



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Centro de Investigaciones en Ecosistemas

**Efecto de dos especies del género
Quercus sobre la dinámica de C, N y P en
un fragmento forestal de la Cuenca de
Cuitzeo, Michoacán**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(Biología Ambiental)

P R E S E N T A

Bruno Manuel Chávez Vergara

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Felipe F. García Oliva

COMITÉ TUTOR: Dr. Alberto Ken Oyama Nakagawa

Dr. Jorge D. Etchevers Barra

Morelia, Michoacán.

Abril, 2010



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

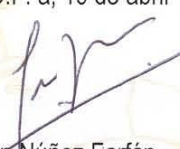
Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 22 de marzo del 2010, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del alumno **Chávez Vergara Bruno Manuel** con número de cuenta **508019476** con la tesis titulada: **"Efecto de dos especies del género Quercus sobre la dinámica de C, N y P en un fragmento forestal de la Cuenca de Cuitzeo, Michoacán"** bajo la dirección del **Dr. Felipe F. García Oliva**.

Presidente:	Dr. Alberto Ken Oyama Nakagawa
Vocal:	D. en C. Gerardo Vázquez Marrufo
Secretario:	Dr. Felipe F. García Oliva
Suplente:	Dr. Antonio González Rodríguez
Suplente:	Dr. Jorge D. Etchevers Barra

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 19 de abril del 2010


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

AGRADECIMIENTOS

Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México

Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca de maestría otorgada bajo el CVU con número de registro 249319.

Centro de Investigaciones en Ecosistemas (CIEco, UNAM) por la beca que me fue otorgada para la conclusión de la tesis.

Macroproyecto “Manejo de Ecosistemas y Desarrollo Humano” (UNAM SDEI-PTID-02) por el financiamiento para elaboración de este proyecto.

Laboratorio de Biogeoquímica de Suelos (CIEco, UNAM) por la infraestructura para la realización de los análisis biogeoquímicos.

Dr. Felipe García-Oliva por aceptarme como su alumno y no escatimar en tiempo, paciencia y críticas para que pudiera empezar a comprender la biogeoquímica, por los buenos momentos de charlas, reuniones y viajes y sobre todo por la confianza depositada. Gracias por ser mi mentor!

Dr. Ken Oyama Nakawaga por ser parte del comité tutorial y por su entusiasmo y comentarios tan críticos que permitieron que ésta tesis concluyera a tiempo y de la mejor manera.

Dr. Jorge Etchevers Barra por ser parte del comité tutorial y por su gran disposición de compartir un poco de lo mucho que sabe.

Dr. Felipe García-Oliva, Dr. Ken Oyama Nakagawa, Dr. Jorge Etchevers Barra, Dr. Antonio González Rodríguez y Dr. Gerardo Vázquez Marrufo por aceptar ser parte del jurado de examen y porque sus comentarios a la tesis hicieron que adquiriera mayor claridad y fluidez.

Sr. Sergio Pérez y a la comunidad del ejido Joyas de la Huerta por su apoyo y gran disposición para permitir la realización de este estudio.

Laboratorio de Fertilidad de Suelos (ColPos) por el apoyo en la resolución de problemas relacionados con los análisis biogeoquímicos de los suelos.

Programa Mexicano del Carbono (PMC) por el financiamiento para la participación en talleres de donde surgieron ideas que enriquecieron este proyecto.

Mis más sinceras gracias a

Las personas que marcaron la diferencia

Ofe una vez más.... gracias! Sabes que eres la persona que marca la diferencia entre poder y sólo pensar, gracias por tu tiempo, tus consejos y por compartir un camino que espero sea muy largo....la vida entera.

Familia Chávez Vergara (Lolo, Lala, Bere, Min, Makis, Jorgín, Jorge y Carlangas) gracias por su apoyo y amor, esto es sólo una muestra de lo que podemos hacer estando juntos.

Ma. de los Ángeles Vergara gracias manina por estar ahí siempre.

Familia Flores Paz (Gustavo, Adriana y Gus) gracias por su apoyo incondicional, por las porras y por estar ahí siempre que los hemos necesitado.

Familia García Álvarez (Felipe, Sonia, Ere y Kenari) gracias por su apoyo, por permitir que sintiéramos que tenemos a quien acudir y sobre todo por su amistad y la confianza para dejarnos entrar a su hogar.

M. en C. Octavio Sánchez y M. en C. Paula Meli por su gran amistad y por recibirme en su casa durante los primeros tres meses en Morelia. ¡Gracias y una disculpa por las molestias!

Las personas que marcaron este trabajo

M. en C. Ramiro Ríos Gómez por su gran ayuda en campo, por tan divertidas e ilustrativas platicas y porque con su filosofía de “todo con calma” ésta tesis ha logrado concluirse a tiempo.

M. en C. Rodrigo Velázquez y M. en C. Maribel Nava por el apoyo para la realización de los análisis biogeoquímicos.

Biól. Ofelia Beltrán porque sin su apoyo en campo y laboratorio hubiera sido poco posible concluir a tiempo el trabajo, muchas gracias.

M. en C. Yunuen Tapia, Ing. Celeste Martínez, Biól. Cristina Montiel y Biól. Ofelia Beltrán por su compañía como parte del equipo de biogeoquímica, por su apoyo y por tan buenos momentos de pláticas e ideas que hicieron que se llenaran muchos huecos y se aterrizaran cosas.

Arq. Lauro Mendoza y Manuel E. Malacara por su apoyo y compañía tanto en campo como en algunas tareas engorrosas de laboratorio sin esperar nada a cambio.

Ing. Heberto Ferreira y Ing. Alberto Valencia por la ayuda en los análisis de datos y apoyo durante problemas técnicos.

“Hasta aquí nos ha sido posible, con ayuda de nuestra hipótesis, arrojar una cierta luz sobre los problemas que se nos presentaban; pero debemos reconocer que todavía quedan muchas preguntas por resolver”.

The variation of animals and plants under domestication

Charles Darwin

HEY, FAMILIA, TESIS DEDICADA A...!

OFE

Por ser motivación, compañera, cómplice y apoyo en todo y ser el amor de mi vida

MIS PADRES

Por ser un gran ejemplo de vida y por su amor y apoyo incondicional

MIS HERMANOS

Porque vamos juntos por la vida

MIS SOBRINOS Y AHIJADO

Para que vean que con amor, trabajo y esfuerzo todo es posible

MI FAMILIA (CONSANGUÍNEA Y NO CONSANGUÍNEA)

Gracias por su amor, paciencia y apoyo incondicional

TABLA DE CONTENIDOS

RESUMEN	1
SUMMARY	3
1. INTRODUCCIÓN	5
<i>1.1. DINAMICA DE NUTRIENTES EN ECOSISTEMAS FORESTALES</i>	9
2. JUSTIFICACIÓN	15
3. HIPÓTESIS	16
4. OBJETIVOS	17
5. METODOLOGÍA	18
<i>5.1. ÁREA DE ESTUDIO</i>	18
<i>5.2. ESPECIES SELECCIONADAS</i>	18
<i>5.3. ESTRUCTURA DEL TRABAJO</i>	21
<i>5.4. TRABAJO DE CAMPO</i>	22
5.4.1. <i>Sitio de muestreo</i>	22
5.4.2. <i>Caracterización de suelos</i>	23
5.4.3. <i>La unidad experimental</i>	28
5.4.4. <i>Muestreo</i>	28
<i>5.5. ANÁLISIS EN LABORATORIO</i>	29
5.5.1. <i>Hojas vivas y hojarasca</i>	30
5.5.2. <i>Mantillo</i>	31
5.5.3. <i>Suelo</i>	32
<i>5.6. MÉTODOS ESTADÍSTICOS</i>	35
6. RESULTADOS	38
6.1. <i>HOJAS VIVAS</i>	38
6.2. <i>HOJARASCA</i>	42
6.3. <i>REABSORCIÓN DE NUTRIENTES</i>	44
6.4. <i>MANTILLO</i>	46
6.5. <i>SUELO</i>	53
6.6. <i>ACTIVIDAD MICROBIANA</i>	58
7. DISCUSIÓN	62
7.1. <i>EFECTO DE ESPECIES SOBRE DINAMICA DE C, N Y P</i>	62
7.2. <i>INTERACCION ENTRE ESPECIES</i>	69
8. CONCLUSIONES	74
9. LITERATURA CITADA	76

RESUMEN

En el presente trabajo se determinó el efecto de dos especies congéneres de *Quercus* sobre la dinámica de carbono, nitrógeno y fósforo en un fragmento forestal en la cuenca de Cuitzeo. Se plantearon dos hipótesis: a) las dos especies de *Quercus* estudiadas, aportan diferentes cantidades y composición química de la materia orgánica que retornan al suelo, que afectan la dinámica del C, N y P bajo su influencia, y b) en condiciones donde se encuentre la interacción de las especies estudiadas, se presentan patrones sinérgicos con relación a la disponibilidad de nutrientes al compararse con condiciones monoespecíficas.

Para comprobar estas hipótesis se seleccionaron *Q. castanea* y *Q. deserticola* en dos condiciones, solas (*Qc* y *Qd*) y en interacción (*QcX* y *QdX*), bajo las mismas condiciones ambientales, con lo cual se tuvieron cuatro tratamientos. Se colectaron mensualmente hojas vivas y hojarasca asociadas a estas especies, así como también, mantillo y suelo en la estación seca y de lluvias. A las muestras se les determinó las formas totales y las formas más dinámicas de C, N y P, se sometieron a experimentos de mineralización de C y N en laboratorio y se estimó la eficiencia de reabsorción de N y P previo a la senescencia foliar.

Los resultados obtenidos muestran que hay diferencias en la eficiencia de reabsorción de N y P, siendo que *Qc* fue más eficiente que *Qd*. La menor eficiencia de reabsorción genera hojarasca con mayor concentración de N en los tratamientos asociados a *Q. deserticola*. Dicha diferencia en concentración de N total se mantiene en el mantillo asociado a cada especie, lo cual generaría condiciones para promover la liberación de nutrientes, como lo muestran los datos de mantillo y suelo asociados a esta especie en comparación de *Qc*. Cuando las especies se encuentran en interacción, las concentraciones de las formas dinámicas de C y N en el mantillo y suelo asociado a *Q. castanea* (*QcX*) fueron mayores que cuando esta especie se encuentra sola, mientras que *Q. deserticola* en interacción no presentó diferencias con respecto a cuando está sola.

Del análisis de los resultados se concluyó: a) *Q. deserticola* retorna al suelo materia orgánica de mejor calidad química que *Q. castanea* y b) hay un efecto positivo o sinérgico en cuanto a la disponibilidad de nutrientes en el mantillo y suelo asociado a *Q. castanea* cuando ésta en influencia de la materia orgánica proveniente de *Q. deserticola*, mientras que esta última tiene una relación neutra o lineal con la otra especie.

SUMMARY

In this work, the effect of two *Quercus* species on the dynamics of Carbon, Nitrogen, and Phosphorus was analyzed in a forest fragment within the Cuitzeo basin. Two main hypotheses were tested: a) *Quercus* species affects the dynamics of C, N and P by the differences on amount and chemical quality of organic matter inputs to the soil, and b) a synergistic patterns of soil nutrient dynamics were expected when both species are together.

To test these hypotheses, *Q. castanea* and *Q. deserticola* were selected under two conditions in similar environmental characteristics: isolate species (*Qc* and *Qd*), and in a species interaction (*QcX* and *QdX*). In each condition, monthly live sun-leaves and litterfall were collected. Similarly, litter and soil samples were collected in two seasons: dry and wet season (April and September, respectively). Carbon, N and P were analyzed for total and dynamics forms (i.e. available, dissolved and microbial, etc). Additionally, for test nutrient transformation, experimental incubations were done for potential nutrient mineralization. Finally, nitrogen and phosphorous resorption efficiency was calculated for each species condition.

The *Qc* treatments had higher N and P resorption than the *Qd* treatments, resulting a higher N and P litterfall concentrations in the *Q. deserticola* litterfall treatments. Similarly, the litter associated with *Q. deserticola* treatments had the highest N concentration, favoring microbial activity. The available nutrients of litter and soil were higher in samples of *Q. castanea*, when it was associated with *Q. deserticola* than when it was isolated. In contrast, *Q. deserticola* had no differences in both conditions (isolated or in interaction with *Q. castanea*).

As a conclusions: a) *Q. deserticola* returns a higher quality of organic matter than *Q. castanea*, and b) the availability of litter and soil nutrients was improved when *Q. castanea* is associated with *Q. deserticola*, suggesting a synergic nutrient pattern; while *Q. deserticola* had the

same nutrient availability when it was isolate or in interaction with the other plant species. This last condition suggests a neutral species interaction.

1. INTRODUCCIÓN

Las propiedades de los ecosistemas están definidas por los procesos funcionales y éstos, a su vez, regulados por la interacción entre los factores abióticos y las características de las especies; estas últimas son funcionales, de distribución, abundancia e interacciones, y están presentes a diferentes escalas espaciales y temporales (Eviner y Chapin III, 2003; Hooper *et al.*, 2005). Entre los procesos más importantes en los ecosistemas son los biogeoquímicos, ellos determinan la productividad primaria, así como la descomposición de la materia orgánica y la dinámica de nutrientes (Schulze y Mooney, 1993; Hector *et al.*, 2000).

La descomposición de la materia orgánica en los suelos es un proceso clave (Olson, 1963; Singh *et al.*, 1999; Fioretto *et al.*, 2003; Onyekwelu *et al.*, 2006; Pandey *et al.*, 2007, Wang *et al.*, 2008) por ser el mecanismo que, mediante la despolimerización y mineralización de los compuestos orgánicos, es responsable del reabastecimiento del almacén de nutrientes disponibles para las plantas y microorganismos y mantiene la productividad y el flujo de nutrientes en el ecosistema (Xiu y Hirarta, 2005). La descomposición depende de múltiples interacciones entre la temperatura, la humedad, la naturaleza química de la materia orgánica, la fauna edáfica y la comunidad microbiana (Rothe y Binkley, 2001; McClaugherty *et al.* 1985; Scott y Binkley, 1997; Ferrari, 1999; Álvarez *et al.*, 2008, Jonsson y Wardle, 2008).

En cuanto a la naturaleza química de la materia orgánica, ésta depende del tipo de moléculas (*i.e.*, carbohidratos, lípidos, proteínas, lignina, etc.) que la constituyen, la concentración de nutrientes y la presencia de metabolitos secundarios (como taninos y compuestos fenólicos) (Davey *et al.*, 2007, Jonsson y Wardle, 2008), aspectos que son reguladas por las características intrínsecas de las especies vegetales, tales como la absorción, uso y pérdida de nutrientes (Killingbeck, 1996; Xu y Hirata, 2005, Aubert *et al.*, 2010); así como, por relaciones indirectas que determinan su influencia sobre la actividad microbiana, la herbivoría, su interacción con otras

especies y el medio físico y químico (García-Montiel y Binkley, 1998; Hooper y Vitousek, 1998; Hector *et al.*, 2001; Knops *et al.*, 2001).

Por lo anterior, las especies vegetales tienen un efecto regulatorio importante sobre la descomposición y reciclamiento de nutrientes, dependiente de la naturaleza química de la materia orgánica que retornan al suelo, llegando inclusive a inducir cambios persistentes en el tiempo y que pueden determinar la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas (Vinton y Burke, 1995, García-Montiel y Binkley, 1998, Madritch y Hunter, 2002, Schweitzer *et al.*, 2005; Aubert *et al.*, 2010). Pero aún se encuentra en discusión cuál es el efecto de la riqueza de especies vegetales sobre los procesos antes descritos, debido que se han reportado condiciones contradictorias en diferentes trabajos (Hooper *et al.*, 2005).

Al respecto, el efecto de la riqueza de especies continúa siendo ambivalente. Por un lado se ha documentado que el incremento en la riqueza de especies favorece un mejor funcionamiento de los ecosistemas (Ewel *et al.*, 1991; Tilman *et al.*, 1996); mientras que otros estudios refieren que la riqueza de especies *per se* no tiene un efecto significativo sobre ese. Este comportamiento es conocido como funcionalidad idiosincrásica, la cual “depende” de las especies estudiadas, ya que éstas pueden presentar efectos positivos o nulos al incrementarse el número de especies (Blair *et al.*, 1990; Naeem, 1994; Wardle *et al.*, 1997; Smith y Bardford, 2003). También se ha reportado que el número de especies tiene efectos positivos o negativos. Dependiendo la combinación de especies vegetales puede haber efectos complementarias en cuanto a la cantidad y naturaleza química de la materia orgánica que regresan al suelo e incrementan la tasa de descomposición o liberación de nutrientes, mientras que otras combinaciones pueden tener efectos contrarios (Chapman *et al.*, 1988; Fyles y Fyles, 1993; Gartner y Cardon, 2004; García-Montiel y Binkley, 1998; Hooper *et al.*, 2005; Álvarez *et al.*, 2008).

