



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA**

**LEGUMINOSAS COMO HERRAMIENTA PARA LA
RESTAURACIÓN DE PROCESOS BIOGEOQUÍMICOS DEL
SUELO: EVIDENCIAS EN LA REGIÓN DE LOS TUXTLAS**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

Biol. LILIA LISSETH ROA FUENTES

DIRECTOR DE TESIS: DR. JULIO CAMPO ALVES

MÉXICO, D.F.

JUNIO 2009



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.

AGRADECIMIENTOS

Por el apoyo brindado para mi formación académica

Al Posgrado en Ciencias Biológicas

Por la financiación para llevar a cabo mis estudios de maestría y el desarrollo de mi investigación:

A la **Fundación Packard** y

National Science Foundation (NSF- 0516259)

Por su apoyo y oportuno seguimiento de mi investigación

Al Comité tutorial:

Julio Campo Alves

Cristina Martínez Garza

Jorge D. Etchevers

AGRADECIMIENTOS

Por el apoyo logístico y el trato amable:
A **Georgina García Méndez** y **Luz María Aranda V.** en *Restauración Ecológica*

Por su acogida y apoyo durante el trabajo de campo:
Al personal de la estación de biología **Los Tuxtlas**

Por los oportunos comentarios y sugerencia de mi documento de tesis.

A los miembros de mi **Jurado:**

Cristina Martínez Garza

Jorge D. Etchevers Barra

María del Rocío Cruz

Alma D. Lucia Orozco

Por la ayuda académica, logística y analítica para el análisis de mis muestras
Al **Laboratorio de Fertilidad de Suelos (COLPOS)**

Por su acogida en el laboratorio y en su propia casa, como estudiante y amiga:
Al **Dr. Jorge Etchevers** y la **Dra. Claudia Hidalgo**

Por su guía para el desarrollo de los procedimientos analíticos:
A **M. en C. Enrique Solís V.** (Lab. Biogeoquímica Terrestre y Clima, UNAM)
A **M. en C. Juliana Padilla** (Lab. Fertilidad de Suelos, COLPOS)

Por su incondicional apoyo y paciencia en todos los momentos críticos para el desarrollo de mi tesis:
A **Julio Campo Alves** (mi tutor principal)

Por su compañía, apoyo académico y emocional, oportunos consejos y por todos los pasteles que compartieron conmigo.
A mis amiag@s y compañer@s del laboratorio de Biogeoquímica Terrestre y Clima:
Viny, Vane, Rosita, Wolke, Mary, Javier, Pp, y Soledad

Por enseñarme las cosas realmente importantes para mi vida: escuchar, reír, soñar, tolerar, perseverar, apoyar...
A **mí amada familia**

Por su tiempo, paciencias y múltiples consejos. Por enseñarme los intrincados senderos del quehacer científico, por estar siempre un paso adelante, por reír conmigo y tan solo por el desear que compartamos el resto de nuestras vidas...

A mí amado compañero de equipo y de vida,
Iván Darío

Dedico este trabajo...

*A mi padre y mi madre que han esperado con paciencia cada uno de mis triunfos,
con el único afán de verme enfrentar y vencer el reto siguiente
y con la resignación de aceptar la distancia que
pone entre nosotros.*

*A mi hermana Sol y mi cuñado Javier que me acompañaron en esos
importantes momentos de distracción. Y por ser ese
cachito de mi familia que calmó mi
nostalgia por la distancia.*

*A mis hermanos en casa Laury y Hernán,
por seguir creciendo.*

*A mi sobrino Hernán David que me permitió
ver cuanto anhelo el amor de un hijo.*

*A mi Iván Darío,
"Lo Logramos..."*

Con todo mi cariño

CONTENIDO

LEGUMINOSAS COMO HERRAMIENTA PARA LA RESTAURACIÓN DE PROCESOS BIOGEOQUÍMICOS DEL SUELO: EVIDENCIAS EN LA REGIÓN DE LOS TUXTLAS.....	7
RESUMEN.....	7
ABSTRACT.....	8
1. INTRODUCCIÓN GENERAL.....	9
1.4. OBJETIVO.....	18
<i>Objetivos específicos</i>	<i>18</i>
2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	19
2.1 SITIO DE ESTUDIO.....	19
2.2. DISEÑO EXPERIMENTAL.....	21
<i>Efecto de la cobertura</i>	<i>22</i>
<i>Efecto de las especies leguminosas y no-leguminosas</i>	<i>22</i>
2.3. MUESTREO DE MANTILLO Y SUELO.....	23
2.4. ANÁLISIS DE LABORATORIO.....	24
2.5. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS.....	28
3. RESULTADOS.....	29
3.1. EFECTO DE LA COBERTURA.....	29
3.2. EFECTOS DE LAS ESPECIES.....	39
4. DISCUSIÓN.....	50
4.1. EFECTO DE LA COBERTURA SOBRE EL C Y N DEL SUELO.....	50

4.2. EFECTO DEL USO DE DIFERENTES ESPECIES SOBRE EL C Y N DEL SUELO	53
4.3. VARIACIÓN ALTITUDINAL DEL C Y N DEL SUELO	56
5. CONCLUSIONES	57
LITERATURA CITADA.....	58

Lista de Tablas

Tabla		Pág.
1	Características biogeoquímicas del suelo en bosques tropicales húmedos y zonas tropicales con cambio en el uso del suelo. Se incluyen los datos del tipo de suelo, profundidad de la muestra analizada, precipitación anual y cobertura del sitio (PA, pastizal activo; PI, Pastizal inactivo).	14
2	Condiciones iniciales de los suelos (i.e., antes de la plantación) a 0 – 5 cm de profundidad. Los valores corresponden a la media (error estándar) (Datos tomados de Tobón 2009).	21
3	Características del mantillo bajo las diferentes coberturas. Los valores corresponden a la media (error estándar).	30
4	Resultados de la prueba de ANOVA (análisis de la varianza) para la variación de las características del mantillo (necromasa de pasto) bajo las diferentes coberturas usadas. Los valores corresponden a la <i>F</i> .	31
5	Media (error estándar) de los parámetros de las muestras de suelo (profundidad 0 - 10 cm) tomadas bajo las diferentes <i>coberturas</i> (PA, pastizal activo; PI, pastizal inactivo; PEM, plantación experimental mixta; SV, selva), durante dos periodos de muestreo (lluvias y secas) y en dos altitudes (altitud, 256 m; altitud, 182 m).	32
6	Valores de <i>F</i> y niveles de significancia de la prueba de ANOVA de medidas repetidas para las variables del suelo en las diferentes <i>coberturas</i> (PA, pastizal activo; PI, pastizal inactivo; PEM, plantación experimental mixta; SV, selva), durante dos periodos de muestreo (lluvias y secas) y en dos altitudes (altitud, 256 m; altitud, 182 m).	33
7	Media (error estándar) del N inorgánico y la transformación neta de N en las muestras de suelo (profundidad 0 – 10 cm) tomadas bajo las diferentes <i>coberturas</i> (PA, pastizal activo; PI, pastizal inactivo; PEM, plantación experimental mixta; SV, selva), durante dos periodos de muestreo (lluvias y secas) y en dos altitudes (altitud, 256 m; altitud, 182 m).	38
8	Valor de la media de los parámetros del mantillo bajo las cuatro especies usadas en la plantación experimental mixta en la región de Los Tuxtlas. El mantillo corresponde a necromasa de las especies.	40
9	Media (error estándar) de los parámetros del mantillo bajo las diferentes especies seleccionadas. El mantillo corresponde a necromasa de pasto. Las especies <i>A. purpusii</i> e <i>I. sinacae</i> son especies leguminosas.	40
10	Resultados de la prueba de ANOVA (análisis de la varianza) para la variación de las características del mantillo (necromasa de pasto) bajo las diferentes especies usadas en la plantación. Los valores corresponden a la <i>F</i> .	41

- 11 Media (error estándar) de los parámetros de las muestras de suelo (profundidad 0 – 10 cm) tomadas bajo las diferentes *especies*, durante dos periodos de muestreo (lluvias y secas) y en dos altitudes (altitud, 256 m; altitud, 182 m) 43
- 12 Valores de F y niveles de significancia de la prueba de ANOVA de medidas repetidas para las variables del suelo bajo las diferentes *especies*, durante dos periodos de muestreo (lluvias y secas) y en dos altitudes (altitud, 256 m; altitud, 182 m). 45
- 13 Media (error estándar) del N inorgánico y la transformación neta de N en las muestras de suelo (profundidad 0 – 10 cm) tomadas bajo las diferentes *especies*, durante dos periodos de muestreo (lluvias y secas) y en dos altitudes (altitud, 256 m; altitud, 182 m). 46
- 14 Correlación (Pearson, r) para los parámetros medidos en Los Tuxtlas (México). 49

Lista de Figuras

Figura		Pág.
1	Normales climatológicas (1971-2000), del estado de Veracruz municipio de Catemaco (Estación 00030022- Catemaco; 18°25'00" N, 95°07'00" O; altitud 254.0 m).	19
2	Mineralización neta de N y nitrificación neta (7 días de incubación), en suelos bajo las diferentes coberturas (PA, pastizal activo; PI, pastizal inactivo; PEM, plantación experimental mixta; SV, selva).	52
3	Correlación (Pearson, r) entre la mineralización neta de N (MNN) y la concentración de C total (a), de N total (b), de C en la biomasa microbiana (CBMS) (c), de N en la biomasa microbiana (NBMS) (d), de C extraíble en agua (CEA) (e) y de N extraíbles en agua (NEA) (f) en el suelo bajo las diferentes coberturas. Significancia (p).	55

Lista de acrónimos

RANOVA	Análisis de varianza con medidas repetidas
BTH	Bosque tropical húmedo
C	Carbono
CBMS	Carbono en la biomasa microbiana del suelo
CEA	Carbono extraíble en agua
CGA	Contenido gravimétrico de agua
CSFN	Capacidad simbiótica para fijar el nitrógeno atmosférico
MNN	Mineralización neta de nitrógeno
MS	Materia seca
N	Nitrógeno
NBMS	Nitrógeno en la biomasa microbiana del suelo
NEA	Nitrógeno extraíble en agua
NN	Nitrificación neta
PA	Pastizal activo
PI	Pastizal inactivo
PEM	Plantación experimental mixta
SV	Selva

LEGUMINOSAS COMO HERRAMIENTA PARA LA RESTAURACIÓN DE PROCESOS BIOGEOQUÍMICOS DEL SUELO: EVIDENCIAS EN LA REGIÓN DE LOS TUXTLAS

Resumen

La transformación del bosque tropical a pastizal altera la dinámica del C y N del suelo, afectando el equilibrio en ecosistemas terrestres. Adicionalmente, la topografía y la precipitación afectan la distribución de los nutrientes interviniendo en el establecimiento de las plantas. Nuestro objetivo fue evaluar el efecto del establecimiento de una plantación de especies leguminosas y no-leguminosas y la exclusión de la ganadería, sobre las concentraciones de C y N del suelo en bosque-húmedo-tropical convertido a pastizal en Los Tuxtlas. Se colectó suelo al rededor de las especies plantadas, en el pastizal con exclusión de ganado y bajo uso ganadero y en la selva.

El efecto de la cobertura sobre la concentración de N y C total del suelo fue dependiente de la estación y posición topográfica. La mineralización de N y nitrificación neta fueron sensibles a la cobertura, en la selva fueron mayores que en los suelos bajo las otras coberturas.

Tras un año de introducción de las especies, la concentración de C total, extraíble en agua y amonio fue mayor en el suelo bajo las leguminosas que bajo las no-leguminosas.

La correlación acumulación de mantillo y masa de N en el mantillo en la plantación y con exclusión del ganado fueron podrían favorecer cambios en la concentración de C y N en el suelo a largo plazo.

Finalmente, nuestros resultados sugieren que la introducción de árboles y especialmente de leguminosas puede acelerar la recuperación C y N del suelo desde el primer año del establecimiento de las plantas.

Abstract

The land use change of tropical rain-forest to pastures alters the soil fertility changing the C and N dynamics and affecting the land ecosystem equilibrium. Topography and rain regimens affect the nutrient distribution and plant establishment through the succession.

Our objective were evaluated the effect of plantation including legumes and non-legumes, and the cattle exclusion in the soil C and N concentration of The Tuxtlas. These was carried out taking samples of soil beneath the species, pastures with cattle exclusion, the pasture without cattle and mature forest.

We found that the cover effect on total C and N in soil were dependent of seasonality and topographic positions. N net mineralization and net nitrification were higher at the forest soil than pastures soil. One year after the species introduction, the total C, water extractable C and ammonia concentration were higher in the soil beneath legume species. In contrast, the pattern of total N and water extractable N in soil were not clear, because we found interaction between the covert, topographic position and seasonality.

Positive correlation between the litter accumulation and the litter N mass in soil beneath the plantation and soil with cattle exclusion suggested that those characteristics could be important affecting the soil conditions at a long time.

Finally, our result suggested that the tree introduction and principally legumes introduction could accelerate the soil C and N recuperation even during the first year. Additionally, we considered that the clear pattern absence of the cover and species effect in soil C and N were an effect of the interaction with environmental and topographic factors.

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

Los bosques tropicales son ecosistemas que albergan una gran diversidad biológica, que es probablemente más de la mitad de las especies de plantas y más del 80% de los animales terrestres (Dirzo 2003). La gran diversidad del bosque tropical puede generar alta heterogeneidad química, estructural y funcional en el ecosistema, lo que puede afectar los procesos biogeoquímicos del suelo incluyendo su fertilidad (Funk *et al.* 2008; Townsend *et al.* 2008). Jenny (1941) propuso que las características del suelo son consecuencia de la interacción de las condiciones climáticas, el material parental, el tiempo, el relieve y los organismos que intervienen en la formación del suelo. La combinación de dichos factores ha permitido que en los trópicos se desarrolle una amplia variedad de suelos, que pueden incluir variación por edades y estado de intemperización (Palm *et al.* 2007); por lo que en zonas tropicales podemos encontrar desde suelos jóvenes poco desarrollados a suelos muy intemperizados (Vitousek & Sandford 1986).

Los órdenes de suelo más comunes en los trópicos son los Oxisoles y Ultisoles, que se caracterizan por ser arcillosos y tener baja capacidad de intercambio catiónico, moderada a fuerte acidez y bajo contenido de cationes intercambiables (Vitousek & Sandford 1986). En áreas volcánicas son los Andisoles e Inceptisoles los más comunes, con desarrollo moderado o poco desarrollados (Fisher & Binkley 2000).

A pesar de la alta heterogeneidad, los suelos en bosques tropicales húmedos (BTHs) se caracterizan por presentar grandes concentraciones de nitrógeno (N) y altas tasas de mineralización de éste nutriente (Vitousek & Sandford 1986; Tanner *et al.* 1992). Sin

embargo, se debe considerar que la distribución de los nutrientes disponibles para las plantas y microorganismos del suelo, puede estar en función de las condiciones del relieve, que juega un papel importante en los BTH y principalmente en un paisaje volcánico (Silver *et al.* 1994).

Se han hecho intentos por correlacionar los patrones topográficos con patrones de la dinámica de los nutrientes del suelo (Chen *et al.* 1997; Silver *et al.* 1994; Barthold *et al.* 2008); los resultados han sido contradictorios principalmente al relacionar la concentración de cationes intercambiables con la posición topográfica. Otros estudios, que involucran la dinámica del carbono (C) han reportado que se relaciona no solo con la posición topográfica, sino con la variación en la textura del suelo, la mineralogía y la temperatura (Powers & Schlesinger 2002).

Estudios realizados en bosques tropicales estacionalmente secos de México, encontraron una tendencia de acumulación de fósforo (P), calcio (Ca) y magnesio (Mg) en sitios con menor elevación (Campo-Alves 2003). Por otro lado, García-Oliva & Maass (1998) encontraron mayor acumulación de C orgánico, N total y potasio (K) en el suelo de la cresta, comparado con el suelo de la ladera. Estos resultados suponen una tendencia de pérdida de nutrientes por lixiviación y erosión en las zonas de ladera.

La variación topográfica y la amplia disponibilidad de nutrientes que exhiben los suelos del BTH, aunado con la rapidez con que ocurren los procesos responsables del ciclo de los nutrientes en el suelo, le otorgan al suelo del BTH una alta potencialidad de pérdida de nutrientes cuando se lleva a cabo el clareo del bosque (Vitousek & Matson 1988). Esta potencialidad de pérdida puede tener repercusiones a escala regional y global (Liao *et al.*

2006), ya que cambios en la estructura y composición de los ecosistemas, que incluyen la modificación de la cobertura y el uso del suelo pueden alterar procesos importantes del ecosistema dentro de los cuales están involucrados los ciclos del C y N del suelo.

En BTHs se han presentado tasas alarmantes de cambio de cobertura, especialmente en las décadas de los 80' y 90's (Houghton 2003); lo cual ha tenido consecuencias en la dinámica de los bioelementos del suelo (Guo & Gifford 2002; McGrath *et al.* 2001). Se conoce que el cambio en el uso del suelo en el BTH se debe en un 75% a la transformación del bosque en pastizal (Myers 1991) principalmente para uso ganadero, que representa el destino general de los suelos deforestados (Neill & Davidson 2000). Actualmente, se tiene evidencia que indica que el cambio en el uso del suelo de bosque a pastizal afecta los almacenes de C, N y la actividad de los microorganismos del suelo, lo que promueve la reducción en la fertilidad ya sea debida a erosión o pérdida de nutrientes por lavado o volatilización (Amelung & Diehl 1992; Davidson *et al.* 2007).

