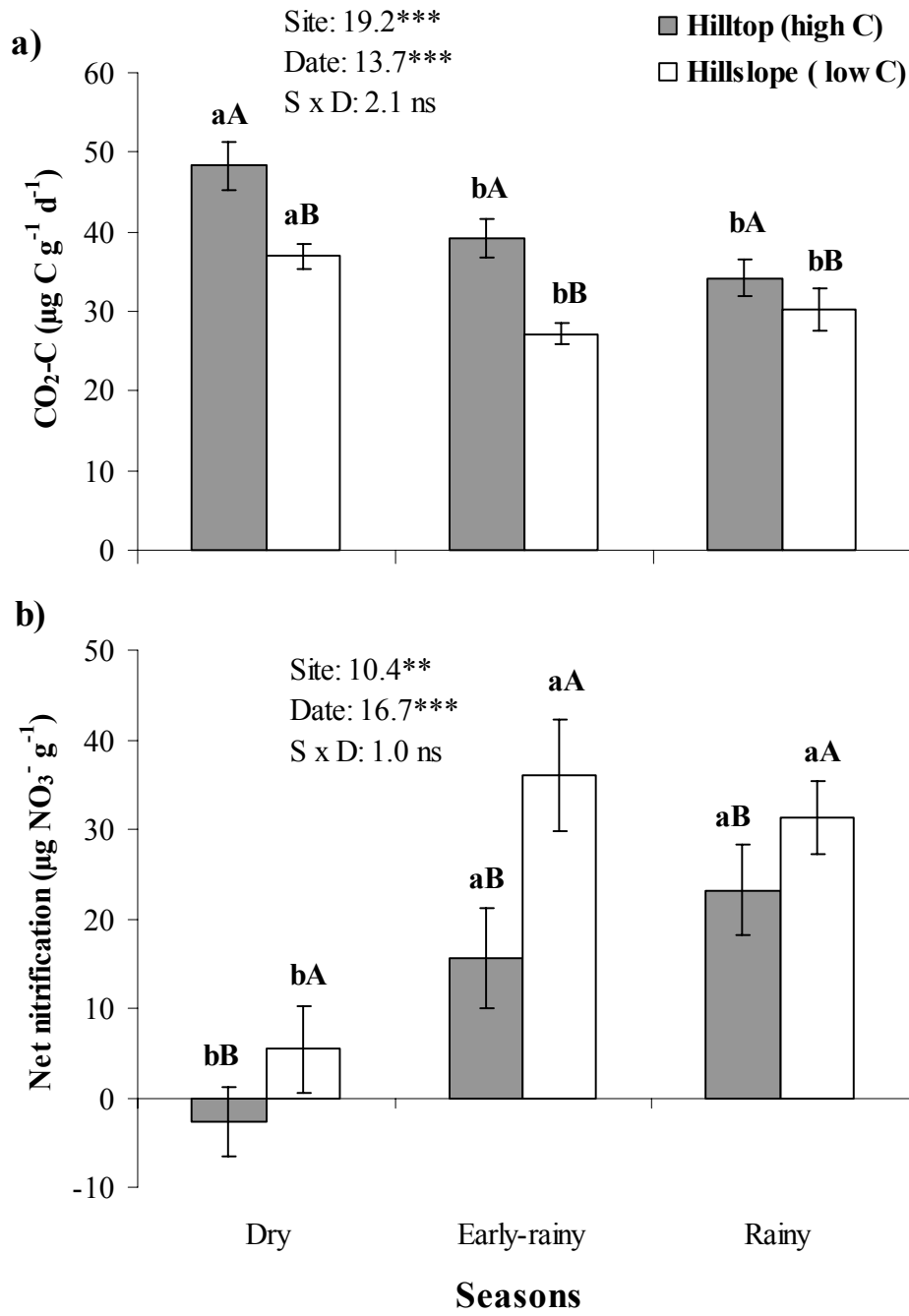


Figure 4

Capítulo III

Relación entre el carbono orgánico disuelto y la dinámica del fósforo en el suelo de un bosque tropical caducifolio de México*

*Relationship between dissolved organic carbon and soil phosphorus dynamics in a Mexican tropical deciduous forest**

*Este manuscrito será enviado a: *Journal of Tropical Ecology*

Relación entre el carbono orgánico disuelto y la dinámica del fósforo en el suelo de un bosque tropical caducifolio en México

Noé Manuel Montaña¹ · Felipe García-Oliva^{1*} · Maribel Nava-Mendoza¹
· Gerardo Cruz-Flores²

1. Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, AP 27-3 Sta. María de Guido, 58090, Morelia, Michoacán, México. E-mail: fgarcia@oikos.unam.mx, (Tel. +52-443-3222715, Fax: +52-443-3222719).

**Autor para correspondencia.*

2. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza (FES-Zaragoza), Universidad Nacional Autónoma de México. Batalla 5 de mayo 66, Ejercito de Oriente, Iztapalapa 09230 Distrito Federal, México.

Resumen: Este estudio examinó la variación estacional de la relación entre el C orgánico disuelto (COD), la disponibilidad de P (P_i y P_o lábiles extraíbles en bicarbonato y P microbiano) y la actividad de las fosfatasas en suelos con diferente concentración de C orgánico (crestas y laderas) de un bosque tropical caducifolio en México durante dos años consecutivos (2003 y 2004). Los resultados indican que las concentraciones de COD y de C microbiano fueron mayores en el suelo de la cresta, mientras que la concentración de P_o y la actividad de las fosfatasas fueron similares en ambos suelos. Las concentraciones de P_i fueron menores y las de P microbiano mayores en el suelo con más COD en la estación seca y al inicio de la estación lluviosa del 2003, sugiriendo inmovilización microbiana de P cuando la precipitación se distribuye más homogéneamente. Sin embargo, esto no ocurrió en el 2004, cuando la precipitación se concentró al inicio de la estación húmeda. En contraste, la concentración de P_i fue mayor en el suelo con mayor COD que en el suelo con menor COD en la estación lluviosa de ambos años. Las concentraciones de P_o y P_i aumentaron en el 2003 de la estación seca a la lluviosa y disminuyeron en el mismo sentido en el 2004 en ambos suelos. En conjunto, los resultados indican parcialmente que el C disponible podría regular la dinámica del P_i , pero depende de la variación estacional de la humedad del suelo. Sin embargo, los datos no mostraron una relación entre la dinámica del P_o y la disponibilidad de C en el suelo. Este estudio sugiere que la dinámica de ambas fracciones lábiles de P podría depender más de la variación en la humedad que de la disponibilidad del C en el suelo del bosque tropical caducifolio.

Palabras Clave: Bosque tropical seco, carbono orgánico disuelto, disponibilidad de fósforo, fósforo microbiano, fosfatasas, transformaciones del fósforo en el suelo.

Abreviaciones: P_i Fósforo inorgánico, P_o fósforo orgánico, COD carbono orgánico disuelto

Abstract: Seasonal variation of the relationship among dissolved organic C, labile P dynamics (labile P_o and P_i extracted with NaHCO_3 , and microbial P) and phosphatases were studied during two consecutive years (2003 and 2004) in soils with different organic C concentrations (hilltop and hillslope) of a tropical deciduous forest in Mexico. We found that the hilltop soil had higher DOC and microbial C concentrations than the hillslope soil, while P_o concentration and phosphatase activity were similar in both soils. P_i concentrations were lower and microbial

P were higher at the hilltop soil (high DOC) during the dry and early-rainy seasons in 2003, suggesting microbial P immobilization when the rain was better distributed across the wet season. However, this did not occur in 2004, when the rain was concentrated in the early-rainy season. In contrast, P_i concentration was higher at the hilltop than at the hillslope soils in the rainy season during the two study years. P_o and P_i concentrations increased in 2003 and decreased in 2004 from the dry to the rainy season in both soils. As conclusion, our results may suggest that available C likely appears to control P_i dynamics, but this depend on seasonal variation of soil moisture, while a relationship between P_o dynamics and soil C availability was not found. This study supports that soil P_i and P_o dynamics could be more coupled to soil moisture variations than with C availability in the tropical deciduous forest soils.

Key Words: Dissolved organic carbon, microbial P, P availability, phosphatases, soil P forms, tropical dry forest

Abbreviations: P_i inorganic phosphorus, P_o organic phosphorus, DOC dissolved organic C

1. INTRODUCCIÓN

El fósforo (P) es esencial en la nutrición de las plantas y de los microorganismos, pero sólo pueden asimilarlo en forma inorgánica (P_i) (Chapin *et al.* 2002). El P_i es producto de la mineralización del P orgánico (P_o) o del intemperismo de los minerales fosfatados del suelo; sin embargo, en el suelo la incorporación del P_i por intemperismo es mínima y muy lenta por lo que la principal fuente de P disponible es la mineralización de compuestos orgánicos (McGill y Cole 1981, Tate 1984, Chapin *et al.* 2002). Las enzimas encargadas de mineralizar el P_o son las fosfatasas, las cuales son producidas por plantas, hongos y microorganismos. Estas exoenzimas hidrolizan enlaces diéster y liberan el P_i en el suelo (Paul y Clark 1989). McGill y Cole (1981) y otros autores sugieren que la producción de las fosfatasas está ligada a la disponibilidad de P_i la cual, si es baja, induce la producción de las fosfatasas (Spiers y McGill 1979, Sinsabaugh 1994, Olander y Vitousek 2000). No obstante, desde una perspectiva microbiana la disponibilidad de C podría ser un factor para la producción de las fosfatasas y en consecuencia para la mineralización de P_o y la disponibilidad del P_i , debido al alto costo

energético que implica la producción microbiana de estas exoenzimas (Olander y Vitousek 2000, Allison y Vitousek 2005).

Varios estudios han demostrado que la adición de sustratos ricos en C orgánico y nutrientes incrementa la actividad enzimática y la disponibilidad de P en el suelo (Spiers y McGill 1979, Falih y Wainwright 1996, Gressel y McColl 1997, Allison y Vitousek 2005). Asimismo, se ha documentado que los suelos con mayor concentración de materia orgánica presentan mayor mineralización del P_o (Nguyen y Marschner 2005). Sin embargo, otros estudios no encuentran ningún efecto de la disponibilidad de C sobre la actividad enzimática y la disponibilidad de P (Chauhan *et al.* 1981, Cleveland *et al.* 2004), o bien documentan que la actividad incrementa sólo cuando se adiciona al suelo C menos lábil (e.g. celulosa; Shackle *et al.* 2000). Estos resultados contrastantes revelan que la relación entre el C disponible y la dinámica del P aún no ha sido completamente comprendida. En particular, la importancia del C disponible en la mineralización de P ha sido poco estudiada en los suelos de bosques tropicales, pero se ha sugerido una relación positiva entre el C orgánico y la disponibilidad del P en el suelo de este tipo de bosques (Frizano *et al.* 2003, Johnson *et al.* 2003, Chacon *et al.* 2005a).

El P es considerado un nutriente esencial en el funcionamiento de los bosques tropicales caducifolios (Jaramillo y Sanford 1985). En la mayoría de los suelos, el P_i disponible es controlado por el sistema geoquímico y la mineralización (Gressel y McColl 1997), pero en suelos tropicales donde domina el P_o , la disponibilidad de P_i depende principalmente de la mineralización (Tiessen *et al.* 1984, Johnson *et al.* 2003, Chacon *et al.* 2005a). En el caso del bosque tropical caducifolio en la región de Chamela, Jalisco México, el P_o del suelo comprende más del 68% del P total, mientras que la disponibilidad de P_i es reducida (Giardina *et al.* 2000, Campo *et al.* 2001b). Asimismo, la disponibilidad de P_i es más baja en la estación húmeda que en la estación seca (Campo *et al.* 1998, Campo *et al.* 2001b). El predominio del P_o y la baja disponibilidad de P_i durante la estación de crecimiento coincide con una concentración de C soluble y actividad microbiana reducidas en el suelo (Montaña *et al.* 2007). Esto sugiere que, alternativamente a lo propuesto por McGill y Cole (1981), el C disponible podría estar limitando la mineralización del P_o y por lo tanto controlando la disponibilidad del P_i en el suelo de estos bosques.

El objetivo de este estudio fue evaluar la relación entre el C orgánico disuelto (COD) y la disponibilidad de P en el suelo del bosque tropical caducifolio en Chamela, México. Para esto se cuantificó la variación estacional del COD, la de tres fracciones lábiles de P (P_i y P_o

extraíbles en bicarbonato y P microbiano) y de las fosfatasas en dos suelos con diferente concentración de C orgánico. Se esperaba una mayor concentración de formas disponibles de P en el suelo con más C orgánico disuelto, debido a una mayor disponibilidad de C para la actividad de las comunidades microbianas heterótrofas que mineralizan el P orgánico.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Zona de estudio

Este estudio se llevó a cabo en un bosque tropical caducifolio localizado en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, en Jalisco México (19°29' N y 105° 01' W). La temperatura media anual es 24.6°C y la precipitación promedio anual es 746 mm (1983-2004). El patrón de la lluvia es estacional con siete meses de estación seca y el 80% de la lluvia anual se concentra de junio a octubre (García-Oliva *et al.* 2002). La vegetación es un bosque tropical caducifolio muy diverso, cuyas especies arbóreas pierden sus hojas al final de la estación lluviosa (Lott 1993, Martínez-Yrizar *et al.* 1996). El suelo está clasificado en el sistema FAO como un Regosol Eútrico (Cotler *et al.* 2002), tiene un pH de 6.8, formado de riolita del Terciario y tiene una textura migajón-arcillo-arenosa (Solís 1993) con caolinita como arcilla dominante (Campo *et al.* 2001a). El contenido de materia orgánica en el suelo es menor al 5% y se concentra en los primeros 5 cm de profundidad (García-Oliva y Maass 1998).

2.2. Diseño experimental y muestreo de suelo

El estudio se realizó en un bosque no perturbado localizado sobre tres cuencas hidrológicas usadas para estudios de largo plazo (Maass *et al.* 2002). Las cuencas tienen el mismo material parental, tipo de vegetación y su relieve tiene diferentes unidades topográficas con distintas pendientes y orientaciones (López-Blanco *et al.* 1999). Para establecer los sitios de muestreo dentro de las cuencas, se seleccionaron dos tipos de unidades topográficas: Crestas (pendiente: $1.2^\circ \pm 0.7$) y Laderas con orientación sur (pendiente: $26^\circ \pm 3$), debido a sus diferencias en las concentraciones de C total (37.4 y 24.2 mg C g⁻¹ para cresta y ladera, respectivamente) y de C disponible (244 y 92 µg C g⁻¹ para crestas y laderas, respectivamente; Montaña *et al.* 2007). Los suelos de ambas posiciones topográficas tienen un índice similar de radiación solar (IRS: 4356 y 4426 MJ m⁻² año⁻¹ para cresta y ladera, respectivamente; Galicia *et al.* 1999), textura (Solís 1993), contenido de humedad y dan soporte a un tipo de vegetación semejante (Balvanera *et al.* 2002).

El suelo fue colectado por dos años consecutivos: 2003 y 2004, los cuales tuvieron una distribución intra-anual de la lluvia distinta (Fig. 1). Además, el primer año presentó un total de lluvia cercano al promedio anual (794 mm), mientras que el segundo tuvo una precipitación por debajo del promedio anual (580 mm). En ambos años el suelo fue colectado en tres fechas de muestreo: estación seca (abril), inicio de lluvias (julio) y en la mitad de la estación de lluvias (septiembre). Para el muestreo se establecieron 10 parcelas (10 × 15 m) en las crestas y laderas, las cuales fueron distribuidas en las tres cuencas experimentales. Las parcelas tenían una distancia mínima de 300 m entre ellas. Las parcelas se dividieron en cuadrantes de 1 m² y en cada parcela se colectaron al azar 15 sub-muestras de suelo (una de cada cuadrante) de los primeros 5 cm de profundidad en cada una de las fechas. Las sub-muestras fueron mezcladas para formar una muestra compuesta por parcela. Las muestras compuestas fueron almacenadas en bolsas negras y se mantuvieron en refrigeración (10 °C) hasta su procesamiento en el laboratorio.

2.3. Humedad, pH y nutrimentos del suelo

Las muestras de suelo fueron tamizadas con una malla de 2 mm. El pH del suelo fue medido usando una relación suelo:agua desionizada (1:10 p/v) y un potenciómetro (Corning). Una sub-muestra de suelo fue secada a 75 °C hasta peso constante para medir la humedad del suelo por el método gravimétrico. Una porción del suelo seco fue molida en un mortero de ágata para la cuantificación de los nutrimentos totales. Todas las formas de C fueron determinadas con un Auto-analizador de Carbono Total UIC Mod. CM5012 (UIC 1995), mientras que las formas de P fueron determinadas con un Auto-analizador Bran-Luebbe III (Norderstedt, Alemania). El C total fue determinado por combustión y detección coulométrica (UIC 1995). El P total fue determinado después de una digestión ácida por el método del molibdato seguido de una reducción con ácido ascórbico (Murphy y Riley 1962) y fue cuantificado por colorimetría (Technicon 1977).

2.4. Disponibilidad de C y P

El carbono orgánico disuelto (COD) fue usado como un índice de disponibilidad de C (Montaña et al., 2007). El COD fue extraído agitando durante 1 h, 20 g de suelo en 80 mL de agua desionizada (Jones y Willett 2006). El extracto fue filtrado a vacío a través de una membrana Millipore 0.42 µm y determinado por coulometría (UIC 1995). El P inorgánico y el P orgánico extraíbles en bicarbonato fueron extraídos siguiendo el método de fraccionamiento

de Hedley (1982), modificado por Campo *et al.* (1998). Un gramo de suelo fue colocado en tubos de centrifuga y se le adicionaron 30 mL de bicarbonato de sodio (NaHCO_3 0.5 N, pH ajustado a 8.5). La suspensión fue agitada durante 16 hs a velocidad lenta y fue centrifugada a 3500 rpm durante 30 minutos. El sobrenadante fue filtrado a través de papel Whatman no. 42 para obtener el P inorgánico y posteriormente el P total extraíble en bicarbonato. Para determinar el P inorgánico extraíble en bicarbonato (P_i -bicar), 3 mL del extracto fueron neutralizados usando fenolftaleina y una solución 10M de NaOH, seguido de la adición de HCl 5 M. Una vez realizada la neutralización los extractos fueron aforados a 25 mL y determinados como ortofosfatos por el método colorimétrico (Technicon 1977). El P total extraíble en bicarbonato se determinó por digestión ácida persulfatada. Para ello, a 5 mL del extracto en bicarbonato se le agregaron 1.113 mL de una solución 11 N de ácido sulfúrico (H_2SO_4), seguido de la adición de 0.7 mL de persulfato de amonio ($(\text{NH}_4)_2\text{S}_2\text{O}_8$). Después, toda la solución se digirió por una hora con un autoclave a 121 ° C y 20 PSI de presión. Junto con las muestras también se pusieron estándares con distintas concentraciones conocidas de P y blancos de referencia. Posteriormente las muestras digeridas (transparentes y frías) fueron neutralizadas usando *p*-nitrofenol como indicador y NaOH 5 M para virarlo a amarillo y una solución 10 M de HCl para virarlo a transparente. Al final, el extracto fue aforado a 25 mL y determinado como ortofosfato por el método colorimétrico (Technicon 1977). El P orgánico extraíble en bicarbonato (P_o bicar) se obtuvo de la diferencia entre el P total extraíble en bicarbonato menos el P_i -bicar.

2.5. C y P en la biomasa microbiana

El C y P en la biomasa microbiana fueron determinados por el método de fumigación y extracción (Brookes *et al.* 1982; Vance *et al.* 1987). Una sub-muestra de suelo (20g) fue pesada por duplicado. Una de ellas fue fumigada con cloroformo y la otra se mantuvo sin fumigar. Posteriormente, el suelo fumigado y el no fumigado fueron incubados durante 24 h a 25 °C y humedad constante. El C microbiano fue extraído de muestras fumigadas y no fumigadas con sulfato de potasio (K_2SO_4). El extracto fue filtrado a través de un papel Whatman No. 42 y el C en los extractos fue determinado por combustión y coulourimetría usando un Auto-analizador de C (UIC 1995). El C microbiano fue calculado de la concentración de C de las muestras fumigadas menos el de las muestras no fumigadas, dividiendo los valores entre un K_{Ec} de 0.45 (Brookes *et al.* 1985). El P microbiano de las muestras fumigadas y no fumigadas fue extraído usando bicarbonato de sodio (NaHCO_3 0.5 N,

pH ajustado a 8.5). Los extractos fueron filtrados a través de un filtro Whatman No. 42 y determinados como ortofosfatos por el método colorimétrico (Technicon 1977). El P microbiano fue estimado mediante la diferencia en la concentración de P entre las muestras fumigadas y no fumigadas. La concentración de P en la biomasa microbiana fue corregida por fijación de P durante el periodo de incubación adicionando a un suelo testigo una cantidad conocida de P en una solución de KH_2PO_4 . El valor de fijación fue sumado a las muestras fumigadas. Los valores de concentración de muestras fumigadas y no fumigadas fueron divididos entre un K_{Ep} de 0.40 (Brookes *et al.* 1982). Los valores de C y P microbianos fueron expresados con base en el peso seco de suelo.

2.6. Actividad enzimática de las fosfatasas

La actividad de las fosfatasas ácidas (EC 3.1.3.2) y alcalinas (EC 3.1.3.1) fue medida por el método de Tabatabai y Bremner (1969), únicamente en el suelo colectado durante el año 2003. Una submuestra de suelo (0.1 g) fue tratada con 0.2 mL de tolueno y 2 mL de buffer universal modificado (MUB: pH de 5.5 para la fosfatasa ácida y pH de 11 para la fosfatasa alcalina) y homogeneizada por maceración. En un vial, una alícuota de 0.3 mL del homogeneizado fue combinada con 1 mL de p-nitrofenilfosfato (pNP) 3mM como sustrato y 4 mL de MUB. Esta nueva suspensión fue incubada a 37 °C durante 1 h y posteriormente la reacción fue detenida agregando 1mL de $\text{CaCl}_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$ 0.5M y 4mL de NaOH 0.5M. La suspensión fue agitada y filtrada a través de un papel Whatman No. 2. La absorbancia del filtrado fue medida a 400 nm en un espectrofotómetro (Hitachi U-2000). La actividad de ambas enzimas fue expresada en $\mu\text{g p-NP g}^{-1}$ de suelo seco h^{-1} usando una curva estándar de absorbancia versus p-nitrofenol.

2.7. Análisis estadístico

Los datos fueron sometidos a un análisis de varianza de medidas repetidas (RMANOVA) con un factor entre grupos (sitio: cresta y ladera) y dos factores dentro de grupos (años y fechas de muestreo) que fueron tratados como medidas repetidas. Se usó una corrección de Greenhouse-Geisser para el factor tiempo. Cuando se encontraron diferencias significativas con el RMANOVA se usó una prueba de comparación múltiple Tukey's HSD para comparar los promedios (von Ende 1993). Los datos fueron transformados a logaritmos para ajustarlos a la distribución normal cuando se requirió (Sokal y Rohlf 1995), pero se presentan en su escala original de medición. Se usó el análisis de correlación Pearson para

encontrar la relación entre las distintas variables del suelo. Todos los análisis se realizaron en el programa Statistica vers. 6 (Statsoft 2000) y los promedios se consideraron significativamente diferentes con una $p \leq 0.05$.

3. RESULTADOS

El pH del suelo tuvo en general poca variación, fue ligeramente ácido con valores en la amplitud de 6.2 a 6.8 (Cuadros 1 y 2) y no correlacionó con ninguna variable (Cuadro 3). La humedad en el suelo de la cresta fue ligeramente mayor que en el suelo de la ladera en los dos años de estudio (Cuadros 1 y 2). En 2003, la humedad del suelo fue mayor en la estación lluviosa, pero en el 2004 la máxima humedad en el suelo fue registrada al inicio de la estación de lluvias (Cuadro 2). Esto se debió al patrón de distribución de la lluvia en cada año (Fig. 1).

En los dos años de estudio el suelo de la cresta tuvo concentraciones de C y P total mayores que el suelo de la ladera (Cuadros 1 y 2). En el 2003 las concentraciones de C y P total fueron menores en la estación húmeda que en las otras estaciones, pero en el 2004 estas diferencias no se presentaron (Cuadros 1 y 2). El cociente C:P no varió entre los sitios, los años o las estaciones (Cuadro 1). Con excepción del inicio de lluvias en el 2004, los suelos de la cresta tuvieron mayor concentración de COD que los suelos de la ladera (Cuadro 1 y Fig. 2a). La concentración de COD fue menor en el 2003 que en el 2004 y en ambos años la concentración de COD disminuyó en general de la estación seca a la lluviosa (Fig. 2a). La concentración de C microbiano fue en general mayor en el 2004 que en el 2003 y, en ambos años, el suelo de la cresta tuvo más C microbiano que el suelo de la ladera (Cuadro 1, Fig. 2b). La concentración de C microbiano disminuyó de la estación seca a la estación lluviosa en todos los casos (Cuadro 1 y Fig. 2b).