Se han identificado tres tipos de relaciones funcionales de interacciones de especies vegetales que afectan la descomposición de la materia orgánica y la disponibilidad de nutrientes en el suelo,: lineales o neutras, sinérgicas o positivas y antagónicas o negativas (Kaye *et al.*, 2000; Rothe y Binkley, 2001; Garner y Cardon, 2004; Hättenschwiler *et al.*, 2005; Chapman y Koch, 2007, Djisktra *et al.*, 2009). En condiciones naturales se han descrito relaciones tales como sinérgica-sinérgica, sinérgica-lineal, sinérgica-antagónica o lineal-antagónica. En contraste, en condiciones de plantaciones, aparte de las anteriormente mencionadas (Binkley *et al.* 1992; Kaye *et al.* 2000), se ha reportado que sí pueden presentarse relaciones antagónicas-antagónicas (Djisktra *et al.*, 2009).

La relación lineal se presenta cuando no se encuentran diferencias entre los valores de descomposición del mantillo y disponibilidad de nutrientes en sitios con diferentes especies vegetales en interacción con respecto a los valores de éstas cuando se encuentran las mismas especies solas. Por tanto, la mezcla de mantillos no favorece o limita la descomposición y/o la disponibilidad de nutrientes en el suelo (Blair *et al.*, 1990; Rustad, 1994; Ball *et al.*, 2008).

En la relación sinérgica, la respuesta a las mezclas de especies es mayor que los valores de descomposición y disponibilidad de nutrientes encontrados en sitios monoespecíficos para cada una de las especies estudiadas (Schweitzer *et al.* 2005; LeRoy y Marks 2006; Hättenschwiler y Gasser 2005; Madritch *et al.* 2006; Jonsson y Wardle 2008; Salamanca *et al.*, 1998; Bardgett y Shine, 1999; Wang *et al.*, 2008; Chapman y Newman, 2009). Para explicar esta respuesta se han planteado diferentes mecanismos físicos, como la modificación del microhábitat (Hansen y Coleman 1998; Gartner y Cardon 2004); cambios químicos, que incluye la naturaleza química de la materia orgánica (Seastedt 1984; McTiernan *et al.* 1997; Hoorens *et al.* 2003; Schimel y Hättenschwiler 2007; Meier y Bowman 2008); microbianos, por aumento en la densidad y diversidad de la comunidad microbiana (Blair *et al.* 1990; McArthur *et al.* 1994; Bardgett y Shine 1999; Hector

et al., 1999) y de macrofauna (Hansen y Coleman 1998; Kaneko y Salamanca 1999; Hättenschwiler y Gasser 2005; Hättenschwiler *et al.* 2005; Swan y Palmer 2006; Wardle *et al.* 2006); o alguna combinación de los anteriores, como la translocación de nutrientes entre las poblaciones microbianas por transporte a través de hifas fúngicas (Hector *et al.* 2000; McTiernen *et al.*, 1997).

Se han planteado diferentes hipótesis referentes al efecto de las mezclas de mantillo sobre la descomposición y liberación de nutrientes. Las dos hipótesis con mayor aceptación son: a) la hipótesis de complementariedad de nicho es una de las más aceptadas, la cual reconoce que una mayor heterogeneidad del mantillo favorece la diversidad microbiana y junto con ella, una mayor diversidad de compuestos enzimáticos microbianos claves en la descomposición y la disponibilidad de nutrientes en el suelo (Hector *et al.*, 1999); y b) la hipótesis del efecto potencializado (“priming effect”) o de fertilización (Chapman *et al.*, 1988; Wardle *et al.* 2006), la cual considera que el mantillo de alta calidad (rico en compuestos lábiles) provee mayor disponibilidad de energía y nutrientes, estimulando así a la actividad microbiana, lo cual promueve la descomposición del mantillo de baja calidad (con abundancia en compuestos recalcitrantes) y/o la liberación de los nutrientes en esos compuestos. (Chapman y Koch, 2007).

En contraste, cuando hay una relación antagónica es se reduce la descomposición y/o la disponibilidad de nutrientes de las especies en condiciones de mezcla, en comparación con las mismas especies en condiciones monoespecíficas (Aerts *et al.*, 2003; Knorr *et al.*, 2005; Hobbie, 2008). Así, por ejemplo, el mantillo de una especie puede presentar valores más bajos de descomposición cuando está con otras especies que a cuando se encuentra de manera monoespecífica. Esto puede ser explicado por una mayor concentración de compuestos recalcitrantes como lignina (Chapman *et al.*, 1988, Briones e Ineson, 1996, Hector *et al.*, 2000), la inhibición de la actividad microbiana por compuestos secundarios como taninos o fenoles (Hättenschwiler y Vitousek, 2000), la disminución en la producción de enzimas microbianas para

la degradación de lignina por cambios en las concentraciones de N (Berg y McClaugherty, 2003), o por cambios en la composición de la comunidad de microorganismos (Blair *et al.*, 1990).

Los primeros trabajos sobre efectos de mezclas de especies se realizaron en herbáceas, algunas con interés agrícola (Harper, 1977, Hobbie 1992; Joliffe 1997; Hooper y Vitousek 1998). Mientras que en sistemas naturales, la gran mayoría de los estudios realizados se han enfocado a comparar tasas distintas o distintos números de especies (Finzi *et al.*, 1998; Kaye *et al.*, 2000; Rice y Nagy, 2000; Hooper *et al.*, 2005; Chapman y Koch, 2007; Jonsson y Wardle, 2008; Wang *et al.*, 2008; Hector *et al.*, 2000; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2008; Hui y Jackson, 2009; Jacob *et al.*, 2009) o entre individuos de la misma especie, pero con marcadas diferencias fenotípicas (Madritch y Hunter, 2002, 2005) o genotípicas (Driebe y Whitham, 2000; Schweitzer *et al.*, 2005). Sin embargo, no existen trabajos que estudien especies congéneres con las mismas características fenológicas, ya que este tipo de combinaciones de especies es muy probable que se presente en ecosistemas forestales templados, principalmente en países como México.

1.2. Dinámica de nutrientes en los ecosistemas forestales.

De manera general, los nutrientes - acceden a los ecosistemas forestales por intemperismo (caso del Ca, Na, Mg, K, P, Fe, etc...), por depósito atmosférico (N, P, K, Ca, Mg, etc...) y el N por fijación biológica, pudiendo de este modo entrar a la solución del suelo, desde donde pueden ser absorbidos por las raíces de las plantas. Una vez dentro de las plantas, los nutrientes absorbidos participan en un amplio rango de procesos fisiológicos, y pudiendo ser reabsorbidos (movilizados) antes de la abscisión (separación) de los algunos tejidos de las plantas.

El tejido vegetal muerto que se deposita sobre el suelo, denominado hojarasca, es lo que genera el flujo proveniente de la abscisión. La hojarasca retorna nutrientes en formas orgánicas al

mantillo (suelo forestal u horizonte O) y posteriormente al suelo mineral, donde son descompuestos por los microorganismos del suelo. Durante el proceso de la descomposición, los microorganismos del suelo inmovilizan (incorporan) nutrientes y carbono, ligados orgánicamente, dentro de su biomasa y liberan el exceso de éstos a la solución del suelo donde pueden ser absorbidos por las raíces de las plantas.

Entonces, de manera general se puede sintetizar la dinámica de los nutrientes en los ecosistemas forestales a través de los siguientes pasos (Barnes *et al.*, 1998): a) absorción de nutrientes inorgánicos por las raíces de las plantas donde son adquiridos y asimilados, b) asignación de nutrientes para construcción y mantenimiento de biomasa, c) reabsorción de nutrientes de tejidos senescentes, d) retorno de nutrientes por hojarasca y abscisión de raíces finas y e) liberación de nutrientes inorgánicos por medio del metabolismo microbiano (mineralización) a la solución del suelo durante la descomposición.

El hecho de que los nutrientes se encuentren en la solución del suelo o en los sitios de intercambio, aniónico/catiónico, no asegura que sean absorbidos por las raíces de las plantas (Barnes *et al.*, 1998). Hay dos procesos dinámicos que regulan la movilidad de los nutrientes hacia la superficie de las raíces de las plantas, los cuales son el flujo de masa y la difusión. El flujo de masa es un proceso pasivo donde los iones se mueven junto con el flujo de agua, generado por la transpiración de las plantas, mientras que la difusión ocurre cuando los iones se mueven de una región de mayor concentración a una de menor concentración (Barnes *et al.*, 1998; Thomas y Packham, 2007). En la mayoría de los suelos, la concentración de nutrientes en solución es baja, por lo cual el movimiento de nutrientes por flujo de masa no logra satisfacer las necesidades nutrimentales para el crecimiento de las plantas.

Los aspectos que regulan la probabilidad de absorción de nutrientes son: la solubilidad, la velocidad de difusión y la concentración de éstos, ya que de ello dependerá la capacidad de la planta

para hacerse llegar los nutrientes a la superficie de las raíces. Por ejemplo el P, K y N, en formas de HPO_4^{2-} y H_2PO_4^- ; K^+ y NH_4^+ , se difunden lentamente, mientras el NO_3^- es sumamente móvil y se difunde rápidamente en la solución del suelo; así también, el suministro de nutrientes es comúnmente bajo (especialmente N y P) generando que las plantas busquen activamente los nutrientes en el suelo a través de mecanismos fisiológicos o de cambios morfológicos en la estructura del sistema radicular (Barnes *et al.*, 1998; Göransson *et al.*, 2007).

Los nutrientes son incorporados a las plantas en compuestos biológicamente activos mediante el proceso de absorción, el cual consta de dos pasos. El primer paso es la adquisición, proceso fisiológico por el cual los nutrientes en la solución del suelo pasan activamente a través de la membrana celular. El segundo paso ocurre cuando los nutrientes inorgánicos transportados dentro de la planta son incorporados bioquímicamente en compuestos como aminoácidos, ácidos nucleicos, lípidos o cualquier otro compuesto (Barnes *et al.*, 1998; Thomas y Packham, 2007).

Para incrementar la adquisición de nutrientes de limitada disponibilidad, las plantas tienen un mecanismo enzimático, en el cual las enzimas funcionan como acarreadores para facilitar la captación de nutrientes de la solución del suelo. Esta actividad enzimática está relacionada con la superficie de las raíces muy finas o no suberizadas (ápex) y está regulada por la preferencia de moléculas a ser captadas, por ejemplo algunos árboles muestran una mayor preferencia fisiológica por el NH_4^+ que por el NO_3^- . Algunas de las razones de esta preferencia es que el NH_4^+ es la forma dominante de N (en suelos forestales templados) en la solución del suelo y pequeñas cantidades de este ion pueden inhibir la actividad enzimática relacionada con la captación y asimilación del NO_3^- y que las plantas tienen que reducir el NO_3^- a NH_4^+ antes de ser asimilado y este proceso requiere cantidades sustanciales de energía (Thomas y Packham, 2007).

Un segundo mecanismo fisiológico es la producción de enzimas que liberan nutrientes de la materia orgánica. Este mecanismo ha sido comprobado particularmente para el P ligado

orgánicamente, pudiendo así liberarlo en forma de fosfato. La producción de estas enzimas (fosfatasas) se ha reconocido como una de los principales mecanismos que incrementa la disponibilidad de fósforo en suelos limitados en este nutriente.

La maquinaria de fijación de C en las hojas demanda elevadas cantidades de N y P, al igual que los mecanismos de captación e incorporación de nutrientes en las raíces finas. Como resultado de esto, las hojas verdes y las raíces finas vivas contienen concentraciones más elevadas de nutrientes que otros tejidos como tallos o ramas. Así mismo, estas estructuras se recambian continuamente debido al agotamiento de su función fisiológica, pero antes de desprenderse de la planta pasan por un proceso de preparación o senescencia decidua donde se recuperan algunos nutrientes, reabsorben o reasignan antes de su desprendimiento o abscisión y son almacenados en ramas, en el fuste o en raíces estructurales, los cuales quedan disponibles para la formación de nuevas estructuras funcionales o reproductivas (Leopold, 1961, Killingbeck, 1996; Cartaxana y Catarino, 2002).

La reabsorción es un proceso de reciclado de nutrientes frecuente en la mayoría de las especies vegetales perennes. Aunque, los nutrientes pueden reciclarse a través de la descomposición de la hojarasca y las raíces en el suelo esta última es menos segura, porque, una vez en el suelo, los nutrientes pueden perderse por lixiviación, quedar inmovilizados en formas complejas o ser tomados por competidores (Escudero y Mediavilla, 2003), con lo cual se disminuye la dependencia a la disponibilidad de nutrientes en el suelo (Rentería *et al.*, 2005).

Se ha propuesto que la reabsorción previa a la senescencia foliar responde a la limitación de nutrientes en el suelo para el crecimiento vegetal, pero no siempre las especies de zonas más limitadas en nutrientes son las más eficientes, por ejemplo es sabido que las perennifolias son propias de zonas más limitadas en nutrientes, pero no parece haber diferencias significativas entre caducifolias y perennifolias en la eficiencia de reabsorción (Aerts, 1996, Killingbeck, 1996). Una

alternativa es que la falta de relación entre la limitación en nutrientes y la eficiencia de resorción se deba al efecto de otros factores que podrían interferir con los mecanismos que regulan la eficiencia de la reabsorción, como el estrés hídrico, (Del Arco *et al.*, 1991) o por efecto sobre la duración de la senescencia como temperatura, o estrés oxidativo por radiación UV-B (Lim *et al.*, 2007).

Entonces, la eficiencia de reabsorción depende de la combinación de factores ambientales y de las características fisiológicas de las plantas pero que, como consecuencia, define la concentración final de nutrientes o la calidad en la materia orgánica, hojas o raíces finas, que habrá de retornar al suelo, ser descompuesta y liberar nuevamente esos nutrientes.

La descomposición de la materia orgánica es un proceso de despolimerización de las moléculas orgánicas complejas que la constituyen. Las moléculas despolimerizadas son empleadas como sustrato para los microorganismos una vez incorporadas a la solución del suelo. Este proceso está influenciado por condiciones ambientales principalmente por: la radiación UV, la temperatura, la disponibilidad de agua, las características de la materia orgánica (que dependen del origen como la masa de materia orgánica), la proporción relativa de los diferentes tejidos de las plantas, su composición química y por las características de la comunidad de microorganismos como composición de especies, especialización en el uso de sustratos, actividad enzimática, tasas metabólicas e interacciones entre ellas (Kögel-Kabner, 2002).

Esta despolimerización origina moléculas orgánicas de menor peso molecular, cuya composición química depende de la complejidad de las moléculas de las cuales provienen; por ejemplo, el mantillo está constituido por celulosa (15-60%), hemicelulosa (10-30%), lignina (5-30%), proteínas (2-15%), grasas (1%) y compuestos orgánicos solubles, o disueltos, como azúcares, aminoácidos, ácidos nucleicos o ácidos orgánicos (10%) (Khalida *et al.*, 2007), siendo las formas orgánicas disueltas (<0.25µm) constituyentes de la fracción más dinámica y más fácilmente disponible para las comunidades microbianas (Neff y Asner, 2001).

Los microorganismos liberan enzimas, para romper y solubilizar moléculas, cuyo fin es cosechar la energía química, en términos de C, de los compuestos formados durante la biosíntesis de las plantas. Buscan que la energía obtenida sea mayor que el gasto invertido en la producción de enzimas, por lo cual hay preferencias sobre la utilización de compuestos orgánicos, las cuales dependen de la cantidad de energía liberada, la facilidad de rompimiento de diferentes enlaces químicos, el tamaño y complejidad tridimensional de las moléculas y el contenido de nutrientes principalmente N y P. Todo ello resulta en que aquellas tejidos con moléculas que sean fáciles de romper, simples y con alto contenido de N y/o P son las que van a ser más rápidamente utilizadas (i.e. proteínas vs. lignina o azúcares vs. ceras).