A escala global México se ubica en el cuarto lugar de la lista de países con mayor deforestación anual del bosque primario, con un pérdida anual de 1.07%, equivalente a 631 000 ha aproximadamente entre 1993 y 2000; con esa tasa de pérdida anual, se estima que en 40 años desaparecerá la cobertura vegetal remanente (FAO 2007). El BTH de Los Tuxtlas-México ha sufrido los efectos del acelerado cambio en el uso del suelo, de bosque a pastizal, alcanzando una tasa de deforestación anual de 4.3%; adicionalmente, los pastizales soportan una alta densidad de ganado (2.8 animales ha⁻¹) (Dirzo & García 1992; Martínez-Sánchez 2003), y en ellos se han reportado disminución del N, P total y cationes intercambiables, después del clareo del bosque y la introducción del ganado (Martínez-Sánchez 2003).

El N es uno de los bioelementos importante para el funcionamiento de los ecosistemas terrestres; regula la productividad de la vegetación, la distribución de las especies y mantiene las comunidades microbianas del suelo (Vitousek & Howarth 1991; Shimann *et al.* 2008). La disponibilidad de N es afectada por el cambio en la cobertura vegetal; por ejemplo, se ha encontrado que la disponibilidad de N es mayor en los bosques tropicales con menor perturbación (Reiners *et al.* 1994; Neill *et al.* 1997). Otro aspecto que afecta la disponibilidad de N a escala local, es la ocurrencia de períodos estacionales de lluvia, lo que favorece la variación en las tasas de transformación de N y finalmente en su disponibilidad (Cardelús *et al.* 2009)

En los últimos años se ha hecho un gran esfuerzo por entender el efecto de la deforestación y el cambio en el uso del suelo en las zonas de BTH, principalmente con relación a la variación en los almacenes de C y la dinámica de N del suelo (Silver *et al.* 2000; 2004; Neill & Davidson 2000; Bolin & Sukumar 2000) (Tabla 1). Guo & Gifford (2002) han reportado que suelos convertidos a pastizal y expuestos a alta precipitación (> 3000 mm al año) presentaron pérdida de C, disminución en las tasas de mineralización de N y nitrificación con respecto al suelo de un bosques de referencia (ver Neill *et al.* 1995; 1997).

Guo & Gifford (2002) encontraron que tras el clareo ocurre principalmente acumulación de C en el suelo, en bosque con precipitación anual de 2000 a 3000 mm. Sin embargo, en otros estudios se ha reportado una disminución del C del suelo después de la transformación del bosque (Fearnside & Barbosa 1998, Guariguata & Ostertag 2001; Templer *et al.* 2005). Por su parte, Templer *et al.* (2005) y Scowcroft *et al.* (2004), trabajando en BTHs de Puerto Rico y Hawai, respectivamente, encontraron que los pastizales activos tienen menor concentración de C y N en la biomasa microbiana que los pastizales abandonados, por lo que

se puede esperar variación en la disponibilidad de N en el suelo. En el caso de los Tuxtlas, Hughes *et al.* (2000) reportaron que no se encontró una disminución significativa en los capitales de C y N en el suelo de pastizales.

Los resultados encontrados han sido contradictorios, lo que ha dificultado generalizar la dirección de las condiciones del suelo tras procesos de clareo (Guariguata & Ostertag 2001; Guo & Gifford 2002).

Tabla 1. Características biogeoquímicas del suelo en bosques tropicales húmedos y zonas tropicales con cambio en el uso del suelo. Se incluyen los datos del tipo de suelo, profundidad de la muestra analizada, precipitación anual y cobertura del sitio (PA, pastizal activo; PI, Pastizal inactivo).

Suelo	Profundidad (cm)	Precipitación (mm año ⁻¹)	Cobertura	C total (%)	N total (%)	CBMS (mg g ⁻¹)	NBMS (mg g ⁻¹)	MNN (μg g ⁻¹ d ⁻¹)	NN (μg g ⁻¹ d ⁻¹)	Fuente
Porto Velho, Rondonia-Brasil										
Ultisol	0-5	2100	Bosque	2.92	0.23	nr	nr	2.69	3.46	Neill <i>et al.</i> 1997
			PA	2.81	0.02	nr	nr	-0.05	0.23	
Reserva Los Haitises, República Dominicana										
Ultisol	0-10	2000	Bosque	26.8±3.21 ⁺	nr	3.27±0.56	0.45±0.04	1.36±0.26	1.34±0.27	Templer <i>et al.</i> 2005
			PI	22.70±1.72 ⁺	nr	2.79±0.32	0.42±0.03	1.26±0.16	1.24±0.27	
			PA	13.01±1.43 ⁺	nr	1.90±0.33	0.24±0.02	0.74±0.28	0.41±0.28	
			Cultivo	7.00±.044 ⁺	nr	0.78±0.10	0.12±0.01	0.51±0.06	0.98±0.47	
Estación La Selva, Costa Rica										
Ultisol	0 – 10	4000	Bosque	4.81±0.37	0.53±0.06	nr	nr	7.94±0.99*	5.09±2.02*	Silver <i>et al.</i> 2005
			Cultivo	2.2±0.19	0.32±0.01	nr	nr	3.88±0.60*	4.40±1.73*	
Bosque experimental Luquillo, Puerto Rico										
Ultisol	0 – 10	4500	Bosque	9.21±0.57	0.38±0.02	nr	nr	nr	1.15*	Templer <i>et al.</i> 2008
Refugio nacional de vida silvestre Bosque Hakalau Forest, Hawaii										
Andosol	0-15	2000	Bosque	21.2	1.5	nr	nr	1.58±1.91	4.48±2.00	Scowcroft <i>et al.</i> 2004
			PA	15.8	0.8	nr	nr	0.23±0.21	0.21±0.26	

CBMS: Carbono en la biomasa microbiana del suelo, NBMS: Nitrógeno en la biomasa microbiana del suelo, MNN: Mineralización neta de N. NN: Nitrificación neta. **Nota:** * Mineralización y Nitrificación gruesa; ⁺ Materia orgánica (% peso seco); nr: datos no reportados

A pesar del aparente efecto desfavorable del cambio en el uso del suelo en BTHs, se ha propuesto que la regeneración del C y N en el suelo puede ser rápida (Rhoades *et al.* 1998; Templer *et al.* 2005). Por lo que los esfuerzos se han dirigido a mitigar la pérdida de C y N del suelo, acelerar el proceso de restauración de la dinámica de los nutrientes y así favorecer su fertilidad del suelo principalmente mediante la incorporación de plantaciones forestales en pastizales abandonados y zonas degradadas (Galloway 1986, Martínez-Garza 2003).

Restaurar la dinámica del C y N en el suelo del BTH puede requerir estrategias de intervención asistida, o se puede llevar a cabo mediante sucesión natural con intervención limitada como la exclusión de los factores de perturbación para que la sucesión siga su curso (Ashton *et al.* 2001; Tomohiro *et al.* 2006; Uhl *et al.* 1988; Nepstad *et al.* 1990; 1991). Sin embargo, contrario a lo que ocurre en las zonas de bosque perturbadas naturalmente, en las zonas tropicales los suelos con historia de uso ganadero carecen de banco de semillas y por lo tanto de una cohorte de especies que espera la oportunidad para responder (Miller 1999). Este fenómeno, aunado a la pérdida en la fertilidad y la compactación del suelo por el uso ganadero dificulta y retrasa la sucesión secundaria (Meli 2003).

Los esfuerzos de restauración tienen el objetivo de recuperar las funciones del ecosistema tan rápido como sea posible, por lo que la plantación de especies es un proceso necesario, a pesar de alterar la trayectoria sucesional (Martines-Garza 2003). La introducción de especies arbóreas en pastizales, es una práctica común para restaurar la diversidad de plantas y la cobertura de bosque (Kardol *et al.* 2007; Griscom *et al.* 2005). Esta estrategia requiere tener en cuenta que las especies pueden afectar diferencialmente las propiedades biogeoquímicas del suelo, ya sea por diferencias entre especies en el uso eficiente de nutrientes, la liberación de nutrientes durante la

descomposición, y la producción diferencial de tejidos superficiales y subterráneos (Rhoades 1995; Rhoades *et al.* 1998; Russell *et al.* 2007). Se tiene evidencia que las plantas de diferentes especies, principalmente arbóreas, pueden afectar diferencialmente las condiciones del suelo hasta en dos órdenes de magnitud (Binkley & Giardina 1998). Las especies arbóreas tienen efecto sobre la cantidad de C y N del suelo, y pueden alterar el pH, la densidad y la biomasa microbiana del suelo (Kaye *et al.* 2002; Lal 2005; Russell *et al.* 2007).

Las Leguminosas son un grupo de interés para la recuperación de la dinámica del N en el suelo, ya que muchas de sus especies poseen la capacidad simbiótica para fijar el N atmosférico (CSFN) (Roggy *et al.* 1999; Crews 1999). Se conoce que las especies CSFN incrementan la concentración de N y las tasas de transformación de N en el suelo por producir mantillo rico en N que se mineraliza rápidamente (Vitousek & Walker 1989; Stock *et al.* 1995; Yelenik *et al.* 2004).

Se ha considerado que en BTHs durante el inicio de la sucesión secundaria los árboles con CSFN pueden contribuir con $132 \text{ kg N ha}^{-1}\text{año}^{-1}$ (Schlesinger 1997; Roggy *et al.* 1999). Sin embargo, el trabajo de Russell y colaboradores (2007) en el BTH de la estación La Selva-Costa Rica, realizado en parcelas experimentales muestra que las especies CSFN no afectaron la concentración de C y N del suelo, ni las tasas de mineralización, después de 13 años del establecimiento de la plantación, cuando solo permanece una especie con CSFN (*Pentaclethra macroloba*). Por otro lado Guo & Gifford (2002) en su meta análisis no encontraron diferencias significativas entre el efecto de las especies con CSFN y las que no tienen esta CSFN. Por lo tanto, el efecto de las CSFN parecería ser generalizado solo a sitios con limitación de N, lo cual no es el caso más frecuente en BTH (Russell *et al.* 2007).

Otro efecto importante de las especies CSFN se da sobre la dinámica del C del suelo (Binkley 2005). Este efecto es particularmente relevante si se tiene en cuenta que el suelo contiene cerca del

70% del C terrestre (Hagedorn *et al.* 2002), y que parte de éste almacén representa la principal fuente de energía para la actividad de los microorganismos edáficos (Neff & Asner 2001). Se ha encontrado que el aumento en la concentración de C estimula la actividad microbiana, favoreciendo la inmovilización de N y la transformación de formas orgánicas a inorgánicas (Barrett & Burke 2000; Chapin *et al.* 2002). Por lo que se ha sugerido que los cambios en la mineralización e inmovilización de N dependen de la disponibilidad de C y de N para la actividad y crecimiento microbiano (Eaton 2001; Vance & Chapin 2001). La concentración de C orgánico disponible para los microorganismos del suelo es favorecida por la presencia de leguminosas CSFN (Kaye *et al.* 2000; Binkley 2005); sin embargo, investigación en BTH sugieren que éste efecto diferencial de las especies sobre la actividad microbiana en el suelo es aparente, debido a la presencia de factores no controlados que covarían con las especies, como la historia de uso del suelo, la topografía, las condiciones iniciales del suelo o la región climática (Kaye *et al.* 2002). Otro aspecto que genera resultados contradictorios del efecto de las especies CSFN en la biogeoquímica del suelo tiene que ver con en la respuesta de los microorganismos del suelo a cambios en las condiciones ambientales, a través de las estaciones (Cardelús *et al.* 2009).

Pocos estudios han documentado el efecto de las especies CSFN en la biomasa microbiana del suelo y su relación con el contenido de C y N solubles en agua (Binkley 2005). El trabajo en parcelas con composición de especies controladas, nos permitirá mejorar nuestro entendimiento del efecto de la introducción de plantas y la exclusión del ganado sobre las propiedades del suelo. Enfatizar en la dinámica del C y N orgánicos disueltos en agua, nos permitirá comprender un mecanismo importante en la regulación de la disponibilidad y la capacidad de acumular C y N en áreas perturbadas, por constituir la principal fuente de monómeros disponibles para los microorganismos (Neff & Asner 2001; Schimel & Bennett 2004). Además, esta información será

de utilidad para identificar la potencialidad de las especies para la restauración de los procesos biogeoquímicos del suelo en áreas cuya cobertura natural era el BTH y que han sido utilizadas para la crianza de ganado mediante la inclusión de pasturas.

Con el desarrollo de éste trabajo buscamos generar una línea de base para el seguimiento a largo plazo de los cambios biogeoquímicos del suelo bajo el efecto de la plantación forestal con especies nativas luego del abandono del pastizal. Esperamos que la introducción de plantaciones mixtas favorezca la acumulación de C y N en el suelo de forma más rápida que la eliminación del factor de perturbación (i.e, la exclusión del ganado). Adicionalmente, esperamos que los efectos de la plantación mixta sobre la dinámica de nutrientes en el suelo sean diferentes entre especies; particularmente, que la presencia de especies Leguminosas favorezca la acumulación de C y de N en el suelo, aumentando la concentración de las formas solubles de ambos bioelementos y la transformación potencial de N en el suelo, en comparación a especies no Leguminosas.

1.4. Objetivo

Determinar el efecto de la introducción de una plantación con especies leguminosas y no-leguminosas y la exclusión del ganado en la restauración de la dinámica del C y del N en suelo de pastizales en uso ganadero en la región de los Tuxtlas.

Objetivos específicos

1. Determinar los efectos del cambio en la cobertura del BTH a pastizal de uso ganadero sobre la dinámica del C y N.
2. Comparar el efecto de una plantación experimental mixta (restauración inducida) vs. la exclusión del ganado (restauración natural) como estrategias para la restauración de la dinámica del C y del N en el suelo.
3. Determinar el efecto de la introducción de especies leguminosas y no-leguminosas en la dinámica del C y N en suelos de uso ganadero.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en un predio privado, a 2 km de distancia de la Estación Biológica Los Tuxtlas (EBLT) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) ubicada a los 18°18' - 18°26' N y 94°45' a 94°55' O. Esta región representa el límite norte del BTH distribuido en América (Dirzo & Miranda 1990) y presenta una vegetación dominante de selva alta perennifolia (González-Medrano 2003). La temperatura media anual es de 24° - 26 °C (Arroyo-Rodríguez & Mandujano 2006) y la precipitación varía de 3000 a 4000 mm/año, con una estación seca durante los meses de enero hasta mayo (Figura 1) (Soto & Gama 1997).

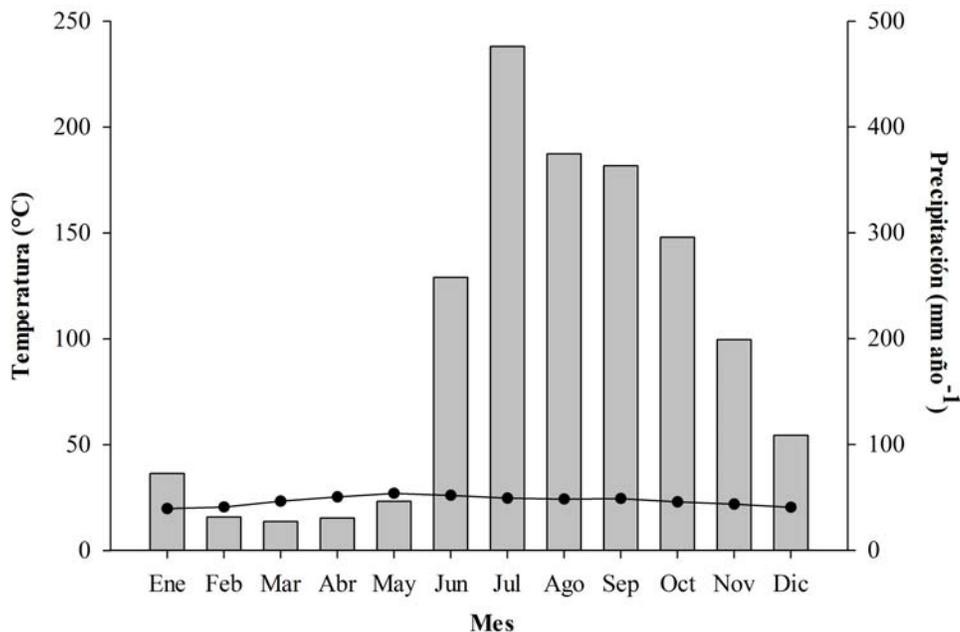


Figura 1: Normales climatológicas (1971-2000), del estado de Veracruz municipio de Catemaco (Estación 00030022- Catemaco; 18°25'00" N, 95°07'00" O; altitud 254.0 m).

Los suelos del sitio de estudios son de origen volcánico (Oligoceno) y las últimas erupciones ocurrieron en 1664 y 1793; por lo que los suelos se desarrollan sobre un estrato de roca ígnea (basalto y andesitas) mezclado con cenizas volcánicas (Chizon 1984; Guevara *et al.* 2004).

Los suelos han sido clasificados como Andosoles y Cambisoles en las partes de mayor altitud; Regosoles, Lixisoles y Gleysoles en las partes de media y baja altitud (Sommer-Cervantes *et al.* 2003), siguiendo el patrón reportado para otras áreas del trópico húmedo (Sánchez 1981). El suelo del área experimental se clasifica como Litosoles y Regosoles (Tobón 2009). Se encuentran suelos de textura franca a arenosa o arcillosa, con densidades entre 0.8 y 1.2 g cm³, pH ligeramente ácido (6.0) y contenido de materia orgánica entre 5 y 20 % en los primeros 30 cm (Sommer-Cervantes *et al.* 2003; Hernández-Alva 2008).

Estudios realizados en el sitio de ésta investigación, de forma previa a la exclusión (Tobón 2009), indican que el suelo es ácido (5.7), con relaciones C:N ligeramente mayores de 12 (Tabla 2). El sitio experimental fue sometido a clareo por tumba de la selva en la década de los 70's; posteriormente se introdujo pasto (*Cynodon plectostachyus* (K. Schum.) Pilg., *Paspalum conjugatum* P.J. Bergius y *Axonopus compressus* (Sw.) P. Beauv. y ganado (*Bos indicus* y *B. taurus*) (com. per. Sr. Benito Palacios, dueño del predio).