El P inorgánico (P_i) varió estacionalmente pero dependió del año y del sitio (Cuadro 1 y Fig. 3a). El P_i aumentó de la estación seca ($28 \mu\text{g g}^{-1}$) a la estación lluviosa ($43 \mu\text{g g}^{-1}$) en el 2003, mientras que en el 2004 la concentración de P_i en el suelo disminuyó de la estación seca ($39 \mu\text{g g}^{-1}$) a la lluviosa ($24 \mu\text{g g}^{-1}$). En el inicio de lluvias, el suelo de la ladera tuvo mayor concentración de P_i que el suelo de la cresta, pero en la estación lluviosa el suelo de la cresta tuvo mayor concentración que el suelo de la ladera (Fig. 3a). La fracción de P_o fue ligeramente mayor en el suelo de la ladera ($117 \mu\text{g g}^{-1}$) que en el suelo de la cresta ($102 \mu\text{g g}^{-1}$). En el año 2003, en ambos sitios la concentración de P_o fue mayor en la estación húmeda que en la estación seca; mientras que en el 2004 la concentración más baja de P_o se encontró al inicio de

las lluvias (Fig. 3b). El P microbiano difirió entre sitios solo en algunas estaciones y mostró variaciones estacionales no consistentes entre años (Cuadro 1). Por ejemplo, en el 2003 disminuyó de la estación seca a la lluviosa en ambos sitios (cresta y ladera), mientras que en el 2004, la concentración de P microbiano fue en general mayor al inicio de la estación lluviosa en ambos sitios (Fig. 3c). El cociente C-orgánico:P_o lábil (C_o:P_o) fue mayor en el suelo de la cresta que en el de la ladera. Este cociente fue mayor en la estación seca que en la lluviosa en ambos sitios en el 2003, pero en el 2004 fue mayor al inicio de lluvias (Cuadro 1, Fig. 4). La actividad de la fosfatasa ácida fue mayor que la de la fosfatasa alcalina. La actividad de ambas enzimas fue medida únicamente en el año 2003 y no varió entre los sitios (Fig. 5). La actividad de la fosfatasa ácida fue mayor durante la estación lluviosa en ambos sitios, pero no así en el caso de la fosfatasa alcalina (Fig. 5a y 5b).

El análisis de correlación mostró que la humedad del suelo fue correlacionada negativamente con el COD y con el C y P microbianos y positivamente con el P_i y el P_o en el 2003, pero en el 2004 solo correlacionó negativamente con el COD y el P_o (Cuadro 3). El COD correlacionó positivamente con el C microbiano en los dos años de estudio y positivamente con el P microbiano sólo en el 2003. La correlación del COD con el P_i y el P_o fue negativa en el 2003 y positiva en el 2004. El P_i se correlacionó negativamente con el C y el P microbianos en el 2003 y positivamente con el C microbiano en el 2004. Asimismo, el P_o se correlacionó negativamente con el P microbiano (Cuadro 3). El cociente C_o:P_o se correlacionó ($p=0.05$) positivamente con el COD ($r=0.65$) y con el C y el P microbianos ($r=0.36$ y 0.30 , respectivamente). La actividad de las fosfatasas ácidas se correlacionó positivamente con la humedad y con el P_o, pero negativamente con el COD y con el P_i. En contraste, la actividad de las fosfatasas alcalinas correlacionó negativamente con el P_i (Cuadro 3).

4. DISCUSIÓN

Los resultados muestran que la mayor concentración de COD en el suelo de la cresta estimuló el crecimiento microbiano, posiblemente debido a que presentó más C disponible para la actividad microbiana, como han referido Montaña *et al.* (2007) para este bosque. Así, se esperaba que la disponibilidad de C favoreciera la producción de P_o lábil en el suelo de la cresta, ya que, al estimular la actividad microbiana, promovería la despolimerización de la materia orgánica acumulada en este sitio (Gressel y McColl 1997; Galicia *et al.*, 1995). Sin embargo, la concentración de P_o lábil fue similar en ambos suelos, a pesar de la diferencia en

C disponible. Asimismo, la actividad similar de fosfatasa en estos suelos y la relación negativa del COD con el P_o y las fosfatasas ácidas sugieren que factores distintos a la disponibilidad de C podrían estar regulando la mineralización del P_o lábil en los suelos de este bosque. Esto coincide con lo reportado por Chauhan *et al.* (1981) y Cleveland *et al.* (2004); sin embargo, contrasta con aquellos estudios donde suelos con más C orgánico lábil tienen mayor actividad de fosfatasas (Spiers y McGill 1979, Falih y Wainwright 1996, Allison y Vitousek 2005) y mineralización de P (Nguyen y Marschner 2005).

La comparación entre el suelo de la cresta y el suelo de la ladera indica que la dinámica del P_i lábil, en contraste con el P_o , podría estar afectada por la disponibilidad de C, pero dependió de las diferencias en la variación estacional de la humedad del suelo entre los dos años de estudio. En el 2003, cuando la lluvia se distribuyó con mayor uniformidad, la menor disponibilidad de P_i coincidió con una mayor concentración de C y P microbianos en el suelo con más COD (i.e. cresta) en la estación seca y al inicio de la estación lluviosa. Esto sugiere que el P_i pudo ser inmovilizado en la biomasa microbiana, debido a que este suelo tuvo más disponibilidad de C que estimuló el crecimiento y los requerimientos microbianos de P (Schimel y Weintraub 2003; Montaña *et al.* 2007 *en revisión*). El cociente $C_o:P_o$ mayor en el suelo con más COD durante estos periodos del 2003 también sugiere mayor inmovilización microbiana de P cuando hay más C disponible (Chacon *et al.* 2005b). Esto podría explicar una menor concentración de P_i en el suelo de la cresta en estos periodos, ya que las diferencias de P_i entre los suelos de crestas y laderas no pueden deberse a una distinta absorción geoquímica porque ambos suelos tienen similar textura y minerales arcillosos (Solis 1993, Campo *et al.* 2001a). Sin embargo, aunque en el 2004 el cociente $C_o:P_o$ fue también mayor en el suelo de la cresta indicando más inmovilización microbiana de P que en el suelo de ladera (Chacon *et al.* 2005b), el fuerte pulso de lluvia al inicio de la estación húmeda nulificó las diferencias de P microbiano entre ambos suelos. Esto indica que en el 2004 la disponibilidad de agua tuvo un efecto mayor que el C disponible, debido a que el P microbiano responde rápidamente a los cambios en la humedad del suelo (Campo *et al.* 1998). En conjunto, estas evidencias indican, sólo parcialmente, que la relación entre la inmovilización microbiana de P y la disponibilidad de C podría determinar la dinámica del P_i , ya que esta relación depende de la variación en la humedad del suelo asociada con la cantidad y la distribución de la lluvia.

En lluvias, la mayor disponibilidad de P_i en el suelo de la cresta comparada con el suelo de la ladera puede explicarse por dos posibles factores: (1) una mayor mineralización del P_o en el suelo de la cresta, sin embargo, los datos de este estudio no permiten asegurar esto

mediante diferencias en la concentración de P_o entre los suelos, y 2) un aporte de P_i lábil por un mecanismo distinto a la mineralización de la fracción lábil del P_o . La acumulación mayor de mantillo en el suelo de la cresta y su descomposición durante la época húmeda (Martínez-Yrizar y Sarukhán 1990, Anaya *et al.* 2007) sugieren una mayor incorporación de P_i al suelo de la cresta, ya que el mantillo puede ser una fuente importante de P soluble al suelo (Yavitt y Wright 1996, Campo *et al.* 2001b). Asimismo, otras fracciones menos lábiles de P podrían también estar aportando P_i al suelo de la cresta. Un estudio previo en este bosque mostró que el suelo con más COD tiene más especies bacterianas de los géneros *Bacillus*, *Brevibacillus*, *Paenibacillus*, *Enterobacter* y *Pseudomonas* (Montaña *et al.*, 2007 *en revisión*), algunos de los cuales han sido identificados como solubilizadores de P (Rodríguez y Fraga 1999). En un bosque tropical húmedo se ha reportado que la abundancia en algunos de estos grupos bacterianos aumenta con la adición de COD al suelo (Cleveland *et al.* 2007). Esto sugiere que la disponibilidad de C favorece la presencia de especies bacterianas con capacidad de solubilizar P y que podrían contribuir a aumentar el P_i en el suelo de la cresta.

Al comparar los valores de P_o y P_i lábil de la estación seca y los de la estación de lluvias, se observa que los patrones estacionales de estas fracciones fueron similares entre los suelos con más y menos COD, pero difirieron en los dos años de estudio. Esto puede explicarse por las diferencias en la cantidad y distribución de la lluvia entre los dos años (Fig. 1). El aumento del P_i de la estación seca a la húmeda en el 2003 es atribuido al continuo humedecimiento del suelo asociado a una precipitación más uniformemente distribuida. Esto posiblemente promovió también la incorporación de P_o a partir de la descomposición del mantillo y de la lisis celular microbiana (Campo *et al.* 1998, Halverson *et al.* 2000, Giardina *et al.* 2000, Campo *et al.* 2001b, Turner y Haygarth 2001; Turner *et al.* 2003). El aumento del P_o cuando el P microbiano disminuyó enfatiza la importancia de la biomasa microbiana en la producción de P_o , el cual es fuente principal de P_i en el suelo de los bosques tropicales (Tiessen *et al.* 1984, Giardina *et al.* 2000, Johnson *et al.* 2003). Así, una mayor mineralización de P_o posiblemente aumentó la concentración de P_i en el suelo durante la época húmeda de este año. Este argumento se apoya en que hubo una mayor actividad de fosfatasas ácidas en este periodo del 2003. Los microorganismos producen fosfatasas ácidas y alcalinas, pero su aporte pudo ser reducido debido a que éste y estudios previos indican que su biomasa y la disponibilidad de COD para su actividad son bajas durante lluvias (García-Oliva *et al.* 2003; Montaña *et al.* 2007). Esto sugiere que la producción de fosfatasa ácida en esta época del 2003 pudo deberse principalmente a las plantas (Paul y Clark 1989, Tabatabai 1994) ya que su

demanda por P aumenta para su actividad y crecimiento (McGill y Cole 1981, Sinsabaugh 1994, Olander y Vitousek 2000). En contraste con el 2003, la lluvia se concentró al inicio de la época húmeda del 2004. Esto generó un fuerte pulso de humedad en el suelo que redujo el P_o y aumentó el P microbiano, lo que enfatiza la importancia de los cambios en la humedad del suelo sobre la mineralización del P_o y la inmovilización microbiana de P. Por otra parte, la continúa toma de P_i por las plantas y microorganismos son factores que podrían explicar la disminución del P_i durante la época húmeda.

En conclusión, este estudio revela que el posible efecto de la disponibilidad de C sobre la dinámica del P_i depende de la variación estacional de la humedad del suelo. Se propone que una mayor disponibilidad de C aumentaría la inmovilización y/o la solubilización microbiana de P_i sólo bajo ciertas condiciones (umbrales) de humedad en el suelo. En contraste, no se encontró evidencia de que la mineralización de P_o lábil dependa del C disponible. Asimismo, los distintos patrones estacionales de P_o y P_i lábil entre años, ocurriendo por igual en suelos con distinta concentración de COD, indica que la dinámica de ambas fracciones de P depende más de la variación en la humedad del suelo debida a la cantidad y distribución anual de la lluvia que de la disponibilidad del C en el suelo de este bosque tropical caducifolio.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecemos al Dr. Víctor J. Jaramillo y al Dr. Edmundo García-Moya las sugerencias y críticas a este manuscrito. Ana Lidia Sandoval y Enrique Tapia asistieron en los análisis químicos del suelo y Rosario Hernández-Damián ayudó con las mediciones enzimáticas. Salvador Araiza y Carlos Anaya ayudaron en la colecta del suelo. Raúl Ahedo, Alberto Valencia y Heberto Ferreira asistieron en varios aspectos técnicos del proyecto. El personal de la Estación de Biología de Chamela, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) proporcionó apoyo logístico durante el trabajo de campo. Este proyecto fue financiado por el CONACYT-México, el PAEP-UNAM y la FES-Zaragoza, UNAM. N.M. Montaña agradece al CONACyT-México (163199) y a la DGEP-UNAM por las becas para realizar su doctorado en el Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, México.

LITERATURA CITADA

- ALLISON, S. D. & VITOUSEK, P. M. 2005. Responses of extracellular enzymes to simple and complex nutrient inputs. *Soil Biology and Biochemistry* 37:937-944.
- ANAYA, A.C., GARCÍA-OLIVA, F. & JARAMILLO, V.J. 2007. Rainfall and labile carbon availability control litter nitrogen dynamics in tropical dry forest. *Oecologia* 150: 602-610.
- BALVANERA, P., LOTT, E., SEGURA, G., SIEBE, Ch. & ISLAS, A. 2002. Patterns of ■-diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* 13:145-158.
- BROOKES, P. C., POWLSON, D. S. & JENKINSON, D.S. 1982. Measurement of microbial biomass phosphorus in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 14:319-329.
- CAMPO, J., JARAMILLO, V. J. & MAASS, J. M. 1998. Pulses of soil phosphorus availability in a Mexican tropical dry forest: effects on seasonality and level of wetting. *Oecologia* 115:167-172.
- CAMPO, J., MAASS, J. M. & DE PABLO, L. 2001a. Intemperismo en un bosque tropical seco de México. *Agrociencia* 35(2):245-254.
- CAMPO, J., MAASS, J. M., JARAMILLO, V. J., MARTÍNEZ-YRÍZAR, A. & SARUKHÁN, J. 2001b. Phosphorous cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem. *Biogeochemistry* 53:161-179.
- CHACON, N., DEZZEO, N. & FLORES, S. 2005a. Effect of particle-size distribution, soil organic carbon content and organo-mineral aluminium complexes on acid phosphatases of seasonality flooded forest soils. *Biology Fertility Soils* 41:69-72.
- CHACON, N., DEZZEO, N., MUÑOZ, B. & RODRIGUEZ J.M. 2005b. Implications of soil organic carbon and the biogeochemistry of iron and aluminum on soil phosphorus distribution in flooded forest of the lower Orinoco River, Venezuela. *Biogeochemistry* 73: 555-566.
- CHAPIN III, F.S., MATSON, P. A. & MOONEY, H. A. 2002. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer-Verlag, New York USA. 436 pp.
- CHAUHAN, B. S., STEWART, J. W. & PAUL, E. A. 1981. Effect of labile inorganic phosphate status and organic carbon additions on the microbial uptake of phosphorus in soils. *Canadian Journal of Soil Science* 61:373-385.
- CLEVELAND, C. C., TOWNSEND, A. R. & CONSTANCE, B. C. 2004. Soil microbial dynamics, Costa Rica: Seasonal and biogeochemical constraints. *Biotropica* 36:184-195.
- CLEVELAND, C., NEMERGUT, D. R., SCHMIDT S. K., & TOWNSEND, A. R. 2007. Increases in soil respiration following labile carbon additions linked to rapid shifts in soil microbial community composition. *Biogeochemistry* 82:229-240.
- COTLER, H., DURÁN, E. & SIEBE, Ch. 2002. Caracterización morfo-edafológica y calidad de sitio de un bosque tropical caducifolio. Pp.17-79. in Noguera, F., Vega, J., García, A. & Quezada, M. (eds.). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología-UNAM, México.
- FALIH, A.K. & WAINWRIGHT, M. 1996. Microbial and enzyme activity in soils amended with a natural source of easily available carbon. *Biology and Fertility Soils* 21(3):177-183.
- FRIZANO, J., VAN, D. R., JOHNSON, A. H. & JOHNSON, CH. M. 2003. Labile phosphorus in soils of forest fallows and primary forest in the Bragantina region, Brazil. *Biotropica* 35(1):2-11.
- GALICIA, L., GARCÍA-OLIVA, F. & LÓPEZ-BLANCO, J. 1995. Efecto de la estructura jerárquica del relieve en la distribución de las características físicas de los suelos de una cuenca tropical estacional mexicana. *Boletín de Investigaciones Geográficas* 13:53-75.

- GALICIA, L., LÓPEZ-BLANCO, J., ZARCO-ARISTA, A. E., FILIPS, V. & GARCÍA-OLIVA, F. 1999. The relationship between solar radiation interception and soil water content in a tropical deciduous forest in Mexico. *Catena* 36:153-164.
- GARCÍA-OLIVA, F. & MAASS, J. M. 1998. Efecto de la transformación de la selva a pradera sobre la dinámica de los nutrientes en un ecosistema tropical estacional en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 62:39-48.
- GARCÍA-OLIVA, F., CAMU, A. & MAASS, J. M. 2002. El clima de la Región de Central de la costa del Pacífico Mexicano. Pp 3-10 in Noguera, F., Vega, J., García, A. & Quezada, M. (eds.). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología-UNAM, México.
- GARCÍA-OLIVA, F., SVESHTAROVA, B. & OLIVA, M. 2003. Seasonal effect on soil organic carbon dynamic in a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 19:1-11.
- GIARDINA, C. P., SANFORD Jr., R. L. & DÖCKERSMITH, I. C. 2000. Changes in soil phosphorus and nitrogen during slash-and-burn clearing of a dry tropical forest. *Soil Science Society American Journal* 64:399-405.
- GRESSEL, N. & McCOLL, J. G. 1997. Phosphorus mineralization and organic matter decomposition: A critical review. Pp. 297-309 in Cadisch, G. & Giller, K.E. (eds.). *Driven by nature: plant litter quality and decomposition*. CAB International
- HALVERSON, L.J., JONES, T.M. & FIRESTONE, M.K. 2000. Release of intracellular solutes by four soil bacteria exposed to dilution stress. *Soil Science Society American Journal* 64:1630-1637.
- HEDLEY, M. J., STEWARD, J. W. & CHAUHAN, B. S. 1982. Changes in inorganic and organic soil phosphorous fractions induced by cultivation practices and by laboratory incubations. *Soil Science Society American Journal* 46:970-976.
- JARAMILLO, V. J. & SANFORD Jr., R. L. 1995. Nutrient cycling in tropical deciduous forest. Pp. 346-361 in Bullock, S. H., Mooney, H. A. & Medina, E. (eds.). *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press, Cambridge USA.
- JOHNSON, A. H., FRIZANO, J. & VANN, D.R. 2003. Biogeochemical implications of labile phosphorus in forest soils determined by the Hedley fractionation procedure *Oecologia* 135:487-499.
- JONES, D.L. & WILLETT, V.B. 2006. Experimental evaluation of methods to quantify dissolved organic nitrogen (DON) and dissolved organic carbon (DOC) in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 38:991-999
- LÓPEZ-BLANCO, J., GALICIA, L. & GARCÍA-OLIVA, F. 1999. Hierarchical analysis of relief features in a small watershed in a tropical deciduous forest ecosystem in Mexico. *Supplementi Geografia Fisica e Dinamica Quaternaria* 22:33-40.
- LOTT, E. 1993. Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela Bay region, Jalisco, Mexico. *Occident Papers of California Academic of Sciences*. 148:1-60.
- MAASS, J. M., JARAMILLO, V. J., MARTÍNEZ-YRÍZAR, A., GARCÍA-OLIVA, F., PÉREZ-JIMÉNEZ A. & SARUKHÁN, J. 2002. Aspectos funcionales del ecosistema de la selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco. Pp. 525-551 in Noguera, F., Vega, J., García, A. & Quezada, M. (eds.). *Historia Natural de Chamela*. Inst. Biología-UNAM, México.
- MARTÍNEZ-YRÍZAR, A., & SARUKHÁN, J. 1990. Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in Mexico over a five-year period. *Journal of Tropical Ecology* 6:433-444.
- MARTÍNEZ-YRÍZAR, A., MAASS, J. M., PÉREZ-JIMÉNEZ, A., & SARUKHÁN, J. 1996. Net primary productivity of a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12:169-175.
- McGILL, W. B. & COLE, C. V. 1981. Comparative aspects of cycling of organic C, N, S and P through soil organic matter. *Geoderma* 26:267-286.

- MONTAÑO, N. M., GARCÍA-OLIVA, F. & JARAMILLO, V. J. 2007. Dissolved organic carbon affects soil microbial and nitrogen dynamics in a Mexican tropical deciduous forest. *Plant and Soil* 295:265-277.
- MONTAÑO, N. M., SANDOVAL-PÉREZ, A. L., GARCÍA-OLIVA, F., LARSEN, J. & GAVITO, M. E. 2007. Linking bacterial communities to soil C and N dynamics in a tropical deciduous forest. Submitted to: *Soil Biology and Biochemistry* (under review).
- MURPHY, J., & RILEY, J.P. 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analyses Chemical Acta* 27:31-36.
- NGUYEN, B. T., & MARCHNER, P. 2005. Effect of drying and rewetting on phosphorus transformations in red brown soils with different soil organic matter content. *Soil Biology and Biochemistry* 37:1573-1576.
- OLANDER, L. P. & VITOUSEK, P. M. 2000. Regulation of soil phosphates and chitinase activity by N and P availability. *Biogeochemistry* 49:175-190.
- PAUL, A. & CLARK, E. 1989. *Soil Microbiology and Biochemistry*. Acad. Press. 275 pp.
- RODRÍGUEZ, H. & FRAGA R. 1999. Phosphate solubilizing bacteria and their role in plant growth promotion. *Biotechnology Advances* 17:319-339.
- SCHIMEL, J. P. & WEINTRAUB, M. N. 2003. The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil: a theoretical model. *Soil Biology and Biochemistry* 35:549-563.
- SHACKLE, V. J., FREEMAN, C. & REYNOLDS, B. 2000. Carbon supply and the regulation of enzyme activity in constructed wetlands. *Soil Biology and Biochemistry* 32:1935-1940.
- SINSABAUGH, R. L. 1994. Enzymatic analysis of microbial pattern and process. *Biology and Fertility Soils* 17:69-74.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. 1995. *Biometry*. 3ra. ed. Freeman and Company, San Francisco, CA, USA.
- SOLÍS, E. 1993. *Características fisicoquímicas de un suelo en un ecosistema tropical estacional*. Bs. Thesis, UNAM. México. 91 pp.
- SPIERS, G. A. & MCGILL, W. 1979. Effects of phosphorus addition and energy supply on acid phosphatase production and activity in soils. *Soil Biology and Biochemistry* 11:3-8.
- STATSOFT, INC. 2000. *Statistica for Windows vers. 6.* Tulsa. OK, Tulsa.
- TABATABAI, M. A. & BREMNER, J. M. 1969. Use of *P*-nitrophenil phosphate for assay of soil phosphatase activity. *Soil Biology and Biochemistry* 1:301-307.
- TABATABAI, M. A. 1994. Soil Enzymes. *Methods of Soil Analysis*, Part 2, series no. 5. *Soil Science Society of America* 677: 775-833
- TATE, R. 1984. The biological transformation of P in soil. *Plant and Soil* 76:245-256.
- TECHNICON, 1977. *Industrial System. Method No. 329-74W/B. Determinations of nitrogen/phosphorus in acid digest*. Technicon Industrial Systems, New York. 150 pp.
- TIESSEN, H., STEWART, J. W. B. & COLE, C. V. 1984. Pathways of phosphorus transformations in soils of differing pedogenesis. *Soil Science Society of America Journal* 48: 853-858.
- TURNER, B.L. & HAYGARTH, P.M. 2001. Phosphorus solubilization in rewetted soils. *Nature* 411: 258.
- TURNER, B.L., DRIESSEN, J.P., HAYGARTH, P.M. & McKELVIE, I.D. 2003. Potential contribution of lysed bacterial cells to phosphorus solubilization in two rewetted pasture soils. *Soil Biology and Biochemistry* 35:187-189.
- UIC, 1995. Operation manual for the CM5012 CO₂ Colourmeter. UIC Joliet IL., EUA.
- VON ENDE, C.N., 1993. Repeated measures analysis: growth and other time-dependent measures. Pp. 113-137 in Scheiner, S.M., Gurevitch, J. (Eds.). *Design and analysis of ecological experiments*. Chapman and Hall, New York, USA.

VANCE, E. D., BROOKES, A. C. & JENKINSON, D. S. 1987. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry* 19:703-707
 YAVITT, J.B. & WRIGHT S.J. 1996. Temporal patterns of soil nutrients in a Panamanian moist forest revealed by ion-exchange resin and experimental irrigation. *Plant and Soil* 183: 117-129.

Cuadros y Figuras

Cuadro 1. Resultados del ANOVA de medidas repetidas para los parámetros del suelo de cresta y ladera (sitios) de un bosque tropical caducifolio en Chamela, Jalisco México.

	Fuente de variación (F_o)						
	Entre grupos	Dentro de grupos					
	Sitio (S)	Año (A)	S × A	Fecha (F)	S × F	A × F	S × A × F
pH	1.2 ^{ns}	0.7 ^{ns}	13.2 ^{**}	0.52 ^{ns}	0.42 ^{ns}	5.5 [*]	4.8 [*]
Humedad	17.5 ^{**}	51.4 ^{***}	0.62 ^{ns}	390.8 ^{***}	0.81 ^{ns}	221.3 ^{***}	0.09 ^{ns}
Carbono total	93.4 ^{***}	0.10 ^{ns}	0.40 ^{ns}	5.2 [*]	0.40 ^{ns}	11.9 ^{**}	2.0 ^{ns}
Fósforo total	5.6 [*]	5.4 [*]	0.96 ^{ns}	2.3 ^{ns}	0.18 ^{ns}	20.19 ^{**}	0.03 ^{ns}
C:P	2.8 ^{ns}	1.01 ^{ns}	0.001 ^{ns}	1.8 ^{ns}	0.26 ^{ns}	0.16 ^{ns}	2.7 ^{ns}
COD	74.8 ^{***}	55.6 ^{***}	2.2 ^{ns}	67.0 ^{***}	4.9 [*]	13.2 ^{**}	3.8 [*]
P _i bicar	0.08 ^{ns}	3.5 ^{ns}	3.1 ^{ns}	2.4 ^{ns}	33.3 ^{***}	42.2 ^{***}	3.0 ^{ns}
P _o bicar	6.1 [*]	9.9 [*]	0.4 ^{ns}	9.9 [*]	1.0 ^{ns}	32.5 ^{***}	0.14 ^{ns}
C microbiano	29.6 ^{***}	59.4 ^{***}	0.82 ^{ns}	28.9 ^{***}	3.3 ^{ns}	3.9 [*]	0.40 ^{ns}
P microbiano	0.05 ^{ns}	12.7 ^{**}	7.5 [*]	3.5 [*]	5.7 [*]	0.4 ^{ns}	3.9 [*]
C _o :P _o bicar	66.1 ^{***}	2.2 ^{ns}	0.06 ^{ns}	3.9 ^{**}	0.45 ^{ns}	38.8 ^{***}	2.5 ^{ns}

COD= carbono orgánico disuelto; P_i y P_o bicar= fósforo inorgánico y orgánico extraíbles en bicarbonato. C_o= carbono orgánico total. Nota: ns= no significativo; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$

Cuadro 2. Variación estacional del pH, humedad y nutrientes totales del suelo de crestas y laderas durante dos años de estudio en el bosque tropical caducifolio de Chamela, Jalisco México.