Cuando los nutrientes contenidos en las moléculas son absorbidos por la biomasa microbiana para cumplir diversas funciones metabólicas, se dice que estos nutrientes se encuentran inmovilizados y hasta que cumplen la función para la que fueron adquiridos, entonces son transformados a formas inorgánicas y desechados (mineralizados), hacia la solución del suelo. Por ejemplo, cuando las fuentes de C escasean para cumplir los requerimientos energéticos de la microbiota, ocurre una mortalidad masiva, ya que los esqueletos de C de las proteínas son usados como fuentes de energía y el N es desechado hacia la solución del suelo, en forma de NH_4^+ . El P puede seguir rutas similares a las señaladas para llegar en formas inorgánicas a la solución del suelo (Thomas y Packham, 2007). Una vez en la solución del suelo estos nutrientes pueden ser absorbidos por las plantas, adsorbidos por complejos minerales u orgánicos de intercambio o perdidos del sistema por lixiviación o volatilización como en el caso del N (Berg y McLaugherty, 2003).

Es entonces, que la disponibilidad de nutrientes para ser absorbidos por las plantas es consecuencia de una serie de procesos complejos que dependen de la composición o naturaleza química de la materia orgánica que es retornada al suelo, la cual es reflejo los procesos fisiológicos individuales de las especies vegetales.

2. JUSTIFICACIÓN

En este proyecto, se analiza el efecto de dos especies congéneres de *Quercus*, pertenecientes a secciones distintas, que coinciden bajo las mismas condiciones ambientales con el propósito de determinar su papel en la dinámica de C, N y P. Se ha demostrado que los árboles, vistos de una manera individual, influyen en las propiedades del suelo más intensamente en el área de la proyección de la copa (Turner y Franz, 1985; Boettcher y Kalisz, 1991; Rhoades y Binkley, 1992; Vogt *et al.*, 1995; Ewers *et al.*, 1996; revisión por Rhoades, 1997), pero la influencia de la caída de hojarasca y el efecto sobre el microclima puede llegar a ser en un radio igual a la altura de los árboles (Ferrari y Sugita, 1996; Shure y Phillips, 1987). Con lo cual estudios a esta escala ofrecen un gran potencial para dar una visión fiable de la influencia de especies sobre la dinámica de nutrientes y su comportamiento en condiciones de mezclas de especies.

Mediante la identificación de las relaciones funcionales entre especies vegetales podemos estudiar procesos, medir consecuencias y plantear hipótesis sobre el efecto de la naturaleza química de la materia orgánica retornada al suelo sobre la disponibilidad de nutrientes o la captura de carbono. Un acercamiento adecuado para identificar las relaciones funcionales entre especies es analizar los procesos a escala pequeña, ya que debido a la heterogeneidad ambiental se pueden tener efectos confundidos de las especies con las variables ambientales, tales como la humedad, la temperatura o la orientación de la ladera.

El estudio de estas relaciones de especies de encinos en México, también es relevante porque: nuestro país se ha considerado como un centro de diversificación del género *Quercus*, ya que se presentan el 40% de las especies reportadas en el mundo y se estima que 109 de las 161 especies reportadas en nuestro país son endémicas (Valencia, 2004). Así mismo, Ordoñez *et al.* (2008) han reportado que los bosques de encino presentan los mayores contenidos de carbono almacenado en suelo y el segundo en la biomasa en la región Purépecha, lo cual sugiere su importancia en la captura de carbono.

3. HIPÓTESIS

1.- Las dos especies de *Quercus* objeto de este estudio, afectan la dinámica del C, N y P en su entorno de influencia, al aportar diferentes cantidades y composición química de materia orgánica que retornan al suelo.

Las predicciones derivadas de esta hipótesis son:

Patrones de reabsorción diferentes para N y P en cada una de las especies y por tanto una diferente calidad química entre la hojarasca de ambas especies.

- Cantidades diferentes de retorno de materia orgánica (hojarasca).
- Diferenciación en la concentración de las formas disponibles de C, N y P en el suelo asociado a cada especie.

2.- Donde haya interacción de las especies estudiadas se presentarán patrones sinérgicos en la disponibilidad de nutrientes, con referencia a las condiciones monoespecíficas.

A partir de lo cual se espera:

- Mayores tasas de mineralización de C y N en los sitios de interacción que en sitios monoespecíficos.

Mayor concentración de formas disponibles de C, N y P del mantillo y suelo en los sitios con ambas especies que en sitios en condiciones monoespecíficas.

4. OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Determinar el efecto de dos especies de *Quercus* en la dinámica de C, N y P en un bosque fragmentado de la cuenca de Cuitzeo, Michoacán.

OBJETIVOS PARTICULARES

Analizar el efecto de la calidad química de la materia orgánica asociada a dos especies del género *Quercus* sobre la dinámica de C, N y P en el mantillo y suelo.

Definir el tipo de interacción funcional entre las especies de *Quercus* con base dinámica de formas disponibles y potencialmente solubles de C, N y P en el mantillo y suelo.

5. METODOLOGÍA

5.1. ÁREA DE ESTUDIO.

La cuenca del lago de Cuitzeo se localiza en el sistema volcánico transmexicano, entre los 19° 30' y 20° 05' de latitud norte y 100° 35' y 101° 30' de longitud oeste y ocupa una superficie de aproximadamente 4000 km². Está conformada por colinas, lomeríos bajos y planicies, es decir, es una cuenca relativamente plana y con poca amplitud de relieve, la cual se desarrolla sobre materiales volcánicos de composición intermedia a básica del Mioceno al Cuaternario. La cobertura vegetal dominante corresponde a las clases matorral, bosque y cultivos (López-Granados *et al.*, 2002). En esta cuenca existen fragmentos de bosques en los cuales se han reportado 16 especies de encinos (K. Oyama, 2008 Com. pers.).

Particularmente, el estudio se realizó en la sub-cuenca de Cointzio que cuenta con una extensión de 67 500 ha. Esta sub-cuenca presenta clima templado sub-húmedo con una temperatura media anual de 18°C y precipitación anual media de 900 mm y se ha calculado que el uso del suelo forestal actualmente es del 32%. (Bravo-Espinosa *et al.*, 2009).

5.2. ESPECIES SELECCIONADAS.

Se eligieron especies de secciones distintas dentro del género *Quercus* para tener aún dentro de congéneres cierta distancia taxonómica que pudiera reflejar diferencias funcionales sobre la dinámica y disponibilidad de nutrientes en el suelo.

Ambas especies pertenecen al género *Quercus*, este género se divide a nivel mundial en dos subgéneros *Cyclobalanopsis* y *Quercus* dentro de este último se reconoce cuatro secciones: *Cerris*, *Lobatae* (Encinos rojos), *Protobalanus* (encinos intermedios) y *Quercus* (encinos blancos), de las cuales las tres últimas secciones se encuentran en México (Ramos, 2007).

5.2.1. *Quercus* secc. *Quercus*

Quercus deserticola, **Trelease, 1924**. Arbolillo de 2-7 m de alto, corteza gris; ramillas de 1-3 mm diámetro, densamente pubescentes; hojas jóvenes rojizas, haz verde, envés más pálidos, con pubescencia más densa; hojas maduras oblongas, elípticas, elíptico-oblongas u obovadas, subcoriáceas, ápice agudo u obtuso, mucronado, base cordada o subcordada, borde entero, revoluto, ondulado o dentado, 2 a 5 dientes mucronados de cada lado; haz verde lustroso; peciolo de 2-5(-6) mm de largo, de 0.51 mm diámetro, pubescentes al igual que las ramillas, base engrosada; amentos femeninos con 3 a 10 flores en pedúnculos de hasta 30 mm, densamente pubescentes; fruto anual, solitario o en grupos de 2 o 3 sobre pedúnculos de 2-9 mm de largo; cúpula hemisférica, de 14-17 (-20) mm diam., las escamas con pubescencia blanca, las de la base engrosadas, las superiores menos pubescentes, ápices obtusos, ligeramente elevados; bellota ovoide, pared interna del pericarpo glabra, de 11-13(-19) mm de largo, de 11-15 mm diam., un tercio de su largo incluida en la cúpula. (Romero-Rangel *et al.*, 2002).

Quercus deserticola se reconoce por ser un arbolito con las ramillas densamente pubescentes y hojas de hasta 7.5 cm de largo con bordes revolutos y sin aristas con floración en abril y fructificación de julio a diciembre, comúnmente se le conoce como encino, encino tocuz o encino chico, hay reportes del empleo de su corteza para la extracción de taninos empleados en curtiduría, pero su uso más común en la zona es para la transformación en carbón (Romero-Rangel *et al.*, 2002, Luna-Jose *et al.*, 2003).

Es una especie de distribución muy amplia se localiza desde los 2000-2800 m en los estados de Distrito Federal, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Estado de México, Michoacán y Querétaro, formando parte de bosques de *Quercus*, pastizal y matorral xerófilo, se asocia con *Alnus* y *Cupressus*. (Romero-Rangel *et al.*, 2002, Valencia, 2004)

5.2.2. *Quercus sect Lobatae*

Quercus castanea Nee, 1801. Árbol de 5 a 20 m de alto, tronco de 40-80 cm diam.; ramillas de (0.5-) 1-2 mm diam., de color café claro a oscuro, pubescentes, a veces glabras con varias costillas; hojas jóvenes muy parecidas a las maduras, haz verde con pubescencia principalmente en la base y nervaduras, envés densamente pubescente; hojas maduras gruesas, elípticas, elíptico-oblongas, oblanceoladas ó lanceoladas.

Ápice agudo u obtuso, aristado, base redondeada a cordada, borde plano o ligeramente revoluto, entero o dentado, con 1-7 aristas de hasta 2 mm de largo, en cada lado del tercio o mitad superior; haz verde claro a oscuro, lustroso, finamente rugoso por las nervaduras, glabro excepto cerca del peciolo, nervadura central elevada principalmente en la base, nervaduras primarias y secundarias impresas, las menores forman un retículo pálido; envés muy pubescente, la abundancia de tricomas disminuye con la edad, pubescencia grisácea; peciolos pubescentes o glabros; amentos masculinos de 6 cm de largo, pedúnculos pubescentes; amentos femeninos con 1 o 2 flores, pedúnculos de 3-5 mm de largo, con pubescencia muy corta formada de tricomas estrellados; fruto anual, 1 o 2 sesiles o sobre un pedúnculo de 1-7 mm de largo; cúpula hemisférica de 9-14 mm diam., con escamas algo engrosadas en la base, ápice obtuso y papiraceo, pubescentes a casi glabras, de color café rojizo; bellota anchamente ovoide, pared interna del pericarpo lanosa, de 5-15 mm de largo y de 8-11 mm diam., incluida en la cúpula de un tercio a un medio de su largo. (Romero-Rangel *et al.*, 2002).

Quercus castanea se reconoce por sus hojas aristadas y envés con las nervaduras conspicuamente elevadas y reticuladas, con floración en junio-julio y fructificación de agosto a diciembre, comúnmente se le conoce como encino negro, encino amarillo, encino rojo, palo colorado, encino pipitillo o aguacatillo. Sus bellotas se emplean para alimentación de ganado por su alto contenido de carbohidratos, la madera se emplea para la fabricación de herramientas y la transformación en carbón. (Romero-Rangel *et al.*, 2002, Luna-Jose *et al.*, 2003).

En México se distribuye en los estados de Colima, Distrito Federal, Durango, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Estado de México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Sonora, Sinaloa y Veracruz, también en Guatemala distribuida desde los 1180 a los 2600 m. de altitud. Se encuentra en bosques de *Pinus*, *Quercus* y *Pinus-Quercus*, pastizal con matorral xerófilo y bosque mesófilo de montaña; es frecuente encontrarla en encinares perturbados. (Romero-Rangel *et al.*, 2002, Valencia, 2004)

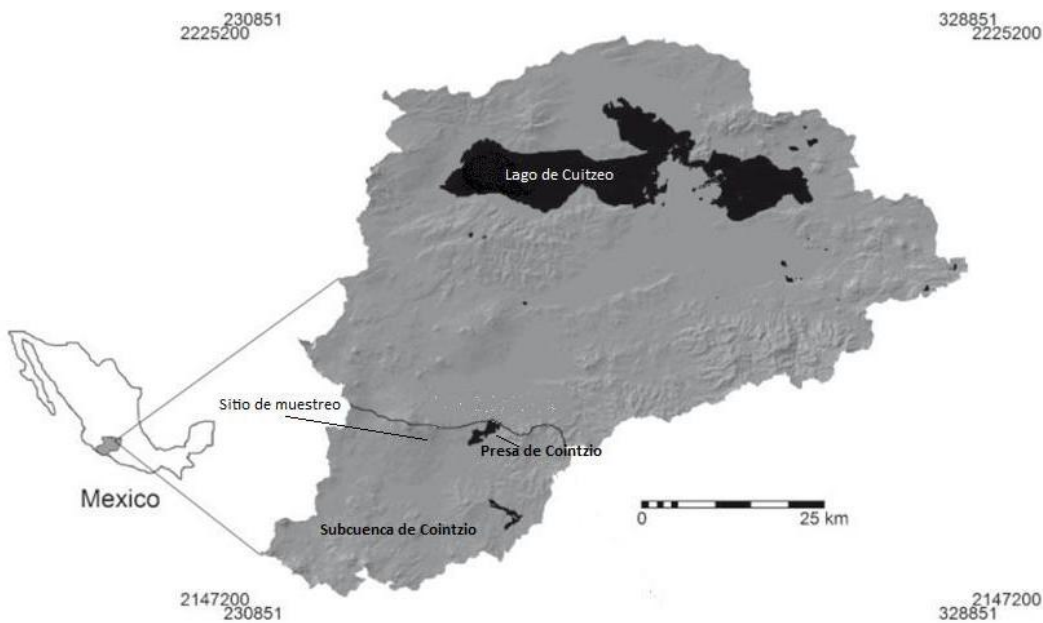
5.3. ESTRUCTURA DEL TRABAJO

El presente trabajo aborda dos preguntas principales. La primera analiza el efecto de dos especies de *Quercus* sobre la calidad de la materia orgánica que retornan, sobre la dinámica de C, N y P en el mantillo y el suelo, y sobre la actividad microbiana. Para analizar la calidad de la materia orgánica se midieron las siguientes variables: masa de área foliar (LMA), concentración y contenido de C, N y P de las hojas vivas y de la hojarasca, y la estimación de la eficiencia de reabsorción de N y P. Para el estudio de la dinámica de C, N y P en el mantillo y suelo se analizaron: las formas totales, disponibles, potencialmente solubles y microbianas. Por último, la actividad microbiana se evaluó mediante experimentos *in vitro* bajo condiciones controladas de laboratorio.

En la segunda pregunta se analiza la relación funcional de las especies en interacción con base en la dinámica de las formas disponibles y potencialmente solubles, para lo cual se emplearon las diferencias obtenidas en las pruebas estadísticas en la comparación entre cada especie y su correspondiente en interacción de las mismas variables utilizadas para la pregunta anterior. Por lo anterior, se presentan los resultados de cada variable con base al modelo experimental completo, mientras que en la discusión se interpretan para responder las dos preguntas planteadas.

5.4. TRABAJO DE CAMPO

5.4.1. Sitio de muestreo. Se seleccionó un fragmento poco perturbado ($19^{\circ} 37' 01.6''$ latitud norte; $101^{\circ} 20' 07.6''$ longitud oeste) con una extensión mayor a 12 ha ubicado en el cerro el Remolino del complejo del volcán el Aguila (Mapa 1), este predio es propiedad del ejido Joyas de la Huerta del municipio de Morelia dentro de la subcuenca de Cointzio. El sitio presenta una temperatura media anual de 17.6°C con presencia de la estación húmeda de junio a septiembre, cuya precipitación anual es de 791.6 mm (estación meteorológica de Cointzio; Servicio Meteorológico Nacional, 2010). Los suelos son de origen volcánico clasificados como Luvisol crómico sobre basaltos del cuaternario (INEGI, 1983; Mendoza *et al.*, 2001).



Mapa 1. Ubicación del sitio de muestreo (Modificado de Bravo-Espinosa *et al.*, 2009).

Se seleccionó una ladera con orientación SE e inclinación de la pendiente promedio de 30%. En la misma unidad de ladera a cada extremo de la misma existe la dominancia de cada una de las especies escogidas y en la parte central una franja donde ambas especies se encuentran en combinación, con lo cual se definieron los “tratamientos” en solas (dominancia de una especie con baja probabilidad de combinación de mantillos) e interacción (combinación entre especies y

mantillos) quedando definidos como *Quercus castanea* sola (*Qc*), *Q. castanea* en interacción (*QcX*), *Q. desertícola* en interacción (*QdX*) y *Q. desertícola* sola (*Qd*).