Tabla 2. Condiciones iniciales de los suelos (i.e., antes de la plantación) a 0 – 5 cm de profundidad. Los valores corresponden a la media (error estándar) (Datos tomados de Tobón 2009).

Parámetro	Pastizal		Selva	
	Altitud (256 m)			
pH	5.7	(0.10)	5.7	(0.10)
Densidad aparente (g cm ⁻³)	0.86	(0.04)	0.88	(0.09)
C orgánico (mg C g ⁻¹)	55.2	(6.93)	53.9	(11.7)
N total (mg N g ⁻¹)	4.20	(0.66)	4.08	(0.51)
C:N	13.0	(1.60)	13.0	(1.9)
N-NO ₃ (µg N g ⁻¹)	11.4	(1.66)	10.6	(2.63)
N-NH ₄ (µg N g ⁻¹)	4.86	(1.40)	8.33	(3.59)
Altitud (182 m)				
pH	5.7	(0.20)	5.7	(0.10)
Densidad aparente (g cm ⁻³)	0.82	(0.09)	0.81	(0.04)
C orgánico (mg C g ⁻¹)	55.9	(6.54)	60.1	(9.46)
N total (mg N g ⁻¹)	4.80	(0.48)	4.24	(0.66)
C:N	12.0	(1.7)	14.0	(2.00)
N-NO ₃ (µg N g ⁻¹)	13.3	(3.36)	16.5	(3.13)
N-NH ₄ (µg N g ⁻¹)	7.80	(2.01)	8.29	(1.80)

2.2. Diseño experimental

El presente estudio se enmarca en el proyecto *Testing enrichment planting in a fragmented tropical landscape*, ejecutado con apoyo de National Science Foundation (NSF-0516259), que se desarrolla en Los Tuxtlas-Veracruz; bajo coordinación de la Dra. Cristina Martínez-Garza. El diseño experimental general incluye los siguientes tratamientos: (1) reforestación de potreros con especies arbóreas dispersadas por viento; (2) reforestación con especies arbóreas dispersadas por animales; y (3) el testigo formado por potreros cercados y sin

reforestación. Para llevar a cabo el experimento se seleccionaron 24 especies nativas (doce dispersadas por el viento y doce por animales).

Efecto de la cobertura

Para determinar el efecto de las diferentes coberturas en la dinámica del C y N de suelo se delimitaron cinco parcelas de 30 x 30 m. Cada parcela fue dividida en cuatro sub-parcelas (12 x 12 m) para efectos de replicación. Las diferentes coberturas de las parcelas fueron: (1) una parcela con pastizal sin exclusión del ganado, considerada como el testigo (pastizal activo PA); (2) una parcela con pastizal que fue cercada para garantizar la exclusión del ganado (pastizal inactivo PI); (3) dos parcelas fueron cercadas para la introducción de la plantación experimental mixta (PEM), la cual se llevo en Julio de 2006 con plántulas de 5 meses de edad, y (4) parcela delimitada en el área de la selva (SV). La delimitación de las parcelas, la exclusión del ganado y la introducción de la plantación fueron llevadas a cabo en Julio del 2006. En las parcelas sin la PEM se marcaron cuatro puntos, uno en cada sub-parcela y se mantuvieron a través de año de muestreo.

Para determinar el efecto de la altitud los cuatro tratamientos de cobertura representados por las cinco parcelas, fueron replicados a dos altitudes en la ladera (256 y 182 m) y fueron considerados como bloques en el análisis. Para determinar el efecto estacional fue llevado a cabo el muestreo durante el periodo de mayor y menor precipitación.

Efecto de las especies leguminosas y no-leguminosas

Para determinar el efecto de las especies leguminosas y no-leguminosas se realizó el análisis teniendo en cuenta solo las dos parcelas con la introducción de la PEM. Se

seleccionaron dos parejas de especies conformadas por una leguminosa y otra no-leguminosa. Las parejas de especies fueron: (1) *Albizia purpusii* Britton & Rose y *Heliocarpus appendiculatus* Turcz. y (2) *Inga sinacae* M. Sousa & G. Ibarra Manríquez y *Cecropia obtusifolia* Bertol. En cada una de las parcelas se tomaron cuatro muestras compuestas de suelo, una en cada subparcela.

Las especies fueron seleccionadas teniendo en cuenta su éxito en el establecimiento en las parcelas con la PEM y su capacidad para fijar N por vía simbiótica (leguminosa y no-leguminosas). Se seleccionaron dos especies de la familia **Leguminosae** *Albizia purpusii* Britton & Rose, Fabaceae (numeración de individuos muestreados: 2245, 2257, 2280, 480, 745, 781, 853) e *Inga sinacae* M. Sousa & G. Ibarra Manríquez, Mimosaceae (2055, 2043, 2127, 2151, 639, 603, 675, y 711), y dos **no-Leguminosas**: *Heliocarpus appendiculatus* Turcz. Tiliaceae (2241, 2169, 2205, 2299, 823, 751, 787 y 859) y *Cecropia obtusifolia* Bertol. Cecropiaceae (2058, 2094, 2130, 2152, 712, 640, 604 y 676).

2.3. Muestreo de mantillo y suelo

El muestreo del mantillo se realizó durante el periodo de menor precipitación que será nombrado periodo seco (marzo 2008), donde se da mayor acumulación de hojarasca. Las muestras fueron tomadas a 20 cm de las especies de interés en el caso de las parcelas con PEM y de las estacas en el caso de las parcelas con PA, PI y SV. Cada muestra fue compuesta de cuatro submuestras tomadas en los cuatro puntos cardinales alrededor de las especies en el caso de parcelas con PEM y las estacas en el caso de las otras parcelas (PA, PI y SV). Para coleccionar el mantillo se utilizó un aro de 20 cm de diámetro y las muestras fueron almacenadas en bolsas plásticas para el transporte, una vez en laboratorio las bolsas

plásticas fueron reemplazadas por bolsas de papel para permitir el secado. En el caso de las parcelas con la PEM el mantillo fue colectado por separado, según perteneciera a la especie introducida o al pasto.

El muestreo del suelo se realizó durante la estación de mayor precipitación, que será nombrada periodo de lluvia (Octubre 2007) y en el periodo seco (Marzo 2008). En las parcelas de SV, el PA y el PI las muestras de suelo se tomaron teniendo como referencia cuatro puntos, uno en cada sub-parcela, los cuales se mantuvieron a lo largo del año de muestreo. En las parcelas con la PEM el muestreo de suelo se realizó teniendo como referencia un individuo de cada especie en cada una de las cuatro sub-parcelas y cada muestra fue considerada como una réplica. Cada muestra de suelo fue una muestra compuesta de cuatro muestras tomadas alrededor de los individuos en las parcelas con la PEM o las estacas en las otras parcelas, las muestras se tomaron a 20 cm de distancia y a una profundidad de 0 – 10 cm.

Para cada altitud y en cada tiempo de muestreo las muestras tomadas corresponden con cuatro muestras compuestas de suelo por especies (* cuatro especies), cuatro muestras compuestas del suelo en PI, cuatro muestras compuestas de suelo en PA y cuatro muestras de suelo de la SV. En el caso del mantillo la cantidad de muestras corresponde con las muestras de suelo tomadas durante el periodo seco. Las muestras de suelo colectadas en campo fueron almacenadas en bolsas plásticas a temperatura ambiente para su traslado al laboratorio.

2.4. Análisis de laboratorio

Mantillo. Las muestras de mantillo fueron secadas a 70 °C hasta peso constante para determinar la masa. Una sub-muestra fue molida y tamizada para su posterior análisis de C y N total. El C total fue determinado por combustión seca en autoanalizador de C (SHIMADZU 5005A). La determinación de N total fue realizada por digestión ácida en H₂SO₄ concentrado con el método Kjeldahl y determinado colorimétricamente en el sistema automatizado Braun Luebbe (Anderson é Ingram 1993).

pH y contenido gravimétrico de agua en el suelo. Las muestras de suelo fueron separadas en submuestras para los análisis correspondientes. El pH del suelo se determinó en una submuestra de suelo (10 g) que fue mezclada con agua desionizada en proporción 1:2.5 y la medición fue realizada durante 5 min para cada submuestra con un pH metro (CORNING). Para determinar el contenido gravimétrico de agua (CGA) del suelo, una sub-muestra de suelo fue secada a 102°C por 24hr. El cálculo del CGM se realizó por la diferencia del peso seco y peso húmedo de la sub-muestra de suelo.

C y N total en el suelo. La concentración de C total fue determinada mediante combustión seca en un autoanalizador de C (SHIMADZU 5005A). La determinación de N total fue realizada por digestión ácida en H₂SO₄ concentrado (Anderson é Ingram 1993) y el análisis colorimétrico en un sistema automatizado Braun Luebbe

C y N extraíbles en agua. Para determinar el C y N soluble (por su extracción serán mencionados como C y N extraíbles en agua) se usó la metodología propuesta por

Robertson y colaboradores (1999). Para determinar el C extraíble en agua (CEA) se tomó una submuestra de suelo (50 g) a la cual se le añadió 60 mL de agua destilada; la solución fue agitada durante 1 h a temperatura ambiente. Las muestras de suelo fueron filtradas a través de membranas Millipore (45 μm). Dos submuestras del filtrado fueron tomadas, una fue analizada para la determinación de CEA en autoanalizador de C (SHIMADZU 5005A) y la muestra restante fue usada para determinar el N total y N inorgánico extraíble en agua, mediante análisis colorimétrico en un autoanalizador (Braun Luebbe). Para determinar la concentración de NEA se calculó la concentración de N inorgánico soluble y se restó de la concentración del N total extraíble en agua.

C y N en la biomasa microbiana del suelo. La concentración de C y N en la biomasa microbiana del suelo (CBMS y NBMS, respectivamente) fue determinada usando el método de fumigación extracción (Brokes *et al.* 1985). Las muestras fumigadas y las no fumigadas fueron incubadas por 24 h a 24°C. Tanto las muestras fumigadas como las no fumigadas fueron extraídas directamente con sulfato de potasio (K_2SO_4 0.5 M) y filtradas usando una proporción de 1:5 suelo/solución (Jenkinson 1988; Jordan & Beare 1991). Las muestras en solución fueron agitadas durante 30 min y la suspensión para el análisis de C y N en biomasa microbiana fueron filtradas con papel Whatman No. 42. Los extractos fueron almacenados en viales de 50 ml y refrigerados a 4° C hasta su análisis.

Todos los extractos de K_2SO_4 fueron procesados para determinar la concentración de N, mediante digestión ácida en H_2SO_4 concentrado (Anderson é Ingram. 1993) y análisis colorimétrico en un sistema automatizado Braun Luebbe. La concentración de N en los

extractos no fumigados fue restada de la concentración de N de los extractos fumigados y fue usado el factor de conversión $k_N = 0.45$ para calcular el NBMS (Jenkinson 1988).

Para determinar la concentración de C en las muestras fumigadas y no fumigadas los extractos fueron analizados en autoanalizador de C (SHIMADZU 5005A). La concentración de C en los extractos no fumigados fue restada de la concentración de los extractos no fumigados y fue usado el factor de conversión $k_C = 0.45$ para calcular el CBMS (Vance *et al.* 1987).

N mineral y transformación de N en el suelo. La concentración de N mineral (nitrato- NO_3 , y de amonio- NH_4) fue determinada usando extracción con KCl 2 M. La transformación neta de N fue determinada mediante siete días de incubación aeróbica en cámara de temperatura y luz controlada.

La extracción de N mineral se realizó usando una submuestra de 10 g de suelo en 50 ml de KCl 2 M (Robertson *et al.* 1999). La solución fue agitada durante 30 min y se dejó en reposo una noche; 20 ml del sobrenadante de cada extracción se almacenó en viales de cristal y fue refrigerado hasta su análisis. Los datos obtenidos se registraron como la concentración inicial de N mineral.

La mineralización neta de N (MNN) y la nitrificación neta (NN) fueron determinadas después de siete días de incubación aeróbica. Para ello, una segunda submuestra de suelo (10 g) fue llevada a capacidad de campo, e incubada a 25°C durante siete días; posteriormente se extrajo el N mineral con KCl 2 M, como se indicó anteriormente. Los

datos tomados después de la incubación fueron considerados como la concentración final de N mineral. La concentración de N mineral en los extractos inicial y final se determinó en autoanalizador usando el procedimiento para (NO₃-N, NH₄-N). La MNN y la NN fueron determinada a partir de la diferencia entre la concentración final de N mineral (NO₃ + NH₄) menos la concentración inicial de N mineral.

2.5. Análisis estadísticos

El análisis estadístico fue llevado a cabo con el paquete estadístico STATISTICA 6.0 (StatSoft 2000) y las gráficas fueron elaboradas en SigmaPlot (10.0 2006). Los datos fueron expresados con relación al peso seco del suelo. Para el análisis, se aplicó el modelo del análisis de varianza con medidas repetidas (RMANOVA) incluyendo dos factores *entre sujetos* (Between), cobertura (PA, PI, PEM y SV) y altitud (256 y 182 m) y uno *intra sujeto* (Withing) periodo de muestreo (secas y lluvias). El diseño de muestreo no fue completamente balanceado, por incluir dos parcelas con PEM, por lo que se calculó la media para los valores de cada sub-parcela, finalmente el análisis para la PEM se realizó con un n = 4, al igual que para todas las otras coberturas. Cuando los datos no cumplieron con el requisito de normalidad, se realizó la transformación logarítmica de los valores. Cuando la prueba de RMANOVA fue significativa se llevo a cabo la prueba a *posteriori* Tukey (HSD) con un $\alpha = 0.05$. La relación de las variables se exploró utilizando la correlación de Pearson.

3. RESULTADOS

3.1. Efecto de la cobertura

Mantillo. La masa de mantillo presentó interacción de los efectos del tipo de *cobertura* y de la *altitud* (Tablas 3 y 4). La concentración de C en el mantillo no varió entre coberturas; sin embargo, fue mayor en las parcelas ubicadas a menor altitud que en aquellas a mayor altitud. En contraste, la concentración del N total en el mantillo bajo las diferentes coberturas varió en función de la altitud. La relación C:N en el mantillo presentó la conformación de dos grupos de coberturas significativamente diferentes ($P < 0.05$) ($PI \sim PA > PEM \sim SV$). Las relaciones C:N en el mantillo de parcelas menor altitud fueron mayores que las correspondientes al mantillo de las parcelas de mayor altitud. Finalmente, las masas de ambos bioelementos (i.e., C y N) presentaron interacción entre los factores cobertura y altitud.

Tabla 3: Características del mantillo bajo las diferentes coberturas. Los valores corresponden a la media (error estándar).

Parámetros	Posición topográfica	
	> Altitud	<A altitud
Masa de mantillo (g MS m⁻²)		
PA	19.46 (4.35) ^{cB}	34.41 (8.71) ^{cA}
PI	199.46 (23.47) ^{bB}	80.48 (29.13) ^{cA}
PEM	157.76 (15.12) ^{bA}	158.28 (20.61) ^{bA}
SV	445.06 (109.23) ^{aA}	576.16 (153.26) ^{aA}
C total (mg C g⁻¹)		
PA	582.08 (23.49) ^{aB}	657.12 (26.18) ^{aA}
PI	544.46 (10.16) ^{aB}	558.87 (69.41) ^{aA}
PEM	498.24 (17.84) ^{aB}	576.8 (43.39) ^{aA}
SV	429.56 (146.60) ^{aB}	624.68 (30.47) ^{aA}
N total (mg N g⁻¹)		
PA	13.64 (4.39) ^{bA}	14.34 (1.22) ^{cA}
PI	18.82 (2.30) ^{bA}	12.84 (3.93) ^{cB}
PEM	25.79 (1.94) ^{aA}	17.52 (1.13) ^{bB}
SV	24.67 (3.55) ^{aB}	32.48 (3.56) ^{aA}
C:N		
PA	27.18 (6.23) ^{aB}	40.61 (2.69) ^{aA}
PI	30.05 (1.18) ^{aB}	33.55 (1.05) ^{aA}
PEM	21.05 (2.00) ^{bB}	25.23 (4.48) ^{bA}
SV	19.66 (7.59) ^{bA}	19.61 (3.03) ^{bA}
Masa de C en mantillo (g C m⁻²)		
PA	11.38 (2.63) ^{dB}	22.61 (5.69) ^{cA}
PI	109.07 (14.89) ^{bA}	47.57 (17.54) ^{cB}
PEM	78.52 (8.05) ^{cB}	91.91 (13.69) ^{bA}
SV	224.03 (82.77) ^{aB}	357.36 (94.06) ^{aA}
Masa de N en mantillo (g N m⁻²)		
PA	0.45 (0.12) ^{cA}	0.58 (0.17) ^{cA}
PI	3.83 (0.85) ^{bA}	1.54 (0.75) ^{bB}
PEM	3.88 (0.35) ^{bA}	2.01 (0.35) ^{bB}
SV	10.42 (2.59) ^{aB}	19.63 (7.16) ^{aA}

Nota: Las letras mayúsculas (A, B) horizontalmente indican diferencia significativa ($P \leq 0.05$) entre altitudes (> Altitud = 256 m; < Altitud = 182 m). Las letras minúsculas (a, b) en la vertical indican diferencias significativas ($P \leq 0.05$) entre muestras tomadas bajo diferentes coberturas en la misma altitud.

Tabla 4. Resultados de la prueba de ANOVA (análisis de la varianza) para la variación de las características del mantillo (necromasa de pasto) bajo las diferentes coberturas usadas. Los valores corresponden a la *F*.