	Año 2003		Año 2004	
	Cresta	Ladera	Cresta	Ladera
pH				
Estación seca	6.5 (0.1) ^{aA}	6.7 (0.1) ^{aA}	6.6 (0.1) ^{aA}	6.2 (0.1) ^{aB}
Inicio de lluvias	6.3 (0.2) ^{aA}	6.6 (0.1) ^{aA}	6.8 (0.1) ^{aA}	6.5 (0.1) ^{aA}
Estación lluviosa	6.4 (0.1) ^{aA}	6.3 (0.1) ^{bA}	6.6 (0.1) ^{aA}	6.5 (0.1) ^{aA}
Humedad (%)				
Estación seca	2.1 (0.3) ^{cA}	1.9 (0.5) ^{cB}	2.7 (0.8) ^{cA}	1.8 (0.6) ^{cB}
Inicio de lluvias	8.4 (0.5) ^{bA}	6.7 (0.7) ^{bB}	15.9 (0.5) ^{aA}	12.3 (0.9) ^{aB}
Estación lluviosa	26.0 (0.6) ^{aA}	22.7 (1.1) ^{aB}	6.6 (0.4) ^{bA}	4.8 (0.3) ^{bB}
Carbono total (mg C g ⁻¹)				
Estación seca	36.4 (2.9) ^{aA}	26.1 (2.6) ^{aB}	30.4 (2.5) ^{aA}	21.3 (1.8) ^{aB}
Inicio de lluvias	34.7 (2.4) ^{aA}	24.0 (3.9) ^{aB}	31.7 (1.2) ^{aA}	21.5 (1.9) ^{aB}
Estación lluviosa	27.4 (1.5) ^{bA}	16.4 (2.3) ^{bB}	30.7 (1.8) ^{aA}	23.4 (1.6) ^{aB}
Fósforo total (mg P g ⁻¹)				
Estación seca	0.32 (0.02) ^{aA}	0.24 (0.01) ^{aB}	0.24 (0.02) ^{aA}	0.20 (0.01) ^{aB}
Inicio de lluvias	0.28 (0.02) ^{aA}	0.23 (0.02) ^{aB}	0.23 (0.02) ^{aA}	0.20 (0.01) ^{aB}
Estación lluviosa	0.24 (0.02) ^{bA}	0.18 (0.01) ^{bB}	0.26 (0.02) ^{aA}	0.22 (0.01) ^{aB}
C:P				
Estación seca	123.3 (19)	107.9 (4.2)	137.0 (17)	111.4 (13)
Inicio de lluvias	133.8 (16)	112.6 (13)	145.0 (15)	111.1 (11)
Estación lluviosa	125.8 (15)	91.0 (13)	118.0 (12)	107.8 (8.1)

Promedios seguidos horizontalmente por letras mayúsculas distintas (A y B) indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre sitios (cresta y ladera) dentro de una fecha de muestreo en el mismo año; mientras que distintas letras minúsculas (a, b y c) indican verticalmente que los promedios son significativamente diferentes ($p \leq 0.05$) entre fechas de muestreo dentro del sitio.

Cuadro 3. Coeficientes de correlación (Pearson) para las formas disponibles de C y P, la biomasa microbiana y la actividad de la fosfatasa del suelo de un bosque tropical caducifolio en Chamela, Jalisco México.

Año 2003 (n= 60)	Fosfatasas					C	P
	COD	P _i bicar	P _o bicar	ácidas	alcalinas	Microbianos	
pH	0.08	0.07	-0.22	0.23	0.08	0.06	0.03
Humedad	-0.59*	0.54*	0.62*	0.51*	-0.10	-0.25*	-0.36*
COD	1	-0.38*	-0.55*	-0.33*	0.22	0.44*	0.35*
P _i bicar		1	0.25	0.30*	-0.26*	-0.26*	-0.28*
P _o bicar			1	0.35*	-0.07	-0.20	-0.31*
Fosfatasas ácidas				1	-0.16	-0.17	0.15
Fosfatasas alcalinas					1	0.04	0.24
Año 2004 (n= 60)							
pH	-0.01	-0.04	-0.21	nd	nd	-0.02	-0.09
Humedad	-0.58*	-0.03	-0.55*	nd	nd	-0.20	-0.12
COD	1	0.36*	0.26*	nd	nd	0.41*	0.02
P _i bicar		1	-0.06	nd	nd	0.36*	0.10
P _o bicar			1	nd	nd	0.13	0.04

COD= carbono orgánico disuelto; P_i y P_o bicar = fósforo inorgánico y orgánico extraíbles en bicarbonato.

Coefficientes marcados con un * son significativos con una $p \leq 0.05$. nd= no determinado, la actividad de las fosfatasas no se midió en el 2004.

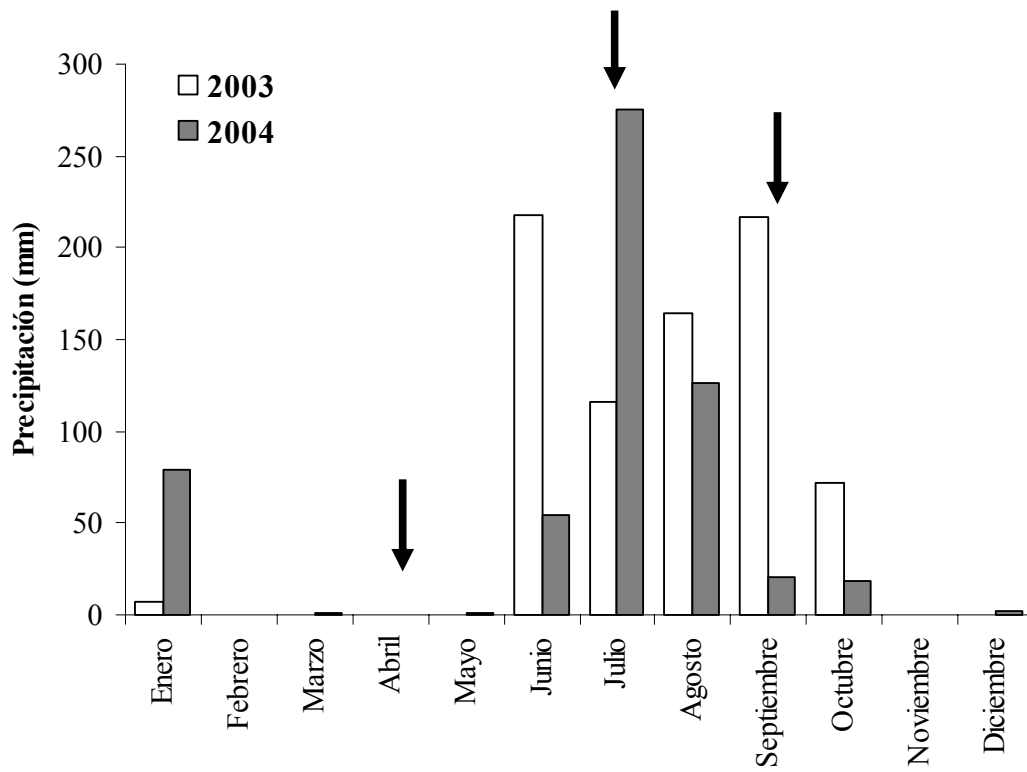


Figura 1. Distribución mensual de la precipitación durante los dos años de estudio en la Estación de Biología de Chamela, Jalisco México.

NOTA: Las flechas sobre las barras indican el mes en el que fueron colectadas las muestras de suelo.

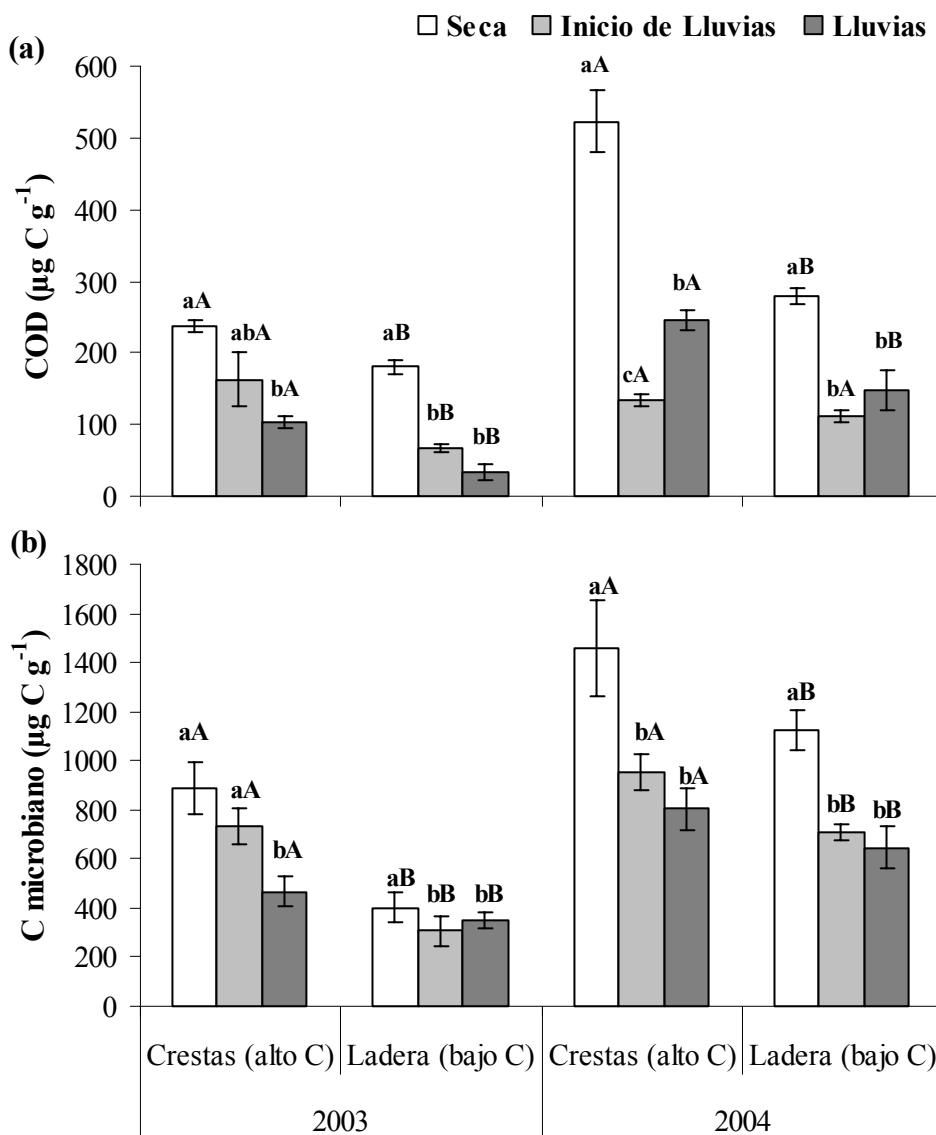


Figura 2. Variación estacional del (a) carbono orgánico disuelto (COD) y (b) del carbono microbiano en el suelo de cresta y ladera de un bosque tropical caducifolio en Chamela, Jalisco México.

Barras con diferentes letras mayúsculas (A and B) indican que los promedios son significativamente diferentes ($p \leq 0.05$) entre sitios (cresta vs ladera) dentro de cada fecha de muestreo. Diferentes letras minúsculas (a, b, c) indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre fechas de muestreo dentro de un sitio.

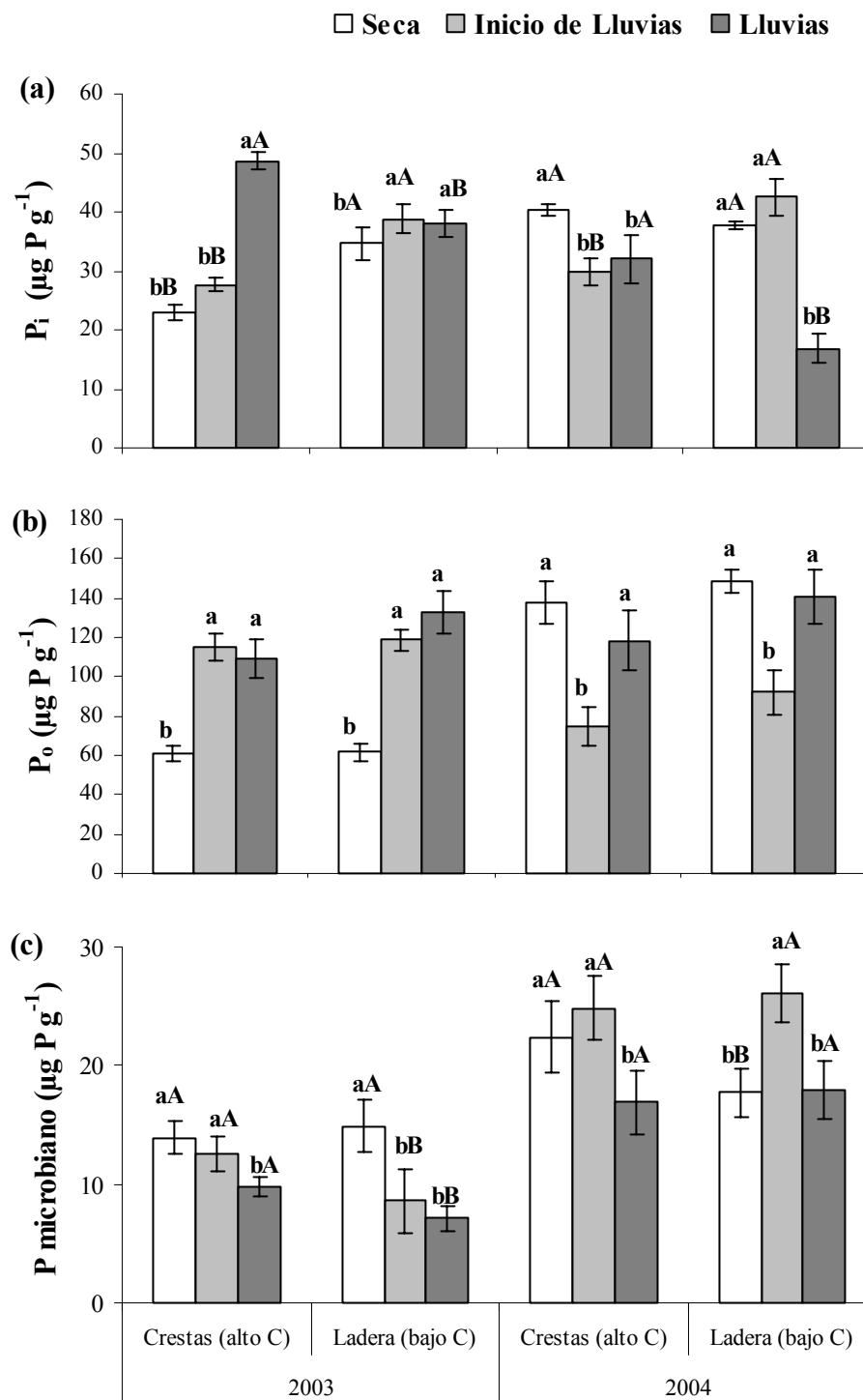


Figura 3. Variación estacional de las fracciones lábiles de (a) P inorgánico (P_i) y (b) P orgánico (P_o) extraídos con bicarbobato de sodio y (c) del P microbiano del suelo de cresta y ladera de un bosque tropical cadicifolio en Chamela, Jalisco México.

Barras con diferentes letras mayúsculas (A and B) indican que los promedios son significativamente diferentes ($p \leq 0.05$) entre sitios (cresta vs ladera) dentro de cada fecha de muestreo. Diferentes letras minúsculas (a, b, c) indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre fechas de muestreo dentro de un sitio.

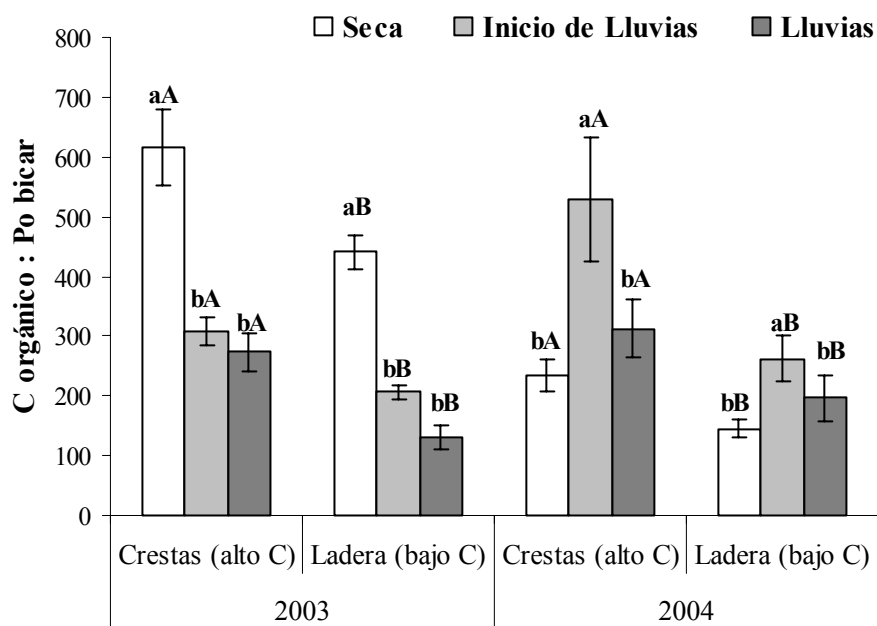


Figura 4. Variación estacional del cociente carbono orgánico total : P orgánico lábil (COT:Po bicar, NaHCO₃) del suelo de cresta y ladera del bosque tropical caducifolio de Chamela, Jalisco México.

Barras con diferentes letras mayúsculas (A and B) indican que los promedios son significativamente diferentes ($p \leq 0.05$) entre sitios (cresta vs ladera) dentro de cada fecha de muestreo. Diferentes letras minúsculas (a, b, c) indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre fechas de muestreo dentro de un sitio.

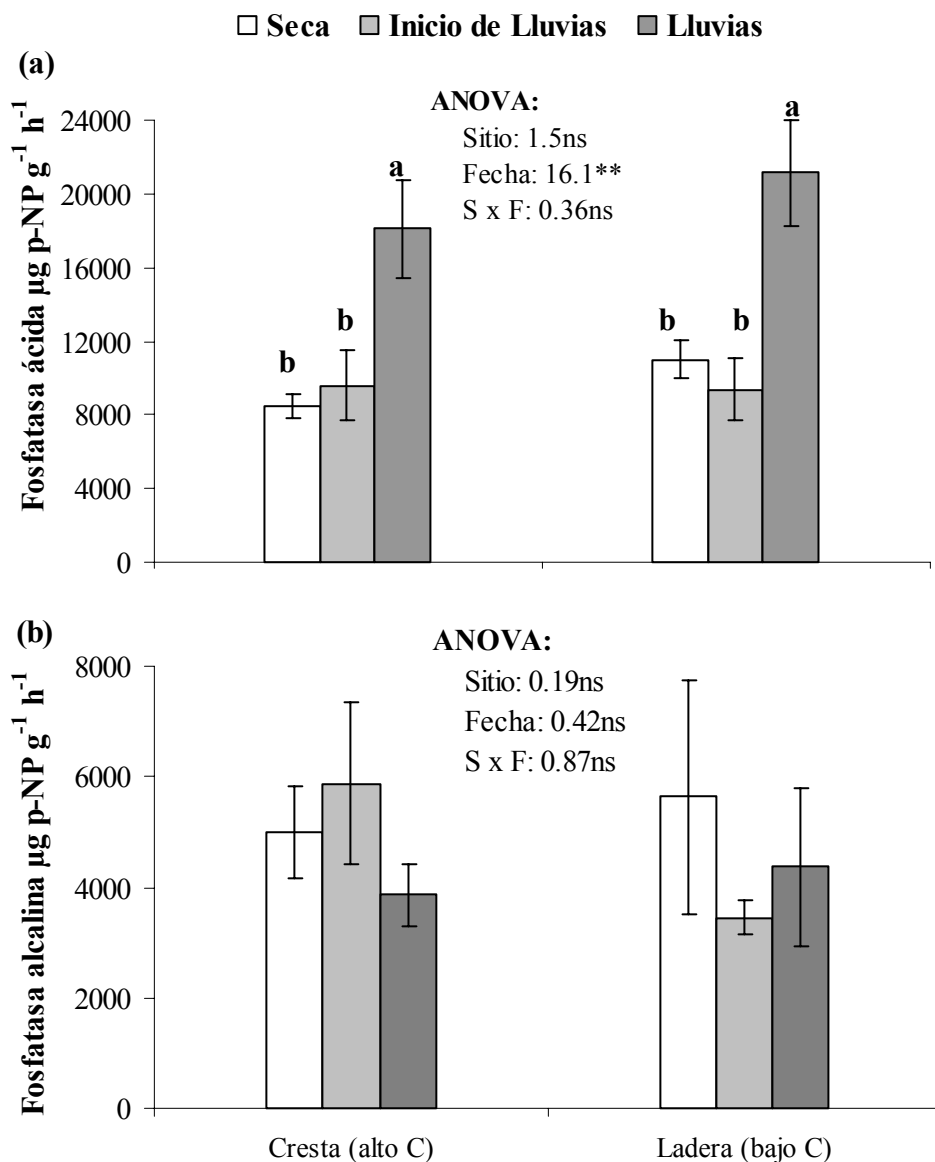


Figura 5. Variación estacional de las fosfatasas: (a) ácidas y (b) alcalinas del suelo de cresta y ladera del bosque tropical cadicifolio de Chamela, Jalisco México, durante un solo año de estudio: 2003.

Barras con diferentes letras minúsculas (a, b, c) indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre fechas de muestreo dentro de un sitio. F-ANOVA: ns= no significativo; ** $p \leq 0.01$

Capítulo IV

Dinámica del nitrógeno y fósforo en el suelo y su relación con la disponibilidad de C: una síntesis y tres modelos para bosque tropical caducifolio*

Soil nitrogen and phosphorus dynamics and its relationship with carbon availability: a synthesis and three models for tropical deciduous forest soils

*Este manuscrito será enviado a: *Interciencia or Ecology Letters*

DINÁMICA DEL NITRÓGENO Y FÓSFORO EN EL SUELO Y SU RELACIÓN CON LA DISPONIBILIDAD DE CARBONO: UNA SÍNTESIS Y TRES MODELOS PARA BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO

SOIL NITROGEN AND PHOSPHORUS DYNAMICS AND ITS RELATIONSHIP WITH CARBON AVAILABILITY: A SYNTHESIS AND THREE MODELS FOR TROPICAL DECIDUOUS FOREST SOILS

Noé Manuel **Montaña**¹, Felipe **García-Oliva**¹, Víctor J. **Jaramillo**¹ y Edmundo **García-Moya**²

¹Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México. AP. 27-3 Sta. María de Guido 58090 Morelia Michoacán, México. ²Colegio de Postgraduados Campus Montecillo, Postgrado en Botánica, C.P. 56230, Montecillo, Texcoco, Estado de México, México.
Autor para correspondencia: eduardo@colpos.mx

RESUMEN

En este capítulo se analiza la evidencia recabada de una revisión bibliográfica sobre cómo la disponibilidad de C regula la estructura de las comunidades microbianas, las transformaciones del N y la disponibilidad de P en el suelo. Se describen además tres modelos conceptuales que explican dichas relaciones. En general, se sugiere que la reducción en el C disponible tiene las siguientes consecuencias en el suelo: (1) disminuye la actividad y el crecimiento de los microbios heterótrofos, pero aumenta la actividad y el crecimiento de los microbios no dependientes del C disponible (quimioautótrofos), (2) disminuye la despolimerización, la inmovilización y la mineralización de N, pero incrementa la nitrificación, y (3) disminuye la producción microbiana de fosfatasas y por lo tanto la disponibilidad del P. Se presenta evidencia que sugiere que las hipótesis de los modelos propuestos pueden ser aplicadas a suelos de bosques tropicales caducifolios.

Palabras clave: C y P disponibles, C orgánico disuelto, nitrificación, bosques tropicales secos.

ABSTRACT

In this overview paper, we review studies and analyze evidence on how available C controls soil microbial community structure, N transformations, and P availability. We also describe three hypothetical models that attempt to reconcile our current understanding of the role of C availability on soil processes. These models support that when soil available C is depleted: (1) decreases the activity and growth of heterotrophic microbes, but increases both activity and

growth of microbes that do not depend on available C, (2) decreases depolymerization, and N immobilization and mineralization, but increases nitrification, and (3) decreases the phosphatase microbial production and thus soil P availability. The evidence suggests that models' hypotheses could be applied to tropical deciduous forests soils.

Key words: *Available C and P, dissolved organic C, nitrification, tropical dry forests.*

INTRODUCCIÓN

El nitrógeno (N) y el fósforo (P) son nutrientes esenciales en la nutrición de los microorganismos, los animales y las plantas. En consecuencia, su disponibilidad es un factor crítico para la producción primaria de los ecosistemas (Chapin III *et al.*, 2002). La dinámica y la disponibilidad de estos nutrientes en el suelo están en parte determinadas por la actividad de los microorganismos, la cual depende tanto de la disponibilidad de agua como de energía. La principal fuente de energía para los microorganismos es el carbono orgánico del suelo (COS) y se sugiere que, a niveles adecuados de humedad, los microorganismos están más limitados por energía que por los nutrientes (Paul y Clark, 1989; Atlas y Bartha, 2002; Schimel y Weintraub, 2003).