5.4.2. Caracterización de suelos. Se realizaron tres calicatas para la descripción morfológica de los perfiles del suelo según el manual **para la descripción de suelos en campo de Cuanalo** de la Cerda (1990). Estos perfiles se localizaron en la zona de ladera baja de *Q. desertícola* (perfil 1; foto 1A), la zona de ladera alta de *Q. desertícola* (perfil 2; foto 1B) y la zona de ladera media de *Q. castanea* (perfil 3; foto 1C). Lo anterior fue para determinar que los tratamientos se encontraran sobre suelos que al menos en los primeros 20 cm. no mostraran diferencias morfológicas que pudieran ser un factor importante que influyera en los resultados.

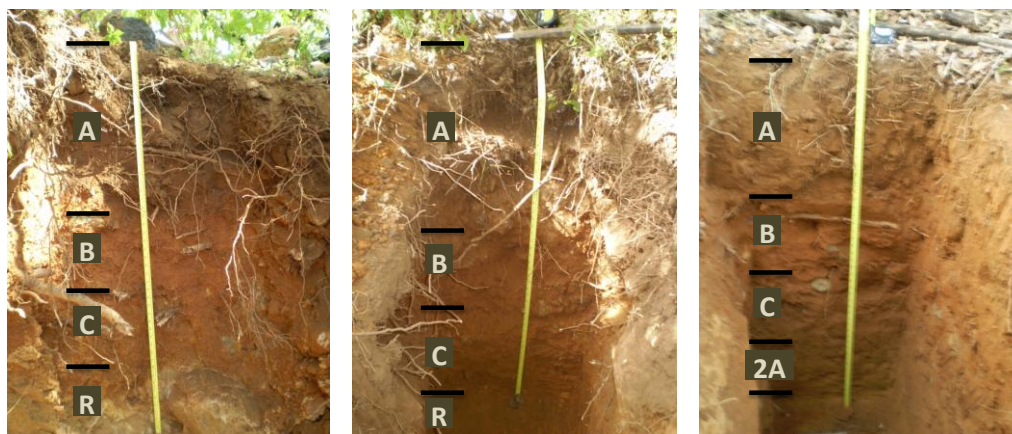


Foto2. Perfiles de suelo para la descripción morfológica

Descripción morfológica de perfil 1 (zona ladera baja *Q. desertícola*)

Horizonte O. Profundidad de 3-0 cm formado por hojas y ramas de *Quercus* y herbáceas, tallos de arbustos y herbáceas y fragmentos de corteza.

Horizonte A (0-50cm). La superficie está 80% cubierta por mantillo, 25% por pedregosidad y el resto por material suelto y herbáceas; ésta tiene una transición tenue con el Horizonte B con límite ondulado, suelo ligeramente húmedo, color en húmedo pardo rojizo oscuro (5YR 2.5/2) y en seco pardo rojizo oscuro (5YR 3/2), textura al tacto franco arcillo arenosa, muy pedregoso (40%) de

pedras grandes subangulares, estructura moderadamente desarrollada con consistencia blanda en seco, muy friable cuando húmeda y ligeramente pegajosa y no plástica cuando muy húmeda; sin estratos endurecidos, cutanes, nódulos o concreciones. Los poros son numerosos desde micro a macroporos de 2mm de diámetro, continuos de orientación oblicua ubicados dentro y fuera de los agregados, permeabilidad rápida, raíces abundantes desde finas hasta medias (10 mm), se presentaban larvas de coleóptero y el suelo está bien drenado.

Horizonte B (50-80cm.). Tiene una transición irregular con el Horizonte C. Ligeramente húmedo. Color en húmedo rojo amarillento (5YR 4/6) y en seco pardo rojizo (5YR 5/4), textura arcillosa, 5% de predregosidad con piedras pequeñas redondeadas y subangulares. Estructura fuertemente desarrollada poliédrica subagular, de consistencia dura en seco, cuando húmeda firme y muy pegajosa y plástica cuando muy húmeda, no presenta estratos endurecidos, cutanes, nódulos y concreciones. Poros numerosos desde micro hasta finos continuos, oblicuos, ubicados dentro de los agregados, tubulares, permeabilidad rápida, raíces comunes desde muy finas hasta muy gruesas de hasta 30 mm, drenaje bueno.

Horizonte C (80-110 cm.). Transición tenue mayor a 10 cm, con límite irregular al horizonte R, ligeramente húmedo, color en húmedo pardo rojizo (5YR 4/4) y en seco rojo amarillento (5YR 5/6). Textura franco-arenosa al tacto con 15% de pedregosidad de tamaño medio con moderado grado de intemperización, subangulares, estructura fuertemente desarrollada de consistencia dura en seco, firme en húmedo y muy pegajosa y plástica cuando muy húmeda. No presenta estratos endurecidos, ni nódulos pero en forma localizada se tienen cutanes (Mn probablemente) persistiendo en algunos macroporos. Poros frecuentes desde micros hasta medios, continuos, oblicuos dentro de los agregados, tubulares, permeabilidad rápida, raíces comunes desde finos a delgadas, suelo bien drenado.

Horizonte R (>110). Roca basáltica

Descripción morfológica de perfil 2 (zona ladera alta Q. deserticola)

Horizonte O. Profundidad de 3-0 cm formado por hojas y ramas de *Quercus* y herbáceas, tallos de arbustos y herbáceas y fragmentos de corteza.

Horizonte A (0-45cm). La superficie está 80% cubierta por mantillo, 25% pedregosidad y el resto por material suelto y herbáceas, tiene una transición tenue con el Horizonte B con límite ondulado, suelo ligeramente húmedo, color en seco pardo rojizo oscuro (5YR 3/2) y en húmedo pardo rojizo oscuro (5YR 2.5/2), textura al tacto franco arcillo arenosa, muy pedregoso (40%), con piedras grandes subangulares, estructura moderadamente desarrollada con consistencia blanda en seco, muy friable cuando húmeda y ligeramente pegajosa y no plástica cuando muy húmeda; no se presentan estratos endurecidos, cutanes, nódulos o concreciones. Los poros son numerosos desde micro a macroporos de 2mm de diámetro, continuos de orientación oblicua ubicados dentro y fuera de los agregados, permeabilidad rápida, raíces abundantes desde finas hasta medias (10 mm), se presentan larvas de coleóptero y el suelo está bien drenado.

Horizonte B (45-75cm.). Tiene transición irregular con el Horizonte C. Ligeramente húmedo. Color en seco pardo rojizo (5YR 5/4) y en húmedo rojo amarillento (5YR 4/6), textura arcillosa, 5% de pedregosidad con piedras pequeñas redondeadas y subangulares. Estructura fuertemente desarrollada poliédrica subagular, de consistencia dura en seco, cuando húmeda firme y muy pegajosa y plástica cuando muy húmeda, no presenta estratos endurecidos, cutanes, nódulos y concreciones. Poros numerosos desde micro hasta finos continuos, oblicuos, ubicados dentro de los agregados, tubulares, permeabilidad rápida, raíces comunes desde muy finas hasta muy gruesas de hasta 30 mm, drenaje bueno.

Horizonte C (75-100 cm.). Transición tenue mayor a 10 cm, límite irregular al horizonte R, ligeramente húmedo, color en seco rojo amarillento (5YR 5/6) y en húmedo pardo rojizo (5YR 4/4). Textura franco-arenosa al tacto con 15% pedregosidad, con piedras medias con moderado grado de

intemperización con formas subangulares, estructura fuertemente desarrollada de consistencia dura en seco, firme en húmedo y muy pegajosa y plástica cuando muy húmeda, no presenta estratos endurecidos, ni nódulos. Poros frecuentes desde micros hasta medios, continuos, oblicuos dentro de los agregados, tubulares, permeabilidad rápida, raíces comunes desde finos a delgadas, suelo bien drenado.

Horizonte R (>100). Roca basáltica

Descripción morfológica de perfil 3 (zona ladera media Q. castanea)

Horizonte O. Profundidad de 5-0 cm formado por hojas y ramas de *Quercus* y herbáceas, tallos de arbustos y herbáceas y fragmentos de corteza.

Horizonte A (0-40cm). La superficie está 80% cubierta por mantillo, 10% afloramiento de rocas y el resto por material suelto y herbáceas, tiene una transición media con el Horizonte B con límite ondulado, suelo ligeramente húmedo, color en húmedo pardo rojizo oscuro (5YR 3/3) y en seco pardo rojizo (5YR 4/3), textura al tacto franco-arenosa con pedregosidad ligera de piedras media y pequeñas subangulares, estructura moderadamente desarrollada con consistencia blanda en seco, friable cuando húmeda y ligeramente pegajosa y no plástica cuando muy húmeda; no se presentan estratos endurecidos, cutanes o nódulos. Los poros son numerosos desde micro a finos, continuos de orientación oblicua y horizontal ubicados dentro y fuera de los agregados, permeabilidad muy rápida, raíces abundantes desde finas hasta gruesas (30 mm), se presentan larvas de coleóptero y el suelo está bien drenado.

Horizonte B (40-75cm.). Tiene transición de entre 5 a 7 cm con límite ondulado con el Horizonte C. Ligeramente húmedo. Color en húmedo rojo amarillento (5YR 4/6) y en seco rojo amarillento (5YR 5/6), textura arcillosa, 40% de pedregosidad con piedras de hasta 10 cm de

diámetro, subangulares. Estructura moderadamente desarrollada poliédrica subangular, de consistencia blanda en seco, cuando húmeda friable y pegajosa y plástica cuando muy húmeda, no presenta estratos endurecidos, cutanes ni nódulos. Poros numerosos desde micro hasta muy finos continuos, oblicuos, ubicados dentro de los agregados, tubulares, permeabilidad rápida, raíces comunes desde finas hasta gruesas de hasta 30 mm, drenaje muy bueno.

Horizonte C (75-100 cm.). Transición con el horizonte 2A tenue en 5 cm, límite ondulado, ligeramente húmedo, color en húmedo pardo rojizo (5YR 4/4) y en seco rojo amarillento (5YR 4/6). Textura franco-arcillosa al tacto con 20% de pedregosidad, conformada por piedras pequeñas a muy grandes subangulares, estructura moderadamente desarrollada de consistencia blanda en seco, friable en húmedo y pegajosa y plástica cuando muy húmeda, no presenta estratos endurecidos, cutanes ni nódulos. Poros frecuentes desde micros hasta finos, continuos, oblicuos dentro de los agregados, tubulares, permeabilidad rápida, raíces comunes desde finas a gruesas de hasta 30 mm, suelo bien drenado.

Horizonte 2A (100-126 cm). Suelos ligeramente húmedo, color en húmedo pardo fuerte (7.5YR 4/6) y en seco pardo fuerte (7.5YR 5/6), textura al tacto franco-arenoso, sin piedras de estructura poliédrica subangular, fuertemente desarrollada, de consistencia en seco muy duro, cuando húmedo muy firme y ligeramente pegajoso y plástico cuando muy húmedo, no presenta estratos endurecidos, cutanes ni nódulos. Los poros son numerosos de micro a finos, continuos de orientación caótica, dentro y fuera de los agregados, los hay intersticiales y tubulares; permeabilidad muy rápida, raíces comunes, finas y delgadas y horizonte bien drenado.

Como resultado de la caracterización del perfil de suelo asociado a cada tratamiento, concluimos que no hay elementos para suponer que pudieran presentarse efectos confundidos relacionados con ellos ya que en los primeros 100 cm. muestran las mismas características de desarrollo edáfico.

5.4.3. La unidad experimental. Se seleccionaron seis individuos por tratamiento siendo ésta la unidad experimental. La selección de estos individuos fue mediante el trazo un transecto de 120m paralelo a la orientación de la ladera y ancho de banda de 50m, donde a cada 20m a favor de la ladera se seleccionó un individuo, siendo primero los pertenecientes a las interacciones. A partir de ahí se marcó un transecto perpendicular de 25 m. a partir del límite del transecto principal, en este se aleatorizó el individuo a muestrear. Este procedimiento se llevó a cabo para evaluar el efecto de la posición en la ladera en caso que fuera una fuente de varianza importante. El área fue de 1.2 ha (120X100 m.) donde se encuentran todos los tratamientos. Se midieron los diámetros a la altura del pecho (DAP) de los individuos seleccionados, siendo para Qc 52.9 ± 11.7 cm, QcX 36.6 ± 4.9 cm, QdX 53.9 ± 8.6 cm y Qd 63.9 ± 11.4 cm, los cuales no resultaron diferentes bajo una prueba de análisis de varianza ($F=1.4$ $p=0.27$).

5.4.4. Muestreo.

Hojas vivas. Se cortaron 30 hojas vivas expuestas al sol de cada árbol con un cortador de extensión telescópica, los criterios de selección de los sitios de corte y selección de las hojas fue aleatorio, teniendo para el último caso que fueran aquellas que no presentaran agallas para evitar posibles interferencias por modificaciones en la química foliar. Las colectas de las hojas se realizaron mensualmente durante la etapa de la máxima expansión a la del inicio de la senescencia (julio del 2008 a enero del 2009). Los límites temporales del muestreo se establecieron mediante observación en campo ya que no se cuenta con información sobre la fenología de estas especies en general ni específico para el sitio.

Hojarasca. Se colocaron trampas circulares de hojarasca con un área de 0.51m^2 y a 1m del suelo bajo cada árbol y se cuidó que todas las trampas estuvieran en la misma posición con respecto al árbol. Las trampas se instalaron a partir del mes de julio del 2008 hasta el mes de julio del 2009.

El número de trampas no se mantuvo constante durante todo el muestreo, debido a pérdidas por vandalismo y pastoreo de ganado. Las muestras fueron guardadas en refrigeración hasta el procesamiento de las mismas.

Suelo y mantillo. Se determinó la proyección de la copa del árbol sobre el suelo, esta área fue subdividida en cinco gajos de 72° dentro de los cuales se aleatorizó el punto de toma de muestra tanto en posición (0° - 72°) como en distancia al fuste (0-borde de copa).

Una vez ubicados los puntos el mantillo se muestreó con un aro de pvc de 16cm de diámetro (201.06cm^2). Una vez retirado el mantillo se obtuvo la muestra de suelo con una barrena tipo holandesa de 5 cm de diámetro de 0 a 15cm de profundidad. Las cinco muestras de mantillo fueron guardadas por separado, mientras que con las muestras de suelo se elaboró una muestra compuesta. Las muestras de mantillo y suelo fueron guardadas en bolsas herméticas bajo oscuridad y refrigeración hasta el momento de los análisis, esto para inhibir la actividad microbiana. Los muestreos de suelo y mantillo se realizaron en la temporada seca (abril, 2008) y la temporada húmeda (septiembre, 2008).

5.5. ANÁLISIS EN LABORATORIO.

Consideraciones generales. Los análisis de carbono en todas las fracciones se realizó en un Total Carbon Analyzer marca UIC mod CM 5012 (Chicago, EUA) basado en detección coulométrica (Huffman, 1977), el cual cuenta con un modulo para la determinación de formas inorgánicas de C. Las cuantificaciones de N y P en todas las fracciones y formas se realizaron en un auto analizador 3Bran-Luebbe (Norderstedt, Alemania).

5.5.1. Hojas vivas y Hojarasca.

Masa de área foliar (LMA). Se determinó el área foliar (libres del peciolo) de las hojas vivas correspondiente a todos los muestreos mensuales y de la hojarasca de los meses correspondiente a la máxima producción. Las mediciones se realizaron en un Delta-T Image Analyzer, posteriormente las muestras fueron secadas en horno a 60°C por 72 h y pesadas. Para el cálculo del LMA se dividió el peso seco de las hojas entre el área foliar (Rentería *et al.*, 2005). El dato del LMA se empleó para estandarizar la concentración de N y P en hojas y hojarasca para el cálculo de la eficiencia y capacidad de absorción.

Formas totales de C, N y P (mg g^{-1}). Para la determinación de las formas totales de nutrientes las muestras fueron secadas a 60°C por 72 h, molidas en un Thomas Scientific Mill y tamizadas por malla 40 mesh de abertura.

El carbono total (Ct) se determinó en el equipo antes mencionado mediante combustión a 950°C bajo flujo de O_2 lo cual genera que las formas de C se transformen a CO_2 y se pueda hacer la detección coulométrica (Huffman, 1977); éste valor de concentración de Ct se asumió como la concentración de carbono orgánico total (COT).

Así también, se determinó la concentración de N y P totales (NT y PT respectivamente) en el extracto resultante de una digestión ácida [H_2SO_4 y H_2O_2 (7:1) y una mezcla de K_2SO_4 + CuSO_4 (10:1) como catalizador] a 360°C, el Nt se cuantificó por el método de macroKjeldahl (Bremmer, 1996) y Pt por espectrofotometría a 660 nm posterior a la reacción de los iones fosfato con molibdato de amonio el cual se reduce mediante interacción con ácido ascórbico (Murphy y Riley, 1962).