Parámetros	Fuente de variación		
	Cobertura (C)	Altitud (A)	Interacción C x A
Masa de Mantillo	43.19***	0.29ns	4.00*
C total	1.91ns	9.76**	1.40ns
N total	5.69**	3.08ns	7.23**
C:N	4.74**	9.41**	1.74ns
Masa de C	19.33***	0.43ns	3.55*
Masa de N	45.57**	2.54ns	4.97**

pH, contenido gravimétrico de agua. El pH mostró interacción entre la variación estacional y la cobertura del suelo (Tablas 5 y 6). En el suelo con historia de uso ganadero (PI, PA, PEM), el pH es ligeramente más ácido comparado con el suelo de la SV (Tabla 5). El CGM varió a través de la estación y la altitud, con mayor acumulación durante la época de lluvias y en las parcelas ubicadas a menor altitud.

C y N total, extraíbles en agua y en la biomasa microbiana. La concentración de C total varió bajo las diferentes coberturas y en las muestras tomadas en parcelas a diferente altitud (Tabla 6). La variación estacional de la concentración de C total depende de la interacción con la cobertura del suelo. La concentración de C total no varió con las coberturas en muestras tomadas durante el periodo de lluvias y secas en el suelo con historia de uso ganadero (PA, PI, PEM) (Tablas 5 y 6). Por el contrario, en las muestras tomada en la SV se encontró una concentración de C total significativamente mayor ($143.59 \pm 22.7 \text{ mg C g}^{-1}$). Se encontró la mayor concentración de C total en las muestras tomadas a menor altitud.

Tabla 5. Media (error estándar) de los parámetros de las muestras de suelo (profundidad 0 - 10 cm) tomadas bajo las diferentes *coberturas* (PA, pastizal activo; PI, pastizal inactivo; PEM, plantación experimental mixta; SV, selva), durante dos periodos de muestreo (lluvias y secas) y en dos altitudes (altitud, 256 m; altitud, 182 m).

Parámetros/Cobertura	Lluvias		Secas	
	> Altitud	< Altitud	> Altitud	< Altitud
pH				
PA	6.0 (0.01) ^{bA}	6.0 (0.08) ^{bA}	5.5 (0.06) ^{bA}	5.7 (0.10) ^{bA}
PI	5.7 (0.03) ^{cA}	5.8 (0.14) ^{cA}	5.3 (0.07) ^{bA}	5.4 (0.05) ^{bA}
PEM	5.7 (0.05) ^{cA}	5.7 (0.08) ^{cA}	5.4 (0.04) ^{bA}	5.5 (0.06) ^{bA}
SV	6.3 (0.24) ^{aA}	6.1 (0.19) ^{aA}	6.0 (0.05) ^{aA}	6.1 (0.15) ^{aA}
CGA (%)				
PA	50.62 (2.82) ^{aA}	52.08 (4.81) ^{aA}	27.11 (1.54) ^{aB}	34.24 (2.11) ^{bA}
PI	48.10 (2.69) ^{aA}	50.01 (1.86) ^{aA}	26.68 (2.34) ^{aB}	34.84 (0.42) ^{bA}
PEM	49.84 (1.66) ^{aA}	47.85 (1.80) ^{aA}	30.84 (0.93) ^{aA}	31.25 (1.28) ^{bA}
SV	49.73 (1.96) ^{aA}	53.69 (1.05) ^{aA}	53.29 (11.76) ^{aA}	58.48 (12.60) ^{aA}
C total (mg C g⁻¹)				
PA	39.53 (1.61) ^{cA}	69.68 (34.94) ^{bA}	35.15 (3.13) ^{cB}	53.57 (10.29) ^{bA}
PI	42.28 (6.11) ^{cA}	49.49 (3.08) ^{cA}	46.87 (6.90) ^{bB}	59.24 (11.04) ^{bA}
PEM	52.32 (4.42) ^{bA}	60.26 (9.62) ^{bA}	49.03 (6.53) ^{bB}	58.05 (3.04) ^{bA}
SV	62.79 (18.31) ^{aB}	131.75 (32.82) ^{aA}	191.80 (77.48) ^{aA}	188.00 (38.53) ^{aA}
N total (mg N g⁻¹)				
PA	2.03 (0.19) ^{cA}	2.20 (0.13) ^{bA}	1.62 (0.24) ^{cB}	4.51 (0.23) ^{cA}
PI	2.07 (0.23) ^{cA}	2.25 (0.24) ^{bA}	1.81 (0.29) ^{cB}	4.90 (0.47) ^{cA}
PEM	2.81 (0.20) ^{bB}	2.30 (0.11) ^{bA}	2.64 (0.23) ^{bB}	5.04 (0.20) ^{bA}
SV	3.92 (0.71) ^{aB}	6.80 (0.45) ^{aA}	10.24 (1.16) ^{aA}	10.14 (0.82) ^{aA}
C:N				
PA	19.64 (1.88) ^{aA}	32.41 (17.08) ^{aA}	22.62 (3.85) ^{aA}	11.83 (1.96) ^{aB}
PI	20.79 (3.02) ^{aA}	22.77 (3.54) ^{aA}	27.73 (6.12) ^{aA}	12.41 (2.73) ^{aB}
PEM	18.73 (0.96) ^{aB}	27.19 (3.97) ^{aA}	18.95 (1.88) ^{aA}	12.42 (1.12) ^{aB}
SV	15.37 (2.32) ^{aA}	19.44 (5.01) ^{aA}	17.48 (5.6) ^{aA}	18.22 (2.55) ^{aA}
CEA (μg C g⁻¹)				
PA	103.08 (14.05) ^{cA}	106.29 (6.54) ^{bA}	99.25 (11.07) ^{cB}	91.82 (5.60) ^{cA}
PI	108.58 (21.19) ^{cB}	168.15 (33.23) ^{bA}	85.90 (5.64) ^{cB}	91.90 (5.46) ^{cA}
PEM	148.33 (7.53) ^{bA}	120.33 (8.09) ^{bB}	141.31 (11.39) ^{bA}	145.59 (13.28) ^{bA}
SV	410.13 (106.76) ^{aA}	383.68 (33.38) ^{aA}	264.43 (124.15) ^{aB}	456.80 (152.59) ^{aA}
NEA (μg N g⁻¹)				
PA	16.04 (2.30) ^{bA}	20.13 (2.11) ^{bA}	22.31 (0.34) ^{bA}	18.9 (4.89) ^{bA}
PI	17.63 (1.66) ^{bA}	16.38 (3.55) ^{bA}	21.12 (0.59) ^{bA}	16.34 (2.52) ^{bB}
PEM	12.91 (0.53) ^{cA}	14.17 (0.93) ^{cA}	11.96 (0.27) ^{cA}	12.6 (0.47) ^{cA}
SV	35.88 (5.62) ^{aA}	36.75 (4.69) ^{aA}	39.67 (5.44) ^{aB}	59.48 (3.49) ^{aA}

Tabla 5. Continúa.

CBMS ($\mu\text{g C g}^{-1}$)								
PA	224.86	(34.03) ^{dB}	539.19	(214.92) ^{cA}	207.98	(40.58) ^{dB}	526.60	(174.95) ^{dA}
PI	336.79	(10.28) ^{cB}	637.72	(76.44) ^{cA}	518.62	(60.63) ^{cB}	1271.06	(185.40) ^{cA}
PEM	804.46	(38.52) ^{bA}	793.56	(79.34) ^{bA}	2052.62	(169.63) ^{bA}	1931.63	(259.63) ^{bA}
SV	1297.14	(340.57) ^{aB}	2562.74	(179.93) ^{aA}	3067.80	(440.07) ^{aA}	3540.32	(694.29) ^{aA}
NBMS ($\mu\text{g N g}^{-1}$)								
PA	23.17	(4.51) ^{dB}	57.42	(22.83) ^{dA}	39.53	(15.82) ^{dA}	48.72	(5.28) ^{dA}
PI	45.85	(3.82) ^{cB}	77.82	(16.12) ^{cA}	78.15	(7.89) ^{cB}	127.82	(29.86) ^{cA}
PEM	217.25	(13.24) ^{bA}	268.30	(18.65) ^{bA}	561.31	(36.51) ^{bA}	605.83	(50.16) ^{bA}
SV	451.89	(65.34) ^{aB}	859.79	(195.69) ^{aA}	1397.35	(563.9) ^{aA}	1177.83	(155.51) ^{aA}

Nota: Las letras mayúsculas (A, B) horizontalmente indican diferencia significativa ($P \leq 0.05$) entre altitudes ($>$ Altitud = 256 m; $<$ Altitud = 182 m), en las muestras tomadas durante la misma estación. Las letras minúsculas (a, b, c, d) en la vertical indican diferencias significativas ($P \leq 0.05$) entre las coberturas en muestras de la misma estación y altitud.

Tabla 6. Valores de *F* y niveles de significancia de la prueba de ANOVA de medidas repetidas para las variables del suelo en las diferentes *coberturas* (PA, pastizal activo; PI, pastizal inactivo; PEM, plantación experimental mixta; SV, selva), durante dos periodos de muestreo (lluvias y secas) y en dos altitudes (altitud, 256 m; altitud, 182 m).

Parámetros	Fuentes de variación						
	Entre sujetos		Intra sujetos				
	Cobertura (C)	Altitud (A)	C X A	Estación (E)	E x C	E x A	E x C x A
pH	30.88***	1.61ns	0.79ns	39.53***	1.51ns	2.77ns	0.53ns
CGA	16.22***	5.04*	1.45ns	88.52***	11.94***	2.03ns	0.46ns
C total	20.50***	10.67**	0.75ns	3.51ns	4.59*	0.35ns	1.31ns
N total	48.08***	36.44***	1.95ns	64.59***	3.95*	31.01***	13.54***
C:N	0.74ns	1.84ns	1.51ns	5.74ns	0.91ns	11.22**	0.97ns
CEA	40.58***	1.91ns	2.28ns	9.02*	3.13*	0.57ns	2.56ns
NEA	250.68***	0.28ns	5.37*	4.62ns	3.51ns	0.52ns	2.62ns
CBMS	73.55***	25.15***	7.79***	52.07***	10.37***	0.68ns	1.65ns
NBMS	121.89***	4.59*	0.30ns	65.46***	12.70***	5.32*	2.65ns
NO ₃	44.96***	1.91ns	1.36ns	64.67***	13.80***	17.85***	0.57ns
NH ₄	301.64***	3.54ns	0.82ns	11.83***	6.30**	0.28ns	2.34ns
NO ₃ /NH ₄	65.39***	6.02*	0.13ns	41.96***	9.67**	2.25ns	1.99ns
MNN	16.45***	0.76ns	1.00ns	14.24**	1.19ns	6.81*	4.43**
NN	11.54***	0.52ns	0.60ns	15.35***	2.35ns	7.91**	4.31**
NN:MNN	25.73***	1.12ns	0.69ns	0.14ns	6.76***	0.032ns	0.45ns

Nota: ns, $P > 0.05$; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$; MMM: Mineralización neta de N; NN: Nitrificación neta

La concentración de N total bajo las diferentes coberturas no mostró un patrón claro, por presentar interacción significativa entre los factores estación, cobertura y altitud (Tabla 6). Sin embargo, se pudo observar que la variación estacional y de altitud se dio principalmente por cambios en la concentraciones de N total bajo las diferentes coberturas en el suelo con historia de uso ganadero (PI, PA y PEM); por otro lado, la concentración de N total que se encontró en la SV, fue mayor independientemente de el periodo y la altitud de donde fueron tomadas las muestras (Tabla 5).

La relación C:N no varió en las muestra tomadas bajo las diferentes coberturas; por otro lado, la interacción entre los factores estación y altitud fue significativa, ya que en las muestras de suelo tomadas durante el periodo seco la relación C:N varió con la altitud, con menor relación C:N en las parcelas de menor altitud. (Tabla 5).

El C extraíble en agua (CEA) representa $\sim 0.26\%$ de la concentración de C total del suelo. Se encontró variación significativa en la concentración de CEA en suelos tomados bajo las diferentes coberturas, en relación con la estación (Tabla 6). En términos generales la concentración de CEA fue mayor durante el periodo de lluvias, en las muestras tomadas en la SV. Para el caso de las muestras tomadas en el suelo con historia de uso ganadero (PI, PA, PE), no se encontró diferencias significativas en la concentración de CEA en muestras tomadas durante el periodo de lluvias; por el contrario, durante el periodo de secas se encontró que la PFM favorece mayor acumulación de CEA que el PI y PA, mostrando una tendencia de $SV > PEM > PI = PA$ (Tabla 5).

El NEA representa el ~0.58% del N total presente en el suelo. Contrario a lo que ocurre con la concentración de CEA, la concentración de NEA no mostró variación estacional (Tabla 6). La concentración de NEA bajo las diferentes coberturas fue dependiente de la altitud en donde fueron tomadas las muestras, únicamente para el caso de la SV que mostró mayor concentración de NEA en las parcelas de la parte baja del terreno (Tabla 5). Sin embargo, para el caso del suelo con historia de uso ganadero, la concentración de NEA fue menor en el suelo de la PEM ($12.89 \pm 0.30 \mu\text{g C g}^{-1}$). Ésta tendencia no se vio reflejada cuando se incluyeron las diferentes coberturas. Así, la tendencia general por coberturas de la concentración de NEA fue $SV > PI = PA > PFM$ (Tabla 5).

La concentración de CBMS no mostró una clara tendencia, se encontró interacción entre los factores cobertura y altitud. Adicionalmente la variación estacional fue dependiente de la cobertura (Tabla 6). En términos generales se encontró una tendencia estacional con acumulación durante secas y reducción durante las lluvias, independientemente de la altitud de donde fue tomada la muestra. Ésta tendencia varió en el caso de las muestras tomada durante el periodo de lluvias a menor altitud, donde la el factor cobertura afectó la concentración de CBMS por mostrar que $PI = PA$ (Tabla 5). Contrario a la tendencia general para las muestras restantes donde se observó que $SV > PFM > PI > PA$ (Tabla 6).

Por otro lado, el NBMS no mostró el patrón estacional esperado en las muestras de suelo tomadas en la zona de menor altitud, donde la concentración del NBMS fue igual durante los dos periodos de muestreo. El suelo de la SV sigue mostrando el mismo patrón general de mayor acumulación que el suelo con historia de uso ganadero (PI, PA

y PEM). Al igual que la concentración del CBMS, para la concentración del NBMS se encontró una tendencia general donde $SV > PFM > PI > PA$ (Tabla 6).

N mineral y transformación neta de N en el suelo. La concentración de $N-NO_3$ en el suelo varió con la estación cuando las muestras fueron tomadas en la zona de mayor altitud; se encontró mayor concentración de $N-NO_3$ en el periodo de secas. La concentración de $N-NO_3$ en el suelo se invirtió cuando las muestras fueron tomadas a las diferentes altitudes en los dos periodos de muestreo; es decir, la concentración de $N-NO_3$ fue mayor durante secas en muestras tomadas a mayor altitud y la concentración de $N-NO_3$ fue mayor en muestras tomadas en lluvias en la menor altitud, por lo que no hay un patrón estacional claro en la acumulación de $N-NO_3$. La concentración de $N-NO_3$ bajo las diferentes coberturas muestra una variación estacional en las muestras tomadas en el suelo con historia de uso ganadero (PA, PI, PEM), por el contrario, en el suelo de la SV la concentración de $N-NO_3$ se mantuvo igual a través de los periodos de muestreo, siendo siempre mayor que el encontrado bajo las otras coberturas (Tabla 7). En el suelo del PEM y el PI la concentración de $N-NO_3$ fue estadísticamente igual, y en los dos casos se mantuvo el patrón estacional de mayor concentración en secas. La tendencia más clara se observó durante el periodo de lluvias, donde la concentración de $N-NO_3$ fue mayor en la $SV > PFM > PI > PA$.

La concentración de $N-NH_4$ varió estacionalmente, la mayor concentración fue encontrada en las muestras tomadas durante la época de lluvias. Al comparar la concentración de $N-NH_4$ bajo las diferentes coberturas no se encontró el patrón estacional y solo en el caso de PI se encontró mayor concentración en las muestras del periodo de lluvias. Bajo las diferentes coberturas, se encontró una tendencia donde la

SV > PEM > PI = PA, solo en el caso de la concentración de N-NH₄ en el suelo de el PI durante el periodo de secas se encontró diferencia significativas entre el PI y PA con menor concentración de N-NH₄ bajo PI (Tabla 7).

Adicionalmente en la SV se encontró el mayor porcentaje de N-NH₄ (~1.1%) con relación al N total y el menor porcentaje de N-NO₃ (~0.5). Al comparar la relación NO₃/NH₄ bajo las diferentes coberturas, se encontró que en el suelo con historia de uso ganadero (PI, PA y PEM) se mantiene la tendencia estacional, con mayor concentración durante el periodo de secas. Por otro lado en la SV no se encontró diferencia significativa en las muestras tomadas durante los periodos de lluvias y secas. En general, se encontró que la relación NO₃/NH₄ se mantiene igual bajo las diferentes coberturas, excepto en el suelo bajo la selva donde la relación NO₃/NH₄ fue menor.

No se encontró un patrón general de la MNN y la NN en las muestras incubadas de los dos periodos de tiempo. En el caso de las muestras tomadas en la parte alta del terreno se encontró mayor tasa tanto de MNN como de NN en el periodo de lluvias; sin embargo, durante el periodo de secas no se encontró diferencia en al MNN y la NN. En suelos de las diferentes coberturas incubados se encontró que en la SV se puede dar mayor MNN y NN, comparada con las coberturas con historia de uso ganadero (PI, PA y PEM) que mantiene la misma potencialidad de MNN y NN. La MNN y la NN fueron sensibles a la variación tanto en la estación, como en la altitud y cobertura de donde se toma la muestra por lo que no fue posible encontrar un patrón general. La relación NN/MNN fue igual bajo todas las coberturas excepto en el caso de las muestras tomadas en la SV durante el periodo de lluvias, donde la relación NN/MNN fue menor que bajo las otras coberturas.