Las dinámicas del N y del P en los suelos del bosque tropical caducifolio (BTC) estacionalmente seco se han estudiado con relación a la distribución temporal de la lluvia (Jaramillo y Sanford 1995), ya que la estructura y el funcionamiento de estos bosques dependen de la disponibilidad de agua (Martínez-Yrizar, 1995; Maass *et al.*, 2002). Sin embargo, se desconoce qué otros factores, además del agua, regulan la dinámica y disponibilidad de estos nutrientes. Estudios recientes en agroecosistemas, bosques templados y algunos bosques tropicales húmedos sugieren que la disponibilidad del C controla la dinámica del N y del P (Verhagen y Laanbroek, 1991; Hart *et al.*, 1994; Gressel y McColl, 1997; Olander y Vitousek, 2000; Booth *et al.*, 2005), sin embargo, esta relación no se ha documentado en el BTC. Podría pensarse que el C no es un factor limitante para la actividad de las poblaciones microbianas en el BTC debido a que cada año entra C al suelo durante la estación seca (Martínez-Yrizar, 1995). No obstante, se ha documentado que el C disponible disminuye en la estación lluviosa y que afecta negativamente la actividad microbiana (García-Oliva *et al.*, 2003), lo cual modifica la disponibilidad de N en el suelo (Montaña *et al.*, 2007a). A pesar de que los estudios revelan que el C disponible podría afectar la dinámica del N y del P en el suelo, los modelos actuales que explican el ciclaje y la disponibilidad de estos nutrientes no consideran explícitamente el papel funcional del C disponible (McGill y Cole,

1981; Schimel y Bennett, 2004). Contar con un marco conceptual que incorpore el papel del C disponible en el ciclaje del N y del P es relevante ante los escenarios del cambio de uso de suelo y del cambio climático global debido que éstos modifican los flujos y almacenes de C, afectando la disponibilidad de energía orgánica, lo cual podría tener consecuencias sobre los procesos microbianos que determinan la disponibilidad de N y P en el suelo.

En este contexto, a partir de una revisión de la literatura de estudios sobre C, N y P en el suelo de bosques tropicales este trabajo: (1) analiza la relación entre el C disponible y la dinámica microbiana, (2) examina la evidencia sobre la relación entre el C disponible y las dinámicas de N y P, enfatizando su importancia en los bosques tropicales caducifolios, y (3) describe tres modelos hipotéticos que establecen cómo el C disponible regula las comunidades microbianas, la mineralización del N y la disponibilidad de P en el suelo de los bosques tropicales caducifolios.

DISPONIBILIDAD DE CARBONO ORGÁNICO Y SU RELACIÓN CON LA ESTRUCTURA MICROBIANA

El C orgánico del suelo (COS) proporciona energía para la actividad microbiana, pero no todo representa C disponible. El C disponible está integrado por moléculas estructural y químicamente sencillas (formas lábiles) tales como los carbohidratos, las proteínas simples y los aminoácidos; mientras que el COS no disponible está compuesto por moléculas más complejas (i.e. celulosa, hemicelulosa y lignina) o muy recalcitrantes (ácidos húmicos, ácidos fúlvicos y huminas), que comprenden entre el 80 y 90% del C total del suelo (Paul y Clark, 1989). El C disponible es la fracción más activa del COS con una tasa de movimiento rápida y susceptible a cambios ocasionados por la estacionalidad del ecosistema, el disturbio o el manejo. La información existente sobre disponibilidad de C es escasa e inconsistente debido a que no hay una clara definición biológica del C disponible y a la continua discrepancia entre los métodos analíticos comúnmente usados para cuantificarlo (Cuadro 1). En este trabajo se define al C disponible como aquellas fracciones orgánicas de C lábil accesibles y rápidamente degradables por los microbios y que, por lo tanto, están asociadas con el crecimiento microbiano. El índice de C disponible que más se adecua a esta definición es el C orgánico disuelto (COD), el cual comprende formas lábiles de C en la solución del suelo que son de rápida asimilación por los microorganismos (Chapin III *et al.*, 2002; Jones *et al.*, 2005; Boddy *et al.*, 2007). El COD puede favorecer el aumento en la producción de exoenzimas que degradan a las moléculas más complejas y, en consecuencia, desempeña un papel importante en el mantenimiento de la biomasa y actividad microbianas (Neff y Asner, 2001).

Las comunidades microbianas son esenciales en la dinámica de N y P del suelo ya que mineralizan las formas orgánicas de estos nutrientes (Atlas y Bartha, 2002). La disponibilidad de agua aumenta la actividad microbiana al favorecer el suplemento de sustratos y provocar la hidratación intracelular microbiana (Atlas y Bartha, 2002). No obstante, además del agua, las comunidades microbianas dependen también de un suministro adecuado de C disponible para su actividad y para la liberación de nutrientes (Schimel y Weintraub, 2003). La cantidad de C disponible en el suelo depende del tipo de vegetación, del tipo de suelo, de la variación ambiental y del disturbio (Chapin III *et al.*, 2002). En general, se reconoce que una disminución del C lábil reduce la actividad microbiana y podría afectar la disponibilidad de los nutrientes en el suelo (Paul y Clark, 1989; Alexander, 1994).

Los microorganismos del suelo aumentan o disminuyen su producción de enzimas extracelulares en función del C y nutrientes disponibles (Schimel y Weintraub, 2003; Allison y Vitousek, 2005). Se ha propuesto que los microorganismos del suelo pueden ser divididos en estrategias “r” y “k” (Atlas y Bartha 2002; Fontaine *et al.* 2003). Los primeros tienen crecimiento rápido y son especialistas en usar formas lábiles de C y nutrientes por asimilación directa. Al agotarse o disminuir estas formas, los estrategias “r” mueren o entran en latencia debido a que tienen una capacidad baja para asimilar o descomponer la materia orgánica (MO) más compleja. En contraste, los microorganismos estrategias “k” pueden utilizar la MO compleja debido a su capacidad de producir enzimas extracelulares. De esta manera, los estrategias “k” están continuamente activos, pero su crecimiento es lento porque la producción de exoenzimas implica una demanda alta de energía. Es posible que algunos estrategias “k” logren competir con los estrategias “r” por C lábil y lo usen como fuente de energía para descomponer MO compleja y adquirir nutrientes, lo cual se conoce como la hipótesis de los “microbios mineros” (Fontaine y Barot, 2005; Craine *et al.*, 2007). Entre los estrategias “r” se encuentran las bacterias gram negativas y las bacterias de baja movilidad; mientras que entre los estrategias “k” están los hongos, los actinomicetos y las bacterias gram positivas, todos de crecimiento lento y capaces de aprovechar una amplia variedad de formas de C (Waldrop *et al.*, 2000; Chapin III *et al.*, 2002; Atlas y Bartha, 2002). Fontaine *et al.* (2003) proponen que la incorporación de materia orgánica fresca (MOF) al suelo estimula a los microbios estrategias “r” (“priming effect”) que son parcialmente eficientes en descomponer la MO, pero que si las entradas de MOF son reducidas, los estrategias “k” son los responsables de la descomposición de los materiales complejos de la MO. Sin embargo, la degradación de la MOF o la MO no depende únicamente de la especificidad enzimática de las poblaciones microbianas para la degradación de uno u otro sustrato, sino también de que estén presentes los grupos microbianos

y de que éstos puedan producir las exoenzimas (Joshi *et al.*, 1993; Kuzyakov *et al.*, 2000), lo cual podría estar determinado por la cantidad de C disponible en el suelo. De esta manera, se esperaría que una disponibilidad alta de C mantenga activos a los microbios capaces de degradar MOF, mientras que cuando dominan las formas orgánicas menos disponibles, estos permanecerían latentes y los microbios capaces de obtener energía de la MO compleja estarían activos (Figura 1). Esto permite hipotetizar que el nivel de C disponible podría regular la estructura de las comunidades microbianas y, en consecuencia, el proceso de despolimerización de la MO afectando la mineralización de nutrientes (Waldrop *et al.*, 2000; Balsler *et al.*, 2002).

Estudios recientes indican que las comunidades bacterianas son afectadas por la cantidad de C lábil, lo cual apoyaría la hipótesis anterior. Por ejemplo, en suelos agrícolas y de bosques templados se ha documentado que las bacterias copiotróficas aumentan y las oligotróficas disminuyen en respuesta a una mayor disponibilidad de C, lo cual se corresponde con las estrategias r y k (Hu *et al.*, 1999; Langer *et al.*, 2004; Fierer *et al.*, 2007). Una disponibilidad baja de C favorece a grupos oligotróficos como las acidobacterias, mientras que la disponibilidad alta de C aumenta la abundancia de los copiotróficos como las proteobacterias y bacteroides (Fierer *et al.*, 2007). Asimismo, Cleveland *et al.* (2007) mostraron que las comunidades bacterianas del suelo de un bosque tropical lluvioso variaban en respuesta a la disponibilidad de C, encontrando que las Gammaproteobacterias y las Firmicutes son abundantes cuando hay más C disponible. Por otro lado, en un bosque tropical caducifolio se documentó que entre 36% y 47% de las bacterias del suelo son exclusivas de suelos con mayor disponibilidad de C y nutrientes (Noguez *et al.* 2005; Montaña *et al.*, 2007b). Montaña *et al.* (2007b) también refirieron menos bacterias heterótrofas, menor biomasa microbiana y más bacterias nitrificantes cuando la concentración de C orgánico disuelto en el suelo era menor, lo cual apoya la idea de que las bacterias de lento crecimiento y las quimioautótrofas que obtienen su energía de compuestos inorgánicos dominan cuando hay poco C disponible (Verhagen y Laanbroek, 1991; Fontaine *et al.*, 2003). En conjunto, estas evidencias refuerzan la hipótesis de que la composición de la comunidad microbiana cambia cuando se modifica la disponibilidad de C. En la figura 1 se presenta un modelo cuya hipótesis principal es que la presencia y predominio de ciertos grupos microbianos depende de la abundancia relativa de las formas de C orgánico en el suelo. Este modelo se basa en el concepto de la sucesión microbiana (véase una síntesis sobre el concepto en: Atlas y Bartha 2002) e integra las evidencias sobre el papel del C disponible en la estructura de las comunidades microbianas tanto en el espacio y como el

tiempo, debido a que la abundancia de las formas de C puede modificarse en ambas dimensiones.

La incorporación de C al suelo en los bosques tropicales caducifolios (BTC) depende del patrón estacional de las lluvias. Martínez-Yrizar (1995) indica que el 68% de la PPN total de un BTC llega al suelo durante la estación seca en forma de mantillo o de raíces finas muertas. Este material orgánico aporta C para los microorganismos heterótrofos cuya actividad permite la despolimerización de la materia orgánica y la mineralización de nutrientes. Sin embargo, durante la estación de lluvias los aportes de C disminuyen significativamente (Martínez-Yrizar, 1995; Anaya et al., 2007) y el C disponible del suelo se reduce en un 60% con respecto al acumulado en la estación seca (García-Oliva *et al.*, 2003; Montaña *et al.*, 2007). La variación estacional en la disponibilidad de C se corresponde con cambios en la biomasa microbiana y permite suponer que la reducción de la energía disponible puede repercutir negativamente en la actividad microbiana durante la estación lluviosa, justo cuando los microbios y las plantas tienen una alta demanda de nutrientes. Entre las evidencias que apoyan esto en el BTC destacan una disminución de la biomasa microbiana, de los microorganismos heterótrofos viables y de la tasa neta de mineralización de C en la estación de crecimiento de las plantas (García-Oliva *et al.*, 2003; Montaña *et al.*, 2007a). Asimismo, también se ha documentado que las bacterias quimioautótrofas que no dependen del C dominan durante la estación de lluvias (Jha *et al.*, 1996; Singh y Kashyap, 2006; Montaña *et al.*, 2007b). Esto sugiere que en el BTC, la reducción del C disponible durante la temporada lluviosa puede modificar, el tamaño, la actividad y la composición de los grupos microbianos, lo cual a su vez puede afectar la mineralización del N y del P en el suelo.

DISPONIBILIDAD DE C Y TRANSFORMACIONES DEL N, UN MODELO PARA BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO

El modelo actual de la dinámica de N

Las principales formas disponibles de N en el suelo son las inorgánicas (amonio, NH_4^+ y nitrato, NO_3^-) y la fracción más lábil del N orgánico disuelto (NOD). El NOD se produce a partir de la despolimerización de grandes moléculas orgánicas nitrogenadas (Chapin III *et al.*, 2002; Schimel y Bennett, 2004; Figura 2A). Por este proceso, los polímeros orgánicos grandes son fragmentados por enzimas extracelulares a moléculas más sencillas llamadas monómeros que conforman el NOD (aminoácidos, amino azúcares, etc.; Jones *et al.*, 2005). El NOD puede ser dividido en dos reservorios: el NOD lábil de bajo peso molecular (i.e. aminoácidos) y el NOD de alto peso molecular o recalcitrante (i.e. N ligado a polifenoles y sustancias húmicas).

El NOD es metabolizado por los microorganismos mediante enzimas endocelulares y el N es liberado en forma de amonio por excreción microbiana o por excreción de la meso y microfauna depredadora de microorganismos (Jones *et al.*, 2004). La excreción microbiana ocurre cuando el requerimiento de N de la microbiota está satisfecho, en caso contrario no habría excreción y el N queda inmovilizado (Chapin III *et al.*, 2002). En la actualidad se reconoce que la despolimerización es esencial en el flujo de N para la mineralización, es decir, la transformación microbiana heterotrófica de NOD lábil a amonio (NH_4^+) (Schimel y Bennett, 2004). El amonio es oxidado a nitrato (NO_3^-), proceso que se conoce como nitrificación. Este proceso es realizado por bacterias quimioautótrofas nitrificantes, las cuales obtienen del proceso la energía para la fijación de CO_2 y su crecimiento (Paul y Clark, 1989; Alexander, 1994). Las formas de N son usadas en el crecimiento de las plantas y los microorganismos y retornadas al suelo en forma de polímeros orgánicos. Este modelo propuesto por Schimel y Bennett (2004) sintetiza muy bien la información que se generó a partir de 1990 sobre la dinámica del N, pero no considera explícitamente los reguladores del ciclo del N en el suelo, a pesar de que la información surgida antes y después de 1990 sugiere que la disponibilidad de C orgánico podría ser un importante regulador (Figura 2A).

Incorporación del C disponible a la dinámica de N: un modelo

La disponibilidad de C es el principal factor que controla la dinámica y retención de N en el suelo de bosques templados, tropicales húmedos y otros ecosistemas (Hart *et al.*, 1994; Aber *et al.*, 1998; Straus y Lamberti, 2002; Bernhardt y Likens, 2002; Booth *et al.*, 2005). Estos estudios proponen que el C disponible controla la dinámica del N de dos maneras (1) la disponibilidad alta de C (en el modelo de la Figura 2B, C orgánico disuelto = COD) favorece la mineralización heterotrófica del N orgánico que produce NH_4^+ , el cual es inmovilizado en la biomasa microbiana y, (2) la baja disponibilidad de COD ocasiona una disminución de las poblaciones microbianas heterótrofas y en consecuencia de la inmovilización de NH_4^+ , el cual es entonces preferentemente oxidado a nitrato por las poblaciones microbianas quimioautótrofas (Verhagen y Laanbroek, 1991; Chen y Stark, 2000).

Estudios en BTC sugieren que el C podría regular la dinámica de N en el suelo. Estos estudios registran menor inmovilización de N, mayor nitrificación, más nitrificantes y mayor concentración de NO_3^- en el suelo durante la estación húmeda cuando disminuye la materia orgánica (MO) (Singh *et al.*, 1989; García-Méndez *et al.*, 1991; Davidson *et al.*, 1993; Jha *et al.*, 1996; Singh y Kashyap, 2006). Estos estudios indican que la disponibilidad del agua aumenta la nitrificación. Sin embargo, dos estudios recientes aportan evidencias de que,

además del aumento en la humedad del suelo, una reducción en la disponibilidad de C orgánico disuelto cambia la composición de las comunidades bacterianas heterótrofas, aumenta las nitrificantes y favorece la nitrificación en los suelos de los BTC (Montaña *et al.*, 2007a; Montaña *et al.*, 2007b). Estas evidencias apoyan el modelo conceptual sobre la relación entre la disponibilidad de C, las comunidades microbianas y la dinámica del N del suelo. A partir de estas evidencias, se describe a continuación un modelo conceptual hipotético que sintetiza cómo las transformaciones de N (despolimerización, mineralización y nitrificación) consideradas en el modelo de Schimel y Bennett (2004) son controladas por la disponibilidad de C en el suelo (Figura 2A).

El modelo (Figura 2B y 2C) propone hipótesis de cómo la disponibilidad de C (cantidad y calidad de C orgánico disuelto o COD incorporado al suelo por la MOF) regula tres procesos microbianos de la circulación de N: la despolimerización, la mineralización y la nitrificación. La despolimerización es regulada por el C disponible debido a que la producción microbiana de enzimas extracelulares depende de la energía orgánica disponible (Schimel y Weintraub, 2003), la cual determina el tipo y la actividad de los microbios heterótrofos en el suelo. De esta manera, se esperaría que cuando hay disponibilidad suficiente de C, la actividad de los microbios estrategias “r” sean estimulados por la materia orgánica fresca (MOF) debido a su capacidad de aprovechar formas lábiles de C. En contraste, cuando la disponibilidad de C es reducida, los microbios “k” serían los responsables de la despolimerización, debido que son capaces de obtener C a partir de la MO más compleja hipótesis de “microbial N mining” (Fontaine y Barot, 2005; Craine *et al.*, 2007). En consecuencia se puede sugerir que el flujo de NOD y su procedencia podrían depender del tipo de microbios activos en función a la disponibilidad de C. El proceso de mineralización resulta de la acción conjunta de los estrategias “r” y “k”, ya que ambos asimilan el NOD. La suficiencia de C disponible permite a todos los microbios adquirir la fracción lábil de NOD y trasformarla a amonio. Asimismo, favorece la inmovilización de esta forma inorgánica (o incluso de nitrato) debido a que el C disponible aumenta el crecimiento microbiano y en consecuencia la demanda de N (Paul y Clark, 1989). En contraste, la insuficiencia de C lábil o el predominio de formas complejas inactivan a los microbios con estrategia “r”. En esta condición, el crecimiento de los microbios de estrategia “k” es lento, aunque ellos producen exoenzimas para aprovechar formas complejas de carbono. Por la misma razón, los estrategias “k” continuarían activos y mantendrían la despolimerización de N. Sin embargo, dado su lento crecimiento, sus requerimientos de N son bajos, por lo que la inmovilización del NH_4^+ se reduce y aumenta su disponibilidad para los microbios nitrificantes. En consecuencia, la disponibilidad baja de C

favorecería a las bacterias nitrificantes debido a que estas no dependen del C orgánico, sino de la oxidación del amonio para obtener energía para su actividad y crecimiento. El proceso de mineralización-nitrificación en relación con la disponibilidad de C ha sido ampliamente documentado en muchos ecosistemas, pero sólo se ha realizado un trabajo en el BTC (Montaña *et al.*, 2007). En contraste, no existen aún estudios que hayan documentado el efecto del C disponible sobre el proceso de despolimerización y en general, aún queda por probar las hipótesis de este modelo bajo rigurosos diseños experimentales tanto en BTC sin perturbación como en aquellos perturbados o manejados.

LA DISPONIBILIDAD DE P EN RELACIÓN CON EL C DISPONIBLE, UN MODELO PARA BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO

El modelo de la disponibilidad de P cuando depende de las formas orgánicas

El modelo propuesto para describir la dinámica del P supone que la principal fuente de P disponible son las formas orgánicas (P_o), las cuales son transformadas a P inorgánico (P_i) y quedan disponibles para las plantas y los microorganismos (Paul y Clark, 1989). En el proceso de mineralización del P participan exoenzimas que mineralizan al P_o extracelularmente en el suelo. Estas enzimas son producidas por microorganismos heterótrofos, plantas, hongos y micorrizas (McGill y Cole, 1981; Tate, 1984). Las fosfatasas son un conjunto de exoenzimas que catalizan la hidrólisis de los enlaces diéster (C-O-P), por los cuales el P se encuentra ligado a las fracciones orgánicas en el suelo. Existen dos grandes grupos de fosfatasas: las ácidas que dominan en suelos con pH ácido y las básicas que se encuentran en suelos con pH básico, aunque es posible encontrar ambos tipos en suelos con pH neutro (Paul y Clark, 1989). Las fosfatasas son de interés especial en suelos donde gran parte del P es orgánico (McGill y Cole, 1981).

McGill y Cole (1981) propusieron en un modelo conceptual que el P es mineralizado independientemente del C a través de la catálisis realizada por las fosfatasas. En este modelo, la demanda biótica de P controla la producción de la fosfatasa y la mineralización de P, resultando en una relación inversa entre la actividad de las fosfatasas y la disponibilidad de P_i . Varios estudios avalan este modelo al documentar esta relación inversa (Spiers y McGill, 1979; Schneider *et al.*, 2001). Sin embargo, la relación entre la disponibilidad de P_i y la actividad de las fosfatasas en el suelo puede estar afectada por varios factores (i.e. temperatura, humedad, vegetación, mineralogía, etc.) y en el caso de la producción de las fosfatasas de origen microbiano, por cambios en el C disponible del suelo (Rao *et al.*, 1996; Gressel y McColl, 1997; Olander y Vitousek, 2000; Chacon *et al.*, 2005; Allison y Vitousek, 2005). Estudios

recientes sustentan que la actividad de la fosfatasa aumenta cuando hay mayor cantidad de C lábil, debido a que éste estimula la producción microbiana de la fosfatasa (Olander y Vitousek, 2000; Allison y Vitousek, 2005). Sin embargo, estos resultados se contraponen a otros en los que no hubo un aumento en la actividad de las fosfatasas al adicionar C lábil al suelo (Chauahan *et al.*, 1981; Shackle *et al.*, 2000; Cleveland *et al.*, 2004). Esto puede ser una consecuencia de las características de los suelos donde se realizaron los estudios, como la presencia de coloides orgánicos y arcillas que secuestran a las fosfatasas (Rao *et al.*, 1996) o bien a que la fosfatasa no es producida preferentemente por los microorganismos. Sin embargo, la producción microbiana de la fosfatasa no sólo depende de la demanda de P_i , sino principalmente de la energía disponible para la actividad microbiana (Allison y Vitousek 2005). A continuación se presenta un modelo enfocado a describir el efecto de la disponibilidad de C sobre la contribución de los microorganismos a la disponibilidad de P. Este modelo complementa al propuesto por McGill y Cole (1981), bajo la hipótesis de que la disponibilidad de C podría controlar la mineralización de P a través de un efecto sobre la producción microbiana de fosfatasas (Figura 3).

El C disponible como regulador de la disponibilidad de P: un modelo microbiano

Cuando el P orgánico (P_o) es la forma dominante en el suelo, una disponibilidad baja de P inorgánico (P_i) podría ocurrir debido a que la mineralización de P_o puede estar limitada por la disponibilidad del C para la actividad microbiana (Olander y Vitousek, 2000; Allison y Vitousek, 2005). La relación entre la dinámica del C y la disponibilidad de P ha sido examinada en suelos agrícolas, donde el 85% del P total es orgánico y por lo tanto, su disponibilidad depende de la producción de la fosfatasa (McGill y Cole 1981). En los bosques tropicales se ha encontrado una relación positiva entre el C total y el P_i soluble del suelo, sugiriendo que la disponibilidad de P está ligada a la dinámica del C (Johnson *et al.*, 2003; Frizano *et al.*, 2003). Sin embargo, la relación entre el C disponible y la disponibilidad de P en el suelo de los bosques tropicales caducifolios no se ha documentado. Hay evidencias que sugieren que la disponibilidad de P en el suelo de los bosques tropicales depende de la actividad microbiana y que está ligada a la disponibilidad de C: (1) La disponibilidad de P se ha asociado con la dinámica de la MO (Tiessen *et al.*, 1984; Tiessen *et al.*, 1994), (2) el P_o representa más del 67% del P total (P_t) del suelo (Tiessen *et al.*, 1984; Salcedo *et al.*, 1997; Giardina *et al.*, 2000; Álvarez-Santiago, 2002); (3) el P es inmovilizado durante la estación seca (cuando el C se acumula) y su liberación es la principal fuente de P al inicio de la estación de lluvias y probablemente durante las lluvias (Campo *et al.*, 1998), y (4) la disminución del C

disponible durante las lluvias (García-Oliva *et al.*, 2003) se corresponde con una disminución de P_i disponible en esta época, cuando sólo el 1% del P total está en forma disponible (Campo *et al.*, 2001). Lo anterior revela que el C disponible puede ser un factor importante en la mineralización microbiana del P, ya que este nutrimento está principalmente en formas orgánicas (Tissen *et al.*, 1984; Campo *et al.*, 1998; Giardina *et al.*, 2000). Datos sobre producción de fosfatasas podrían complementar este argumento, sin embargo, sólo existen dos estudios de fosfatasas en BTC (Sandoval-Pérez, 2007; Montaña *et al.*, 2007 capítulo III de esta tesis) y sus diseños no permiten explicar la relación entre la producción de estas exoenzimas y la disponibilidad de C. No obstante, Sandoval-Pérez *et al.* (2008 en revisión) encontraron que suelos con baja disponibilidad de P (potreros) tuvieron baja producción de fosfatasa. Esto en principio parece contradecir el modelo de McGill y Cole (1981), sin embargo estos suelos también tuvieron también baja concentración de C, sugiriendo que posiblemente la producción de fosfatasa está siendo limitada por disponibilidad de C para la actividad microbiana. Las evidencias de la relación entre el C disponible y la dinámica del P están sintetizadas en un modelo conceptual hipotético ilustrado en la figura 3.