Eficiencia y capacidad (proficiency) de reabsorción. Para la estimación de la eficiencia de reabsorción, las concentraciones de los elementos primero se transformaron a contenido foliar multiplicando la concentración (mg g^{-1}) por el LMA (g cm^{-2}) obteniendo así el contenido de N y P

por unidad de área (mg cm^{-2}). La eficiencia de reabsorción (%) fue calculada como el contenido de hojas vivas del mes que presentó el valor más alto menos el contenido en la hojarasca del mes de mayor producción y dividido entre el contenido de hojas vivas del mes que presentó el valor más alto (Killingbeck y Costigan, 1988).

El contenido de N y P en hojas senescentes (mg cm^{-2}) de la fecha que presentó la máxima producción de hojarasca fue usado como medida de la capacidad de reabsorción; donde las bajas concentraciones finales corresponden a altas capacidades de reabsorción. Se define como reabsorción completa para N $< 50\mu\text{g cm}^{-2}$ y para P $< 3 \mu\text{g cm}^{-2}$ (Killingbeck, 1996). Se seleccionaron para los cálculos de reabsorción el muestreo de hojas donde el LMA alcanzó su máximo valor y donde se presentó el mayor contenido de N y P contra el muestreo de mayor producción de hojarasca para cada especie.

Producción de hojarasca. Se cuantificó el material total recuperado de las trampas, el cual fue dividido entre el área en el tiempo total de colecta expresándose como $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$.

5.5.2. Mantillo.

Contenido de mantillo. El cálculo del contenido de mantillo, expresado en g m^{-2} , se realizó con base al peso seco ajustado de la muestra. El ajuste de peso se realizó para eliminar el peso del suelo residual en la muestra mediante la incineración de una submuestra en una mufla a 450°C por 4 hr. El peso residual (expresado como porcentaje de la submuestra) de la incineración fue empleado como factor de corrección para lo cual se multiplicó este factor al peso del suelo seco.

Formas totales de C, N y P (mg g^{-1}). Para la determinación de las formas totales de nutrientes en las muestras de mantillo fueron secadas a 60°C por 72 h, molidas en un Thomas

Scientific Mill y tamizadas por malla 40 mesh de abertura. La concentración de carbono orgánico total (COT), NT y PT se determinaron mediante los métodos antes descritos.

Formas potencialmente solubles de C, N y P ($\mu\text{g g}^{-1}$). La extracción de las formas potencialmente solubles en mantillo fresco se realizó en relación 1:25 p/v en agua deionizada. Las muestras se agitaron por 30 min a 180 rpm, posteriormente se filtraron por papel Whatman #42 y el filtrado se paso por una membrana millipore de 0.45 μm mediante vacío (Jones y Willett, 2006).

La cuantificación las formas de carbono total potencialmente soluble (CTD), carbono inorgánico potencialmente soluble (CID) y carbono orgánico potencialmente soluble (COD) se realizó siguiendo el mismo procedimiento que para las formas totales, pero con la modificación del modulo para líquidos.

Así mismo, se determinó la concentración de las formas de N y P potencialmente solubles, para las formas inorgánicas (NH_4^+ , NO_3^- y PID) se leyó el extracto directamente. Las formas totales (NTD y PTD) se sometieron a digestión ácida con H_2SO_4 , y H_2O_2 a 360°C , la digestión tiene por finalidad mineralizar las formas orgánicas a NH_4^+ y PO_4^- respectivamente. Las formas orgánicas disueltas (NOD y POD) se calcularon por la diferencia entre las formas totales y las inorgánicas, en particular para el caso del N esta diferencia fue sólo entre NTD y NH_4^+ .

5.5.3. Suelo

pH. Se determinó el pH del suelo a humedad de campo en agua deionizada en relación 1:10 p/v. El suelo en solución se agitó durante 30 minutos a 180 revoluciones por minuto (rpm) posteriormente se realizó la lectura con un potenciómetro marca Corning equipado con electrodo de vidrio manteniendo la muestra movimiento con un agitador magnético.

Formas totales de C, N y P ($mg\ g^{-1}$). Para la determinación de las formas totales de nutrientes las muestras de suelo mantillo fueron secadas a $60^{\circ}C$ por 72 h y se eliminaron todos los residuos vegetales y animales reconocibles posteriormente se molieron y tamizaron por malla 100 mesh de abertura.

Al valor cuantificado de C total (Ct) se le resta la concentración de C inorgánico (Ci) para determinar la concentración de C orgánico total (COT). Así también, se determinó la concentración de N y P totales (NT y PT respectivamente) en el extracto resultante de una digestión ácida [H_2SO_4 y H_2O_2 (20:1) y una mezcla de $K_2SO_4 + CuSO_4$ (10:1) como catalizador] a $360^{\circ}C$, el Nt se cuantificó por el método de macroKjeldahl (Bremner, 1996) y Pt por espectrofotometría a 660 nm según lo descrito con anterioridad (Murphy y Riley, 1962).

Formas disponibles de N y P ($\mu g\ g^{-1}$). Se determinó la concentración de NH_4^+ -N y NO_3^- -N en suelo fresco, previa remoción de rocas y fragmentos vegetales, mediante la extracción con KCl 2 M. Las muestras fueron agitadas durante 30 min a 180 rpm y filtradas por papel Whatman #42 (Robertson et al., 1999) en el extracto obtenido se determinó la concentración de NH_4^+ -N y NO_3^- -N por colorimetría por el método de fenol-hipoclorito (Technicon, 1997).

La determinación de la concentración de P supuestamente disponible (P_{NaHCO_3}) se efectuó con base a la modificación del método de fraccionamiento secuencial de Hedley (Tiessen y Moir, 1993), el cual refiere que es la suma de las dos primeras fracciones (extracción en H_2O y en $NaHCO_3$). En esta fracción extraíble se determinó la concentración total (PT) previa digestión ácida con H_2SO_4 y $(NH_4)_2S_2O_8$ y la concentración de la fracción inorgánica (PI), pudiendo así obtener la fracción de P orgánico (PO) fácilmente mineralizable como la diferencia del PT menos PI.

Debido a las características de color ámbar que presentaron las extracciones de P, se tuvieron que realizar dos lecturas por muestra, una primera con la reacción para la formación del complejo fosfomolibdico (color azul) y otra sin esta reacción, para determinar el valor de

interferencia en la absorbancia debida al color ámbar de la muestra. Este valor fue utilizado para ajustar los valores con la reacción de color y de esta manera evitar la sobrecuantificación colorimétrica de la concentración de fosforo.

Formas potencialmente solubles de C, N y P ($\mu\text{g g}^{-1}$). La extracción de las formas potencialmente solubles en suelo fresco, previa remoción de rocas y fragmentos vegetales, se realizó con una relación 1:5 p/v en agua deionizada. Las muestras se agitaron por 30 min a 180 rpm, posteriormente se filtraron por papel Whatman #42 y el filtrado se pasó por una membrana millipore de 0.45 μm mediante vacío. La cuantificación las formas de C(CTD, CID, COD), N(NTD, NH_4^+ , NO_3^- , NOD) y P(PTD, PID, POD) se realizo mediante los métodos ya descritos.

C y N en biomasa microbiana ($\mu\text{g g}^{-1}$). El C biomasa (Cmic) y el N biomasa (Nmic) se midió en la biomasa microbiana del suelo fresco, previa remoción de rocas y fragmentos vegetales, mediante el método de fumigación-extracción (Vance *et al.* 1987). Las muestras fumigadas y no fumigadas fueron incubadas por 24h a 25°C (Brookes *et al.* 1985). El Cmic y Nmic fue extraído de ambas muestras fumigadas y no fumigadas con K_2SO_4 0.5M, filtradas por papel Whatman No. 42 y cuantificadas como las formas de C y N orgánico potencialmente solubles.

El Cmic y el Nmic fue calculado a partir de la diferencia de la concentración de las muestras fumigadas menos las no fumigadas y divididas entre el coeficiente de extracción 0.45 para Cmic (Joergensen 1996) y 0.54 para Nmic (Joergensen y Mueller, 1996).

Mineralización potencial de C y N. Para la estimación de la mineralización potencial de C se utilizaron 50g de suelo fresco, previa separación de rocas y fragmentos vegetales, y se colocaron en tubos de cloruro de polivinilo (PVC) acondicionado con una malla de 0.17 mm en en uno de los extremos. El suelo se humedeció a capacidad de campo por capilaridad y se introdujo a un frasco de vidrio junto con una trampa para CO_2 , la cual consiste en un frasco que contenía 10mL de NaOH 0.5N. (Robertson *et al.*, 1999)

Las muestras fueron incubadas a 25°C en condiciones aerobias y en oscuridad durante 14 días. Se realizaron mediciones del CO₂ capturado en las trampas en los días 2, 6, 10 y 14. Para lo anterior al NaOH se le adicionó 5mL de BaCl 1N para provocar la precipitación del Na₂CO₃ y se cuantificó el NaOH residual con HCl 0.5N (Robertson *et al.*, 1999).

Para la cuantificación de la mineralización neta de N, los primeros parámetros a determinar fueron la amonificación potencial como la diferencia entre el NH₄⁺ postincubación menos el NH₄⁺ inicial (ΔNH_4^+) y la nitrificación potencial (ΔNO_3^-). Propiamente, la mineralización potencial de N se estimó como la suma algebraica de la amonificación potencial más la nitrificación potencial. las formas de N disponible y potencialmente solubles para calcular la transformación de estas fracciones durante el tiempo del experimento con los métodos ya descritos.

Transformaciones de formas orgánicas lábiles de C y N. Se estimó la transformación de COD (ΔCOD) durante el experimento de incubación, descrito anteriormente, como la diferencia del COD postincubación menos el COD inicial. Así mismo se determinaron los cambios en el NOD (ΔNOD). Estos datos proveen de información para inferir la dinámica de las formas fácilmente asimilables para los microorganismos (Montaño *et al.*, 2007).

5.6. MÉTODOS ESTADÍSTICOS

Concentración y relaciones de nutrientes en hojas vivas. Para el análisis de los datos de todas las concentraciones de los nutrientes totales y las relaciones entre ellos (cocientes C:N, C:P y N:P) se empleó el modelo de análisis de varianza de medidas repetidas (*RMANOVA*) teniendo como factor “entre” los tratamientos con cuatro niveles (*Qc*, *QcX*, *QdX*, *Qd*) y el factor “dentro” las fechas de colecta de material, siendo así cinco niveles (durante la etapa de la máxima expansión a la de inicio de la senescencia).

En caso de presentar diferencias se realizó un análisis *post-hoc* (*Tukey HSD*). Previo al análisis, los datos fueron sometidos a una prueba Cochran de homogeneidad de varianzas y en caso de que no se ajustaran se transformaron a logaritmo natural (Log), a aunque la prueba de RMANOVA exige sólo como supuesto una prueba de esfericidad para determinar la ortogonalidad del factor “dentro” (whitin), la cual se realizó mediante la prueba de esfericidad de Mauchly. Todos los análisis fueron hechos en el programa *Statistica 7.0* de StatSoft.

Producción de hojarasca. Para el análisis de los datos se emplearon los valores acumulados por tratamiento para alimentar el modelo de análisis de varianzas de una vía (*ANOVA*) y en caso de presentar diferencias se realizó un análisis *post-hoc* (*Tukey HSD*).

Concentración de nutrientes en hojarasca. Para el análisis de los datos de C, N y P totales se empleó el modelo de análisis de varianzas de un factor (*ANOVA*), con los promedios de los datos de las fechas de colecta de los meses de mayor producción (<75%). En caso de presentar diferencias significativas se realizó un análisis *post-hoc* (*Tukey HSD*).

Reabsorción de N y P. Para realizar los cálculos de reabsorción se analizó previamente el comportamiento de los datos para seleccionar las colectas de hojas vivas a emplearse. Esto se decidió mediante un análisis de *ANOVA* de una vía para el LMA y el contenido de N y P en hojas teniendo como niveles (5) los meses de colecta independientemente del tratamiento. En caso de presentar diferencias ($p < 0.05$) se realizó un análisis *post-hoc* (*Tukey HSD*). Así también, se realizó un *ANOVA* de una vía a los datos del mes que presentó siendo los tratamientos los niveles (4) del análisis. En caso de presentar diferencias ($p < 0.05$) se realizó un análisis *post-hoc* (*Tukey HSD*).

Concentración de nutrientes en mantillo. Para el análisis de los datos de todas las fracciones de los nutrientes en el mantillo (totales y potencialmente solubles) se empleó el modelo de análisis de varianzas de medidas repetidas (*RMANOVA*) teniendo como factor “entre” los tratamientos con cuatro niveles (*Qc*, *QcX*, *QdX*, *Qd*) y el factor “dentro” las fechas de colecta de

material, siendo así dos niveles (estación seca y estación húmeda). En caso de presentar diferencias se realizó un análisis *post-hoc* (Tukey HSD).

Contenido de mantillo. Para el análisis de los datos se empleó el *RMANOVA* con los mismos factores y niveles que para los datos de nutrientes y la misma prueba *post-hoc*.

Concentración de nutrientes en suelo. Para el análisis de los datos de todas las fracciones de los nutrientes se empleó el modelo de análisis de varianza de medidas repetidas (*RMANOVA*) teniendo como factor “entre” los tratamientos con cuatro niveles (*Qc*, *QcX*, *QdX*, *Qd*) y el factor “dentro” las fechas de colecta de material, siendo así dos niveles (estación seca y estación húmeda). En caso de presentar diferencias se realizó un análisis *post-hoc* (Tukey HSD).

Mineralización potencial de C en suelo. Se realizó el *RMANOVA* a los datos del $\text{CO}_2\text{-C}$ generado durante la incubación bajo el mismo diseño que las fracciones de nutrientes. Así mismo se llevó a cabo un análisis de regresión múltiple para buscar los factores que explican la varianza en los datos de $\text{CO}_2\text{-C}$. Los datos empleados en la regresión múltiple fueron las formas más lábiles de los nutrientes y el contenido de C y N en biomasa microbiana.

Transformaciones de formas orgánicas lábiles en suelo. Los datos obtenidos como deltas (Δ) de las formas de C y N fueron sometidos a *RMANOVA* bajo el mismo modelo citado y al mismo nivel de significancia.

6. RESULTADOS

Consideraciones generales. Debido a lo expuesto en el apartado 5.3., se presentan los resultados del modelo estadístico completo, de cuatro tratamientos, para cada variable medida. A partir de estos resultados se tomarán los elementos para responder las hipótesis planteadas en la discusión y evitar así alguna interpretación sesgada por el aumento de la significatividad de las diferencias al hacer interpretaciones parciales del modelo estadístico.

6.1. HOJAS VIVAS

En la Figura 1 se muestran las LMA correspondientes a los diferentes meses de colecta. La menor LMA ocurrió en el mes de agosto, valor que resultó significativamente diferente a los demás meses de colecta (figura 1).

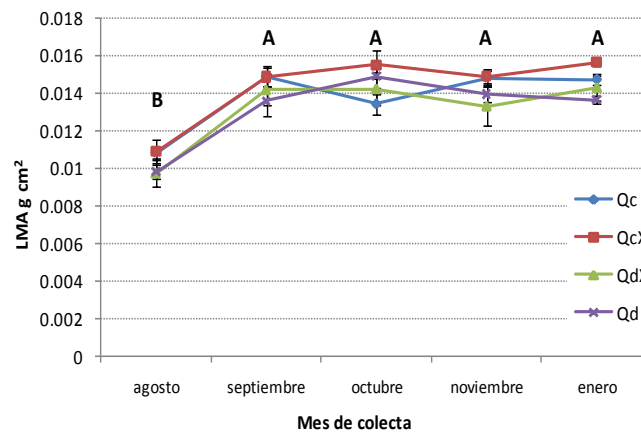


Figura 1. Medias (\pm error estándar) del LMA de las colectas de hojas vivas por tratamiento. Letras distintas representan diferencias significativas ($p < 0.05$) entre meses.

La concentración de C presentó diferencias significativas entre tratamientos y meses de colecta pero no en la interacción entre estos; los tratamientos asociados a *Q. castanea* (*Qc* y *QcX*) fueron mayores a los tratamientos asociados a *Q. deserticola* (*Qd* y *QdX*) (figura 2; tablas 1 y 2). La concentración de C fue mínima en el mes de noviembre y difirió significativamente de los tres meses anteriores, en que la

concentración fue ligeramente mayor; sin embargo la concentración de C en todos estos meses fue significativamente más baja que la de enero (tablas 1 y 2).