Tabla 7. Media (error estándar) del N inorgánico y la transformación neta de N en las muestras de suelo (profundidad 0 – 10 cm) tomadas bajo las diferentes *coberturas* (PA, pastizal activo; PI, pastizal inactivo; PEM, plantación experimental mixta; SV, selva), durante dos periodos de muestreo (lluvias y secas) y en dos altitudes (altitud, 256 m; altitud, 182 m).

Parámetros/Cobertura	Periodo de Lluvias		Periodo de secas	
	> Altitud	< Altitud	> Altitud	< Altitud
N-NO₃ (μg N g⁻¹)				
PA	8.36 (1.07) ^{dB}	12.57 (2.43) ^{cA}	18.07 (0.58) ^{cA}	17.92 (1.60) ^{cA}
PI	11.93 (0.65) ^{cA}	14.37 (2.45) ^{cA}	20.3 (0.63) ^{bA}	20.42 (0.85) ^{bA}
PEM	17.78 (0.86) ^{bB}	20.43 (1.38) ^{bA}	20.87 (0.62) ^{bA}	20.87 (0.66) ^{bA}
SV	36.82 (8.84) ^{aA}	48.03 (9.74) ^{aA}	40.17 (10.49) ^{aA}	39.92 (11.09) ^{aA}
N-NH₄ (μg N g⁻¹)				
PA	7.08 (1.61) ^{cA}	6.15 (0.30) ^{cA}	6.74 (1.17) ^{cA}	7.4 (1.08) ^{cA}
PI	7.14 (0.52) ^{cA}	7.94 (0.59) ^{cA}	5.04 (0.80) ^{cA}	3.94 (0.88) ^{dA}
PEM	15.18 (1.07) ^{bA}	10.28 (0.43) ^{bA}	10.46 (0.95) ^{bA}	10.46 (0.85) ^{bA}
SV	92.54 (2.20) ^{aA}	75.16 (6.35) ^{aA}	87.54 (2.20) ^{aA}	77.66 (4.19) ^{aA}
N-NO₃: N-NH₄				
PA	1.24 (0.26) ^{aB}	2.05 (0.39) ^{aA}	2.9 (0.56) ^{bB}	2.62 (0.65) ^{bA}
PI	1.58 (0.12) ^{aB}	1.85 (0.38) ^{aA}	3.39 (1.03) ^{aB}	5.85 (1.35) ^{aA}
PEM	1.28 (0.10) ^{aB}	2.08 (0.16) ^{aA}	2.22 (0.22) ^{bB}	2.54 (0.16) ^{bA}
SV	0.39 (0.08) ^{bB}	0.67 (0.19) ^{bA}	0.41 (0.11) ^{cB}	0.50 (0.12) ^{cA}
MNN (μg N g⁻¹d⁻¹)				
PA	24.82 (2.86) ^{bA}	13.15 (9.07) ^{cA}	7.49 (7.34) ^{bA}	10.66 (6.63) ^{cA}
PI	21.24 (3.16) ^{bA}	18.9 (10.68) ^{cA}	11.01 (2.71) ^{bB}	22.01 (3.00) ^{bA}
PEM	27.96 (4.36) ^{bA}	35.44 (3.87) ^{bA}	28.69 (3.84) ^{aA}	24.29 (2.80) ^{bA}
SV	63.22 (16.93) ^{aA}	73.68 (18.20) ^{aA}	33.98 (11.5) ^{aB}	65.81 (22.44) ^{aB}
NN (μg N g⁻¹d⁻¹)				
PA	25.32 (3.05) ^{bA}	13.07 (9.01) ^{cA}	6.99 (5.30) ^{bA}	10.87 (4.47) ^{cA}
PI	21.13 (3.28) ^{bA}	17.24 (9.37) ^{cA}	11.26 (2.67) ^{bB}	22.34 (3.11) ^{bA}
PEM	27.93 (4.47) ^{bA}	35.7 (3.85) ^{bA}	29.57 (3.87) ^{aA}	26.22 (2.96) ^{aA}
SV	58.24 (15.86) ^{aA}	66.35 (18.54) ^{aA}	29.96 (12.39) ^{aA}	52.89 (24.17) ^{aA}
NN:MNN				
PA	0.99 (0.01) ^{aA}	1.01 (0.00) ^{aA}	1.04 (0.00) ^{aA}	1.03 (0.00) ^{aA}
PI	0.99 (0.00) ^{aA}	0.94 (0.02) ^{aA}	1.03 (0.02) ^{aA}	1.01 (0.00) ^{aA}
PEM	1.02 (0.01) ^{aA}	1 (0.00) ^{aA}	1.13 (0.04) ^{aA}	1.05 (0.04) ^{aA}
SV	0.92 (0.02) ^{bA}	0.87 (0.06) ^{bA}	0.72 (0.22) ^{bA}	0.75 (0.12) ^{bA}

Nota: Las letras mayúsculas (A, B) horizontalmente indican diferencia significativa ($P \leq 0.05$) entre altitudes (> Altitud = 256 m; < Altitud = 182 m), en las muestras tomadas durante la misma estación. Las letras minúsculas (a, b, c, d) en la vertical indican diferencias significativas ($P \leq 0.05$) entre las muestras tomadas bajo las diferentes especies durante la misma estación y altitud.

3.2. Efectos de las especies

Propiedades del mantillo. El mantillo que fue identificado claramente como perteneciente a las especies de interés en la PEM fue seleccionado y analizado independientemente del mantillo del pastizal, para obtener datos de su cantidad y calidad (Tabla 8). El mantillo del pastizal encontrado bajo las especies de interés fue colectado y analizado incluyendo todas las coberturas (Tabla 9). Solo se encontró diferencia en la concentración de N total y en la relación C:N en el mantillo del pastizal colectado bajo las diferentes especies y altitud (Tabla 10). El mantillo bajo las especies leguminosas (*Albizia purpusii* e *Inga sinacae*) tienen mayor concentración de N total que el encontrado en el mantillo bajo las especies no-leguminosas. En cuanto a la relación C:N el mantillo bajo las especies no-leguminosas (*Cecropia obtusifolia* y *Heliocarpus appendiculatus*) mostraron la mayor relación, comparada con las especies leguminosas (Tabla 9). Otros parámetros analizados para el mantillo encontrado bajo las diferentes especies no tuvieron variación significativa (Tabla 10). Contrario a lo que se esperaba, el suelo de las parcelas ubicadas a menor altitud mostró menor concentración de N total en el mantillo y una alta relación C:N.

pH y contenido gravimétrico de agua en el suelo. El pH de suelo muestreado no mostró variación en las muestras tomadas bajo las diferentes especies (Tabla 11). La variación del pH solo fue estacional, con pH ligeramente ácido durante el periodo de lluvias (Tabla 11 y 12). El CGA varía estacionalmente en las muestras tomadas bajo las diferentes especies, con mayor acumulación durante el periodo de lluvias. La variación del CGA en el suelo muestreado bajo las diferentes especies fue dependiente de la altitud en la que fue tomada la muestra.

Tabla 8. Valor de la media de los parámetros del mantillo bajo las cuatro especies usadas en la plantación experimental mixta en la región de Los Tuxtlas. El mantillo corresponde a necromasa de las especies.

Parámetro/ Estación	Especies			
	Leguminosas		No-leguminosas	
	<i>Albizia purpusii</i>	<i>Inga sinacae</i>	<i>Cecropia obtusifolia</i>	<i>Heliocarpus appendiculatus</i>
Masa (g MS m ⁻²)	127.76	212.71	300.67	194.05
C total (mg C g ⁻¹)	326.7	660.29	549.41	600.21
N total (mg N g ⁻¹)	21.7	31.51	22.56	24.39
C:N	15.06	21.97	24.64	26.37
Masa de C en mantillo (g C m ⁻²)	41.74	140.45	165.19	116.46
Masa de N en mantillo (g N m ⁻²)	2.77	6.7	6.78	4.73

Tabla 9. Media (error estándar) de los parámetros del mantillo bajo las diferentes especies seleccionadas. El mantillo corresponde a necromasa de pasto. Las especies *A. purpusii* e *I. sinacae* son especies leguminosas.

Parámetros	Posición topográfica	
	> Altitud	<A altitud
Masa de mantillo (g MS m⁻²)		
<i>A. purpusii</i>	148.6 (30.73)	153.7 (66.39)
<i>I. sinacae</i>	156.2 (33.38)	164.6 (42.30)
<i>C. obtusifolia</i>	199.6 (54.02)	220.4 (43.06)
<i>H. appendiculatus</i>	137.1 (28.41)	97.51 (24.29)
C total (mg C g⁻¹)		
<i>A. purpusii</i>	482.8 (29.46)	597.2 (42.39)
<i>I. sinacae</i>	506.8 (44.06)	542.4 (50.58)
<i>C. obtusifolia</i>	517.8 (56.48)	564.1 (21.42)
<i>H. appendiculatus</i>	490.5 (49.12)	608.1 (14.79)
N total (mg N g⁻¹)		
<i>A. purpusii</i>	33.63 (2.35) ^{aA}	16.07 (3.57) ^{aB}
<i>I. sinacae</i>	23.7 (4.19) ^{aA}	14.24 (0.34) ^{aB}
<i>C. obtusifolia</i>	18.02 (1.28) ^{bA}	10.97 (2.22) ^{bB}
<i>H. appendiculatus</i>	15.86 (3.00) ^{bA}	11.04 (2.12) ^{bB}

Tabla 9. Continúa.

C:N			
<i>A. purpusii</i>	14.49	(1.21) ^{bB}	43.13 (13.36) ^{bA}
<i>I. sinacae</i>	13.63	(5.98) ^{bB}	48.16 (3.62) ^{bA}
<i>C. obtusifolia</i>	28.83	(2.99) ^{aB}	54.84 (5.99) ^{aA}
<i>H. appendiculatus</i>	22.2	(1.49) ^{aB}	57.83 (6.76) ^{aA}
Masa de C en mantillo (g C m⁻²)			
<i>A. purpusii</i>	73.21	(17.01)	91.26 (38.14)
<i>I. sinacae</i>	81.5	(24.52)	92.21 (30.85)
<i>C. obtusifolia</i>	99.45	(19.85)	124.7 (25.94)
<i>H. appendiculatus</i>	65.15	(19.85)	59.58 (15.44)
Masa de N en mantillo (g N m⁻²)			
<i>A. purpusii</i>	4.92	(0.95) ^{aA}	2.6 (1.40) ^{aB}
<i>I. sinacae</i>	3.62	(0.81) ^{aA}	1.88 (0.54) ^{aB}
<i>C. obtusifolia</i>	3.54	(0.89) ^{aA}	2.3 (0.24) ^{aB}
<i>H. appendiculatus</i>	3.37	(0.44) ^{aA}	1.01 (0.09) ^{aB}

Nota: Las letras mayúsculas (A, B) horizontalmente indican diferencia significativa ($P \leq 0.05$) entre altitudes (> Altitud = 256 m; < Altitud = 182 m). Las letras minúsculas (a, b) en la vertical indican diferencias significativas ($P \leq 0.05$) entre muestras tomadas bajo diferentes especies en la misma altitud. Solo se indican los casos con diferencia significativa.

Tabla 10. Resultados de la prueba de ANOVA (análisis de la varianza) para la variación de las características del mantillo (necromasa de pasto) bajo las diferentes especies usadas en la plantación. Los valores corresponden a la *F*.

Parámetros	Fuente de variación		
			Interacción
	Especie (E)	Altitud (A)	E x A
Masa de mantillo	1.43ns	0.12ns	0.21ns
C total	0.45ns	0.70ns	0.43ns
N total	6.27*	50.27**	1.44ns
C:N	3.25*	52.93***	0.65ns
Masa de C	1.36ns	0.62ns	0.11ns
Masa de N	0.37ns	12.39**	0.39ns

Nota: ns = $P > 0.05$; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$

C y N total, extraíbles en agua y en la biomasa microbiana del suelo. La concentración de C total varió en las muestras tomadas bajo las diferentes especies (Tablas 11 y 12). La mayor acumulación de C total se encontró en el suelo bajo las especies leguminosas (*A. purpusii* e *I. sinacae*). Sin embargo, en las muestras tomada durante el periodo de secas a la menor altitud no se encontró esta variación, en ese caso la concentración de C total bajo las diferentes coberturas fue igual (Tabla 11). La concentración de N total no mostró un patrón claro en los suelos tomados bajo las diferentes especies. La concentración de N total bajo las especies fue dependiente de la interacción entre las especies, la altitud y la estación (Tabla 12). La variación se encontró principalmente por la diferencia significativa en la concentración de N total bajo las dos especies leguminosas durante el periodo de secas en el área de menor altitud (Tabla 11). Adicionalmente, el periodo de muestreo fue un factor importante en la acumulación de N total en el suelo cuando se tiene en cuenta la altitud en la que fue tomada la muestra, en general se encontró que durante el periodo de lluvias se dio mayor acumulación de N total en el suelo comparado con el periodo seco (Tabla 11).

No se encontró variación en la relación C:N del suelo en las muestras tomadas bajo las diferentes especies (Tabla 12). Durante el periodo seco, la relación C:N varió en las muestras tomadas a diferentes altitudes (Tabla 11).

Tabla 11. Media (error estándar) de los parámetros de las muestras de suelo (profundidad 0 – 10 cm) tomadas bajo las diferentes *especies*, durante dos periodos de muestreo (lluvias y secas) y en dos altitudes (altitud, 256 m; altitud, 182 m)

Parámetros/ Especies	Periodo de Lluvias		Periodo de secas	
	> Altitud	< Altitud	> Altitud	< Altitud
pH				
<i>A. purpusii</i>	5.7 (0.13) ^{aA}	5.6 (0.14) ^{aA}	5.5 (0.08) ^{aB}	5.3 (0.03) ^{aB}
<i>I. sinacae</i>	5.7 (0.15) ^{aA}	5.6 (0.24) ^{aA}	5.5 (0.02) ^{aB}	5.5 (0.17) ^{aB}
<i>C. obtusifolia</i>	5.8 (0.09) ^{aA}	5.9 (0.12) ^{aA}	5.4 (0.08) ^{aB}	5.7 (0.15) ^{aB}
<i>H. appendiculatus</i>	5.8 (0.12) ^{aA}	5.7 (0.17) ^{aA}	5.3 (0.12) ^{aB}	5.4 (0.14) ^{aB}
CGA (%)				
<i>A. purpusii</i>	40.64 (6.36) ^{bB}	51.21 (3.14) ^{aA}	29.35 (1.05) ^{bA}	30.88 (1.59) ^{bA}
<i>I. sinacae</i>	52.96 (1.38) ^{aA}	44.15 (4.39) ^{bB}	30.73 (1.65) ^{bA}	31.42 (4.11) ^{bA}
<i>H. appendiculatus</i>	52.45 (0.78) ^{aA}	49.35 (3.75) ^{aA}	34.81 (2.38) ^{bA}	29.92 (5.75) ^{bA}
<i>C. obtusifolia</i>	51 (1.86) ^{aA}	48.9 (4.71) ^{aA}	29.48 (2.38) ^{bA}	32.46 (0.38) ^{bA}
C total (mg C g⁽¹⁾)				
<i>A. purpusii</i>	64.88 (6.88) ^{aB}	97.43 (45.49) ^{aA}	58.25 (14.13) ^{aA}	61.06 (7.28) ^{aA}
<i>I. sinacae</i>	73.71 (6.94) ^{aA}	68.76 (8.58) ^{aA}	65.54 (17.47) ^{aA}	52.94 (7.31) ^{aA}
<i>C. obtusifolia</i>	47.44 (9.21) ^{bA}	34.35 (5.88) ^{bA}	38.85 (3.51) ^{bA}	54.99 (8.64) ^{aA}
<i>H. appendiculatus</i>	44.64 (3.81) ^{bA}	49.79 (6.20) ^{bA}	30.94 (9.02) ^{bB}	62.45 (6.91) ^{aA}
N total (mg N g⁽¹⁾)				
<i>A. purpusii</i>	2.84 (0.16) ^{aA}	2.81 (0.45) ^{aA}	3.03 (0.22) ^{aB}	6.54 (0.18) ^{aA}
<i>I. sinacae</i>	3.59 (0.36) ^{aA}	2.24 (0.30) ^{aB}	3.62 (0.21) ^{aB}	5.2 (0.23) ^{bA}
<i>C. obtusifolia</i>	2.57 (0.44) ^{bA}	2.27 (0.19) ^{bA}	1.6 (0.09) ^{bB}	3.91 (0.63) ^{cA}
<i>H. appendiculatus</i>	2.27 (0.35) ^{bA}	2 (0.34) ^{bA}	2.06 (0.33) ^{bB}	4.21 (0.26) ^{cA}
C:N				
<i>A. purpusii</i>	15.86 (2.59) ^{aA}	37.61 (17.99) ^{aA}	18.86 (3.56) ^{bA}	10.12 (1.34) ^{bB}
<i>I. sinacae</i>	20.59 (0.88) ^{aB}	31.64 (7.09) ^{aA}	18.61 (5.60) ^{bA}	10.11 (1.05) ^{bB}
<i>C. obtusifolia</i>	18.3 (0.83) ^{aA}	15.44 (3.34) ^{aA}	24.13 (1.62) ^{bB}	14.88 (4.46) ^{bA}
<i>H. appendiculatus</i>	20.58 (3.14) ^{aA}	26.66 (5.62) ^{aA}	15.49 (4.19) ^{bA}	15.17 (2.60) ^{bA}

Tabla 11. Continúa.