El modelo tiene dos escenarios hipotéticos que complementan la visión microbiana del modelo de P propuesto por McGill y Cole (1981) en relación a la disponibilidad de C (Figura 3). I) Las fosfatasas son producidas por los microorganismos heterótrofos cuando hay suficiente disponibilidad de C lábil (Figura 3A) y II) la producción de fosfatasa por los microorganismos podría disminuir y la de las plantas aumentar cuando hay baja disponibilidad de C (Figura 3B). En el primer escenario se esperaría que otros organismos (plantas y hongos) redujeran su producción de fosfatasa, ya que la disponibilidad de P_i aumenta por la actividad microbiana. Sin embargo, si el P_i es inmovilizado en la biomasa microbiana, absorbido por las plantas o si es atrapado en el sistema geoquímico éste disminuye (Figura 3A). La disponibilidad baja de C, en contraste, tendría un efecto negativo sobre la actividad de los heterótrofos y en la producción microbiana de fosfatasa (Figura 3B) y las plantas y los hongos serían los principales productores de las fosfatasas y del flujo de P_i disponible. En esta situación algunos microorganismos podrían estar actuando como oportunistas (cheaters) para capturar el P_i mineralizado por las fosfatasas producidas por otros organismos (Allison, 2005). Las hipótesis de este modelo requieren ser documentadas experimentalmente, pero el modelo podría servir como marco conceptual para realizar trabajos enfocados a entender la dinámica del P en suelos de BTC.

CONCLUSIONES

La revisión de la literatura indica que la disponibilidad de C puede determinar la estructura de las comunidades microbianas, controlando por esta ruta los procesos de transformación de N y de P en el suelo. Los estudios que vinculan estos procesos con las comunidades microbianas están enfocados sobre las bacterias, pero es aún necesario conocer que pasa con otros grupos microbianos como los hongos, los actinomicetos y las micorrizas. En el BTC, los estudios al respecto son aún escasos y muy pocos han cuantificado el C disponible en el suelo. La evidencia aquí sintetizada indica que el C disponible podría regular la dinámica microbiana y la disponibilidad del N y del P y resalta la importancia de cuantificarlo y ligarlo con las dinámicas de estos nutrientes. El análisis de la información revela que (1) es necesario investigar el efecto del C disponible sobre el proceso de despolimerización, ya que este es clave para mantener la disponibilidad de N para los organismos, y (2) que la interacción entre la dinámica del P (mineralización y actividad de fosfatasas) y el C disponible requiere mayor atención y mejores diseños experimentales para evaluarla. Los tres modelos aquí descritos plantean un marco conceptual con hipótesis que requieren ser documentadas experimentalmente en el BTC, tanto en condiciones sin perturbar como en escenarios de cambios en el uso de la tierra.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecemos a Jorge Etchevers (Colegio de Postgraduados-México) por revisar una versión previa de este manuscrito y a Maribel Nava-Mendoza y Carlos Anaya por la discusión de algunas ideas que integran este documento. El primer autor agradece a la Dirección General de Estudios de Posgrado, UNAM y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología-México (CONACyT, beca no. 163199) por las becas otorgadas para realizar la tesis doctoral. Raúl Ahedo ayudó con la edición de las figuras y Heberto Ferreira y Alberto Valencia asistieron en la búsqueda de información.

LITERATURA CITADA

- Aber, J., W. McDowell, K. Nadelhoffer, A. Magill, G. Kamakea, S. McNulty, W. Currie, L. Rustad, and I. Fernández. 1998. Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems: hypotheses revisited. *BioScience* 48: 921-934.
- Anaya, A.C., F. García-Oliva, and V.J. Jaramillo. 2007. Rainfall and labile carbon availability control litter nitrogen dynamics in tropical dry forest. *Oecologia* 150: 602-610.
- Alexander, M. 1994. *Introducción a la microbiología del suelo*. AGT editor 491 pp.
- Allison, S.D. 2005. Cheaters, diffusion and nutrients constrain decomposition by microbial enzymes in spatially structured environments. *Ecology Letters* 8: 626-635.

- Allison, S. D. and P. M. Vitousek. 2005. Responses of extracellular enzymes to simple and complex nutrient inputs. *Soil Biol. Biochem.* 37:937-944.
- Álvarez-Santiago, S. 2002. Efecto de la perturbación en la interacción micorrízica vesículo-arbuscular en un ecosistema tropical estacional. Tesis Maestría en Ciencias UNAM, México.
- Atlas, R.M., R. Bartha. 2002. *Microbial Ecology: Fundamentals and Applications*. Benjamin Cummings, Redwood City, CA 563 pp.
- Balser, T.C., A.P. Kinzig, M.K. Firestone. 2002. Linking soil microbial communities and ecosystem functioning. *In: Kinzig, A.P., S.W. Pacala, and D. Tilman (eds.). The Functional Consequences of Biodiversity: Empirical Progress and Theoretical extensions*. Princeton University Press, pp: 265-296.
- Bernhardt, E.S. and G. Likens. 2002. Dissolved organic carbon enrichment alters nitrogen dynamics in a forest stream. *Ecology* 83(6): 1689-1700.
- Boddy, E., P.W. Hill, J. Farrar, and D.L. Jones. 2007. Fast turnover of low molecular weight components of the dissolved organic carbon pool of temperate grassland field soils. *Soil Biol. Biochem.* 39: 827-835.
- Booth, M. S., J. M. Stark, and E. Rastetter. 2005. Controls on nitrogen cycling in terrestrial ecosystems: a synthetic analysis of literature data. *Ecology* 75:139-157.
- Blair, G.J., R.D. Lefroy, and L. Lisle. 1995. Soil carbon fractions based on their degree of oxidation, and the development of carbon management index for agricultural systems. *Aus. J. Agric. Res.* 46:1459-1466.
- Campo, J., J.M. Maass, V.J. Jaramillo, A. Martínez-Yrizar and J. Sarukhán. 2001. Phosphorous cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem. *Biogeochemistry* 53: 161-179.
- Campo, J., V.J. Jaramillo, and J.M. Maass. 1998. Pulses of soil phosphorus availability in a Mexican tropical dry forest: effects on seasonality and level of wetting. *Oecologia* 115: 167-172.
- Chacon, N., N. Dezzio, S. Flores. 2005. Effect of particle-size distribution, organic C content and organo-mineral aluminium complexes on acid phosphatases of seasonality flooded forest soils. *Biol. Fertil Soils* 41: 69-72.
- Chapin III, F.S., P. A. Matson, and H. A. Mooney. 2002. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer-Verlag. New York. USA. 436 pp.
- Chauhan, B. S., J. W. Stewart, and E. A. Paul. 1981. Effect of labile inorganic phosphate status and organic carbon additions on the microbial uptake of phosphorus in soils. *Can. J. Soil Sci.* 61:373-385.
- Chen, J. and J.M. Stark. 2000. Plant species effects and carbon and nitrogen cycling in a sagebrush-crested wheatgrass soil. *Soil Biol. Biochem.* 32: 47-57.
- Cleveland, C.C., A.R. Townsend, and B.C. Constance. 2004. Soil microbial dynamics, Costa Rica: Seasonal and biogeochemical constraints. *Biotropica* 36:184-195.
- Cleveland, C.C., D.R. Nemergut, S.K. Schmidt, and A.R. Townsend. 2007. Increases in soil respiration following labile carbon additions linked to rapid shifts in soil microbial community composition. *Biogeochemistry* 82: 229-240.
- Craine, J.M., C. Morrow, N. Fierer. 2007. Microbial nitrogen limitation increases decomposition. *Ecology* 88: 2105-2113.
- Davidson E.A., P.A. Matson, P.M. Vitousek, R. Riley, K. Dunkin, G. García-Méndez, and J.M. Maass 1993. Processes regulating soil emissions of NO and N₂O in a seasonally dry tropical forest. *Ecology* 74(1): 130-139.
- Fierer, N., Bradford, M.A., and Jackson R.B. (2007) Towards an ecological classification of soil bacteria. *Ecology* in press (special feature article). Courtesy of Mark A. Bradford.
- Fontaine, S., A. Mariotti, and L. Abbadie. 2003. The priming effect of matter: a question of microbial competition? *Soil Biol. Biochem.* 35: 837-843.

- Fontaine, S., and S. Barot. 2005. Size and functional diversity of microbe populations control plant persistence and long-term soil carbon accumulation. *Ecology Letters* 8: 1075-1087.
- Frizano, J., D. R. Van, A. H. Johnson, and CH. M. Johnson. 2003. Labile phosphorus in soils of forest fallows and primary forest in the Bragantina region, Brazil. *Biotropica* 35(1):2-11.
- García-Méndez, G., J.M. Maass, P. Matson, and P. Vitousek. 1991. Nitrogen transformations and nitrous oxide flux in a tropical deciduous forest in Mexico. *Oecologia* 88: 362-366.
- García-Oliva, F., B. Sveshtarova, and M. Oliva. 2003. Seasonal effect on soil organic carbon dynamic in a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *J. of Trop. Ecol.* 19: 1-11.
- Giardina, C.P., R.L. Sanford Jr., and I.C. Døckersmith. 2000. Changes in soil phosphorus and nitrogen during slash-and-burn clearing of a dry tropical forest. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 64: 399-405.
- Gressel, N., J.G. McColl, C.M. Preston, R.H. Newman, and R.F. Powers. 1997. Linkages between phosphorus and carbon decomposition in a forest soil. *Biogeochemistry* 33: 97-123.
- Hart, S., G.E. Nason, D. Myrold, and D.A. Perry. 1994. Dynamics of gross nitrogen transformations in an old-growth forest: the carbon connection. *Ecology* 75(4): 880-891.
- Hu, S.J., A.H.C. van Bruggen, and N.J. Grünwald. 1999. Dynamics of bacterial populations in relation to carbon availability in a residue-amended soil. *App. Soil Ecol.* 13: 21-30.
- Jaramillo, V.J., and R.L. Sanford Jr. 1995. Nutrient cycling in tropical deciduous forest. *In: Bullock, S.H., H.A. Mooney, and E. Medina. (eds.) Seasonally dry tropical forest* Cambridge University Press. USA pp: 346-361.
- Jha, P.B., J.S. Singh, and A.K. Kashyap. 1996. Dynamics of viable nitrifier community and nutrient availability in dry tropical forest habitat as affected by cultivation and soil texture. *Plant Soil* 180: 277-285.
- Johnson, A.H., J. Frizano, and D.R. Vann. 2003. Biogeochemical implications of labile phosphorus in forest soils determined by the Hedley fractionation procedure. *Oecologia* 135: 487-499.
- Jones, D.L., D. Shannon, D.V. Murphy, and J.F. Farrar. 2004. Role dissolved organic nitrogen (DON) in soil N cycling in grassland soils. *Soil Biol. Biochem.* 36: 749-756.
- Jones, D.L., J.R., Healey, V.B. Willett, J.F. Farrar, and A. Hodge. 2005. Dissolved organic nitrogen uptake by plants an important N uptake pathway? *Soil Biol Biochem* 37:413-423.
- Jones, D.L., and V.B. Willett. 2006. Experimental evaluation of methods to quantify dissolved organic nitrogen (DON) and dissolved organic carbon (DOC) in soil. *Soil. Biol. Biochem.* 38: 991-999.
- Joshi, S.R., G.D. Sharma, R. Mishra. 1993. Microbial enzyme activities related to litter decomposition near a highway in a subtropical forest of north east India. *Soil Biol. Biochem.* 25: 1763-1770.
- Kuzyakov, Y., J.K. Friedel, and K. Stahr. 2000. Review of mechanisms and quantification of priming effects. *Soil Biol. Biochem.* 32: 1485-1498.
- Langer, U., L. Böhme, F. Böhme. 2004. Classification of soil microorganisms based on growth properties: a critical view of some commonly used terms. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 167: 267-269.
- Maass, J.M., V.J. Jaramillo, A. Martínez-Yrizar, F. García-Oliva, A. Pérez-Jiménez, J. Sarukhán. 2002. Aspectos funcionales del ecosistema de la selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco. *In: Noguera, F.A., J.H. Vega, A. García, y M. Quezada. (eds) Historia Natural de Chamela.* Instituto de Biología, UNAM, Mexico City, pp: 525-551
- Martínez-Yrizar, A. 1995. Biomass distribution and primary productivity of tropical dry forest. *In: Bullock S.H., H.A. Mooney, and E. Medina. Seasonally dry tropical forest.* Cambridge University Press. pp: 327-345.

- McGill, W.B., and C.V. Cole. 1981. Comparative aspects of cycling of organic C, N, S and P through soil organic matter. *Geoderma* 26: 267-286. *Soil Biol. Biochem.* 32: 597-601.
- Mendonça, E., A. Costa da Silva, M. Lemos de Medeiros, y M. Ferreira. 2001. Carbono orgánico extraído por soluciones salinas y su relación con otras formas de carbono de suelos tropicales. *Agrociencia* 35: 397-406.
- Montaño, N.M., F. García-Oliva, and V. J. Jaramillo. 2007a. Dissolved organic carbon affects soil microbial activity and nitrogen dynamics in a Mexican tropical deciduous forest. *Plant Soil* 295: 265-267.
- Montaño, N.M., A.L. Sandoval-Pérez, F. García-Oliva, J. Larsen, and M.E. Gavito. 2007b. Linking bacterial communities to soil C and N dynamics in a tropical deciduous forest. Submitted to *Soil Biol. Biochem.* (under review).
- Neff, J.C., and G.P. Asner. 2001. Dissolved organic carbon in terrestrial ecosystems: synthesis and a model. *Ecosystems* 4: 29-48.
- Noguez, A.M., H.T. Arita, A.E. Escalante, L.J. Forney, F. García-Oliva, and V. Souza. 2005. Microbial macroecology: highly structured prokaryotic soil assemblages in a tropical deciduous forest. *Global Ecol. Biogeogr.* 14: 241-248.
- Olander, L.P., and P.M. Vitousek. 2000. Regulation of soil phosphates and chitinase activity by N and P availability. *Biogeochemistry* 49: 175-190.
- Paul E.A., and F.E. Clark. 1989. *Soil Microbiology and Biochemistry*. Acad. Press, 275 pp.
- Rao, Ma. A., L. Gianfreda, F. Palmiero, and A. Violante. 1996. Interactions of acid phosphatase with clays, organic molecules and organo-mineral complexes. *Soil Sci.* 16: 731-760.
- Robertson, P.G., D.C. Coleman, C.S. Bledsoe, P. Sollins. 1999. Standard soil methods for long-term ecological research (LTER). University Press, Oxford, New York, pp 258-271
- Salcedo, L.H., H. Tiessen, and E.V.S.B. Sampaio. 1997. Nutrient availability in soil samples from shifting cultivation sites in the semi-arid Caatinga of NE Brazil. *Agr. Ecosys. Env.* 65: 177-186.
- Sandoval-Pérez A.L. 2007. Dinámica enzimática estacional asociada a C, N y P del suelo de un ecosistema tropical seco transformado. Tesis de Licenciatura. UMSNH-UNAM, México. 55 pp.
- Sandoval-Pérez A.L., ME. Gavito, F. García-Oliva, and V.J. Jaramillo. 2008. Soil nutrients and enzymatic activities as indicators of land use effects on soil biogeochemical processes in a seasonally dry tropical ecosystem. *Res. Ecol.* (Under review).
- Schimel, J.P., and J. Bennett. 2004. Nitrogen mineralization: challenges of a changing paradigm. *Ecology* 85(3): 591-602.
- Schimel, J.P., and M.N. Weintraub. 2003. The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil: a theoretical model. *Soil Biol. Biochem.* 35: 549-563.
- Schneider, K., Ma.B. Turrión, P.F. Grierson, and J.F. Gallardo. 2001. Phosphatase activity, microbial phosphorus, and fine root growth in forest soils in the Sierra de Gata, western central Spain. *Biol. Fertil Soils* 34: 151-155.
- Shackle, V.J., C. Freeman, and B. Reynolds. 2000. Carbon supply and the regulation of enzyme activity in constructed wetlands. *Soil Biol. Biochem.* 32: 1935-1940.
- Singh, J.S., A.S. Raghubanshi, R.S. Singh, and S.C. Srivastava. 1989. Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. *Nature* 338: 499-500.
- Singh, J.S., and A.K. Kashyap. 2006. Dynamics of viable nitrifier community, N mineralization and nitrification in seasonally dry tropical forests and savanna. *Microbiol. Res.* 161:169-179.
- Spiers, G.A., and McGill. 1979. Effects of phosphorus addition and energy supply on acid phosphatase production and activity in soils. *Soil Biol. Biochem.* 11: 3-8.

- Strauss, E.A., and G. Lamberti. 2002. Effect of dissolved organic carbon quality on microbial decomposition and nitrification rates in stream sediments. *Freshwater Biology* 47:65-74.
- Strickland, T.C., and P. Sollins. 1987. Improved method for separating light-and heavy-fraction material from soil. *Soil Sci. Soc. Amer. J.* 51: 1390-1393.
- Tate, K.R. 1984. The biological transformation of P in soil. *Plant Soil* 76: 245-256.
- Tiessen, H., P. Chacon, and E. Cuevas 1994. Phosphorus and nitrogen status in soils and vegetation along a toposequence of dystrophic rainforest on the upper Rio Negro. *Oecologia* 99: 145-150.
- Tiessen, H., J.W.B. Stewart, and C.V. Cole 1984. Pathways of phosphorus transformations in soils of differing pedogenesis. *Soil Sci. Soc. Amer. J.* 48: 853-858.
- Verhagen F.J., and H.J. Laanbroek. 1991. Competition for NH₄ between nitrifying and heterotrophic bacteria in dual energy-limited chemostats. *App. Environ. Microbiol.* 57(11): 3255-32-63.
- von Lützw, M., I. Kögel-Knabner, K. Ekschmittb, H. Flessac, G. Guggenbergerd, E. Matzner, and B. Marschner. 2007. SOM fractionation methods: relevance to functional pools and to stabilization mechanisms. *Soil Biol. Biochem.* 39: 2183-2207.
- Waldrop, M.P., T.C. Balser, and M.K. Firestone. 2000. Linking microbial community composition to function in a tropical soil. *Soil Biol. Biochem.* 32, 1837-1846.
- Zou, X.M., H.H. Ruan, Y. Fu, X.D. Yang, and L.Q. Sha. 2005. Estimating soil labile organic carbon and potencial turnover rates using a sequential fumigation-incubation procedure. *Soil. Biol. Biochem.* 37: 1923-1928.

CUADROS**Cuadro 1.** Medidas de C lábil utilizadas como índices de disponibilidad de carbono orgánico del suelo.

Índices	Definición	Referencias*
C microbiano	Representa la cantidad de C orgánico lábil que fue inmovilizado en la biomasa de los microorganismos.	Paul y Clark, 1989
C oxidable	Está basado en la cantidad potencial de C orgánico que en el suelo puede ser oxidado por los microorganismos.	Blair <i>et al.</i> , 1995
C-K ₂ SO ₄ /otras sales	Es el C orgánico lábil que es químicamente degradable y que al ser extractable en una sal incluye el carbono orgánico físicamente protegido y asociado a los sitios de intercambio del suelo.	Mendonca <i>et al.</i> , 2001
CO ₂ -C	Los flujos de CO ₂ -C (C respirado) por parte de los microorganismos son producto de la disponibilidad del C lábil. Por lo tanto, la magnitud de la tasa de respiración microbiana puede indicar cuanto C orgánico disponible hay en el suelo, debido a que está fuertemente ligada a la química y cantidad de materia orgánica del suelo. No obstante, esta medida incluye también fracciones menos lábiles de C.	Robertson <i>et al.</i> , 1999
C-amino-prote	Aminoácidos y proteínas solubles en agua que son moléculas cuyo esqueleto está constituido por átomos de C que están ligados entre si con enlaces químicamente sencillos, que por lo tanto pueden ser degradados rápidamente y ser asimilados por los microorganismos.	von Lützwow <i>et al.</i> , 2007
C orgánico lábil	Este se calcula con base en curvas de respiración y/o técnicas isotópicas de experimentos de incubación que están basados en ecuaciones matemáticas. Con ello se mide el carbono orgánico lábil que es químicamente degradable y físicamente accesible para los microorganismos y que está asociado con el crecimiento microbiano.	Zou <i>et al.</i> , 2005
Fracción orgánica ligera/pesada	La fracción ligera es un almacén orgánico muy dinámico compuesto de residuos orgánicos parcialmente descompuestos (alta proporción C:N) y no asociados con las partículas minerales del suelo. Este material es químicamente menos alterado y de origen más reciente que la fracción orgánica pesada asociada al suelo mineral.	Strickland y Sollins, 1987 von Lützwow <i>et al.</i> , 2007
Materia orgánica hidrolizada con agua caliente	Es una medida de la materia orgánica del suelo que es de fácil descomposición y que es potencialmente bio-disponible.	von Lützwow <i>et al.</i> , 2007
Carbono orgánico disuelto (COD)	Formas de C soluble que pasan a través de un filtro de 0.45 µm que incluyen moléculas químicamente sencillas, fácilmente degradables y rápidamente usados y asimilados por los microorganismos.	Neff y Asner, 2001 Jones <i>et al.</i> , 2006

*Una definición más detallada de estos índices y una descripción metodológica completa de cada uno pueden consultarse en las referencias.

FIGURAS

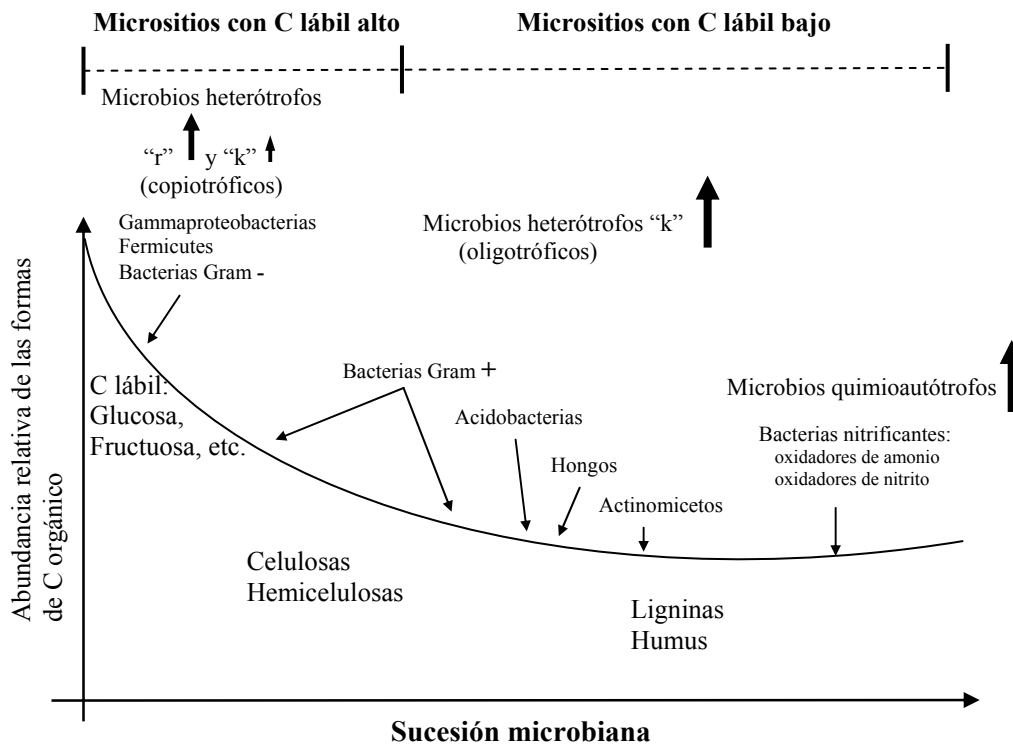


Figura 1. Hipótesis de los cambios en la estructura de las comunidades microbianas del suelo en relación a la disponibilidad de sustrato (C orgánico). El tamaño de las flechas gruesas hacia arriba indica el predominio de grandes grupos microbianos, mientras que las flechas hacía abajo indican la presencia y predominio de grupos específicos.

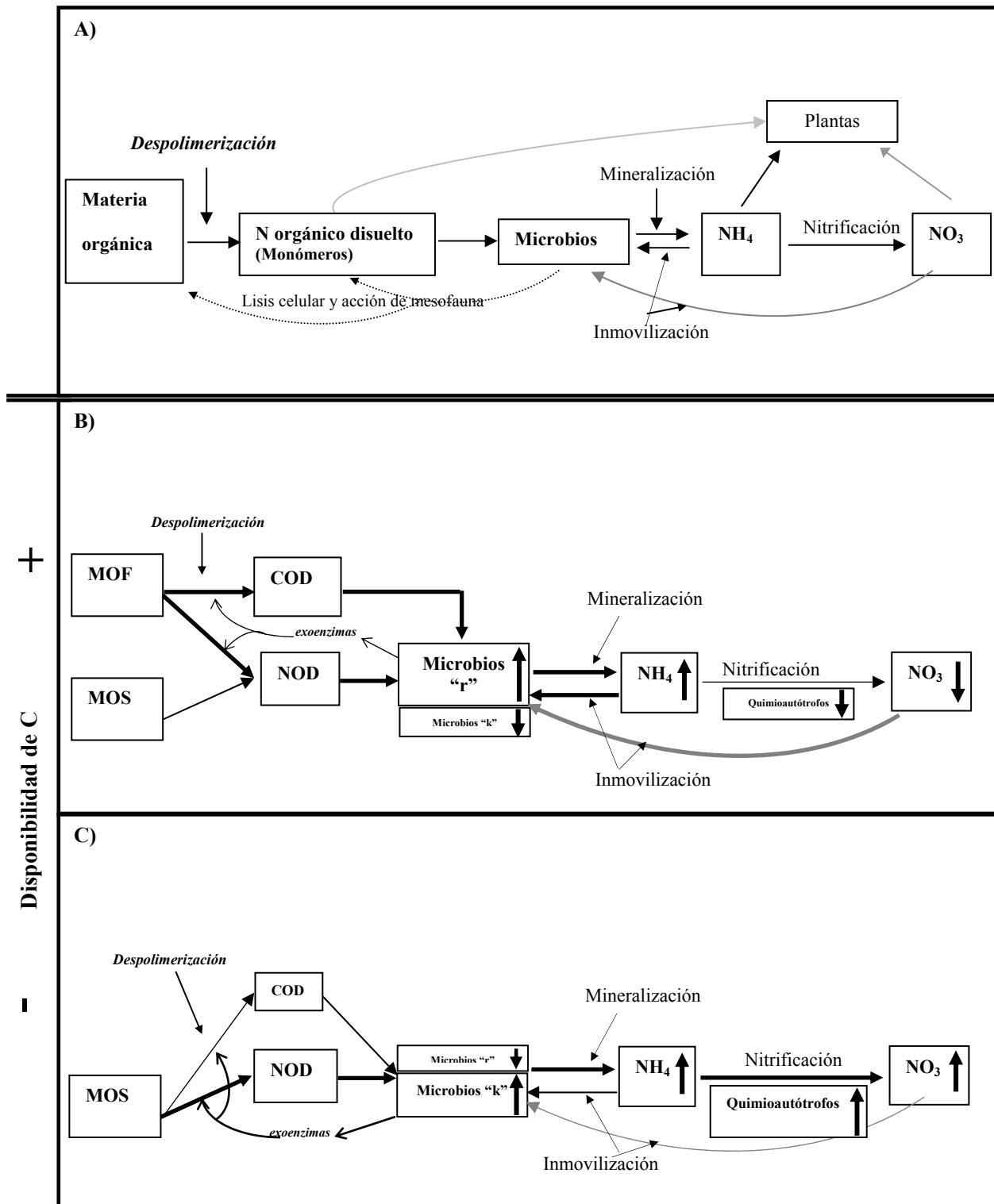


Figura 2. La dinámica de N regulada por la disponibilidad de C en el suelo: A) modelo desarrollado a partir de los 90 y propuesto por Schimel y Bennett (2004), **B)** Cuando hay mayor disponibilidad de C y **C)** cuando la disponibilidad de C se reduce. Las flechas de caja a caja indican la dominancia de un proceso o flujo, mientras que las flechas dentro de las cajas indican el aumento o disminución de un grupo microbiano o forma de N. Los cambios en el tamaño de las cajas de los microbios representan un cambio en la estructura microbiana. MOF= materia orgánica fresca, MOS= materia orgánica del suelo, COD= carbono orgánico disuelto, NOD= nitrógeno orgánico disuelto.