La concentración de N, se vio influida significativamente por una interacción entre el tratamiento y el mes de colecta; solamente fue en el mes de septiembre cuando hubo diferencias entre tratamientos. Las hojas de *Q. castanea* (Q_c y Q_cX) tuvieron menor N que los tratamientos de *Q. deserticola* (Q_d y Q_dX). De manera general en el mes de agosto, independientemente del tratamiento, fue donde se observó la menor concentración de N en todos los tratamientos (figura 3; tablas 1 y 2).

Así también, la concentración de P resultó con diferencias significativas en la interacción entre tratamiento y mes de colecta (figura 4; tabla 1 y 2), siendo sólo en el mes de agosto cuando Q_c presentó la menor concentración de P y Q_dX tuvo la mayor concentración.

Se observó interacción significativa entre el tratamiento y el mes de colecta en la relación C:N, la (tabla 1 y 2). Q_d presentó el menor cociente C:N en el mes de septiembre, diferente a la C:N de los tratamientos asociados a *Q. castanea* (Q_c y Q_cX). En contraste, los dos tratamientos asociados a *Q. deserticola* fueron menores solo a Q_c , en el mes de enero. Por su parte, el mes de enero presentó el mayor cociente C:N (figura 5). La relación C:P de las hojas vivas presentó diferencias entre las colectas mensuales, independientemente del tratamiento; la menor relación C:P s presentó en agosto y la mayor en el mes de octubre (tabla 1 y 2). Como en el caso anterior la relación N:P también presentó diferencias sólo entre los meses de colecta, observándose el menor cociente en agosto y el mayor en el mes de octubre.

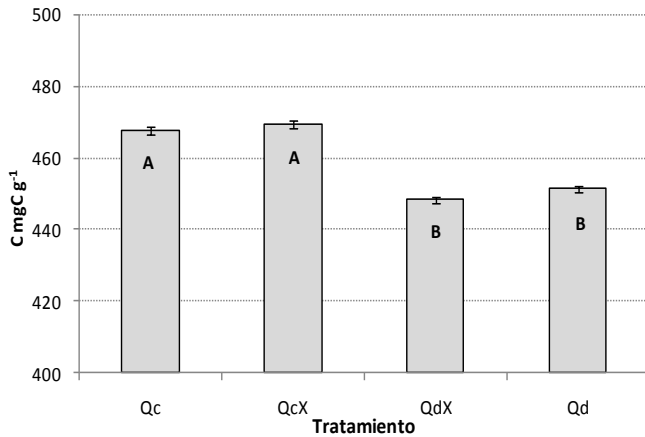


Figura 2. Medias (\pm error estándar) de la concentración de C en hojas vivas por tratamiento. Letras distintas representan diferencias significativas ($p < 0.05$).

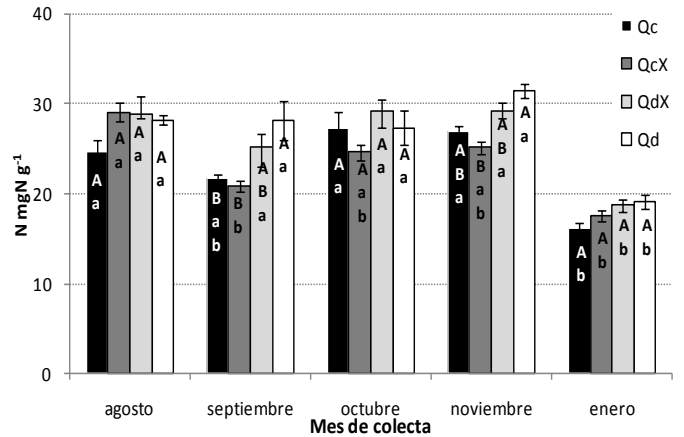


Figura 3. Medias (\pm error estándar) de la concentración de N en hojas vivas por mes de colecta y por tratamiento. Letras mayúsculas distintas representan diferencias entre tratamientos y letras minúsculas distintas representan diferencias entre meses de colecta. Todas las diferencias fueron significativas a $p < 0.05$ y se determinaron mediante la prueba de Tukey HSD.

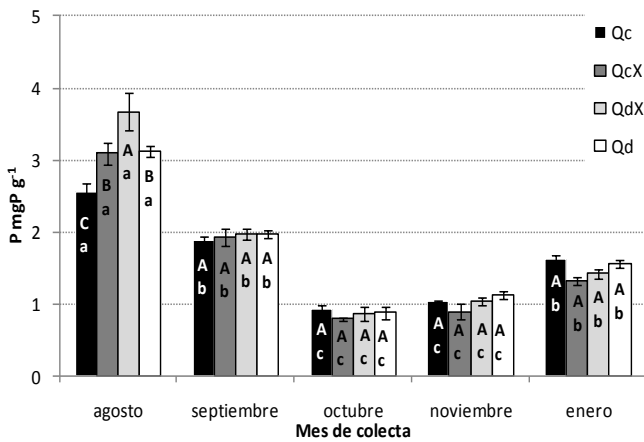


Figura 4. Medias (\pm error estándar) de la concentración de P en hojas vivas por mes de colecta y por tratamiento. Letras mayúsculas distintas representan diferencias entre tratamientos y letras minúsculas distintas representan diferencias entre meses de colecta. Todas las diferencias fueron significativas a $p < 0.05$ y se determinaron mediante la prueba de Tukey HSD.

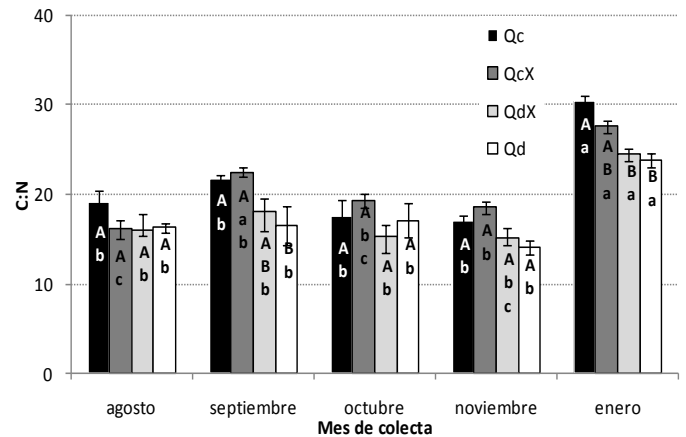


Figura 5. Medias (\pm error estándar) de la relación C:N en hojas vivas por mes de colecta y por tratamiento. Letras mayúsculas distintas representan diferencias entre tratamientos y letras minúsculas distintas representan diferencias entre meses de colecta. Todas las diferencias fueron significativas a $p < 0.05$ y se determinaron mediante la prueba de Tukey HSD.

Tabla 1. Medias (\pm error estándar) de la concentración de nutrientes y relación entre nutrientes de las hojas vivas. Las letras mayúsculas refieren diferencias significativas ($p < 0.05$) entre tratamientos dentro de cada estación y las letras minúsculas refieren diferencias significativas ($p < 0.05$) entre estaciones en el modelo de RMANOVA utilizando comparaciones de medias (Tukey HSD) cuando la interacción fue significativa.

	agosto				septiembre				octubre				noviembre				enero			
	<i>Qc</i>	<i>QcX</i>	<i>QdX</i>	<i>Qd</i>	<i>Qc</i>	<i>QcX</i>	<i>QdX</i>	<i>Qd</i>	<i>Qc</i>	<i>QcX</i>	<i>QdX</i>	<i>Qd</i>	<i>Qc</i>	<i>QcX</i>	<i>QdX</i>	<i>Qd</i>	<i>Qc</i>	<i>QcX</i>	<i>QdX</i>	<i>Qd</i>
Concentración de nutrientes (mg g⁻¹)																				
C	465 (3.6)	465 (3.2)	452 (2.1)	457 (4.5)	469 (1.8)	467 (4.4)	450 (2.0)	452 (2.7)	470 (3.9)	472 (4.3)	441 (4.3)	451 (5.4)	455 (6.4)	463 (4.9)	438 (3.7)	441 (3.8)	483 (6.1)	480 (2.3)	457 (3.6)	454 (3.8)
N	25 ^{Aa} (1.2)	29 ^{Aa} (1.0)	29 ^{Aa} (1.9)	28 ^{Aa} (0.5)	22 ^{Bab} (0.4)	21 ^{Bb} (0.5)	25 ^{ABa} (1.4)	28 ^{Aa} (2.1)	27 ^{Aa} (1.8)	25 ^{Aab} (0.8)	29 ^{Aa} (1.3)	27 ^{Aa} (1.9)	27 ^{ABa} (0.7)	25 ^{Bab} (0.7)	29 ^{ABa} (1.0)	31 ^{Aa} (0.8)	16 ^{Ab} (0.7)	17 ^{Ab} (0.7)	19 ^{Ab} (0.6)	19 ^{Ab} (0.8)
P	2.6 ^{Ca} (0.1)	3.1 ^{Ba} (0.1)	3.7 ^{Aa} (0.3)	3.1 ^{Ba} (0.1)	1.9 ^{Ab} (0.1)	1.9 ^{Ab} (0.1)	2.0 ^{Ab} (0.1)	2.0 ^{Ab} (0.1)	0.9 ^{Ac} (0.1)	0.8 ^{Ac} (0.0)	0.9 ^{Ac} (0.1)	0.9 ^{Ac} (0.1)	1.0 ^{Ac} (0.0)	0.9 ^{Ac} (0.1)	1.0 ^{Ac} (0.1)	1.1 ^{Ac} (0.1)	1.6 ^{Ab} (0.1)	1.3 ^{Ab} (0.1)	1.4 ^{Ab} (0.1)	1.5 ^{Ab} (0.1)
Relación entre nutrientes																				
C:N	19 ^{Ab} (1.2)	16 ^{Ac} (0.7)	16 ^{Ab} (0.9)	16 ^{Ab} (0.4)	22 ^{Ab} (0.4)	22 ^{Aab} (0.6)	18 ^{ABb} (1.0)	16 ^{Bb} (1.2)	17 ^{Ab} (0.9)	19 ^{Abc} (0.7)	15 ^{Ab} (0.8)	17 ^{Ab} (1.7)	17 ^{Ab} (0.4)	18 ^{Abc} (0.5)	15 ^{Ab} (0.6)	14 ^{Ab} (0.3)	30 ^{Aa} (1.4)	28 ^{ABa} (1.0)	24 ^{Ba} (0.9)	24 ^{Ba} (1.0)
C:P	183 (10.1)	151 (6.6)	126 (7.1)	147 (4.5)	250 (8.2)	245 (15.2)	230 (8.8)	229 (5.5)	526 (40.1)	602 (23.9)	555 (80.1)	546 (73.6)	443 (15.7)	547 (50.2)	431 (29.8)	395 (19.8)	300 (9.2)	365 (15.2)	324 (14.9)	394 (9.1)
N:P	9.6 (0.4)	9.5 (0.6)	8.0 (0.7)	9.1 (0.4)	11.6 (0.4)	10.9 (0.6)	12.9 (0.7)	14.4 (1.4)	30.1 (1.8)	31.3 (1.6)	35.6 (3.3)	31.7 (1.3)	26.2 (1.7)	29.5 (2.7)	28.4 (1.4)	28.1 (1.0)	9.93 (0.3)	13.4 (0.9)	13.3 (0.9)	12.4 (0.67)

Tabla 2. Valores de F y (p) para los parámetros de hojas vivas en el modelo de RMANOVA. Los datos en rojo representan diferencias significativas ($p < 0.05$) que se interpretan en los resultados.

Parámetros	Fuente de variación		
	Entre Tratamiento	Mes	Dentro T X M
Totales			
C	36.01 (<0.001)	11.41 (<0.001)	1.40 (0.20)
N	18.81 (<0.001)	48.47 (<0.001)	1.93 (0.043)
P	3.42 (0.037)	373.7 (<0.001)	5.46 (<0.001)
Cocientes			
C/N	24.05 (<0.001)	85.70 (<0.001)	2.31 (0.014)
C/P	2.80 (0.060)	118.3 (<0.001)	0.98 (0.470)
N/P	1.65 (0.211)	272.6 (<0.001)	1.35 (0.211)
LMA			
LMA	1.59 (0.22)	72.9 (<0.001)	1.64 (0.10)

6.2. HOJARASCA

La producción de hojarasca presentó diferencias en la temporalidad y los tratamientos (figura 6). Los tratamientos asociados a *Q. castanea* (Qc y QcX) mostraron la máxima producción de hojarasca en febrero, mientras que en los tratamientos asociados a *Q. deserticola* (Qd y QdX) fue en marzo. La máxima producción de hojarasca se concentró entre los meses de febrero a abril; 85% de la producción anual de la hojarasca, 80% para QcX , para Qc y Qd y 75% para QdX . También se presentaron diferencias en la producción acumulada de hojarasca entre tratamientos; Qc tuvo la mayor producción y la menor se observó con Qd (tabla 3 y 7).

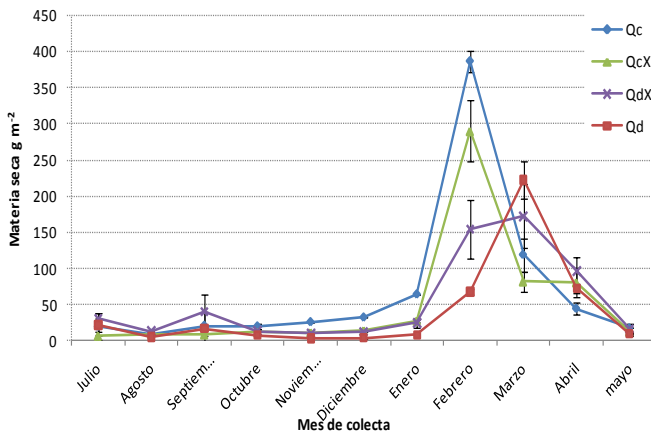


Figura 6. Medias (\pm error estándar) de la producción de hojarasca por mes de colecta y por tratamiento.

Tabla 3. Medias (\pm error estándar) de producción acumulada de hojarasca. Las letras mayúsculas refieren diferencias significativas ($p < 0.05$) utilizando comparaciones de medias (Tukey HSD).

	Tratamiento			
	Qc	QcX	QdX	Qd
Producción de hojarasca ($g\ m^{-2}\ a^{-1}$)	711 ^A	537 ^{AB}	554 ^{AB}	450 ^B
	(± 17)	(± 59)	(± 59)	(± 41)

La concentración de C en la hojarasca presentó diferencias entre tratamientos (tabla 7), siendo QcX las con mayor y menor concentración respectivamente (tabla 4). En contraste, Qd tuvo la mayor concentración de N, siendo diferente de los tratamientos Qc y QcX (tablas 4 y 7). Qd tuvo el menor cociente C:N, ese valor fue significativamente diferente del correspondiente a los tratamientos Qc y QcX (tabla 5). Las relaciones C:P y N:P no presentaron diferencias entre tratamientos (tabla 7). Así también, se determinó que el mayor y menor valor de retorno de C ocurrió en los tratamientos Qc y Qd , mismos que fueron diferentes y no se encontraron diferencias en los retornos de N y P entre los tratamientos (tablas 6 y 7).

Tabla 4. Medias (\pm error estándar) de la concentración de nutrientes totales de la hojarasca. Las letras mayúsculas refieren diferencias significativas ($p < 0.05$) entre tratamientos en el modelo de ANOVA utilizando comparaciones de medias (Tukey HSD).

	Tratamiento			
	<i>Qc</i>	<i>QcX</i>	<i>QdX</i>	<i>Qd</i>
Concentración de nutrientes (mg g^{-1})				
C	461 ^{AB} (± 2.29)	467 ^A (± 0.44)	454 ^{BC} (± 2.08)	448 ^C (± 1.65)
N	5.23 ^B (± 0.32)	5.57 ^B (± 0.26)	6.41 ^{AB} (± 0.39)	7.16 ^A (± 0.17)
P	0.30 (± 0.02)	0.28 (± 0.01)	0.34 (± 0.05)	0.40 (± 0.05)
Cocientes				
C:N	88.7 ^A (± 2.29)	84.4 ^A (± 0.44)	71.6 ^{AB} (± 2.08)	62.7 ^B (± 1.65)
C:P	1534 (± 87.2)	1667 (± 85.2)	1433 (± 181)	1171 (± 171)
N:P	17.3 (± 0.08)	19.8 (± 0.67)	19.8 (± 1.74)	18.7 (± 2.60)

Tabla 6. Medias (\pm error estándar) de la cantidad anual de nutrientes retornados via hojarasca. Las letras mayúsculas refieren diferencias significativas ($p < 0.05$) entre tratamientos en el modelo de ANOVA utilizando comparaciones de medias (Tukey HSD).