CEA ($\mu\text{g C g}^{(1)}$)						
<i>A. purpusii</i>	152.01	(8.03) ^{aA}	131.94	(3.31) ^{aB}	151.28	(15.06) ^{aA} 189.8 (25.36) ^{aA}
<i>I. sinacae</i>	175.89	(3.71) ^{aA}	148.17	(23.01) ^{aA}	189.39	(19.32) ^{aA} 146.52 (35.46) ^{aA}
<i>C. obtusifolia</i>	157.96	(6.50) ^{bA}	92.74	(8.44) ^{bB}	125.98	(12.78) ^{aA} 105.32 (5.29) ^{bB}
<i>H. appendiculatus</i>	120.77	(14.69) ^{cA}	111.39	(7.43) ^{bA}	94.75	(6.45) ^{bA} 130.67 (18.25) ^{bA}
NEA ($\mu\text{g N g}^{(1)}$)						
<i>A. purpusii</i>	14.55	(2.00) ^{aA}	11.45	(0.22) ^{aA}	11.58	(0.49) ^{bA} 12.62 (1.05) ^{aA}
<i>I. sinacae</i>	12.73	(0.38) ^{aA}	15.28	(1.93) ^{aA}	11.02	(0.28) ^{bA} 13.23 (1.47) ^{aA}
<i>C. obtusifolia</i>	11.35	(0.84) ^{aA}	15.81	(2.65) ^{aA}	13.22	(0.09) ^{bA} 12.11 (0.49) ^{aA}
<i>H. appendiculatus</i>	13.11	(1.24) ^{aA}	13.47	(1.92) ^{aA}	12.34	(0.40) ^{bA} 12.33 (0.94) ^{aA}
CBMS ($\mu\text{g C g}^{(1)}$)						
<i>A. purpusii</i>	724.88	(74.40) ^{aB}	1304.38	(26.99) ^{aA}	2371.06	(249.14) ^{aB} 3009.45 (248.46) ^{aA}
<i>I. sinacae</i>	902.16	(60.06) ^{aA}	612.47	(78.22) ^{bB}	2678.48	(135.86) ^{aA} 2282.28 (380.69) ^{aA}
<i>C. obtusifolia</i>	870.69	(58.71) ^{aB}	696.2	(98.70) ^{bA}	1771.52	(44.23) ^{bA} 1573.66 (135.80) ^{bA}
<i>H. appendiculatus</i>	715.62	(104.93) ^{aA}	688.87	(101.39) ^{bB}	1319.16	(246.33) ^{bA} 771.66 (95.71) ^{cB}
NBMS ($\mu\text{g N g}^{(1)}$)						
<i>A. purpusii</i>	247.99	(4.15) ^{aA}	340.83	(24.36) ^{aA}	610.47	(31.42) ^{aB} 775.24 (72.91) ^{aA}
<i>I. sinacae</i>	279.13	(18.02) ^{aB}	311.93	(35.00) ^{aA}	711.28	(28.08) ^{aA} 754.01 (59.74) ^{aA}
<i>C. obtusifolia</i>	179.4	(16.75) ^{bB}	212.4	(32.03) ^{bA}	521.36	(66.24) ^{bA} 346.76 (52.73) ^{bB}
<i>H. appendiculatus</i>	187.57	(13.96) ^{bB}	226.19	(16.93) ^{bA}	392.16	(31.35) ^{cB} 482.55 (59.32) ^{bA}

Nota: Las letras mayúsculas (A, B) horizontalmente indican diferencia significativa ($P \leq 0.05$) entre altitudes (> Altitud = 256 m; < Altitud = 182 m), en las muestras tomadas durante la misma estación. Las letras minúsculas (a, b, c, d) en la vertical indican diferencias significativas ($P \leq 0.05$) entre las muestras tomadas bajo las diferentes especies durante la misma estación y altitud.

Tabla 12. Valores de F y niveles de significancia de la prueba de ANOVA de medidas repetidas para las variables del suelo bajo las diferentes *especies*, durante dos periodos de muestreo (lluvias y secas) y en dos altitudes (altitud, 256 m; altitud, 182 m).

Parámetros	Fuentes de variación						
	Entre sujetos			Intra sujetos			
	Especie (Sp)	Altitud (A)	Sp x A	Estación (E)	E x Sp	E x A	E x Sp x A
pH	2.00ns	0.03ns	2.36ns	22.04***	0.62ns	0.82ns	0.37ns
CGA	0.99ns	0.17ns	3.30*	223.11***	0.26ns	0.20ns	2.64ns
C total	4.95**	3.57ns	2.37ns	0.34ns	0.95ns	1.56ns	1.09ns
N total	13.73***	19.52***	3.43*	34.42***	2.76ns	60.83***	0.21ns
C:N	0.12ns	0.79ns	1.52ns	12.88**	2.69ns	10.67**	1.44ns
CEA	21.35***	6.48*	7.15**	0.43ns	1.04ns	4.13ns	1.01ns
NEA	2.64ns	2.47ns	2.24ns	4.72*	0.19ns	0.25ns	2.44ns
CBMS	36.83***	3.29ns	13.20***	294.81***	13.80***	1.73ns	3.06*
NBMS	41.69***	5.97*	5.60**	587.67***	6.59**	2.66ns	4.62*
NO ₃	2.22ns	43.44***	0.77ns	291.04***	2.29ns	46.09***	0.74ns
NH ₄	9.81***	17.51***	0.52ns	12.48**	7.78**	8.45**	1.03ns
NO ₃ :NH ₄	4.20*	5.24*	0.69ns	48.86***	18.62***	27.50***	1.27ns
MNN	13.58***	0.15ns	0.44ns	4.59*	0.56ns	2.00ns	3.62ns
NN	14.78***	0.28ns	0.29ns	3.37ns	0.47ns	2.08ns	0.51ns
NN:MNN	1.75ns	0.69ns	3.75*	12.88**	0.39ns	2.50ns	1.98ns

Nota: ns, $P > 0.05$; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$

MMM: Mineralización neta de N

NN: Nitrificación neta

Tabla 13. Media (error estándar) del N inorgánico y la transformación neta de N en las muestras de suelo (profundidad 0 – 10 cm) tomadas bajo las diferentes *especies*, durante dos periodos de muestreo (lluvias y secas) y en dos altitudes (altitud, 256 m; altitud, 182 m).

Parámetros/Cobertura	Periodo de Lluvias		Periodo de secas	
	> Altitud	< Altitud	> Altitud	< Altitud
N(NO₃ (µg N g⁻¹))				
<i>A. purpusii</i>	18.9 (2.79) ^{aA}	21.38 (3.03) ^{aA}	28.25 (1.08) ^{aA}	21.24 (1.85) ^{aB}
<i>I. sinacae</i>	21.85 (0.64) ^{aB}	27.08 (1.34) ^{aA}	24.7 (0.65) ^{aA}	21.03 (1.60) ^{aB}
<i>C. obtusifolia</i>	16.26 (0.74) ^{aA}	16.21 (0.32) ^{aA}	25.24 (2.07) ^{aA}	19.02 (2.89) ^{aB}
<i>H. appendiculatus</i>	15.4 (0.78) ^{aA}	17.3 (1.82) ^{aA}	27.03 (1.16) ^{aA}	21.75 (0.37) ^{aB}
N(NH₄ (µg N g⁻¹))				
<i>A. purpusii</i>	17.15 (1.41) ^{aA}	9.71 (1.60) ^{aB}	12.4 (0.99) ^{aA}	12.92 (0.54) ^{aA}
<i>I. sinacae</i>	14.47 (2.20) ^{bA}	10.68 (1.44) ^{aB}	13.47 (1.31) ^{aA}	13.43 (0.58) ^{aA}
<i>C. obtusifolia</i>	14.54 (1.35) ^{bA}	10.29 (0.38) ^{aB}	8.72 (1.43) ^{bA}	8.44 (0.71) ^{bA}
<i>H. appendiculatus</i>	14.46 (3.94) ^{bA}	10.28 (0.64) ^{aB}	8.63 (3.32) ^{bA}	6.53 (0.75) ^{cA}
N-NO₃: N-NH₄				
<i>A. purpusii</i>	1.11 (0.20) ^{aB}	2.27 (0.48) ^{aA}	2.31 (0.23) ^{aA}	1.64 (0.09) ^{cB}
<i>I. sinacae</i>	1.59 (0.25) ^{aB}	2.65 (0.38) ^{aA}	1.86 (0.14) ^{bA}	1.56 (0.09) ^{cA}
<i>C. obtusifolia</i>	1.21 (0.07) ^{aA}	1.62 (0.09) ^{bA}	2.94 (0.22) ^{aA}	2.3 (0.49) ^{bA}
<i>H. appendiculatus</i>	1.22 (0.27) ^{aA}	1.83 (0.24) ^{bA}	3.05 (0.76) ^{aA}	3.47 (0.69) ^{aA}
MNN (µg N g⁻¹d⁻¹)				
<i>A. purpusii</i>	50.48 (7.84) ^{aA}	46.01 (8.25) ^{aA}	34.56 (5.10) ^{aB}	31.1 (6.07) ^{aB}
<i>I. sinacae</i>	35.47 (3.67) ^{aA}	40.73 (8.25) ^{aA}	36.17 (11.76) ^{aB}	31.94 (4.90) ^{aB}
<i>C. obtusifolia</i>	21.58 (10.07) ^{bA}	27.8 (9.84) ^{bA}	23.79 (7.64) ^{bB}	17.91 (3.59) ^{bB}
<i>H. appendiculatus</i>	17.77 (4.60) ^{bA}	29.87 (6.39) ^{bA}	19.02 (6.42) ^{bB}	16.31 (3.26) ^{bB}
NN (µg N g⁻¹d⁻¹)				
<i>A. purpusii</i>	50.74 (8.82) ^{aA}	46.46 (8.44) ^{aA}	35.76 (4.96) ^{aA}	34.93 (5.15) ^{aA}
<i>I. sinacae</i>	36.15 (4.68) ^{aA}	41.34 (8.41) ^{aA}	37.17 (11.74) ^{aA}	33.12 (4.78) ^{aA}
<i>C. obtusifolia</i>	20.23 (9.61) ^{bA}	28.27 (9.70) ^{bA}	24.33 (7.81) ^{bA}	18.3 (3.40) ^{bA}
<i>H. appendiculatus</i>	18.13 (4.67) ^{bA}	29.43 (5.56) ^{bA}	19.7 (6.42) ^{bA}	16.55 (3.21) ^{bA}
NN:MNN				
<i>A. purpusii</i>	1 (0.03) ^{aB}	1.01 (0.01) ^{aB}	1.04 (0.01) ^{aA}	1.04 (0.01) ^{aA}
<i>I. sinacae</i>	1.01 (0.04) ^{aB}	1.01 (0.01) ^{aB}	1.03 (0.01) ^{aA}	1.04 (0.02) ^{aA}
<i>C. obtusifolia</i>	0.91 (0.03) ^{bB}	1.03 (0.02) ^{aB}	1.02 (0.01) ^{aA}	1.03 (0.02) ^{aA}
<i>H. appendiculatus</i>	1.03 (0.03) ^{aB}	0.98 (0.04) ^{aB}	1.06 (0.03) ^{aA}	1.02 (0.01) ^{aA}

Nota: Las letras mayúsculas (A, B) horizontalmente indican diferencia significativa ($P \leq 0.05$) entre altitudes (> Altitud = 256 m; < Altitud = 182 m), en las muestras tomadas durante la misma estación. Las letras minúsculas (a, b, c, d) en la vertical indican diferencias significativas ($P \leq 0.05$) entre las muestras tomadas bajo las diferentes especies durante la misma estación y altitud.

La concentración de CEA varió en el suelo muestreado bajo las diferentes especies, esta variación fue dependiente de la altitud en la que fue tomada la muestra (Tabla 11). Bajo las especies leguminosas la concentración de CEA fue mayor que la encontrada en suelo bajo las especies no-leguminosas; ésta tendencia fue más clara en muestras tomadas en la parte de mayor altitud (Tabla 11).

Por otro lado, la concentración de NEA no varió en los suelos tomados bajo las diferentes especies y a través de las dos altitudes (Tabla 11 y 12). Se encontró que la concentración de NEA tiene variación estacional, con mayor acumulación durante el periodo de lluvias ($13.50 \pm 0.52 \mu \text{N g}^{-1}$).

El patrón de acumulación de CBMS y NBMS no fue muy claro ya que se encontró que la concentración de C y N en biomas microbiana son dependientes de la altitud y la estación en la cual fueron tomadas las muestras (Tabla 11 y 12). Sin embargo, se pudo observar que la concentración de CBMS durante la época de lluvias fue mayor en las muestras tomada bajo especies leguminosas, ésta tendencia no se observó durante la época de lluvias (Tabla 11). La concentración de NBMS mostró una tendencia similar con mayor acumulación bajo las leguminosas. Finalmente, tanto para la concentración de CBMS como el NBMS se encontró mayor concentración durante el periodo seco.

N mineral y mineralización neta de N en el suelo. La concentración de N-NO_3 no varió en las muestras tomadas bajo las diferentes especies (Tablas 12 y 13). La mayor variación de N-NO_3 se encontró al comparar las muestras tomadas en los diferentes periodos de muestreo a diferente altitud. En general se encontró mayor acumulación de N-NO_3 en la zona de menor altitud; sin embargo, durante el periodo de lluvias no se

encontró variación altitudinal. La concentración de $N-NH_4$ en las muestras tomadas durante el periodo de lluvias no mostró variación bajo las diferentes especies, por el contrario en las muestras tomadas durante el periodo de lluvias se observó variación en la concentración de $N-NH_4$, con mayor acumulación bajo las especies leguminosas (Tabla 13). La variación en la concentración de $N-NH_4$ en muestras tomadas a diferente altitud solo varia en la parte baja del terreno durante el período de lluvias, donde se presentaron las menores concentraciones de $N-NH_4$.

Se encontró variación en la relación $N-NO_3:N-NH_4$ en el suelo bajo las diferentes especies en relación con la altitud y la estación en la que fueron tomadas las muestras. Durante los dos periodos de muestreo la relación $NO_3:NH_4$ en el suelo bajo las diferentes especies mostró una tendencia general, con mayor valor de la relación bajo las especies leguminosas que bajo las no-leguminosas. Por otro lado, durante la relación $NO_3:NH_4$ bajo las especies leguminosas no mostraron variación estacional, mientras que en el suelo tomado bajo las especies no-leguminosas la relación $NO_3:NH_4$ fue mayor durante el periodo seco.

La MNN y la NN en el suelo mostraron una clara relación con las especies, siendo mayor la tasa potencial de MNN y NN cuando las muestras fueron tomadas bajo las especies leguminosas que bajo las no-leguminosas. Éste patrón fue independiente de la estación y la altitud en la que se tomaron las muestras. La MNN fue mayor durante el periodo de lluvias.

Tabla 14. Correlación (Pearson, r) para los parámetros medidos en Los Tuxtlas (México).

Parámetros	CGA	C total	N tota	CEA	NEA	CBMS	NBMS	NO₃	NH₄	NN	MNN
pH	0.54**	0.36***	0.30**	0.46***	0.52***	0.08ns	0.13ns	0.17ns	0.58***	0.23*	0.30**
CGA		0.42***	0.25**	0.47***	0.40***	0.05ns	0.04ns	0.29**	0.43***	0.12ns	0.21*
C total			0.75***	0.57***	0.67***	0.53***	0.47***	0.52***	0.60***	0.31**	0.38***
N tota				0.58***	0.67***	0.71***	0.68***	0.60***	0.68***	0.29**	0.37***
CEA					0.69**	0.46***	0.54***	0.73***	0.75***	0.38***	0.49***
NEA						0.43***	0.45***	0.59***	0.80***	0.30***	0.42***
CBMS							0.81***	0.53***	0.54***	0.45***	0.49***
NBMS								0.55***	0.61***	0.42***	0.46***
NO ₃									0.70***	0.23*	0.32**
NH ₄										0.48***	0.57***
NN											0.98***

Nota: ns, $P \geq 0.05$; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$

4. DISCUSIÓN

4.1. Efecto de la cobertura sobre el C y N del suelo

Nuestros resultados mostraron que en el área de estudio en Los Tuxtlas, pasados 30 años del clareo del bosque, es evidente la pérdida de C y N total del suelo en las áreas de pastizal con historia de uso ganadero (la concentración de C es ~76% menor en suelos de pastizal que en suelos bajo selva y, la de N ~67%). Dada la gran cantidad de lluvias en la región, estas pérdidas podrían estar asociadas a la erosión hídrica de la porción superior, y rica en materia orgánica, del perfil del suelo, y al lavado del C y N desde los horizontes subsuperficiales (ver Post *et al.* 1982).

Por otra parte, la comparación de la concentración de C y de N en suelos bajo pastizal y bajo plantación mixta sugieren que se recuperó ~62% de C del suelo y ~20% del N total perdido por la introducción del pastizal y el ganado. Los altos valores de cambio en la concentración de estos bioelementos luego de 18 meses de plantación, son inesperados e inexplicables, y podrían ser consecuencia de una gran heterogeneidad espacial en las características de los suelos. En todo caso, esclarecer esta posible hipótesis exige la realización de nuevos estudios.

Los datos sugieren que la introducción de la plantación tiene efectos diferentes sobre el CEA y el NEA en el suelo; incrementa la concentración del CEA y reduce la concentración de NEA en el suelo respecto a las correspondientes a suelos bajo pastizal. Este aumento en la concentración de CEA en el suelo puede favorecer la productividad y los procesos biológicos que se llevan a cabo en el suelo, por ser fuente de C para los microorganismos (Neff & Asner 2001).