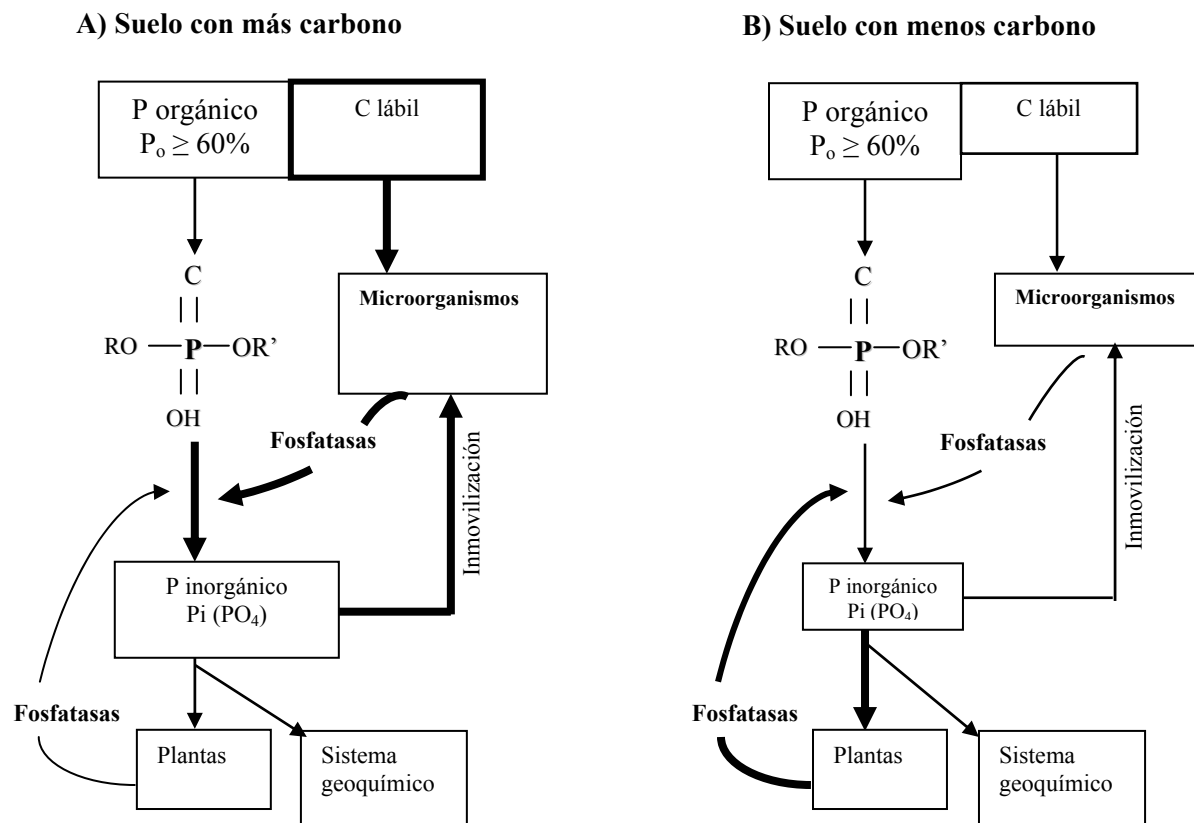


Figura 3. Modelo hipotético que muestra la relación entre la producción microbiana de la fosfatasa, la disponibilidad-inmovilización de P inorgánico (P_i) y la disponibilidad de carbono en el suelo. Se muestra la dinámica del P bajo dos escenarios **A) con más y **B)** con menos C disponible. Los tamaños de las cajas indican diferencias relativas en las concentraciones de nutrientes o del carbono microbiano (biomasa microbiana), mientras que el grosor de las flechas indica la importancia relativa de la producción de C disponible, fosfatasa o de un proceso particular.**

Conclusiones y perspectivas

El final no existe, todo es un inicio

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

Esta tesis es el primer estudio en cuantificar la disponibilidad de C orgánico disuelto (COD) como factor regulador de la biomasa y actividad microbianas, de la estructura de las comunidades bacterianas, de las transformaciones de N (mineralización-nitrificación) y de la disponibilidad de P (P orgánico, P inorgánico, P microbiano) en el suelo de un bosque tropical caducifolio (BTC).

Los resultados de este estudio revelan que una reducción en la disponibilidad del C orgánico disuelto: (1) disminuye la biomasa y la actividad de los microorganismos heterótrofos y probablemente modifica la estructura de las comunidades bacterianas heterótrofas, (2) promueve la presencia de una comunidad bacteriana distinta con una respuesta diferencial a aprovechar formas menos lábiles de C y nutrientes, pero posiblemente menos competitiva por amonio, (3) disminuye la inmovilización microbiana de amonio y como consecuencia aumenta la actividad de las bacterias quimioautótrofas favoreciendo la nitrificación, lo cual podría promover pérdidas de N por lixiviación o por emisión de óxidos de N a la atmósfera, y (4) que la reducción en el C disponible no mostró una clara relación con la disponibilidad del P_i y P_o , debido a que la dinámica de estas fracciones lábiles de P podría depender más de la variación en la humedad asociada con la distribución anual de la lluvia que de la disponibilidad de C en el suelo. Finalmente, estos resultados y aquellos de estudios realizados en otros ecosistemas fueron sintetizados en tres modelos conceptuales, los cuales proponen que las dinámicas de las comunidades bacterianas, del N y del P podrían estar funcionalmente acopladas con la disponibilidad del COD en los suelos del BTC.

Esta tesis pone de manifiesto la necesidad de cuantificar los almacenes y flujos de COD en los suelos del BTC, ya que este representa un importante banco de monómeros disponibles que modifican la actividad microbiana y la transformación del N y el P, nutrientes cuya disponibilidad es clave para el mantenimiento de la productividad primaria (Chapin et al. 2002). Este trabajo brinda las primeras evidencias para el BTC en un contexto sin perturbación, sin embargo, en el contexto del cambio global, hasta el momento se desconoce para estos bosques cómo el enriquecimiento de CO_2 , los cambios en la precipitación, la

perturbación y el manejo alteran la dinámica del COD y su relación con la disponibilidad del N y del P. Esto es relevante debido a que el BTC es uno de los biomas más amenazado por el cambio de uso de suelo y por el cambio climático global (Miles et al. 2006). Por otro lado, en este estudio fue claro que una mayor disponibilidad de COD favorece la retención del N y que la reducción del COD podría favorecer su pérdida vía nitrificación, lo cual apoya los modelos recientes que ha sido desarrollados en las últimas décadas para otros ecosistemas (Booth et al. 2005) y tiene implicaciones locales y globales en cuanto al cambio climático en términos de las emisiones de óxidos de N (Vitousek et al. 1989; Trumbore 1997). Sin embargo, en estos bosques queda aún por responder cuál es el papel del COD disponible en la captura de C, en la competencia por N entre los microorganismos, la microfauna y las plantas, así como en la magnitud de las emisiones de C y N a la atmósfera.

Asimismo, en orden a evaluar y eventualmente predecir la relación entre el cambio global como agente que modifica la disponibilidad del COD y los procesos biogeoquímicos en estos bosques, es necesario incrementar la información sobre cambios temporales y espaciales en la abundancia y composición de otros grupos microbianos funcionales además de las bacterias cultivables. Nuevas tecnologías como el uso de ácidos grasos o técnicas moleculares combinadas con mediciones biogeoquímicas podrían ser útiles para tal fin. En este estudio, no obstante la limitación de haber trabajado con bacterias cultivables, la posible “endemicidad” de algunas bacterias a un sitio rico en carbono y nutrientes (cresta) señala la necesidad de entender mejor cuáles son las condiciones que controlan la abundancia y actividad de microorganismos específicos y cómo esto modifica las tasas y magnitudes a las que están llevando a cabo ciertos procesos biogeoquímicos en el ecosistema (Balser et al. 2006).

La falta de relación entre el COD y la disponibilidad del P, debida interesantemente a la variación en la precipitación en este bosque, indica que falta aún explorar si la variación en la humedad del suelo determina condiciones umbrales en las que el COD podría modificar la disponibilidad del P. Responder esta interrogante es una prioridad debido a que el P es un nutriente clave en el funcionamiento del BTC (Campo et al. 2001) y a que se espera que el cambio climático modifique la cantidad total de lluvia y que incremente su variación intra- e inter- anual en los ecosistemas (Weltzin et al. 2003). Finalmente, es necesario resaltar que los modelos conceptuales hipotéticos propuestos en el capítulo IV de esta tesis han sido parcialmente corroborados en el caso del BTC de Chamela, sin embargo, son un marco conceptual para futuras investigaciones, las cuales podrían retroalimentarlos mediante diseños experimentales que permitan validarlos en diferentes contextos ambientales.

REFERENCIAS

- Balser TC, McMahon KD, Bart D, Bronson D, Coyle DR, Craig N, Flores-Mangual ML, Forshay K, Jones SE, Kent AE, Shade AL (2006) Bridging the gap between micro-and-macro scale perspectives on the role of microbial communities in global change ecology. *Plant Soil* 289: 59-70.
- Chapin III FS, Matson PA, Mooney HA (2002) Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer, Berlin Heidelberg-New York, USA, pp 436
- Booth MS, Stark JM, Rastetter E (2005) Controls on nitrogen cycling in terrestrial ecosystems: a synthetic analysis of literature data. *Ecology* 75:139-157
- Campo J, Maass M, Jaramillo VJ, Martínez-Yrizar A, Sarukhán J (2001) Phosphorus cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem. *Biogeochemistry* 53: 161-179.
- Miles L, Newton AC, DeFries RS, Blyth S, Kapos V, Gordon E (2006) A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33: 491 – 5005.
- Trumbore SF. 1997. Potential responses of soil organic carbon to global environmental change. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94: 8284-8291.
- Vitousek P, Matson PM, Volkman C, Maass JM, García-Méndez G. 1989. Nitrous oxide flux from dry tropical forests. *Global Biogeochem Cycles* 3:375-382.
- Weltzin JF, Loik ME, Schwinning S, Williams DG, Fay PA, Haddad BM, Harte J, Huxman TE, Knapp AK, Lin G, Pockman WT, Shaw R, Small EE, Smith SD, Tissue DT, Zak JC (2003) Assessing the response of terrestrial ecosystems to potential changes in precipitation. *BioScience* 53: 941-952.

Anexos

Fotografías de cultivos bacterianos (capítulo II)
Descripción edafológica del sitio de estudio
Sobretiro de la publicación (capítulo I)

Cultivos de bacterias del suelo de un bosque tropical caducifolio en Chamela, Jalisco, México (Capítulo II)

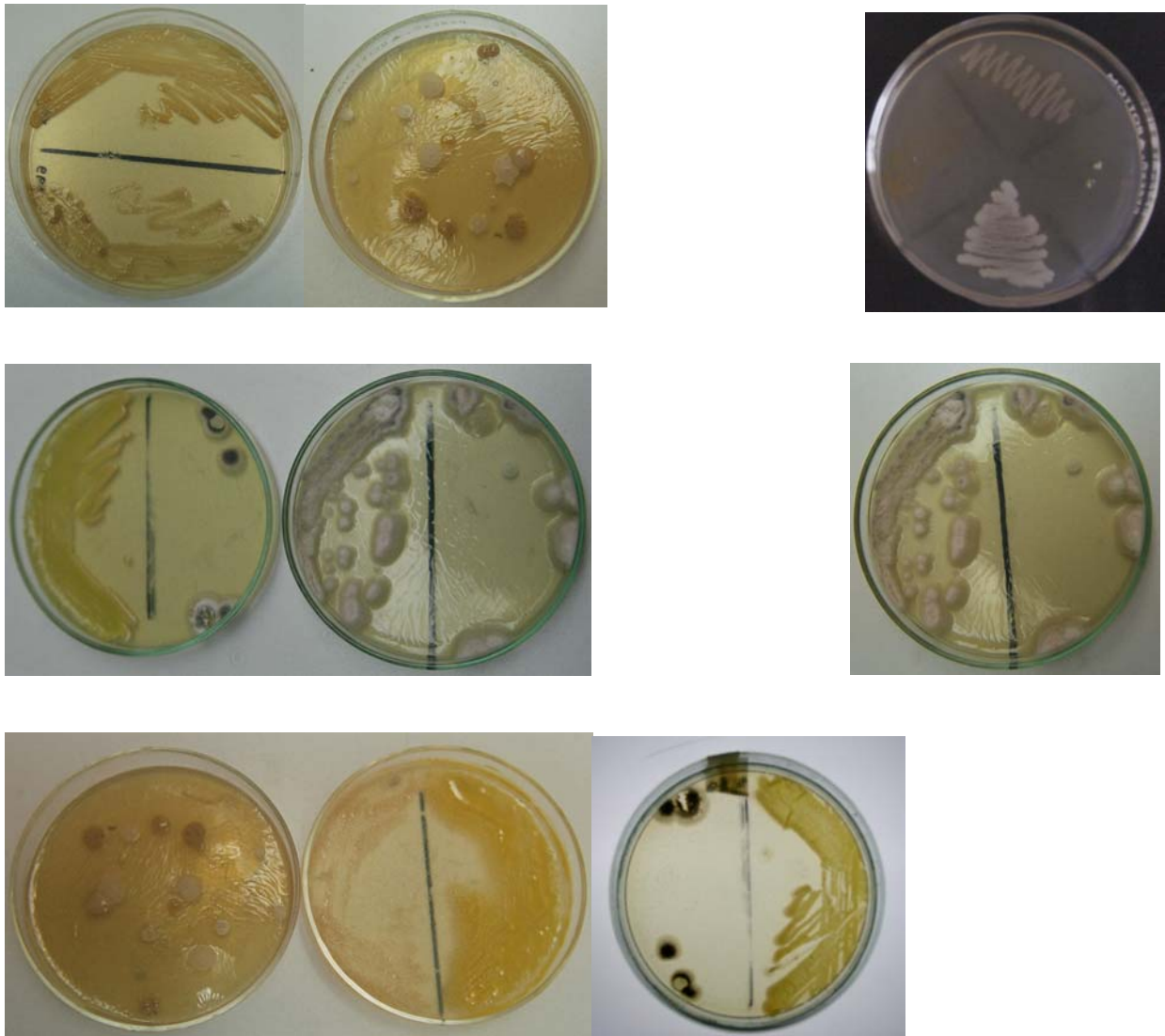
Proyecto de investigación doctoral: Noé Manuel Montaña

Trabajo microbiológico: Ana Lidia Sandoval

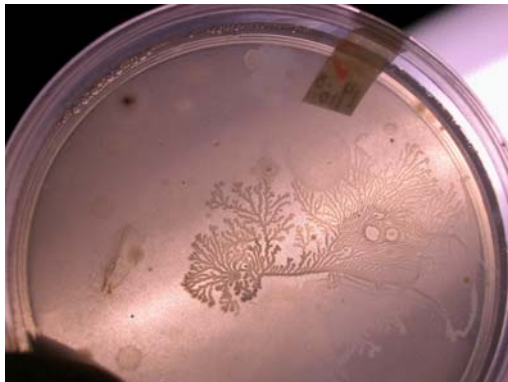
Fotografía: Leonor Solís

Estos son algunos ejemplos de los cultivos de bacterias heterótrofas y nitrificantes aisladas del suelo del bosque tropical caducifolio de Chamela. Un total de 28 géneros y 61 especies de bacterias fueron identificados y depositados en la colección científica del Cepario del Research Centre Flakkebjerg en Dinamarca.

BACTERIAS HETERÓTROFAS



BACTERIAS NITRIFICANTES



Breve descripción edafológica del sitio de estudio

Las características del suelo de las crestas y las laderas en las cuencas I, II y III del bosque tropical caducifolio de Chamela han sido descritas en otros estudios. No obstante, para fines de un posible complemento a los datos de esta tesis a continuación se presenta un resumen edafológico del sitio de estudio basado en Solís (1993) y Galicia et al. (1995). Otros datos pueden consultarse en los diferentes capítulos de esta tesis. Asimismo, más descripciones de perfiles de suelo en el sitio de estudio pueden consultarse en Cotler et al. (2002).

El suelo de crestas y laderas es clasificado como Entisol (USDA Soil Taxonomy) o Regosol Eutricto (sistema FAO). Este es un suelo poco desarrollado con ausencia de horizontes pedogénicos. Esto se atribuye a: (1) la presencia de riolita (roca ígnea extrusiva), material inerte en la formación de horizontes por su textura gruesa y su resistencia al intemperismo, (2) un material parental de reciente formación geológica, el suelo se ha formado a partir de rocas volcánicas cuyo material parental y procesos pedogénicos han tenido poco tiempo para constituir un suelo maduro, y (3) condiciones ecológicas no favorables, los cambios de temperatura y los eventos lluviosos no son consistentes ni lo suficientemente intensos como para permitir el intemperismo de la riolita.

El suelo está constituido de un horizonte O muy delgado (este fue retirado manualmente al coleccionar el suelo para este estudio) formado por material orgánico no identificable, un horizonte A formado por la parte mineral de amplitud variable (15 cm o más) y un horizonte AC con abundante pedregosidad. La mayor cantidad de materia orgánica, actividad biológica y raíces finas aparecen en el horizonte A. Este suelo carece de un horizonte B o de diagnóstico, debido a su escaso desarrollo y estructura que no han permitido su formación, misma situación por la que no es posible diferenciar la transición entre horizontes.

El color del suelo varía poco entre sitios y se ubicaron entre amarillo-rojizo (7.5YR 6/6) y el café-amarillento (10 YR 5/4). Estos presentan una densidad aparente que oscila entre 1.07 y 1.28 g cm³ y tiene una clase textural dominante que corresponde a migajón-arenoso (arenoso-arcillo-limoso). El tamaño promedio de las partículas de suelo corresponde a 62% arena, 20% arcilla y 18% limo. La variación en el tamaño de estas partículas entre crestas y laderas fue mínima: cresta (56 ± 4.2 arena, 25.5 ± 3.8 arcilla, 18.5 ± 1.6 limo) vs. ladera (64.5 ± 4.0 arena, 18.0 ± 3.6 arcilla, 17.5 ± 2.2 limo).

REFERENCIAS

- Cotler H, Durán E, Siebe Ch. 2002. Caracterización morfo-edafológica y calidad de sitio de un bosque tropical caducifolio. En: Noguera, F., Vega J, García A, Quezada M. (Eds.). Historia Natural de Chamela Instituto de Biología-UNAM. México, pp. 17-79.
- Solís E. 1993. Características fisicoquímicas de un suelo en un ecosistema tropical estacional Bs. Thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, México City, México. (91pp).
- Galicia L, García-Oliva F, López-Blanco J. 1995. Efecto de la estructura jerárquica del relieve en la distribución de las características físicas de los suelos en una cuenca tropical estacional mexicana. Bol Invest Geográficas 13:53-75.

Plant Soil (2007) 295:265–277
DOI 10.1007/s11104-007-9281-x

REGULAR ARTICLE

Dissolved organic carbon affects soil microbial activity and nitrogen dynamics in a Mexican tropical deciduous forest

Noé Manuel Montaña · Felipe García-Oliva · Víctor J. Jaramillo

Received: 31 January 2007 / Accepted: 25 April 2007 / Published online: 23 May 2007
© Springer Science+Business Media B.V. 2007

Abstract Seasonal variation of dissolved organic C (DOC) and its effects on microbial activity and N dynamics were studied during two consecutive years in soils with different organic C concentrations (hilltop and hillslope) in a tropical deciduous forest of Mexico. We found that DOC concentrations were higher at the hilltop than at the hillslope soils, and in both soils generally decreased from the dry to the rainy season during the two study years. Microbial biomass and potential C mineralization rates, as well as dissolved organic N (DON) and NH_4^+ concentrations and net N immobilization were higher in soils with higher DOC than in soils with lower DOC. In contrast, net N immobilization and NH_4^+ concentration were depleted in the soil with lowest DOC, whereas NO_3^- concentrations and net nitrification increased. Negative correlations between net nitrification and DOC concentration suggested that NH_4^+ was transformed to NO_3^- by nitrifiers when the C availability was depleted. Taken together, our results suggest that available C appears to control soil microbial activity and N dynamics, and that microbial N immobilization is facilitated by active heterotrophic microorganisms stimulated by high C

availability. Soil autotrophic nitrification is magnified by decreases in C availability for heterotrophic microbial activity. This study provides an experimental data set that supports the conceptual model to show and highlight that microbial dynamics and N transformations could be functionally coupled with DOC availability in the tropical deciduous forest soils.

Keywords C and N availability · Dissolved organic C · Microbial biomass · Mexico · Nitrification · Tropical dry forests

Abbreviations

DOC Dissolved organic carbon
DON Dissolved organic nitrogen

Introduction

The activity and growth of heterotrophic microorganisms in most soils are limited by C availability when water is not constrained. Dissolved organic C (DOC) represents the main source of energy-rich C substrates for these microorganisms (Wardle 1992; Neff and Asner 2001). Studies show that microbial biomass and activity decrease with the reduction of available C, affecting soil nutrient transformations (Chen and Stark 2000; Schimel and Weintraub 2003; García-Oliva et al. 2003). Soil N dynamics are regulated by

Responsible Editor: Chris Neill

N. M. Montaña · F. García-Oliva (✉) · V. J. Jaramillo
Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 27-3 Sta. María de Guido, 58090 Morelia, Michoacan, Mexico
e-mail: fgarcia@oikos.unam.mx

 Springer

microorganisms that often rely on available C supplies. For example, C availability promotes microbial N immobilization mainly by heterotrophic microbes and in so doing should be related to N demand (Jansson 1958; Hart et al. 1994; Barrett and Burke 2000; Chapin et al. 2002). In contrast, the activity of nitrifying microbes increases when heterotrophic microbes are constrained by available C, because they obtain energy from ammonium oxidation and not from organic C (Verhagen and Laanbroek 1991). Studies in aquatic systems and agricultural and temperate forest soils have documented that C availability favors N immobilization and decreases nitrification (Hart et al. 1994; Strauss and Lamberti 2002; Bernhardt and Likens 2002; Booth et al. 2005). In turn, nitrification may be confined to C depleted sites (Chen and Stark 2000). The relationship between available C and N dynamics has not been studied in tropical deciduous forest soils.

Our comprehension of DOC and dissolved organic N (DON) dynamics in tropical deciduous forests is poor compared to temperate forests, where most studies have been focused (Neff and Asner 2001; Chantigny 2003). To have a complete understanding of N mineralization in tropical forests it is necessary to consider both DOC and DON dynamics because they represent the main stocks of released monomers available for microorganisms (Neff and Asner 2001; Schimel and Bennett 2004). Considerable efforts have been made to understand soil inorganic N dynamics in tropical deciduous forests (Singh et al. 1989; García-Méndez et al. 1991; Raghubanshi 1992; Jha et al. 1996; Saynes et al. 2005; Singh and Kashyap 2006). These studies have suggested that soil moisture is the limiting factor for N-mineralization and nitrification in these tropical forests. However, there is evidence of a possible relationship between N transformations and soil organic C: nitrification rates increase in the rainy season, when soil organic matter and microbial activity decrease (García-Méndez et al. 1991; Roy and Singh 1995; Jha et al. 1996; García-Oliva et al. 2003; Singh and Kashyap 2006). This inverse relationship suggests that N transformations could be controlled by C availability when water is not limiting. The greater nitrous oxide fluxes in tropical deciduous forest than in temperate forests as a result of high soil nitrifica-

tion (Vitousek et al. 1989; Davidson and Kinglerlee 1997) makes the understanding of N transformations relevant.

The objectives of this study in a tropical deciduous forest in western Mexico were (1) to quantify soil DOC and to establish its relationship with microbial biomass and activity, and (2) to assess the relationship between N mineralization and nitrification with soil DOC. We studied the seasonal dynamics of these variables in two soils with different organic C concentrations which thus provide natural experimental treatments of C levels. We expected: (A) Higher microbial biomass and activity and net N mineralization in soils with higher organic C and (B) Higher net nitrification in soils with lower organic C. This approach does not alter soil properties as could occur with short-term experimental additions of C or litter removals.