	Tratamiento			
	<i>Qc</i>	<i>QcX</i>	<i>QdX</i>	<i>Qd</i>
Retorno de ($\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$)				
C	328 ^A (± 8.05)	251 ^{AB} (± 27.5)	251 ^{AB} (± 26.6)	202 ^B (± 18.5)
N	3.72 (± 0.09)	2.99 (± 0.32)	3.55 (± 0.37)	3.22 (± 0.29)
P	0.21 (± 0.005)	0.15 (± 0.016)	0.19 (± 0.020)	0.18 (± 0.016)

Tabla 7. Valores de F y (p) para los parámetros de hojarasca en el modelo de ANOVA. Los datos en rojo representan diferencias significativas ($p < 0.05$) que se interpretan en los resultados.

Parámetros	Fuente de variación
	Entre Tratamiento
Producción de hojarasca	
	3.74 (0.049)
Contenido de nutrientes	
C	23.7 (<0.001)
N	6.93 (0.008)
P	1.51 (0.270)
Relación de nutrientes	
C/N	8.05 (0.005)
C/P	2.09 (0.160)
N/P	0.56 (0.650)
Retorno de nutrientes	
C	4.05 (0.040)
N	1.05 (0.410)
P	2.41 (0.120)

6.3. REABSORCIÓN DE N Y P

Los datos de contenidos de N en las hojas vivas no presentaron diferencias entre tratamientos, solamente entre meses de colecta. Los meses de agosto y enero fueron los con los menores contenidos de N en las hojas vivas, mientras que en los mayores ocurrieron en los meses de octubre y noviembre (figura 7). En cuanto al contenido de P, los datos reflejan diferencias en la interacción entre tratamientos y meses de colecta siendo el mes de agosto donde QdX presentó el mayor contenido y Qc es quien tuvo el menor valor respectivamente (figura 8). Con respecto a los meses de colecta de manera general, agosto fue el mes que presentó mayor contenido de P, mientras que octubre y noviembre presentaron las menores concentraciones.

Para la estimación de la eficiencia de reabsorción de N y P se consideró el contenido de N en hojas vivas del mes de noviembre y el contenido de P en hojas vivas del mes de septiembre,

debido a que fue cuando se presentó el valor máximo registrado de contenido y LMA, así también se seleccionó el contenido de N y P en hojarasca de mes de febrero para los tratamientos asociados a *Qc* y del mes de marzo para los tratamientos asociados a *Qd*, debido a que fueron los meses cuando que presentaron la máxima producción de hojarasca para cada tratamiento.

Se determinaron diferencias en la eficiencia de reabsorción de N y P, ya que los tratamientos de *Q. castanea* presentaron mayores valores de eficiencia de reabsorción de N que los tratamientos asociados a *Q. deserticola* (figura 9).

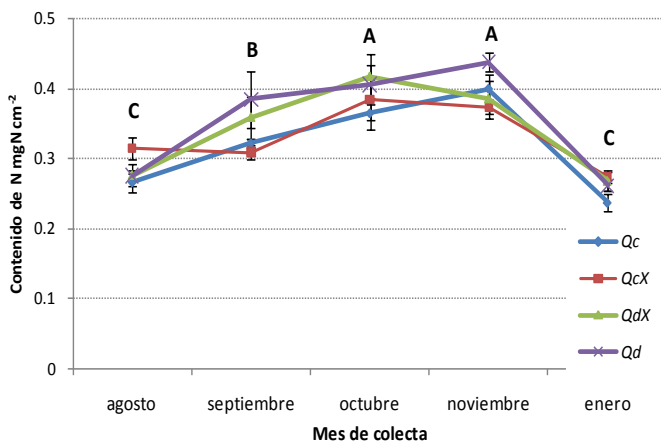


Figura 7. Medias (\pm error estándar) del contenido de N en hojas vivas por mes de colecta y por tratamiento. Letras distintas representan diferencias significativas ($p < 0.05$).

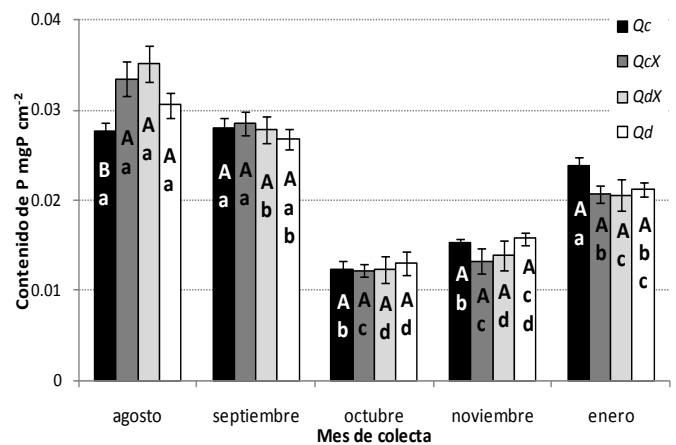


Figura 8. Medias (\pm error estándar) del contenido de P en hojas vivas por mes de colecta y por tratamiento. Letras mayúsculas distintas representan diferencias entre tratamientos y letras minúsculas distintas representan diferencias entre meses de colecta. Todas las diferencias fueron significativas a $p < 0.05$ y se determinaron mediante la prueba de Tukey HSD.

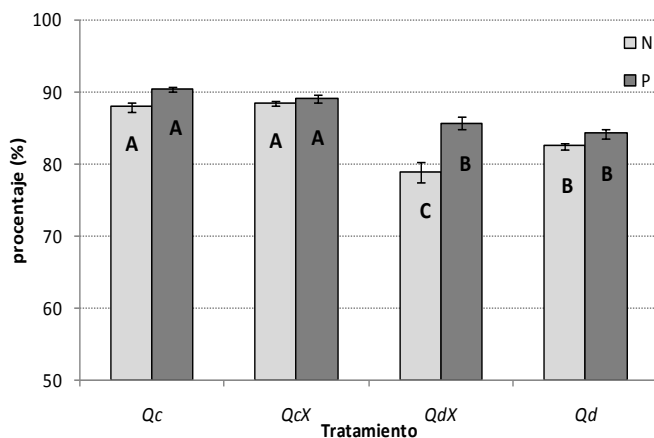


Figura 9. Medias (\pm error estándar) de la eficiencia de reabsorción de N y P por tratamiento. Letras distintas representan diferencias significativas ($p < 0.05$).

Para los cálculos de capacidad de reabsorción se seleccionaron los contenidos de N y P en hojarasca de mes de febrero para los tratamientos asociados a *Qc* y del mes de marzo para los tratamientos asociados a *Qd*, lo anterior debido a ser los meses cuando se presentó la máxima

producción de hojarasca para cada tratamiento. La capacidad de reabsorción de N difirió entre tratamientos (tabla 8 y 9): Q_c presentó los valores mínimos de contenido de N siendo diferente a los demás tratamientos (tabla 8). En contraste, los valores de la capacidad de reabsorción de P no mostraron diferencias entre tratamientos.

Tabla 8. Medias (\pm error estándar) de la capacidad de reabsorción de N y P. Las letras mayúsculas refieren diferencias significativas ($p < 0.05$) entre tratamientos utilizando comparaciones de medias (Tukey HSD).

	Tratamiento			
	Q_c	Q_cX	Q_dX	Q_d
Capacidad de Reabsorción ($\mu\text{g cm}^{-2}$)				
N	47 ^C (± 1.7)	64 ^B (± 5.1)	79 ^A (± 2.2)	76 ^A (± 2.4)
P	2.6 (± 0.1)	3.1 (± 0.3)	3.9 (± 0.5)	4.2 (± 0.7)

Tabla 9. Valores de F y (p) para los parámetros de reabsorción en el modelo de ANOVA. Los datos en rojo representan diferencias significativas ($p < 0.05$) interpretadas en los resultados.

Parámetros	Fuente de variación
	Entre Tratamiento
Eficiencia de Reabsorción	
N	31.9 (<0.001)
P	20.9 (<0.001)
Capacidad de Reabsorción	
N	15.6 (<0.001)
P	2.15 (0.156)

6.4. MANTILLO

Como se esperaba, los datos de humedad del mantillo fueron diferentes para los materiales colectados en las estaciones seleccionadas. Aquellas colectadas en la estación húmeda tuvo 25.5

veces más humedad que las de la estación seca (tabla 10 y 13), sin embargo la masa de mantillo no presentó diferencias significativas (tabla 13).

El mantillo presentó diferencias de concentración de C en según la estación de colecta (tabla 13); fue 15% menor en la estación húmeda. Los promedios de éste en la estación seca y húmeda 368 ± 5 y 311 ± 7 , respectivamente (tabla 10). Así mismo, la concentración de N no fue la misma en los tratamientos, independientemente de la estación (figura 10; tabla 10). *Qd* tuvo la mayor concentración de N, siendo diferente que *Qc*. En cambio, los tratamientos de *QcX* y *QdX* no presentaron diferencias con ningún otro tratamiento. La concentración de N se incrementó 42% en la estación húmeda.

La concentración de P resultó ser significativamente diferente como consecuencia de la interacción entre tratamiento y estación (tabla 8 y 13). En la estación seca el mantillo tuvo igual concentración de P en todos los casos; mientras que en la estación húmeda hubo diferencias: *Qd* fue diferente a *Qc*. Los otros tratamientos no mostraron diferencias (tablas 10 y 13). Pero si hubo diferencias entre estaciones, siendo mayores las concentraciones en la estación húmeda, con excepción de *Qc* que no presentó diferencias.

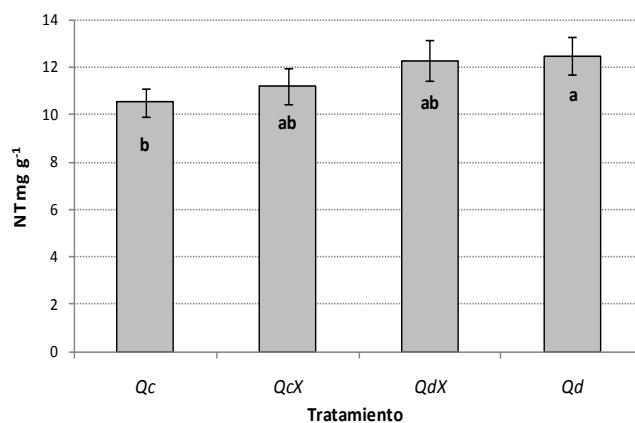


Figura 10. Medias (\pm error estándar) de la concentración de N del mantillo en tratamientos independientemente de la estación. Letras distintas representan diferencias significativas ($p < 0.05$).

Tabla 10. Medias (\pm error estándar) de humedad, masa y nutrientes totales de mantillo. Las letras mayúsculas refieren diferencias significativas ($p < 0.05$) entre tratamientos dentro de cada estación y las letras minúsculas refieren diferencias significativas ($p < 0.05$) entre estaciones utilizando comparaciones de medias (Tukey), cuando la interacción fue significativa.

	Estación seca				Estación húmeda			
	<i>Qc</i>	<i>QcX</i>	<i>QdX</i>	<i>Qd</i>	<i>Qc</i>	<i>QcX</i>	<i>QdX</i>	<i>Qd</i>
Humedad (%)	1.62 (± 0.5)	2.69 (± 0.2)	3.13 (± 0.3)	1.19 (± 0.2)	56.8 (± 1.8)	59.8 (± 0.8)	57.7 (± 1.3)	54.6 (± 2.3)
Masa (g m^{-2})	1499 (± 125)	1221 (± 60)	1432 (± 227)	1187 (± 135)	1276 (± 59)	1609 (± 121)	1414 (± 146)	1136 (± 129)
Totales (mg g^{-1})								
C	376 (± 9)	363 (± 13)	373 (± 13)	358 (± 3)	314 (± 18)	320 (± 12)	308 (± 18)	303 (± 12)
N	8.8 (± 0.3)	9.1 (± 0.6)	9.9 (± 0.7)	10.5 (± 0.6)	12.2 (± 0.6)	13.3 (± 0.6)	14.6 (± 0.8)	14.5 (± 0.9)
P	1.08 ^{Aa} (± 0.04)	0.98 ^{Ab} (± 0.04)	1.06 ^{Ab} (± 0.06)	1.02 ^{Ab} (± 0.05)	1.23 ^{Ba} (± 0.06)	1.42 ^{ABa} (± 0.04)	1.42 ^{ABa} (± 0.05)	1.48 ^{Aa} (± 0.06)

Los datos de la concentración de C orgánico potencialmente soluble (COD) resultaron ser significativamente diferente por la interacción entre tratamiento y estación (tabla 13). En la estación seca, *Qd* presentó la mayor concentración de C y *Qc* la menor, siendo diferente a los tratamientos de especies en interacción (*QcX* y *QdX*). Sin embargo, no hubo diferencias entre tratamientos en la estación húmeda (tabla 11 y 13). En contraste, la concentración de COD fue mayor en las muestras de la estación seca que las de la estación húmeda en todos los tratamientos (tabla 11).

Las concentraciones del N inorgánico potencialmente soluble en forma de NH_4^+ resultaron con diferencias entre tratamientos (tablas 11 y 13). *Qc* presentó la menor concentración de este ion y fue diferente a los demás tratamientos. Así mismo, se presentaron diferencias entre estaciones; en la estación húmeda donde se presentó una disminución de aproximadamente 78% con relación a la estación seca. En contraste, las concentraciones de NO_3^- potencialmente soluble sólo presentaron diferencias entre estaciones, hubo un decremento del 12.5% en la estación húmeda (tablas 11 y 13).

Los datos de las concentraciones de N orgánico potencialmente soluble (NOD) tuvieron interacción significativa entre tratamientos y estaciones (tablas 11 y 13). En la estación seca, *QdX* tuvo el mayor valor de NOD. Así mismo, *QcX* también tuvo mayores valores que *Qc* y *Qd*, los cuales presentaron los valores más bajos. Entre estaciones se presentó una disminución del NOD en la estación húmeda, siendo sólo diferente para *QcX* y *QdX*.

La concentración de P inorgánico potencialmente soluble (PID) presentó diferencias en la interacción de tratamientos y estaciones (tabla 11 y 13). En la estación seca, *Qc* presentó el valor más bajo, mientras que no hubo diferencias para los tratamientos restantes. En contraste, no se presentan diferencias entre tratamientos en la estación húmeda. Así mismo, las muestras de la estación húmeda tuvieron valores menores que la estación seca en todos los tratamientos.

La concentración del P orgánico potencialmente soluble (POD) presentó diferencias entre tratamientos (tabla 4), independientemente de la estación (figura 11). *QcX* tuvo la mayor concentración, siendo sólo diferente de *Qd*. Así también, se presentaron diferencias entre estaciones, debido a que las muestras de la estación húmeda se redujeron en un 90% con respecto a las muestras de la estación seca independientemente de los tratamientos.

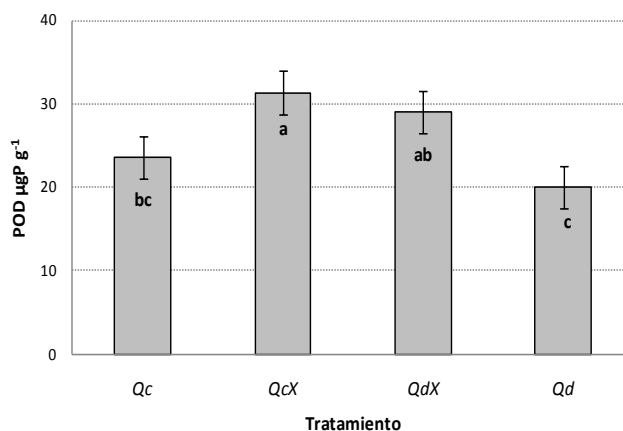


Figura 11. Medias (\pm error estándar) de las concentraciones de POD del mantillo en tratamientos independientemente de la estación. Letras distintas representan diferencias significativas ($p < 0.05$).

Tabla 11. Medias (\pm error estándar) de nutrientes potencialmente solubles en el mantillo. Las letras mayúsculas refieren diferencias significativas ($p < 0.05$) entre tratamientos dentro de cada estación y las letras minúsculas refieren diferencias significativas ($p < 0.05$) entre estaciones utilizando comparaciones de medias (Tukey), cuando la interacción fue significativa.