La concentración de CBMS y NBMS muestran la tendencia esperada de recuperación de estos compartimentos en el suelo como consecuencia de la plantación mixta (la mayor concentración ocurre en suelos de la selva y existe un gradiente de incremento en el orden PI < PA < PEM. Tomados en conjunto, estos cambios indican que el cambio en la cobertura y la introducción de ganado disminuyen la biomasa microbiana y la inmovilización de N en el suelo; sin embargo, estos efectos parecen revertirse rápidamente con el abandono de la ganadería y la introducción de especies arbóreas nativas.

El aumento en la concentración de CBMS de la PEM se correlacionó con el aumento en la concentración de CEA ($r = 0.46$; $P < 0.05$) lo que podría indicar una respuesta positiva de la concentración de CBMS con la mayor disponibilidad del CEA, que sería una fuente de energía. Sin embargo, durante el periodo de lluvias se encontró una disminución del CEA sin aumento en el CBMS, lo que sugiere que el CEA podría tener otros destinos diferente a la estimulación de la actividad heterotrófica, como pérdidas por lavado o que su producción por los microorganismos es baja (Neff & Asner 2001). Con el aumento en la biomasa microbiana en el suelo reforestado se espera aumento en la concentración de las formas inorgánicas de N en el suelo, como consecuencia del aumento en las tasas de transformación del N. En nuestro sitio de estudio el aumento de NO_3 y NH_4 fue evidente en los suelos bajo la plantación experimental.

La nitrificación neta fue el proceso dominante de transformación de N, principalmente en suelos con historia de uso ganadero. En las áreas que sufrieron clareo y cambio en el uso del suelo las tasas de MNN y de NN se mantuvieron por debajo de las correspondientes a los suelos bajo la selva, reflejando las diferencias entre suelos en el contenido de N total.

Por otro lado, la menor relación NN/MNN encontrada en el suelo de la selva, comparada con la mayor relación NN:MNN en el suelo con historia de uso ganadero (PI, PA, PEM) (Figura 2), aunado al menor porcentaje que representó la nitrificación neta en el suelo de la selva (87.8%) comparado con el suelo de la plantación donde la nitrificación es ~ 100% de la transformación neta de N, podrían indicar que en el suelo de la plantación la nitrificación esta siendo el proceso de transformación de N más importante. Lo cual puede tener consecuencias en la economía del N en el suelo, dada la movilidad del NO_3 en el suelo, ello permite pensar que la potencialidad de pérdida de N mineral en la solución del suelo, en términos relativos, es mayor en los suelos de plantación que en los de selva, lo que ha sido una consecuencia evidente del cambio del uso del suelo en otros estudios en el BTH (Guo & Gifford 2002)

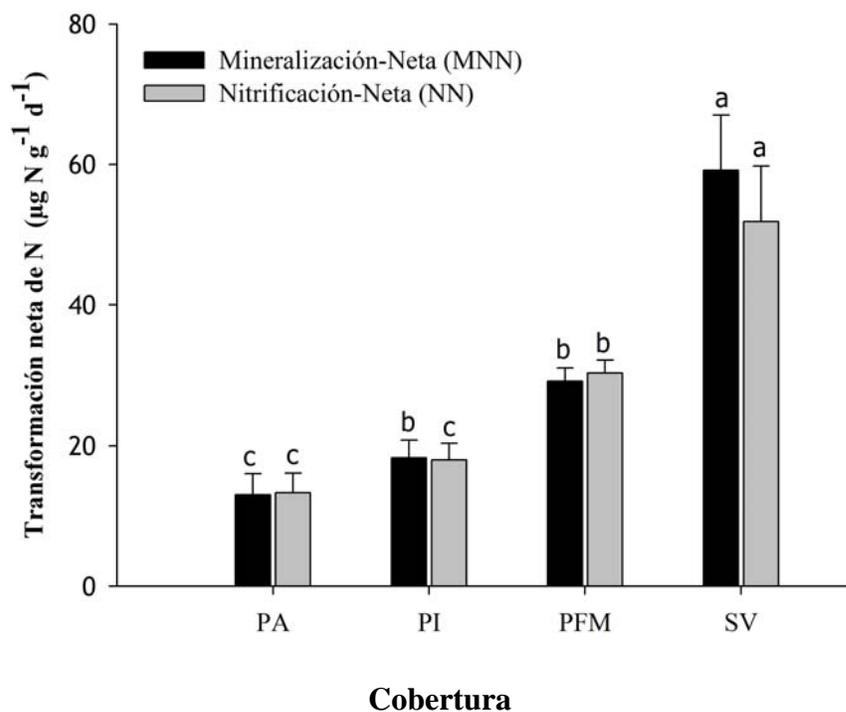


Figura 2.

Mineralización neta de N y nitrificación neta (7 días de incubación), en suelos bajo las diferentes coberturas (PA, pastizal activo; PI, pastizal inactivo; PEM, plantación experimental mixta; SV, selva).

Por otro lado, si consideramos las condiciones del suelo en la plantación como un estado sucesional temprano, la mayor proporción de NO_3 (~65% de N mineral) comparada con la selva (~34%) y la menor relación NN/MNN en el suelo de la selva, podríamos considerar la posible existencia de un cambio en los procesos de transformación de N en el suelo de nitrificación a amonificación, como ha sido reportado para sucesiones secundarias en BTHs (Vitousek & Matson 1988). Esta hipótesis sobre un posible cambio de dominancia de las vías de amonificación y de nitrificación, exige la realización de experimentos que permitan separar las tasas de amonificación y de nitrificación bruta, la desasimilación de NO_3 , así como la captura del amonio por parte de las plantas y microorganismos.

La variación estacional de la transformación neta de N, con mayor tasa de nitrificación en suelos colectados en el periodo de lluvias que en las colectadas durante la estación de secas, sumado a la disminución en la concentración NO_3 , sugiere la pérdida de esta forma de N, ya sea por lixiviación y/o desnitrificación, considerando las grandes cantidades de lluvia que recibe este ecosistema y los periodos de saturación de agua que ocurren, durante la estación húmeda (Silver *et al.* 2005; Templer *et al.* 2008).

4.2. Efecto del uso de diferentes especies sobre el C y N del suelo

La evidencia encontrada en la literatura indica el efecto favorable del uso de especies con CSFN en la recuperación de la dinámica del N en el suelo a partir de dos años de la plantación (Montagnini & Sancho 1990; Fisher 1995; Scowcroft & Jeffrey 1999; Roadhes *et al.* 1998; Scowcroft *et al.* 2004). Sin embargo, este efecto parece ser evidente solo en suelos con limitación por N (Russell *et al.* 2007).

A pesar de la variación que se pudo observar por las condiciones de precipitación y de posición altitudinal, en términos generales nuestros resultados sugieren, a solo un año del establecimiento de las especies leguminosas consideradas N-fijadoras, una tendencia de aumento en la acumulación tanto de C como de N en el suelo, comparada con el efecto de otras especies. Estos cambios son coincidentes con los reportados en la revisión de Guo & Gifford (2002) y otras investigaciones que usan especies CSFN (Montagnini & Sancho 1990; Fisher 1995; Jeffrey 1999). Por otra parte, la concentración de CEA se incrementó en el suelo bajo las especies con CSFN (~49%) respecto a las carentes de esta capacidad, lo que sugiere una mayor reserva de energía para la actividad microbiana bajo el primer conjunto de especies. Es importante señalar que se la concentración de CBMS y de NBMS, se correlacionaron con la concentración de CEA en el suelo. El aumento de la concentración de CEA y de CBMS podría favorecer la transformación del N en el suelo y con ello su disponibilidad, como sugieren nuestros resultados (Tabla 14 y Figura 3) y como ha sido reportado por Kaye *et al.* (2000) y Binkley (2005).

Las condiciones más evidentes que favorecen los cambios en suelos bajo leguminosas podrían vincularse con la mayor concentración de N en la necromasa (Tabla 9), lo que podría favorecer la tasa de descomposición y liberación de nutrientes al suelo (Binkly y Giardina 1998). No obstante, es necesario hacer el seguimiento de la biomasa de raíces y de la tasa de descomposición del mantillo para comprender los mecanismos que están favoreciendo la tendencia de aumento en las concentraciones de N en el suelo bajo las especies leguminosas.

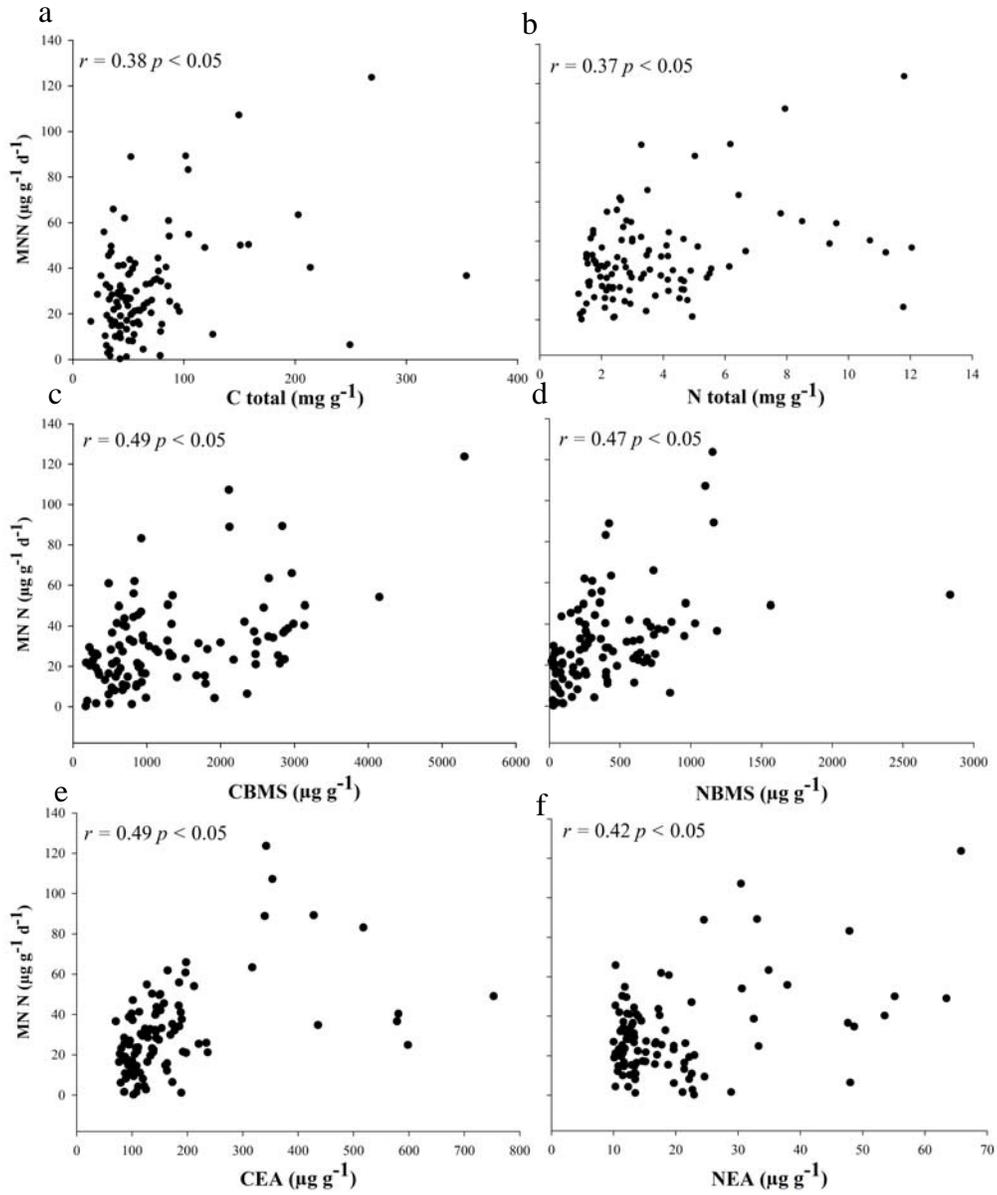


Figura 3.

Correlación (Pearson, r) entre la mineralización neta de N (MNN) y la concentración de C total (a), de N total (b), de C en la biomasa microbiana (CBMS) (c), de N en la biomasa microbiana (NBMS) (d), de C extraíble en agua (CEA) (e) y de N extraíble en agua (NEA) (f) en el suelo bajo las diferentes coberturas. Significancia (p).

4.3. Variación altitudinal del C y N del suelo

Ha sido ampliamente documentada la variación en las concentraciones y tasas de transformación de N a lo largo de pendientes en bosques tropicales secos y BTH (García-Oliva & Maass 1998; Scowcroft et al. 2004). En nuestro estudio, la concentración de C total y la relación mostraron efecto de la altitud independientemente de la cobertura y el período en que fueron tomadas las muestras. Con mayor concentración de C total y mayor relación $\text{NO}_3:\text{NH}_4$ en el suelo de las parcelas ubicadas en la parte baja de la ladera, sugiriendo procesos de acumulación de C y de NO_3 . Estos resultados contradicen los resultados encontrados por Tobón (2009) en el área de estudio, una reducción de la relación $\text{NO}_3:\text{NH}_4$ en las partes bajas de la pendiente. Éstos resultados contradictorios muestran la importancia de la introducción de la plantación, en afectar la movilidad de los nutrientes a través de la ladera, ya que los resultados reportados por Tobón (2009), muestran la dinámica de las formas inorgánicas de N (i. e, NO_3 ; NH_4) antes de la introducción de la plantación y la exclusión del ganado. Contrario a lo esperado, la concentración de las formas inorgánicas de N inorgánico no mostraron esta tendencia de acumulación en la parte baja de la ladera, principalmente por variación con la cobertura y la estación en la que fueron tomadas las muestras; indicando la existencia de cambios en la distribución espacial de las formas inorgánicas de N del suelo como consecuencia de las prácticas de manejo.

5. CONCLUSIONES

1. La falta de un patrón general en el efecto tanto de las diferentes coberturas como de las diferentes especies, esta relacionado con la heterogeneidad en la respuesta de los diferentes parámetros medidos a las condiciones de precipitación y posición en la ladera. Esta heterogeneidad, que es generalizada para los bosques tropicales húmedos es importante para explicar la variedad de resultados contradictorios reportados en la literatura.
2. El cambio en el uso del suelo de bosque tropical húmedo a pastizal, en la región de Los Tuxtlas, provoca una tendencia de disminución en las concentraciones de C y N en el suelo, evidente aún 30 años después del clareo.
3. A pesar de la variación estacional y altitudinal de los resultados obtenidos, en términos generales podemos concluir que el uso de diferentes estrategias de restauración (plantación de especies nativas y exclusión del ganado del pastizal) se generan diferentes resultados en la meta de restaurar la concentración de C y N (total y mineral) del suelo y la transformación neta de N.
4. La introducción de especies es el mecanismo más eficiente en términos de recuperación de la dinámica de C y N del suelo y principalmente cuando las especies introducidas son leguminosas.

Literatura citada

- Amelung, T. & Diehl, M. 1992. Deforestation of tropical rain forests: economic causes and impact on development. Tübingen (Germany): J. C. B. Mohr.
- Anderson, J. & Ingram, S. 1993. Tropical soil biology and fertility: a handbook of methods. CAB International, Oxford, USA, 221 pp.
- Arroyo-Rodríguez, V. & Mandujano, S. 2006. Forest fragmentation modifies habitat quality for *Alouatta palliata*. *International Journal of Primatology* **27**:1079-1096.
- Ashton, M. S., Gunatilleke, C. V. S., Singhakumara, B. M. P. and Gunatilleke, I. A. U. N. 2001. Restoration pathways for rain forest in southwest Sri Lanka: a review of concept and models. *Forest ecology and management* **154**:409-430.
- Barrett, J. E. & Burke, I. C. 2000. Potential nitrogen immobilization in grassland soils across a soil organic matter gradient. *Soil Biology & Biochemistry* **32**:1707–1716.
- Barthold, F. K. & Elsenberger, H. 2008. Soil nutrient-landscape relationships in a lowland tropical rainforest in Panama. *Forest Ecology and Management* **255**:1135-1148.
- Binkley, D. & Giardina, C. 1998. Why do tree species affect soils? The warp and woof of tree-soil interactions. *Biogeochemistry* **42**:89-106.
- Binkley, D. 2005. How nitrogen-fixing trees change soil carbon. In Binkley, D. & Menyailo, O. (Ed.) *Tree species effect on soils: implications for global change*. Springer, Netherlands, 358 pp.
- Bolin, B. & Sukumar, R. 2000. Global perspective. En: Watson, R. T., Noble, I. R., Bolin, B., Ravindranath, N. H., Verardo, D. J. & Dokken, D. J. (eds.). *Land Use, Land-Use Change, and Forestry. A special report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, UK. pp. 25-51.

- Booth, M. S., Stark, J. M. & Rastetter, E. 2005. Controls on nitrogen cycling in terrestrial ecosystems: a synthetic analysis of literature data. *Ecological Monographs* **75**(2):139–157.
- Brookes, P. C., Landran, A., Pruden, G. & Jenkinson, D. S. 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-Alves, J. 2003. Disponibilidad y flujo de nutrientes en una toposecuencia en bosque tropical seco en México. *Agrociencia* **37**:211-219.
- Cardelús, C. L., Mack, M. C. Woods, C., DeMarco, J. & Treseder, K.K. The influence of tree species on canopy soil nutrient status in a tropical lowland wet forest in Costa Rica
- Chapin, 3rd F.S., Matson, P. A. & Mooney, H. A. 2002. Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer, Berlin Heidelberg-New York, USA, 436 pp.
- Chen, Z. S., Hsieh, C. F. Jiang, F. Y., Hsieh, T. H. & Sin, I. F. 1997. Relation of soil properties to topography and vegetation in a subtropical rain forest in southern Taiwan. *Plant Ecology* **132**:229-241.
- Chizon, S. E. 1984. Relación suelo-vegetación en la Estación Biológica Los Tuxtlas, Ver.: un análisis de la distribución de los diferentes tipos de suelo en relación con la cubierta vegetal que soporta. Tesis licenciatura, ENEP-Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Crews, T. E. 1999. The presence of nitrogen fixing legumes in terrestrial communities: evolutionary vs. ecological considerations. *Biogeochemistry* **46**:233-246.
- Davidson, E. A., Reis de Carvalho, C. J., Figueira, A. M., Ishida, F. Y., Ometto, J. P.H. B., Nardoto, G. B., Saba, R. T., Hayashi, S. N., Leal, E. C., Vieira, I. C. G.&Martinelli, L. A. 2007. Recuperation of nitrogen cycling in Amazonian forests following agricultural abandonment. *Nature* **449**:1000-1001.