Materials and methods

Study site

We conducted this study in the tropical deciduous forest of the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve, located near the Pacific Coast of Mexico (19°29' N and 105°01' W). Mean annual temperature is 24.6°C and mean annual rainfall is 746 mm (1983–2002; García-Oliva et al. 2002). Rainfall is strongly seasonal with seven dry months per year and with 80% of annual rainfall falling from June to October (García-Oliva et al. 1991). The vegetation is a highly diverse tropical deciduous forest (Lott 1993). Its total net primary productivity amounts to 12 Mg ha⁻¹ yr⁻¹ (Martínez-Yrizar et al. 1996). Because of rainfall seasonality, most of the tree species drop their leaves at the end of the rainy season, which represents a new input of organic matter to the soil (Martínez-Yrizar 1995). Soils are sandy-clay-loams, poorly developed, classified as Eutric Regosols in the FAO system (Cotler et al. 2002). The common soil parent material is Tertiary rhyolite and kaolinite is the dominant clay (Campo et al. 2001). Soil organic matter (SOM) content is <5%, mainly concentrated in the top 5 cm (García-Oliva and Maass 1998).

Field experimental design and soil sampling

The study was conducted in an undisturbed forest within three small watersheds of a long-term ecosystem project (Maass et al. 2002). These watersheds have the same parent material, geologic age, vegetation type, and have different topographic units (López-Blanco et al. 1999). To test the effect of soil organic C on microbial activity and N transformations, we established ten replicate plots in each of two topographic positions: hilltop (slope = $1.2^\circ \pm 0.7$) and south-facing hillslope (slope = $26^\circ \pm 3$), distributed in the three watersheds. These topographic positions have different soil C concentrations (37 and 24 mg C g⁻¹ in hilltop and hillslope soils, respectively). Both topographic positions have similar annual solar radiation index (SRI: 4356 and 4475 MJ m⁻² yr⁻¹ for hilltop and hillslope, respectively; Galicia et al. 1999), soil texture (Solís 1993), soil water content (Galicia et al. 1999), and they support similar vegetation (Balvanera et al. 2002).

Each replicate plot was 150 m² (10 × 15 m) and was at least 300 m away from the nearest plot. Soil samples were collected in each plot at three sampling dates: dry (April), early-rainy (June), and rainy (September) seasons, during two consecutive years (2002 and 2003). Annual precipitation was 649 mm in 2002 and 794 mm in 2003. At each sampling date and in each plot, 15 topsoil sub-samples (0–5 cm depth) of approximately 50 g were randomly collected and mixed by hand to form a composite soil sample for each plot. Large pieces of plant remains were removed by hand prior to sampling. The soil samples were stored in black plastic bags, refrigerated at 10°C, and processed in the laboratory within three days after sampling.

Laboratory analyses

Soil moisture, pH, and nutrients

The composite soil samples were passed through a 2-mm sieve. A sub-sample was oven-dried at 75°C to constant weight for soil moisture determination by the gravimetric method. Soil pH was measured in deionized water (soil:solution ratio, 1:2 w/v) with a pH meter equipped with a glass electrode (Corning). All C forms were determined with a Total Carbon Analyzer (UIC Mod. CM5012), while N forms were

determined colorimetrically using a Bran-Luebbe Auto Analyzer III (Norderstedt, Germany). Each dry sample was ground with a mortar and pestle prior to total soil nutrient analyses. Total C was determined by combustion and coulometric detection (UIC 1995). A correction for inorganic C was unnecessary because its average concentration in these soils (0.024%) was considered negligible. Total N was determined after acid digestion by a macro-Kjeldahl method and determined colorimetrically (Technicon 1977). Inorganic N (NH₄⁺ and NO₃⁻) was extracted from fresh sub-samples with 2 M KCl, followed by filtration through a Whatman No. 1 paper filter (Robertson et al. 1999), and determined colorimetrically by the phenol-hypochlorite method (Technicon 1977). Total dissolved nitrogen (TDN) was extracted with deionized water after shaking for 1 h and filtering through a Millipore 0.42 μm filter (Jones and Willett 2006); the filtrate was digested with a macro-Kjeldahl procedure and determined as total N. Dissolved organic N (DON) was calculated as the difference between TDN and inorganic N (DIN). Previous to acid digestion one aliquot of the filtrate was used to determine dissolved inorganic N (NH₄⁺ plus NO₃⁻) in deionized water extracts.

Microbial biomass and carbon availability

Microbial C and N concentrations were determined in field-moist samples by the chloroform fumigation-extraction method (Vance et al. 1987). Fumigated and non-fumigated samples were incubated during 24 h at 25°C and constant moisture. Microbial C was extracted from both fumigated and non-fumigated samples with 0.5 M K₂SO₄, filtered through Whatman No. 42 filters (Brookes et al. 1985). C concentration was measured in the C analyzer (see above). Microbial C was calculated by subtracting the extracted C in non-fumigated samples from that of fumigated samples and dividing it by a K_{EC} value of 0.45 (Joergensen 1996). Microbial N was extracted with the same procedure used for microbial C, but was filtered through a Whatman No. 1 paper. The filtrate was acid digested and determined as total N by a macro-Kjeldahl method (Brookes et al. 1985). Microbial N was calculated similar to microbial C, but divided by a K_{EN} value of 0.54 (Joergensen and Mueller 1996).

Water-extracted C represents DOC in the soil solution (Jones and Willett 2006) and constitutes a readily-available C source for microbes (Neff and Asner 2001). Dissolved organic carbon (DOC) was extracted from soil samples with deionized water (1:5 w/v) after shaking for 1 h, filtered through a 0.42- μm Millipore (cellulose-acetate filter) and determined in the C analyzer (UIC 1995). We used DOC in the soil solution as an index of C availability to microbes because this DOC fraction is presumed to be available to them in the short term compared to DOC in the exchange phase. For example, the free monomers in the soil solution (e.g., amino acids) have an extremely fast turnover rate due to rapid microbial use (Jones et al. 2005).

Potential C mineralization and N transformations

Potential C mineralization, net N mineralization-immobilization, nitrification and DOC and DON changes were measured in 16-day laboratory aerobic incubations. Soil sub-samples were placed in PVC (polyvinyl-chloride) tube cores with a 0.17 mm mesh at the bottom. Following Robertson et al. (1999), each sample was wetted to field water holding capacity with deionized water and incubated in 1 l jars at 26°C. The jars were regularly aerated and soil moisture was adjusted to field capacity every two days. Potential C mineralization was estimated as evolved $\text{CO}_2\text{-C}$ collected in 1 M NaOH traps. Carbonates were precipitated by adding 1.5 M BaCl_2 and then titrated with 1 M HCl. The $\text{CO}_2\text{-C}$ values were corrected for soil dry weight. Net microbial N immobilization during each incubation period was estimated as the difference between initial and final microbial N concentrations. Thus, positive values represent immobilization and negative values represent N release from microbial biomass. Also, before and after the incubation, ammonium ($\text{NH}_4\text{-N}$), nitrate ($\text{NO}_3\text{-N}$), DOC and DON were determined with the previously described methods. Differences between post- and pre-incubation values of inorganic N ($\text{NH}_4\text{-N}$ plus $\text{NO}_3\text{-N}$), $\text{NO}_3\text{-N}$, DOC and DON were used to calculate net N mineralization, net nitrification, ΔDOC , and ΔDON ; respectively.

Data analyses

All statistical analyses were performed with Statistica 6 software (StatSoft 2000). All data were expressed on a dry-weight basis unless otherwise stated. Data were subjected to a repeated measures analysis of variance (RMANOVA) with one between-subject factor (site: hilltop and hillslope) and two within-factors (year and sampling date), where year and date were treated as repeated measures. A Greenhouse-Geisser correction for time factors was used when the data did not meet the circularity assumption of the repeated-measures analysis. When the RMANOVA indicated significant factor effects, mean comparisons were performed with Tukey's HSD multiple comparison test (von Ende 1993). Data were log-transformed to meet ANOVA assumptions when required (Sokal and Rohlf 1995), but are reported in their original scale of measurement. Pearson correlations were used to explore relationships among soil parameters. Stepwise multiple-regression analysis was performed to examine control variables on microbial activity and N dynamics measured in laboratory incubations. In all cases, $P \leq 0.05$ was taken to be significant.

Results

Soil pH, moisture and total C and N

Soil pH was slightly acidic (6.3–6.7) and did not vary between sites, years or sampling dates (Tables 1 and 3). In contrast, samples collected at hilltop soils had higher soil moisture than those collected at hillslope soils, but these differences were less than 3%, and moisture was lowest in samples collected in the dry season in both topographic positions in the two study years (Tables 1 and 3). Hilltop soils had higher C ($32.8 \pm 2 \text{ mg g}^{-1}$) and N ($2.5 \pm 0.4 \text{ mg g}^{-1}$) concentrations than hillslope soils (C = 23.1 ± 3 and N = $1.9 \pm 0.2 \text{ mg g}^{-1}$; Tables 1 and 3). Rainy-season soil showed the lowest C and N concentrations in the two topographic positions during both study years (Table 1). The C:N ratio in hilltop soils increased during the rainy season in both years (Tables 1 and 3).

Table 1 Seasonal means (\pm standard error) of pH, moisture, total nutrient concentrations, and C:N ratios at hilltop and hillslope soils during two consecutive years in a tropical deciduous forest at Chamela, Mexico

	Year 2002		Year 2003	
	Hilltop	Hillslope	Hilltop	Hillslope
pH (soil:water 1:2)				
Dry season	6.7 (0.07)	6.6 (0.07)	6.5 (0.09)	6.7 (0.03)
Early-rainy season	6.5 (0.20)	6.5 (0.10)	6.3 (0.18)	6.6 (0.07)
Rainy season	6.6 (0.09)	6.3 (0.20)	6.4 (0.10)	6.3 (0.13)
Moisture (%)				
Dry season	2.0 (0.1) ^{cA}	1.7 (0.2) ^{cB}	2.1 (0.3) ^{cA}	1.9 (0.5) ^{cB}
Early-rainy season	5.5 (0.1) ^{bA}	4.7 (0.1) ^{bb}	8.4 (0.5) ^{bA}	6.7 (0.7) ^{bb}
Rainy season	20.3 (0.8) ^{aA}	19.1 (0.7) ^{aB}	26.1 (0.6) ^{aA}	22.7 (1.0) ^{aB}
Total soil C (mg C g ⁻¹)				
Dry season	36.5 (3.1) ^{aA}	27.5 (1.5) ^{aB}	36.5 (2.9) ^{aA}	26.1 (1.0) ^{aB}
Early-rainy season	33.0 (1.0) ^{aA}	27.6 (2.1) ^{aB}	34.8 (2.4) ^{aA}	24.0 (1.2) ^{aB}
Rainy season	29.9 (2.2) ^{aA}	21.7 (2.2) ^{bb}	28.7 (1.4) ^{bA}	19.8 (2.2) ^{bb}
Total soil N (mg N g ⁻¹)				
Dry season	3.4 (0.2) ^{aA}	2.3 (0.1) ^{aB}	2.9 (0.2) ^{aA}	2.4 (0.1) ^{aB}
Early-rainy season	2.9 (0.2) ^{bA}	1.9 (0.1) ^{bb}	2.3 (0.1) ^{bA}	2.0 (0.1) ^{bb}
Rainy season	1.9 (0.2) ^{cA}	1.6 (0.1) ^{cB}	1.4 (0.1) ^{cA}	1.2 (0.1) ^{cB}
Total soil C:N				
Dry season	11.2 (1.2) ^{bA}	12.1 (1.0) ^{aA}	13.2 (1.5) ^{bA}	12.1 (1.9) ^{aA}
Early-rainy season	11.7 (0.8) ^{bA}	14.3 (1.4) ^{aA}	15.6 (1.8) ^{bA}	11.5 (0.8) ^{aA}
Rainy season	17.1 (2.9) ^{aA}	13.5 (2.8) ^{aA}	24.8 (4.8) ^{aA}	16.4 (3.0) ^{aA}

Values followed horizontally by a different uppercase letter (A and B) indicate that means are significantly different ($P \leq 0.05$) between sites (hilltop and hillslope) within sampling date in the same year; whereas different lowercase letters (a, b, c) vertically indicate that means are significantly different ($P \leq 0.05$) among sampling dates within a site

Dissolved, available, and microbial forms

Dissolved organic C (DOC) was higher at the hilltop than at the hillslope soils (Tables 2 and 3) for all sampling dates, and generally decreased from the dry season towards the early-rainy and rainy seasons in both study years. DOC represented between 0.5 and 0.9% of the total soil organic C concentrations. In contrast, dissolved organic N (DON) concentrations only differed between topographic positions (Table 3), with an almost two-fold higher concentration in the hilltop than in hillslope soils both years (Table 2). Ammonium concentrations were higher in 2002 than in 2003 (9.7 ± 0.07 and $7.4 \pm 0.1 \mu\text{g g}^{-1}$, respectively) and higher at the hilltop soils ($10.3 \pm 1.8 \mu\text{g g}^{-1}$) than at the hillslope soils ($6.8 \pm 0.9 \mu\text{g g}^{-1}$). Also, ammonium concentrations were nearly twice as high in the dry season than in the

early-rainy and rainy seasons (Tables 2 and 3) in both study years. In contrast, nitrate concentrations were higher at the hillslope ($32.1 \pm 2.9 \mu\text{g g}^{-1}$) than at the hilltop soils ($15.9 \pm 4.1 \mu\text{g g}^{-1}$), and increased consistently during the rainy season only at the hillslope soils in the two study years (Tables 2 and 3).

Microbial C was generally higher at the hilltop than at the hillslope soils and it decreased from the dry to the rainy season (Tables 2 and 3). In contrast, microbial N did not differ between topographic positions, except in the early-rainy season when the hilltop soils had higher concentration than the hillslope soils (Tables 2 and 3). Except for the hilltop soil during 2003, microbial N concentrations were lowest in rainy season samples (Table 2). Microbial C:N ratios were higher at the hilltop than at the hillslope soils, but did not show clear seasonal variation (Tables 2 and 3).

Table 2 Seasonal means (\pm standard error) of dissolved, available, and microbial forms of C and N at hilltop and hillslope soils during two consecutive years in a tropical deciduous forest at Chamela, Mexico

	Year 2002		Year 2003	
	Hilltop	Hillslope	Hilltop	Hillslope
Ammonium ($\mu\text{g NH}_4^+ \text{g}^{-1}$)				
Dry season	17.5 (1.6) ^{aA}	12.3 (1.9) ^{aB}	14.7 (1.2) ^{aA}	10.1 (1.1) ^{aB}
Early-rainy season	7.9 (1.1) ^{bA}	5.9 (1.1) ^{bB}	5.5 (0.8) ^{bA}	3.2 (0.7) ^{bB}
Rainy season	8.7 (1.2) ^{bA}	5.6 (1.2) ^{bB}	7.3 (0.8) ^{bA}	3.9 (1.0) ^{bB}
Nitrate ($\mu\text{g NO}_3^- \text{g}^{-1}$)				
Dry season	11.8 (1.1) ^{aB}	18.2 (0.5) ^{bA}	20.1 (1.5) ^{aB}	30.6 (5.2) ^{bA}
Early-rainy season	14.2 (1.5) ^{aB}	29.0 (4.9) ^{aA}	15.6 (1.4) ^{aB}	34.4 (5.4) ^{bA}
Rainy season	16.3 (1.1) ^{aB}	34.1 (3.4) ^{aA}	17.7 (0.8) ^{aB}	46.4 (2.1) ^{aA}
DOC^a ($\mu\text{g g}^{-1}$)				
Dry season	217.3 (11.2) ^{aA}	160.4 (8.6) ^{aB}	244.9 (6.1) ^{aA}	181.2 (9.9) ^{aB}
Early-rainy season	115.9 (7.8) ^{aA}	61.4 (6.3) ^{bB}	163.8 (16.1) ^{bA}	67.7 (6.1) ^{bB}
Rainy season	177.6 (11.2) ^{bA}	49.6 (9.9) ^{bB}	102.2 (7.8) ^{cA}	33.2 (11.5) ^{cB}
DON^b ($\mu\text{g g}^{-1}$)				
Dry season	77.9 (11) ^{aA}	41.3 (6.2) ^{aB}	95.4 (11) ^{aA}	30.9 (8.8) ^{aB}
Early-rainy season	78.9 (15) ^{aA}	50.0 (10) ^{aB}	84.2 (13) ^{aA}	35.7 (22) ^{aB}
Rainy season	50.7 (14) ^{aA}	34.1 (4.4) ^{aB}	63.5 (8.8) ^{aA}	42.2 (7.8) ^{aB}
Microbial C ($\mu\text{g C g}^{-1}$)				
Dry season	780 (47) ^{aA}	571 (43) ^{aB}	889 (107) ^{aA}	400 (61) ^{aB}
Early-rainy season	626 (37) ^{bA}	381 (37) ^{bB}	734 (75) ^{aA}	307 (61) ^{bB}
Rainy season	539 (66) ^{cA}	280 (51) ^{cB}	465 (61) ^{bA}	349 (29) ^{bA}
Microbial N ($\mu\text{g N g}^{-1}$)				
Dry season	82 (4) ^{aA}	94 (7) ^{aA}	87 (7) ^{aA}	100 (10) ^{aA}
Early-rainy season	80 (5) ^{aA}	52 (7) ^{bB}	94 (13) ^{aA}	75 (11) ^{bB}
Rainy season	61 (9) ^{bA}	74 (4) ^{bA}	82 (5) ^{aA}	67 (3) ^{bB}
Microbial C:N				
Dry season	7.2 (0.5) ^{aA}	5.4 (0.6) ^{aB}	11.1 (1.8) ^{aA}	6.0 (1.4) ^{aB}
Early-rainy season	7.8 (0.3) ^{aA}	6.6 (1.0) ^{aB}	8.8 (0.9) ^{aA}	5.4 (1.3) ^{aB}
Rainy season	7.7 (1.2) ^{aA}	3.9 (0.8) ^{bB}	5.4 (0.7) ^{bA}	5.5 (0.7) ^{aA}

^a Dissolved organic carbon; ^bDissolved organic nitrogen

Values followed horizontally by a different uppercase letter (A and B) indicate that means are significantly different ($P \leq 0.05$) between sites (hilltop and hillslope) within sampling date in the same year; whereas different lowercase letters (a, b, c) vertically indicate that means are significantly different ($P \leq 0.05$) among sampling dates within a site

Correlation analysis showed that soil moisture was negatively correlated with DOC, microbial C and ammonium, but positively with nitrate (Table 4). DOC was positively correlated with DON, ammonium and microbial C and N. Likewise, ammonium was positively correlated with microbial C and N. In contrast, nitrate was negatively correlated with DOC, ammonium and microbial C (Table 4).

Laboratory soil incubations

Soil incubations resulted in a reduction of DOC concentrations. The hilltop and hillslope soils showed contrasting seasonal variation in ΔDOC both years. The incubated hilltop soils showed lower reduction of DOC in samples collected in the dry than for samples collected during the early-rainy and rainy seasons,

Table 3 *F*-ratios and significant levels of the repeated measures ANOVA for variables of hilltop and hillslope soils (sites) in a tropical deciduous forest at Chamela, Mexico

Parameters	Source of variation						
	Between subject	Within subjects					
		Site (S)	Year (Y)	Y × S	Date (D)	D × S	Y × D
pH	0.03 ^{ns}	1.3 ^{ns}	3.9 ^{ns}	1.4 ^{ns}	1.7 ^{ns}	0.26 ^{ns}	0.05 ^{ns}
Soil moisture	11.8 ^{**}	54.9 ^{***}	2.8 ^{ns}	134.1 ^{***}	3.2 ^{ns}	14.8 ^{**}	0.89 ^{ns}
Total carbon	53.2 ^{***}	0.63 ^{ns}	0.79 ^{ns}	18.5 ^{***}	0.61 ^{ns}	0.004 ^{ns}	0.84 ^{ns}
Total nitrogen	24.5 ^{**}	4.3 ^{ns}	2.9 ^{ns}	44.2 ^{***}	1.9 ^{ns}	0.56 ^{ns}	0.9 ^{ns}
C:N	4.0 ^{ns}	1.4 ^{ns}	2.5 ^{ns}	5.1 [*]	3.8 [*]	0.53 ^{ns}	0.23 ^{ns}
DOC ^a	85.9 ^{***}	0.01 ^{ns}	0.21 ^{ns}	82.6 ^{***}	2.8 ^{ns}	8.2 ^{**}	3.7 ^{ns}
DON ^b	32.1 ^{**}	0.02 ^{ns}	0.41 ^{ns}	0.38 ^{ns}	1.42 ^{ns}	0.55 ^{ns}	0.08 ^{ns}
Ammonium	27.1 ^{***}	11.4 [*]	0.001 ^{ns}	51.3 ^{***}	1.3 ^{ns}	0.23 ^{ns}	0.06 ^{ns}
Nitrate	66.9 ^{***}	14.9 ^{**}	3.2 ^{ns}	8.5 ^{**}	6.4 [*]	1.4 ^{ns}	0.56 ^{ns}
Microbial C	49.9 ^{***}	0.02 ^{ns}	1.9 ^{ns}	18.9 ^{***}	2.3 ^{ns}	0.24 ^{ns}	4.4 [*]
Microbial N	0.49 ^{ns}	7.4 [*]	0.58 ^{ns}	6.1 ^{**}	4.8 [*]	0.96 ^{ns}	1.9 ^{ns}
Microbial C:N	11.2 ^{**}	0.61 ^{ns}	0.04 ^{ns}	0.23 ^{ns}	0.96 ^{ns}	3.2 ^{ns}	6.5 [*]
Δ ^c DOC	8.4 ^{**}	6.4 [*]	0.84 ^{ns}	3.7 [*]	31.9 ^{***}	1.1 ^{ns}	0.87 ^{ns}
Δ DON	63.5 ^{**}	0.01 ^{ns}	0.01 ^{ns}	27.4 ^{**}	5.3 [*]	1.23 ^{ns}	0.62 ^{ns}
CO ₂ -C ^d	202.9 ^{***}	0.38 ^{ns}	0.15 ^{ns}	149.2 ^{***}	0.53 ^{ns}	21.1 ^{***}	6.9 [*]
Net N-immobilization	5.1 [*]	0.02 ^{ns}	0.00 ^{ns}	14.1 ^{***}	0.02 ^{ns}	1.1 ^{ns}	0.20 ^{ns}
Net N-mineralization	9.7 ^{***}	2.3 ^{ns}	0.06 ^{ns}	21.1 ^{***}	0.69 ^{ns}	0.77 ^{ns}	0.07 ^{ns}
Net nitrification	32.6 ^{***}	4.3 [*]	1.2 ^{ns}	10.3 ^{***}	0.98 ^{ns}	0.46 ^{ns}	3.4 [*]

^a Dissolved organic carbon; ^bDissolved organic nitrogen; ^cDelta (Δ) = changes in concentration; ^dPotential C mineralization rate
 Note: ns = not significant. * *P* < 0.05; ** *P* < 0.01; *** *P* < 0.001

whereas the opposite trend occurred at the hillslope soil: the greater reductions of DOC were measured in the incubated samples collected during the dry season (Table 3; Fig. 1a). On the other hand, DON increased after incubation with no significant seasonal variation

in the incubated hillslope soils (Table 3; Fig. 1b); whereas in the incubated hilltop soils DON increased in samples collected during dry season and decreased in those collected during the early-rainy and rainy seasons in both study years (Fig. 1b).