- Dirzo, R. Formato online:
<http://www.posgrado.unam.mx/publicacion/omnia/anteriores/26/03.pdf>
- Dirzo, R. & A. Miranda. 1990. Contemporary neotropical defaunation and forest structure, function and diversity a sequel to John Terborgh. *Conservation Biology* **4**:444-447.
- Dirzo, R. & García, M. C. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology* **6**:84-90.
- Eaton, W. D. 2001. Microbial and nutrient activity in soils from three different subtropical forest habitats in Belize, Central America before and during the transition from dry to wet season. *Applied Soil Ecology* **16**:219–227.
- FAO. 2007. *State of the World's Forest*. FAO-UNESCO. Rome. 156 pp.
- Fearnside, P. M. & Barbosa, R. I. 1998. Soil carbon changes from conversion of forest to pasture in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management* **108**(1): 147-166.
- Fisher, R. F. & Binkley, D. 2000. *Ecology and Management of Forest Soils*. New York: John Wiley & Sons. 489 pp.
- Fisher, R. F. 1995. Amelioration of degraded rain forest soil by plantations of native trees. *Soil Science Society of America Journal* **59**:544-549.
- Funk, J. L., Cleland, E. E., Suding, K. N. & Zavaleta, E. S. 2008. Restoration through re-assembly: plant traits and invasion resistance. *Trends in Ecology and Evolution* **23**:695-703.
- Galloway, G. 1986. *Guía sobre la repoblación forestal en la sierra ecuatoriana*. Proyecto Dirección Nacional Forestal-U.S. Agency for international Development, Quito, Ecuador.
- García-Oliva, F. & Mass, J. M. 1998. Efecto de la transformación de la selva a pradera sobre la dinámica de los nutrientes en un ecosistema tropical estacionalmente seco en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **62**:39-48.

- Griscom, H. P., Ashton, M. S. & Berlyn, G. P. 2005. Seedling survival and growth of native tree species in pastures: implications for dry tropical forest rehabilitation in central Panama. *Forest Ecology and Management* **206**:45–56.
- Guariguata, M. R. & Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* **148**:185-206.
- Guo, L. B. & Gifford, R. M. 2002. Soil carbon stocks and land use change: a meta analysis. *Global change biology* **8**:343-360.
- Guevara, S., Laborde J. & Sánchez, G. (eds.). 2004. Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra. Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz. 287 pp.
- Hagedorn, F., Blaser, P. & Siegwolf, R. 2002. Elevated atmospheric CO₂ and increased N deposition effects on dissolved organic carbon-clues from ¹³C signature. *Soil Biology & Biochemistry* **34**:355-366.
- Hart, S. C. , Stara, J. M., Davidson, E. A. & Firestone, M. K. 1994. Nitrogen mineralization, immobilization and nitrification. Pp.985-1018. En Weaver, R. W. *et al.* (Edts) *Methods of soil análisis*. Parte 2. SSSA Books Ser. 5. ASA and SSSA, Madinson, WI.
- Hernandez-Alva, M. 2008. Degradación del suelo por actividades pecuarias en la reserva de la biosfera Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias UNAM, México, D.F. 116 pp.
- Houghton, R. A. 2003. Revised estimates of the annual net flux of carbon to the atmosphere from changes in land use and land management 1850-2000. *Tellus* **55**(2):378-390.
- Hughes, R. F., Kauffman, J. B. & Jaramillo, V. J. 2000. Ecosystem-scale impacts of deforestation and land use in a humid tropical region of Mexico. *Ecological Applications* **10**:515-527.
- Jenny, H. 1941. Factores of soil formation – A system of Quantitative Pedology. In: Barthold, F. K. Stallard, R. F. & Elsenberger, H. 2008. Soil nutrient-landscape

- relationships in a lowland tropical rainforest in Panama. *Forest Ecology and Management* **55**:1135-1148.
- Jenkinson, D. S. 1988. Soil organic matter and its dynamics. In: Wild, A. (Ed.). *Russel's soil conditions and plant growth*. 11th ed. Longman. New York, USA. 564-607 pp.
- Jordan, D. & Beare, M. H. 1991. A comparison of methods for estimating soil microbial biomass carbon. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **34**:35-51
- Kardol, P., Cornips, N. J., Van Kempen, M.L., Bakx-Shotman, J. M. & Van der Putten, W. H. 2007. Microbe-mediated plant–soil feedback causes historical contingency effects in plant community assembly. *Ecological Monographs* **77**:147-162.
- Kaye, J. P., Resh, S. C., Kaye, M. W. & Chimner, R. A. 2000. Nutrient and carbon dynamics in a replacement series of *eucalyptus* and *albizia* trees. *Ecology* **81**(12):3267-3273.
- Kaye, J. P., Binkley, D., Zou, X. & Parrotta, J. A. 2002. Non-labile soil ¹⁵Nitrogen retention beneath three tree species in a tropical plantation. *Soil Science Society of America Journal* **66**:612–619.
- Lal, R. 2005. [Soil erosion & carbon dynamics](#). *Soil & Tillage Research* **81**(2):137-142.
- Liao, J. D., Boutton, T. W. & Jastrow, J. D. 2006. Organic matter turnover in soil physical fractions following woody plant invasion of grassland: evidence from natural ¹³C and ¹⁵N. *Soil Biology & Biochemistry* **38**:3197-3210.
- 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 Biology & Biochemistry* **8**:805–813
- Martínez-Garza, C. 2003. *Selecting late-successional trees for tropical forest restoration*. Department of Biological Sciences. Chicago, USA, University of Illinois at Chicago 146 pp.

- Martinez-Sanchez, J. L. & Sanchez-Beltrán. 2003. El efecto del tiempo de uso de pastizales tropicales en la fertilidad del suelo y productividad de ganado vacuno. *Ecotropicos* **16**:17-26
- Matson, P. A., Vitousek, P. M., Ewel, J. J., Mazzarino, M. J. & Robertson, G. P. 1987. Nitrogen transformations following tropical forest felling and burning on a volcanic soil. *Ecology* **68**:491-502.
- McGrath, D. A., Smith, C. K., Gholz, H. L. & de Assis Oliveira, F. 2001. Effects of land-use change on soil nutrient dynamics in Amazonia. *Ecosystems* **4**:625-645.
- Meli, P. 2003. Restauración ecológica de bosques tropicales. Veinte años de investigación académica. *Interciencia* **28**(10):581-589.
- Miller, P. M. 1999. Effects of deforestation in seed banks in a tropical deciduous forest of eastern Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **15**:179-188.
- Montagnini, F. & Bushbacher, R., 1989. Nitrification rates in two undisturbed tropical rainforests and three slash-and-burn sites of the Venezuelan Amazon. *Biotropica* **21**:9-14.
- Montagnini, F. & Sancho, F. 1990. Net nitrogen mineralization in soils under six indigenous tree species, in abandoned pasture and a secondary forest in the Atlantic lowland of Costa Rica. *Ambio* **19**:386-390.
- Myers, N. 1991. Tropical forests: present status and future outlook. *Climatic Change* **19**:3-32.
- Neff, J. C. & Asner, G.P. 2001. Dissolved organic carbon in terrestrial ecosystems: synthesis and a model. *Ecosystems* **4**:29-48.
- Neill, C., Piccolo, M. C., Stuedler, P. A., Melillo, J. M., Feigl, B. J. & Cerri, C. C. 1995. Nitrogen dynamics in soils of forests and active pastures in the western Brazilian Amazon Basin. *Soil Biology & Biochemistry* **27**:1167-1175.
- Neill, C., Piccolo, M. C., Cerri, C. C., Stuedler, P. A., Melillo, J. M. & Brito, M. 1997. Net nitrogen mineralization and net nitrification rates in soils following

- deforestation for pasture across the southwestern Brazilian Amazon basin landscape. *Oecologia* **110**:243-252.
- Neill, C., Piccolo M. C., Melillo, J. M., Steudler, P. A. & Cerri, C. C. 1999. Nitrogen dynamics in Amazon forest and pasture soils measured by N-15 pool dilution. *Soil Biology & Biochemistry* **31**:567-572.
- Neill, C. & Davidson, E. A. 2000. Soil carbon accumulation or loss following deforestation for pasture in the Brazilian Amazon. In: *Global Climate Change and Tropical Ecosystems*, (Eds.) Lal, R., Kimble, J. M. & Stewart, B. A., CRC Press, New York 197-211 pp.
- Nepstad, D., Uhl, C. & Serráo, E. A. 1990. Surmounting barriers to forest regeneration in abandoned, highly degraded pastures: a case study from Paragominas, Pará, Brazil. In Anderson, A. B. (Edit.). *Alternatives to deforestation: steps toward sustainable use of the Amazon rain forest*. Columbia University Press, New York.
- Nepstad, D. C., Uhl, C. & Serrao, E. A. S. 1991. Recuperation of degraded Amazonian landscape: forest ecology and agricultural restoration. *Ambio* **20**:248-255.
- Palm, C., Sanchez, P., Ahamed, S. & Axti, A. 2007. Soils: a contemporary perspective *Annual Review of Environmental Resources*. **32**:99-129.
- Parker, V. T. 1997. The scale of successional models and restoration objectives. *Restoration Ecology* **5**:301-306.
- Post, W. M., Emanuel, W. R., Zinke, P. J. & Stangenberger, A. G. 1992. Soil carbon pools and world life zones. *Nature UK*. **298**:156-159.
- Powers, J. S. & Schlesinger, W. H. 2002. Relationships between soil carbon distributions and biophysical factors at nested spatial scale in rain forest of northeastern Costa Rica. *Geoderma* **120**:165-190.
- Reiners, W. A., Bowman, A. F., Parsons, W. F. J. & Keller, M. 1994. Tropical rain forest conversion to pasture: change in vegetation and soil properties. *Ecological Application* **4**: 363-377.

- Rhoades, C. 1995. Seasonal pattern of nitrogen mineralization and soil moisture beneath *Faidherbia albida* (sub *Acacia albida*) in central Malawi. *Agroforestry Systems* **29**: 133-145.
- Rhoades, C., Eckert, G. & Coleman, D. 1998. Effect of pasture trees on soil nitrogen and organic matter: implications for tropical montane forest restoration. *Restoration Ecology* **6**(3): 262-270.
- Robertson, G. P., Wedin, D., Groffman, P. M., Blair, J. M., Hooland, E. A., Nadelhoffer, K. J. & Harris, D. 1999. In Robertson, G. P., Coleman, D. C., Bledsoe, C. S. & Phillop, S. Oxford University press, Inc. 258-271 pp.
- Roggy, J. C., Prévost, M. F., Garbaye, J. & Domenach, A. M. 1999. Nitrogen cycling in the tropical rain forest of French Guiana: comparison of two sites with contrasting soil types using $\delta^{15}\text{N}$. *J. Tropical Ecology* **15**:1-22.
- Russell, A. E., Raich, J. W., Valverde-Barrantes, O. J. & Fisher, R. F. 2007. Tree Species Effects on Soil properties in Experimental Plantations in Tropical Moist Forest. *Soil Science Society of Americal Journal* **71**:1389-1397.
- Sánchez, P. A. 1981. Suelos del trópico: características y manejo. Instituto de Ccooperación para la agricultura, San José, Costa Rica. *Americal Journal* **68**:959-968.
- Schimann, H., Ponton, S., Hättenschwiler, S., Ferry, B., Lensi, R., Domenach, A. M. & Roggy, J. C. 2008. Differing nitrogen use strategies of two tropical rainforest late successional tree species in French Guiana: Evidence from ^{15}N natural abundance and microbial activities. *Soil Biology & Biochemistry* **40**:487-494.
- Schimel, J. P. & Benett, J. 2004. Nitrogen mineralization: challenges of a changing paradigm. *Ecology* **85**:591-602.
- Schlesinger, W. H. 1997. *Biogeochemistry: an analisis of global cange*. Academic Press. San Diego. 588 pp.

- Scowcroft, P. G. & Jeffrey, J. 1999. Potential significance of frost, topographic relief, and *Acacia koa* stands to restoration of mesic Hawaiian forest on abandoned rangeland. *Forest Ecology and Management* **114**:447-458.
- Scowcroft, P. G., Haraguchi, J. E. & Hue, N. V. 2004. Reforestation and topography affect montane soil properties, Nitrogen pools, and nitrogen transformation in Hawaii. *Soil Science Society of American Journal* **68**:959-968.
- Silver, W. L., Scatena, F. N., Johnson, A. H., Siccama, T. G. & Sanchez, M. J. 1994. Nutrient availability in a montane wet tropical forest: spatial patterns and methodological considerations. *Plant Soil* **164**:145-164.
- Silver, W. L., Ostertag, R. & Lugo, A. E. 2000. The potential for Carbon sequestration through reforestation abandoned tropical agricultural and pasture lands. *Restoration Ecology* **8**(4):394-407.
- Silver, W. L., Kueppers, L. M., Lugo, A. E., Ostertag, R. & Matzek V. 2004. Carbon sequestration and plant community dynamics following reforestation of tropical pasture. *Ecological Applications* **14**(4):1115-1127.
- Silver, W. L., Thompson, A. W., Reich, A., Ewel, J. J., Firestone, M. K. 2005. Nitrogen cycling in tropical plantation forests: potential controls on nitrogen retention. *Ecological Applications* **15**:1604-1614.
- Sommer-Cervantes, I., Forez-Delgadillo, L. & Gutierrez-Ruiz, M. 2003. Caracterización de los suelos de la Estación de Biología Tropical de los Tuxtlas. En: Alvarez-Sanchez, J. & Naranjo-Gacia, E (Eds.). *Eología del suelo en la seva tropical húmeda de México*. Instituto de Ecología, A.C., Instituto de Biología y Facultad de Ciencias, UNAM. Xalapa, México.
- Soto, M. & Gama, L. 1997. Climas. *Historia Natural de Los Tuxtlas*. (eds.) Gonzalez Soriano, E. Dirzo, R. & Vogt, R. C. Universidad Nacional Autonoma de Mexico, Mexico City. 7-23 pp.
- StatSoft 2000. *Statistica ver. 6.0. for Windows [Computer program manual]*. Tulsa, OK.

- Stock, W. D., Wienand, K. T. & Baker, A. C. 1995. Impacts of invading N₂ fixing *Acacia* species on patterns of nutrient cycling in two Cape ecosystems: evidence from soil incubation studies and ¹⁵N natural abundance values. *Oecologia* **101**: 375–382.
- Tanner, E. V. J., Kapos, V. & Franco, W. 1992. Nitrogen and phosphorus fertilization effects on Venezuelan montane forest trunk growth and litterfall. *Ecology* **73**:73-86.
- Templer, P. H., Groffman, P. M., Flecker, A. S. & Power, A. G. 2005. Land use change and soil nutrient transformations in the Los Haitises region of the Dominican Republic. *Soil Biology & Biochemistry* **37**:215-225.
- Templer, P. H., Silver, W. L., Pett-Ridge, J., DeAngelis, K. M. & Fireston, M. K. 2008. Plant and microbial controls on nitrogen retention and loss in a humid tropical forest. *Ecology* **89**(11):3030-3040.
- Tobon, W. 2009. Reforestación de potreros abandonados en Los Tuxtlas: efecto en el suelo a corto plazo. Tesis Maestria, Instituto de Ecología-Universidad Nacional Autónoma de México.
- Tomohiro, S., Ashton, M. S., Singhakumara, B., Griscom, H. P., Ediriweera, S. and Griscom, B. W. 2006. Effects of fire on the recruitment of rain forest vegetation beneath *Pinus caribaea* plantations, Sri Lanka. *Forest Ecology and Management* **226**:357-363.
- Townsend, A. R., Asner, G. P. & Cleveland, C. C. 2008. The biogeochemical heterogeneity of tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution* **23**(8):425-431.
- Uhl, C., Buschbacher, R. & Serrao, E. A. S. 1988. Abandoned pasture in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *Journal of Ecology* **76**:663-681.
- Vance, E. D., Brookes, P. C. & Jenkinson, D. 1987. Microbial biomass measurements in forest soils: determination of K_c values and tests of hypothesis to explain the

failure of the chloroform fumigation-incubation method in acid soils. *Soil Biology & Biochemistry* **19**:381-386.

Vance, E. D. & Chapin, III F. S. 2001. Substrate limitation to microbial activity in taiga forest Xoors. *Soil Biology & Biochemistry* **33**:173–188.

Vitousek, P. M. & Sandford, R. L. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**:137-167.

Vitousek, P. M. & Howarth R. W. 1991. Nitrogen limitation on land and the sea: How can it occur?. *Biogeochemistry* **13**:87-115.

Vitousek, P. M. & Matson, P. 1988. Nitrogen transformations in a range of Tropical forest soils. *Soil Biol. Biochem.* **20**(3):361-367

Vitousek, P. M. & Walker, L. R. 1989. Biological invasion by *Myrica faya* in Hawaii: plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects. *Ecological Monographs* **59**:247-265.

Yelenik, S. G., Stock, W. D. & Richardson, D. M. 2004. Ecosystem level impacts of invasive *Acacia saligna* in the South