Table 4 Pearson correlation coefficients for available C and N and microbial biomass in soils of a tropical deciduous forest at Chamela, Mexico

	^a DOC	^b DON	^c NH ₄ ⁺	^d NO ₃ ⁻	Microbial C	Microbial N
pH	0.16	-0.10	0.16	-0.06	0.04	0.15
Soil moisture	-0.50*	-0.16	-0.40*	0.22*	-0.31*	-0.17
DOC	1	0.28*	0.47*	-0.53*	0.37*	0.19*
DON		1	0.19*	-0.29*	0.36*	-0.03
NH ₄ ⁺			1	-0.31*	0.24*	0.36*
NO ₃ ⁻				1	-0.35*	-0.04

^a Dissolved organic carbon; ^bDissolved organic nitrogen; ^cNH₄⁺ = ammonium; ^dNO₃⁻ = nitrate
 Note: *n* = 120; coefficients followed by an * are significant at *P* ≤ 0.05

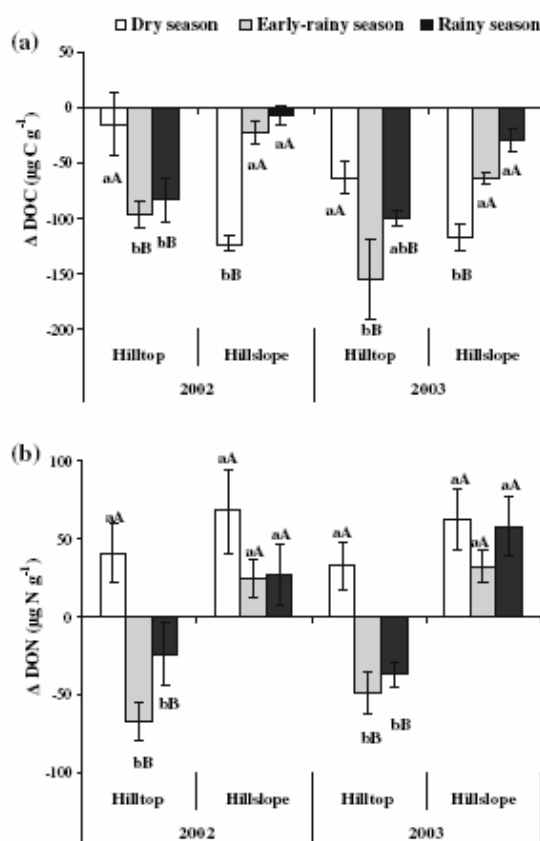


Fig. 1 Seasonal variation in changes (Δ) of (a) dissolved organic carbon (DOC) and (b) dissolved organic nitrogen (DON) after 16 day incubations of hilltop and hillslope soils from a tropical deciduous forest at Chamela, Mexico. Bars with different uppercase letters (A and B) indicate that means are significantly different ($P \leq 0.05$) between sites (hilltop vs hillslope) within a sampling date. Different lowercase letters (a, b, c) indicate that means are significantly different ($P \leq 0.05$) among sampling dates within a site

Potential C mineralization in the incubated hilltop samples was nearly double that of the hillslope soils and was generally higher in samples collected in the dry than in the early-rainy and rainy seasons in both study years (Tables 3; Fig. 2). Potential C mineralization was positively and significantly explained by both DOC and microbial C (Table 5). Net N immobilization was higher in the incubated hilltop samples than in the hillslope soils (more negative values, which represent N release from microbial biomass) in both study years (Tables 3; Fig. 3a). Seasonally, it was higher and positive in the samples collected during the dry season and generally lowest

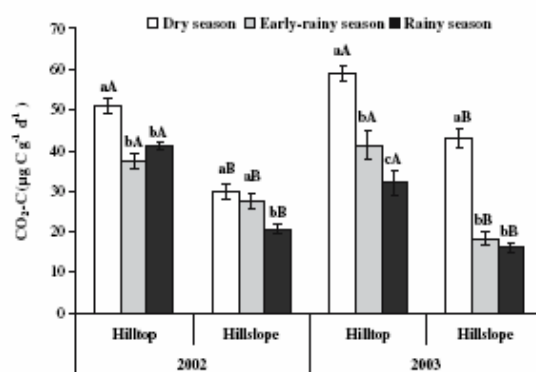


Fig. 2 Seasonal variation of potential C mineralization rate ($\text{CO}_2\text{-C}$) after 16-day incubations of hilltop and hillslope soils from a tropical deciduous forest at Chamela, Mexico. Bars with different uppercase letters (A and B) indicate that means are significantly different ($P \leq 0.05$) between sites (hilltop vs hillslope) within a sampling date. Different lowercase letters (a, b, c) indicate that means are significantly different ($P \leq 0.05$) among sampling dates within a site

and negative in samples collected in the early-rainy and rainy seasons (Fig. 3a). N immobilization showed a positive relation to ammonium concentration and a negative relation to microbial N concentration (Table 5). Net N mineralization and net nitrification were lower in the incubated hilltop samples than in the hillslope soils. Net mineralization was higher in samples collected during the wet season (i.e., early and rainy) than in those collected in the dry season at both sites. Net nitrification was also generally higher in samples collected during the wet season (Table 3; Figs. 3b and c) and inversely related to both DOC and microbial C (Table 5).

Discussion

Our results showed that the soil at the two topographic positions had different soluble organic C availability. The higher DOC concentration in the hilltop soil agreed with a higher organic material accumulation, while the lower DOC concentration occurred in the hillslope soil, where organic material is removed by erosion as quickly as it accumulates (Galicía et al. 1995; García-Oliva et al. 1995; García-Oliva and Maass 1998). DOC accumulation during the dry season in both hilltop and hillslope soils may be attributed to the input of organic matter through

Table 5 Stepwise multiple-regression analyses of soil C and N microbial processes measured in laboratory incubations. Soil was collected in the tropical deciduous forest at Chamela, Mexico

Dependent variable	All factors included	Significant factors in the model	Coefficient	R ²
Potential C mineralization	DOC ^a DON ^b Cmic ^c and Nmic ^d ^e NH ₄ ⁺ and ^f NO ₃ ⁻ Mineral N ^g	DOC Cmic	0.62 0.28	0.49***
Net N-immobilization	DOC DON Cmic and Nmic NH ₄ ⁺ and NO ₃ ⁻ Mineral N	NH ₄ ⁺ Nmic	0.28 -0.44	0.53***
Net nitrification	DOC NH ₄ ⁺ DON Cmic and Nmic Mineral N	DOC Cmic	-0.29 -0.26	0.23**

^a Dissolved organic carbon; ^bDissolved organic nitrogen; ^cMicrobial C; ^dMicrobial N; ^eAmmonium; ^fNitrate; ^gAmmonium-plus-nitrate

Note: n = 120; significant: * P < 0.05, **P < 0.01, ***P < 0.001

litterfall and root death (Kummerow et al. 1990; Martínez-Yrizar 1995; García-Oliva et al. 2003). In contrast, DOC concentrations decreased during the rainy season, which was likely due to leaching, microbial use, and a lower microbial production of DOC during this period (Neff and Asner 2001). Another study conducted in this tropical forest reported higher concentrations of soluble carbohydrates and proteins in dry-season than in rainy-season soil (García-Oliva et al. 2003). This suggests a lower C availability during the growing season, when soil moisture stimulates microbial activity and increases DOC consumption, because it represents the main C source for heterotrophic microorganisms (Wardle 1992; Neff and Asner 2001). Therefore, the decrease in soluble available C may constrain microbial growth and activity during the growing season when water availability is not limiting.

Soil microbial C and N concentrations showed the expected seasonal pattern in tropical deciduous forests: accumulation during the dry period and reduction during the rainy season (Singh et al. 1989; Srivastava 1992; Lodge et al. 1994; Jaramillo and Sanford 1995; Saynes et al. 2005). The reduction

in microbial biomass during the wet period has been explained by microbivorous grazing and by microbial cell lysis due to soil wetting (Singh et al. 1989; Srivastava 1992). Additionally, the positive relationship among microbial biomass, potential C mineralization and DOC, suggest that the decreases in microbial biomass and activity during the rainy season could also be explained by the concurrent decreases in soil available C heavily consumed by heterotrophic microbes in the early-rainy season. This was suggested by García-Oliva et al. (2003) in a previous study conducted in the Chamela forest soils. Nevertheless, further work is required to test this hypothesis because correlative results cannot resolve if DOC was a substrate or a product of microbial activity and makes difficult establishment of causation (Neff and Asner 2001).

Soluble C availability stimulated heterotrophic microbial activity and thus N mineralization, which would explain the higher ammonium concentration in the soil with higher DOC (i.e., hilltop soil). This supports the hypothesis of a higher N mineralization favored by soluble C availability. Heterotrophic microorganisms use energy to mineralize DON and

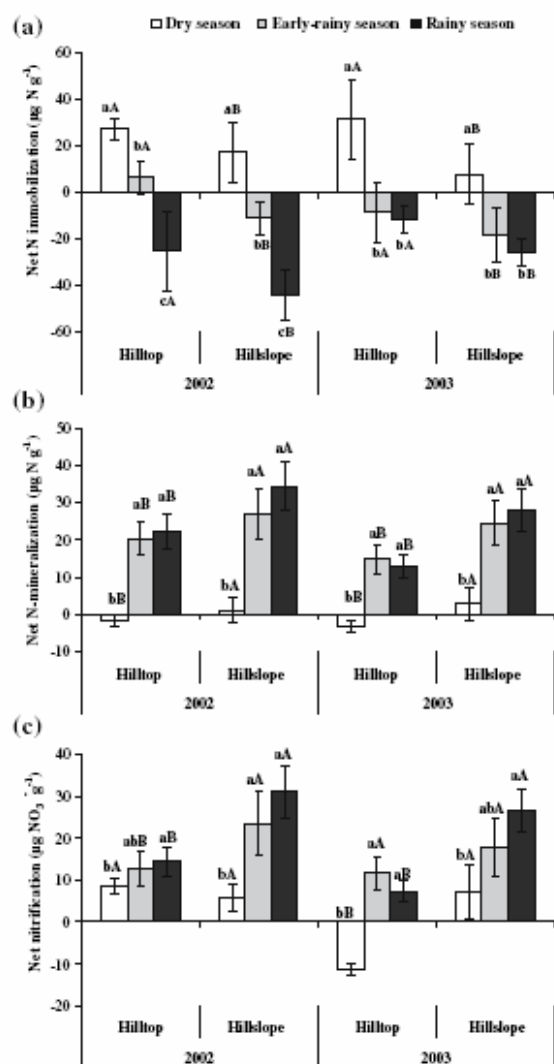


Fig. 3 Seasonal variation of (a) net N immobilization, (b) net N mineralization, and (c) net nitrification after a 16-day incubation of hilltop and hillslope soils from a tropical deciduous forest at Chamela, Mexico. Bars with different uppercase letters (A and B) indicate that means are significantly different ($P \leq 0.05$) between sites (hilltop vs hillslope) within a sampling date. Different lowercase letters (a, b, c) indicate that means are significantly different ($P \leq 0.05$) among sampling dates within a site

to immobilize ammonium and some DON forms when demand for N increases (Hadas et al. 1992; Asmar et al. 1994; Chapin et al. 2002). Our data showed that C availability also stimulated N immobilization, because a higher active heterotrophic biomass required greater N concentrations to supply

their metabolic maintenance needs (Hart et al. 1994; Barrett and Burke 2000; Bernhardt and Likens 2002; Schimel and Weintraub 2003). For example, the soil with both higher DOC and potential C mineralization rate showed greater microbial C and higher net N immobilization. Likewise, the reduction in DON concentration at the end of incubation period in the soil with higher available C suggests an increase in the immobilization of DON; whereas the increase in DON concentration in the soil with lower available C indicates a decline in net DON immobilization. These differences between hilltop and hillslope soils are not due to differences in geochemical adsorption since both soils have similar texture and clay minerals (Solís 1993; Galicia et al. 1995; Campo et al. 2001). Thus microbial N immobilization prevailed in the hilltop soils. In turn, we propose that higher soluble C availability promotes ammonium formation, but also increases microbial demand for DON and ammonium favoring a higher microbial N recycling. This is consistent with findings in a variety of ecosystems, which show that higher soil C availability favors N retention (Luizao et al. 1992; Hart et al. 1994; Barrett and Burke 2000; Booth et al. 2005).

Although, we expected higher net N mineralization in soils with higher DOC, this was not the case. This may be explained in two ways: (1) a rapid nitrification occurred during the incubation period representing approximately 96% of net N mineralization, similar to reports in other tropical forest soils (Vitousek and Matson 1988), and (2) net N mineralization likely did not reflect a relationship with C availability due to the limitation of net measurements. We could speculate that gross N mineralization may have been higher in soils with higher DOC. However, the higher nitrate concentration and net nitrification in the soil with lower DOC and the negative correlations between nitrate and ammonium concentrations, as well as between nitrate and DOC concentrations, support the hypothesis that low DOC concentration for heterotrophic microorganisms promotes autotrophic nitrification, because the reduction of C availability decreases N immobilization by heterotrophic microbes and favors that soil ammonium can be used by nitrifying bacteria as an energy source (Verhagen and Laanbroek 1991; Hart et al. 1994; Chen and Stark 2000; Bernhardt and Likens 2002; Strauss and Lamberti 2002; Booth et al. 2005). The higher net N mineralization and net nitrification

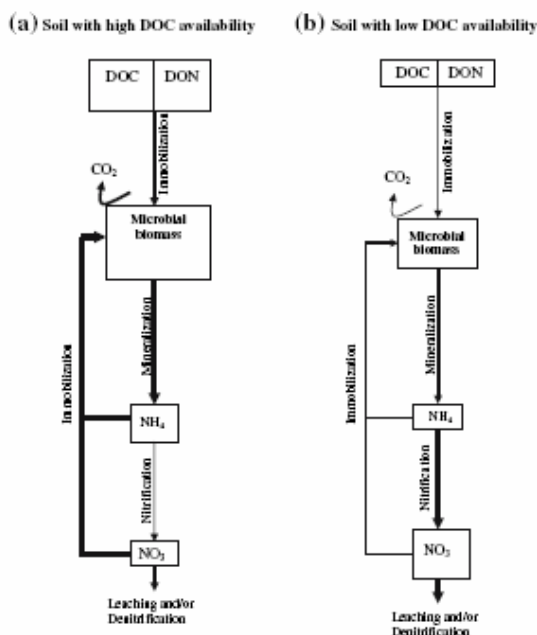


Fig. 4 Conceptual model summarizing the links between microbial biomass-activity and N transformations in two soils of a tropical deciduous forest: (a) with high available DOC and (b) with low available DOC. The size of the boxes indicates relative differences in nutrient concentrations, while arrow width shows the relative importance of processes. DOC = dissolved organic carbon; DON = dissolved organic nitrogen; CO₂-C = potential C mineralization; NH₄⁺ = ammonium; NO₃⁻ = nitrate

during the rainy season is consistent with the seasonal pattern of nitrification reported in other studies in tropical deciduous forests (Singh et al. 1989; García-Méndez et al. 1991; Raghubanshi 1992; Roy and Singh 1995; Jha et al. 1996; Saynes et al. 2005; Singh and Kashyap 2006). Furthermore, our study showed that net nitrification increased during the rainy season when soil DOC concentration was lowest and N immobilization was negative. This highlights that soil C availability can exert strong control on autotrophic nitrification in tropical deciduous forests when water is not limiting.

Finally, this study is the first in tropical deciduous forest soils that provides an experimental data set that supports a conceptual model that has been developed over the last decade, which predicts that C availability may control microbial dynamics and N transformations (Hart et al. 1994; Chen and Stark 2000; Bernhardt and Likens 2002; Strauss and Lamberti

2002; Schimel and Bennett 2004; Booth et al 2005; Fig. 4). Based on our results we hypothesized that the prediction of conceptual model may also occur in soils of the Chamela tropical deciduous forest. The model suggests that DOC stimulates the activity of heterotrophic microorganisms, which increases microbial demand for N and thus promotes N immobilization allowing N protection in microbial biomass (Fig. 4a). In contrast, lower soil DOC concentration reduces microbial N immobilization, because the growth and activity of the heterotrophic microorganisms are constrained by soluble C availability (Fig. 4b). Under this situation, nitrifiers are more efficient competitors for ammonium than heterotrophic microorganisms and as a consequence autotrophic nitrification increases. This could increase N loss by nitrate leaching as well as by emissions of N oxides (Paul and Clark 1989; Davidson and Kinglerlee 1997). N losses through nitrification could be magnified when soil C levels decrease due to forest conversion (García-Oliva et al. 2006). Our results highlight the need to consider functionally coupled C and N dynamics in tropical deciduous forest soils.

Acknowledgements We thank Edmundo García-Moya for useful and constructive comments on this project. We would like to thank Maribel Nava-Mendoza for her technical support with chemical analyses in the laboratory. We are also grateful to Salvador Araiza, Abel Verduzco, Carlos Anaya and Ana Noguez for their help in the field work, and Enrique Tapia for his support in the laboratory. We thank Raúl Ahedo, Heberto Ferreira and Alberto Valencia for assistance in data processing, and the personnel of the Chamela Biological Station of the Institute of Biology, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) for logistic support during field work. We also thank the critical comments of two anonymous reviewers, who helped us to considerably improve the manuscript for publication. N.M. Montañó acknowledges Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT)-Mexico (No. 163199) and Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP)-UNAM for scholarships to pursue a doctoral degree in the Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM, Mexico. This project was supported by CONACyT-Mexico (G27674-N).

References

Asmar F, Eiland F, Nielse NE (1994) Effect of extracellular-enzyme activities on solubilization rate of soil organic nitrogen. *Biol Fertil Soils* 17:32–38
 Balvanera P, Lott E, Segura G, Siebe Ch, Islas A (2002) Patterns of beta-diversity in a Mexican tropical dry forest. *J Veget Sci* 13:145–158

- Barrett JE, Burke IC (2000) Potential nitrogen immobilization in grassland soils across a soil organic matter gradient. *Soil Biol Biochem* 32:1707–1716
- Bemhardt ES, Likens G (2002) Dissolved organic carbon enrichment alters nitrogen dynamics in a forest stream. *Ecology* 83:1689–1700
- Booth MS, Stark JM, Rastetter E (2005) Controls on nitrogen cycling in terrestrial ecosystems: a synthetic analysis of literature data. *Ecology* 75:139–157
- Brookes P, Landman A, Pruden G, Jenkinson D (1985) Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: a rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil. *Soil Biol Biochem* 17:837–842
- Campo J, Maass JM, de Pablo L (2001) Intemperismo en un bosque tropical seco de México. *Agrociencia* 35:245–254
- Chantigny MH (2003) Dissolved and water-extractable organic matter in soils: a review on the influence of land use and management practices. *Geoderma* 113:357–380
- Chapin 3rd FS, Matson PA, Mooney HA (2002) Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer, Berlin Heidelberg-New York, USA, p. 436
- Chen J, Stark JM (2000) Plant species effects and carbon and nitrogen cycling in a sagebrush-crested wheatgrass soil. *Soil Biol Biochem* 32:47–57
- Cotler H, Durán E, Siebe Ch (2002) Caracterización morfoedafológica y calidad de sitio de un bosque tropical caducifolio. In: Noguera FA, Vega JH, García A, Quezada M (eds) *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM, Mexico City, pp. 17–79
- Davidson EA, Kinglerlee W (1997) A global inventory of nitric oxide emissions from soils. *Nutr Cycl Agroecosyst* 48:37–50
- Galicía L, García-Oliva F, López-Blanco J (1995) Efecto de la estructura jerárquica del relieve en la distribución de las características físicas de los suelos en una cuenca tropical estacional mexicana. *Bol Invest Geográficas* 13:53–75
- Galicía L, López-Blanco J, Zarco-Arista AE, Filips V, García-Oliva F (1999) The relationship between solar radiation interception and soil water content in a tropical deciduous forest in Mexico. *Catena* 36:153–164
- García-Méndez G, Maass JM, Matson P, Vitousek P (1991) Nitrogen transformations and nitrous oxide flux in a tropical deciduous forest in Mexico. *Oecologia* 88:362–366
- García-Oliva F, Camu A, Maass JM (2002) El clima de la Región de Central de la costa del Pacífico Mexicano. In: Noguera FA, Vega JH, García A, Quezada M (eds) *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM, Mexico City, pp. 3–10
- García-Oliva F, Ezcurra E, Galicía L (1991) Pattern of rainfall distribution in the Central Pacific coast of Mexico. *Geografiska Annaler* 73:179–186
- García-Oliva F, Gallardo JF, Montaña NM, Islas P (2006) Soil carbon and nitrogen dynamics followed by a forest-to-pasture conversion in western Mexico. *Agroforestry Syst* 66:93–100
- García-Oliva F, Maass JM (1998) Efecto de la transformación de la selva a pradera sobre la dinámica de los nutrientes en un ecosistema tropical estacional en México. *Bol Soc Bot Mex* 62:39–48
- García-Oliva F, Martínez-Lugo R, Maass JM (1995) Long-term net soil erosion as determined by ¹³⁷Cs redistribution in an undisturbed and perturbed tropical deciduous forest ecosystem. *Geoderma* 68:135–147
- García-Oliva F, Sveshtarova B, Oliva M (2003) Seasonal effect on soil organic carbon dynamic in a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *J Trop Ecol* 19:1–11
- Hadas A, Sofer M, Molina JE, Barak P, Clapp CE (1992) Assimilation of nitrogen by soil microbial population: NH₄ versus organic N. *Soil Biol Biochem* 24:137–143
- Hart S, Nason GE, Myrold D, Perry DA (1994) Dynamics of gross nitrogen transformations in an old-growth forest: the carbon connection. *Ecology* 75:880–891
- Jansson SL (1958) Tracer studies on nitrogen transformation in soil with special attention to mineralization-immobilization relationships. *Ann Royal Agric Coll Sw* 24:101–361
- Jaramillo VJ, Sanford Jr RL (1995) Nutrient cycling in tropical deciduous forest. In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E (eds) *Seasonally dry tropical forest*. University Press, Cambridge, pp. 346–361
- Jha PB, Singh JS, Kashyap AK (1996) Dynamics of viable nitrifier community and nutrient availability in dry tropical forest habitat as affected by cultivation and soil texture. *Plant Soil* 180:277–285
- Joergensen RG (1996) The fumigation-extraction method to estimate soil microbial biomass: calibration of the k_{EC} value. *Soil Biol Biochem* 28:25–31
- Joergensen RG, Mueller T (1996) The fumigation-extraction method to estimate soil microbial biomass: calibration of the k_{EN} value. *Soil Biol Biochem* 28:33–37
- Jones DL, Healey JR, Willett VB, Farrar JF, Hodge A (2005) Dissolved organic nitrogen uptake by plants an important N uptake pathway? *Soil Biol Biochem* 37:413–423
- Jones DL, Willett VB (2006) Experimental evaluation of methods to quantify dissolved organic nitrogen (DON) and dissolved organic carbon (DOC) in soil. *Soil Biol Biochem* 38:991–999
- Kummerow J, Castellanos J, Maass JM, Larigauderie A (1990) Production of fine roots and the seasonality of their growth in a Mexican tropical dry forest. *Vegetatio* 90:73–80
- Lodge DJ, McDowell WH, McSwiney CP (1994) The importance of nutrient pulses in tropical forests. *Trends Ecol Evol* 9:384–387
- López-Blanco J, Galicía L, García-Oliva F (1999) Hierarchical analysis of relief features in a small watershed in a tropical deciduous forest ecosystem in Mexico. *Suppl Geogr Fis Dinam Quat* 22:33–40
- Lott EJ (1993) Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela Bay region, Jalisco, Mexico. *Occ Papers Calif Acad Sci* 148:1–60
- Luizao RC, Bonde TA, Rosswall T (1992) Seasonal variation of soil microbial biomass. The effects of clearfelling or tropical rainforest and establishment of pasture in the Central Amazon. *Soil Biol Biochem* 8:805–813
- Maass JM, Jaramillo VJ, Martínez-Yrizar A, García-Oliva F, Pérez-Jiménez A, Sarukhán J (2002) Aspectos funcionales del ecosistema de la selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco. In: Noguera FA, Vega JH, García A, Quezada M (eds) *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM, Mexico City, pp. 525–551
- Martínez-Yrizar A (1995) Biomass distribution and primary productivity of tropical dry forest. In: Bullock SH,

- Mooney HA, Medina E (eds) Seasonally dry tropical forest. University Press, Cambridge, pp. 327–345
- Martínez-Yrizar A, Maass JM, Pérez-Jiménez A, Sarukhán J (1996) Net primary productivity of a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *J Trop Ecol* 12:169–175
- Neff JC, Asner GP (2001) Dissolved organic carbon in terrestrial ecosystems: synthesis and a model. *Ecosystems* 4:29–48
- Paul EA, Clark FE (1989) Soil microbiology and biochemistry. Academic Press, San Diego, Calif, p. 273
- Raghubanshi AS (1992) Effect of topography on selected soil properties and nitrogen mineralization in a dry tropical forest. *Soil Biol Biochem* 24:145–150
- Robertson PG, Coleman DC, Bledsoe CS, Sollins P (1999) Standard soil methods for long-term ecological research (LTER). University Press, Oxford, New York, pp. 258–271
- Roy S, Singh JS (1995) Seasonal and spatial dynamics of plant-available N and P pools and N-mineralization in relation to fine roots in a dry tropical forest habitat. *Soil Biol Biochem* 27:33–40
- Saynes V, Hidalgo C, Etchevers J, Campo J (2005) Soil C and N dynamics in primary and secondary seasonally dry tropical forests in Mexico. *Appl Soil Ecol* 29:282–289
- Schimel JP, Bennett J (2004) Nitrogen mineralization: challenges of a changing paradigm. *Ecology* 85:591–602
- Schimel JP, Weintraub MN (2003) The implications of exoenzyme activity on microbial C and N limitation in soil: a theoretical model. *Soil Biol Biochem* 35:549–563
- Singh JS, Kashyap AK (2006) Dynamics of viable nitrifier community, N mineralization and nitrification in seasonally dry tropical forests and savanna. *Microbiol Res* 161:169–179
- Singh JS, Raghubanshi AS, Singh RS, Srivastava SC (1989) Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. *Nature* 338:499–500
- Sokal RR, Rohlf FJ (1995) Biometry. Freeman and Company, San Francisco, Calif, p. 832
- Solís E (1993) Características físico-químicas de un suelo en un ecosistema tropical estacional Bs. Thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, México City, Mexico, p91
- Srivastava SC (1992) Microbial C, N and P in dry tropical soils: seasonal changes and influence of soil moisture. *Soil Biol Biochem* 24:711–714
- StatSoft (2000) Statistica ver. 6.0. for Windows [Computer program manual]. Tulsa, OK
- Strauss EA, Lamberti G (2002) Effect of dissolved organic carbon quality on microbial decomposition and nitrification rates in stream sediments. *Freshw Biol* 47:65–74
- Technicon (1977) Technicon industrial System. Method No. 329–74W/B Individual/simultaneous determinations of nitrogen and/or phosphorus in BD acid digest. Technicon Industrial Systems, New York
- UIC (1995) Operation manual for the CM5012 CO₂ Colourmeter. UIC Joliet IL, USA
- Vance ED, Brookes AC, Jenkinson DS (1987) An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biol Biochem* 19:703–707
- Verhagen FJ, Laanbroek HJ (1991) Competition for ammonium between nitrifying and heterotrophic bacteria in dual energy-limited chemostats. *App Environ Microbiol* 57:3255–3263
- Vitousek P, Matson PM (1988) Nitrogen transformations in a range of tropical forest soils. *Soil Biol Biochem* 20:361–367
- Vitousek P, Matson PM, Volkman C, Maass JM, García-Méndez G (1989) Nitrous oxide flux from dry tropical forests. *Global Biogeochem Cycles* 3:375–382
- von Ende CN (1993) Repeated measures analysis: growth and other time-dependent measures. In: Scheiner SM, Gurevitch J (eds) Design and analysis of ecological experiments. Chapman and Hall, New York, USA, pp. 113–137
- Wardle DA (1992) A comparative assessment of the factors which influence microbial biomass carbon and nitrogen levels in soil. *Biol Rev* 67:321–358