	Estación seca				Estación húmeda			
	<i>Qc</i>	<i>QcX</i>	<i>QdX</i>	<i>Qd</i>	<i>Qc</i>	<i>QcX</i>	<i>QdX</i>	<i>Qd</i>
Potencialmente solubles ($\mu\text{g g}^{-1}$)								
COD	8042 ^{Ca} (± 867)	11152 ^{Ba} (± 357)	12435 ^{Ba} (± 1053)	16875 ^{Aa} (± 857)	1233 ^{Ab} (± 137)	1636 ^{Ab} (± 166)	1427 ^{Ab} (± 213)	1522 ^{Ab} (± 148)
NH ₄ ⁺	59 (± 3.7)	92 (± 6.0)	102 (± 9.1)	77 (± 7.8)	1.6 (± 0.1)	24 (± 6.6)	22 (± 5.5)	23 (± 5.8)
NO ₃ ⁻	31 (± 1.5)	33 (± 1.4)	34 (± 1.9)	33 (± 1.2)	13 (± 4.9)	32 (± 11)	51 (± 19)	28 (± 6.5)
NOD	643 ^{Ca} (± 98)	1355 ^{Ba} (± 130)	2614 ^{Aa} (± 208)	590 ^{Ca} (± 93)	346 ^{Aa} (± 29)	260 ^{Ab} (± 28)	358 ^{Ab} (± 17)	244 ^{Aa} (± 20)
PID	55 ^{Ba} (± 4.2)	110 ^{Aa} (± 8.1)	106 ^{Aa} (± 21)	91 ^{Aa} (± 4.8)	10 ^{Ab} (± 0.7)	10 ^{Ab} (± 1.2)	10 ^{Ab} (± 1.4)	15 ^{Ab} (± 1.4)
POD	43 (± 4.7)	57 (± 5.8)	50 (± 3.4)	36 (± 5.2)	3.8 (± 0.3)	4.9 (± 0.7)	7.1 (± 1.0)	3.9 (± 0.3)

La relación C:N fue diferente entre los tratamientos, (figura 12, tablas 12 y 13). Las especies solas (*Qc* y *Qd*) fueron diferentes entre ellas, teniendo un cociente mayor *Qc*. Sin embargo, las especies en interacción (*QcX* y *QdX*) no presentaron diferencias con ningún tratamiento. También se presentaron diferencias entre estaciones, en la estación húmeda hubo una reducción del 40% en el C:N, pasando de 39 ± 1 a 23 ± 1 . La relación C:P presentó diferencias sólo entre estaciones (tabla 13), presentando un decremento del 37% en la estación húmeda con respecto a la estación seca, pasando de 359 ± 9 a 227 ± 7 .

Con respecto a la relación N:P resultó con diferencias sólo en la interacción tratamiento y estación (tablas 12 y 13). En la estación seca, *Qd* fue mayor que *QdX* y *Qc*; mientras que en la estación húmeda no hubo diferencias entre tratamientos.

De manera similar, la reacción COD:NOD presentó diferencias en la interacción entre tratamiento y estación (tablas 12 y 13). En la estación seca, Qd tuvo el cociente más alto, seguido por Qc y después las especies en interacción (QcX y QdX). En contraste, no hubo diferencias entre tratamientos en la estación húmeda. La relación COD:POD presentó diferencias entre tratamientos, independientemente de la estación. Qd presentó el mayor valor y fue diferente a los otros tratamientos (figura 13; tabla 13).

La relación NOD:POD resultó con diferencias en la interacción entre tratamiento y estación (tablas 12 y 13). En la estación seca, QdX fue mayor que las especies solas (Qc y Qd), mientras que QcX presenta valores intermedios a todos los tratamientos. En contraste en la estación húmeda, Qc tuvo valores mayores que las especies en interacción (QcX y QdX), mientras que Qd no difirió de ningún tratamiento. Por último, entre estaciones, se presentó un incremento en el cociente NOD:POD en la estación húmeda, siendo sólo diferente para Qc y Qd (tabla 12).

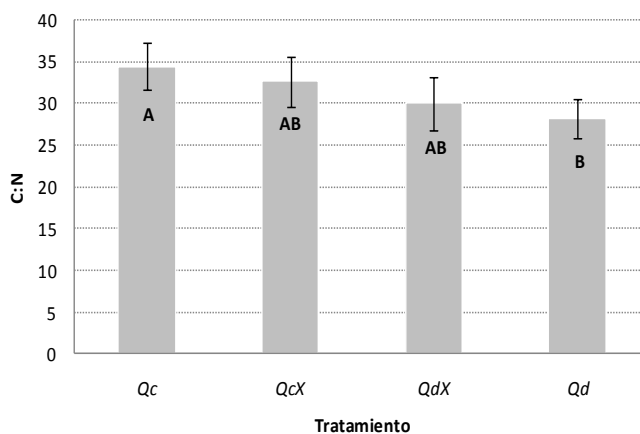


Figura 12. Medias (\pm error estándar) de los cocientes C:N del mantillo en tratamientos independientemente de la estación. Letras distintas representan diferencias significativas ($p < 0.05$).

Tabla 12. Medias (\pm error estándar) de relaciones entre nutrientes (cocientes) del mantillo. Las letras mayúsculas refieren diferencias significativas ($p < 0.05$) entre tratamientos dentro de cada estación y las letras minúsculas refieren diferencias significativas ($p < 0.05$) entre estaciones en el modelo de RMANOVA utilizando comparaciones de medias (Tukey), cuando la interacción fue significativa.

	Estación seca				Estación húmeda			
	Q_c	Q_{cX}	Q_{dX}	Q_d	Q_c	Q_{cX}	Q_{dX}	Q_d
Cocientes								
C:N	42 (± 1.4)	41 (± 3.5)	38 (± 3.3)	34 (± 1.9)	25 (± 1.5)	24 (± 0.9)	21 (± 1.4)	21 (± 1.7)
C:P	347 (± 8)	375 (± 21)	357 (± 24)	356 (± 17)	256 (± 16)	226 (± 10)	218 (± 17)	207 (± 13)
N:P	8.2 ^{Ba} (± 0.38)	9.3 ^{ABa} (± 0.62)	9.4 ^{ABa} (± 0.70)	10.3 ^{Aa} (± 0.18)	9.9 ^{Aa} (± 0.11)	9.4 ^{Aa} (± 0.42)	10.3 ^{Aa} (± 0.42)	9.7 ^{Aa} (± 0.25)
COD:NOD	14.5 ^{Ba} (± 2.9)	8.6 ^{B^{Ca}} (± 0.9)	4.8 ^{Ca} (± 0.5)	31.7 ^{Aa} (± 4.2)	3.6 ^{Ab} (± 0.4)	6.5 ^{Aa} (± 0.8)	4.0 ^{Aa} (± 0.6)	6.2 ^{Ab} (± 0.3)
COD:POD	194 (± 24)	210 (± 36)	252 (± 31)	509 (± 62)	351 (± 80)	370 (± 64)	250 (± 70)	403 (± 52)
NOD:POD	14.5 ^{Bb} (± 1.4)	24.8 ^{ABa} (± 3.3)	53.8 ^{Aa} (± 8.7)	18.1 ^{Bb} (± 3.5)	94.4 ^{Aa} (± 13.1)	55.1 ^{Ba} (± 3.9)	56.1 ^{Ba} (± 8.1)	65.1 ^{ABa} (± 8.1)

Tabla 13. Valores de F (p) para los parámetros de mantillo en el modelo de RMANOVA. Los datos en rojo representan diferencias significativas ($p < 0.05$) que se interpretan en los resultados.

Parámetros	Fuente de variación		
	Entre	Dentro	
	Tratamiento	Estación	T X E
Humedad	2.59 (0.081)	5123 (<0.001)	0.99 (0.418)
Masa	1.59 (0.223)	0.07 (0.799)	2.01 (0.146)
Totales			
C	0.43 (0.732)	35.36 (<0.001)	0.25 (0.863)
N	4.02 (0.022)	71.69 (<0.001)	0.33 (0.807)
P	1.30 (0.303)	104.8 (<0.001)	4.32 (0.017)
Potencialmente solubles			
COD	16.88 (<0.001)	784.9 (<0.001)	21.98 (<0.001)
NH ₄ ⁺	58.41 (<0.001)	264.4 (<0.001)	19.21 (0.289)
NO ₃ ⁻	1.91 (0.161)	7.07 (0.015)	1.66 (0.206)
NOD	48.17 (<0.001)	187.5 (<0.001)	39.33 (<0.001)
PID	5.11 (0.009)	726.6 (<0.001)	6.64 (0.003)
POD	7.15 (0.002)	665.0 (<0.001)	1.44 (0.260)
Cocientes			
C/N	3.20 (0.045)	115.1 (<0.001)	0.40 (0.758)
C/P	0.91 (0.452)	96.71 (<0.001)	1.06 (0.390)
N/P	1.81 (0.180)	3.85 (0.0642)	3.20 (0.046)
COD/NOD	21.18 (<0.001)	54.47 (<0.001)	18.14 (<0.001)
COD/POD	5.36 (0.007)	1.81 (0.193)	2.80 (0.066)
NOD/POD	2.27 (0.111)	66.26 (<0.001)	10.95 (<0.001)

6.5. SUELO

Se presentaron diferencias en la humedad del suelo en la interacción de los tratamientos con la estación,. La diferencia ocurrió en la estación seca, donde el tratamiento *Qc* presentó mayor humedad que *QcX* y *Qd* (tabla 14). El pH fue de neutro a ligeramente ácido (en rango de 6.6 a 7; tabla 12) sin que hubiera diferencias asociadas a los tratamientos. Pero si se presentaron diferencias entre estaciones (tabla 18), donde hay un incremento del 2% en la estación húmeda con respecto a la estación seca.

Tabla 14. Medias (\pm error estándar) de humedad, pH y nutrientes totales del suelo. Las letras mayúsculas refieren diferencias significativas ($p < 0.05$) entre tratamientos dentro de cada estación y las letras minúsculas refieren diferencias significativas ($p < 0.05$) entre estaciones utilizando comparaciones de medias (Tukey) cuando la interacción fue significativa.

	Estación seca				Estación húmeda			
	<i>Qc</i>	<i>QcX</i>	<i>QdX</i>	<i>Qd</i>	<i>Qc</i>	<i>QcX</i>	<i>QdX</i>	<i>Qd</i>
Humedad (%)	10.8 ^{Ab} (± 0.4)	9.1 ^{Bb} (± 0.4)	9.4 ^{ABb} (± 0.1)	8.3 ^{Bb} (± 0.2)	39 ^{Aa} (± 1.6)	41 ^{Aa} (± 1.1)	40 ^{Aa} (± 1.4)	40 ^{Aa} (± 1.2)
pH	6.6 (± 0.1)	6.6 (± 0.1)	6.9 (± 0.1)	6.8 (± 0.1)	6.8 (± 0.05)	6.7 (± 0.08)	7.0 (± 0.06)	6.9 (± 0.09)
Totales (mg g⁻¹)								
C	64 (± 4.3)	64 (± 4.8)	71 (± 5.5)	73 (± 9.7)	81 (± 4.9)	76 (± 7.2)	88 (± 7.7)	82 (± 9.8)
N	4.2 (± 0.2)	4.6 (± 0.3)	5.5 (± 0.5)	5.6 (± 0.7)	5.2 (± 0.2)	5.5 (± 0.6)	7.1 (± 0.8)	6.6 (± 0.7)
P	0.7 (± 0.04)	0.7 (± 0.03)	0.8 (± 0.04)	0.8 (± 0.04)	0.8 (± 0.02)	0.8 (± 0.03)	0.8 (± 0.04)	0.8 (± 0.06)

La concentración de C, N y P total presentaron diferencias sólo entre las estaciones (tabla 14), ya que en la estación húmeda incrementó sus valores en 20%, 23% y 9% para C, N y P, respectivamente (tabla 14).

La concentración de NH_4^+ y NO_3^- extraídos con KCl presentaron diferencias sólo entre estaciones (tabla 15) donde el NH_4^+ se redujo en 96% y el NO_3^- se incremento en 25 veces en la

estación húmeda (tabla 15). El P disponible ($\text{Pi}_{\text{NaHCO}_3}$) resultó significativa la interacción (tablas 13 y 18) entre los tratamientos y la estación (tabla 18), en la estación seca Qd fue diferente a Qc y QcX (tabla 15). La concentración de $\text{Pi}_{\text{NaHCO}_3}$ fue 3.2 veces superior en la estación húmeda con respecto a la estación seca, independientemente de los tratamientos.

Tabla 15. Medias (\pm error estándar) de nutrientes disponibles en el suelo. Las letras mayúsculas refieren diferencias significativas ($p < 0.05$) entre tratamientos dentro de cada estación y las letras minúsculas refieren diferencias significativas ($p < 0.05$) entre estaciones utilizando comparaciones de medias (Tukey) cuando la interacción fue significativa

	Estación seca				Estación húmeda			
	Qc	QcX	QdX	Qd	Qc	QcX	QdX	Qd
Disponibles ($\mu\text{g g}^{-1}$)								
NH_4^+	146 (± 16.9)	116 (± 16.2)	119 (± 12.5)	97.9 (± 10.2)	4.3 (± 0.5)	4.8 (± 0.4)	5.7 (± 0.4)	5.9 (± 0.9)
NO_3^-	2.8 (± 0.2)	3.2 (± 0.8)	4.6 (± 1.1)	3.5 (± 0.7)	95 (± 7.3)	88 (± 7.3)	86 (± 6.1)	103 (± 9.7)
$\text{Pi}_{\text{NaHCO}_3}$	6.0 ^{Bb} (± 0.9)	6.5 ^{Bb} (± 1.8)	11.6 ^{ABb} (± 4.2)	14.5 ^{Ab} (± 3.4)	32.9 ^{Aa} (± 1.2)	26.8 ^{Aa} (± 1.6)	29.8 ^{Aa} (± 3.2)	36.5 ^{Aa} (± 3.6)

La concentración de C potencialmente soluble (COD) presentó fue diferente entre los tratamientos, independientemente de la estación (tabla 16 y 18). El tratamiento QdX presentó el mayor valor el cual fue diferente de Qc (figura 14). Las especies solas fueron diferentes entre ellas, pero no con sus pares en interacción. Entre estaciones también hubo diferencias (tabla 18), ya que hubo un decremento del 41% en la estación húmeda con respecto a la estación seca (tabla 16).

La concentración de NH_4^+ y NO_3^- potencialmente soluble sólo presentaron diferencias entre estaciones (tabla 16 y 18). El NH_4^+ se redujo en un 84%, mientras que el para el NO_3^- se incrementó 7 veces en la estación húmeda con respecto a la estación seca (tabla 16). El N orgánico potencialmente soluble (NOD) presentó efectos por los tratamientos, pero si se detectaron diferencias influenciadas por la estación debido que la concentración en las muestras de la estación seca fueron mayores que la estación húmeda, sólo en los tratamientos QdX y Qd (tabla 16 y 18).

La concentración de P inorgánico potencialmente soluble (PID) no presentó diferencias para los factores analizados (tabla 18). Sin embargo, la forma orgánica (POD) tuvo mayores valores en la concentración de POD en la estación seca que en la húmeda, ya que en esta última se redujo en 61% (tabla 16).

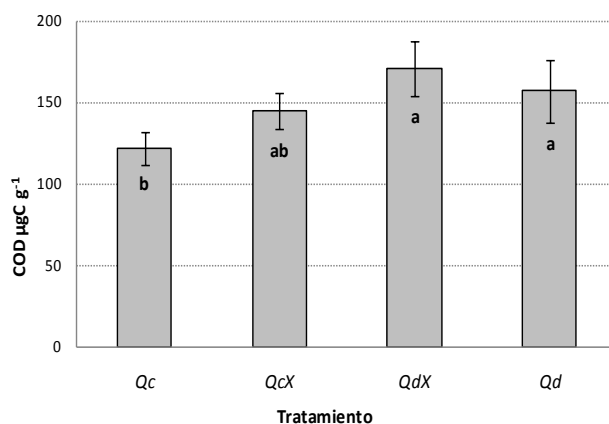


Figura 14. Medias (\pm error estándar) de la concentración de COD del suelo en tratamientos independientemente de la estación. Letras distintas representan diferencias significativas ($p < 0.05$).

Tabla 16. Medias (\pm error estándar) de nutrientes potencialmente solubles en el suelo. Las letras mayúsculas refieren diferencias significativas ($p < 0.05$) entre tratamientos dentro de cada estación y las letras minúsculas refieren diferencias significativas ($p < 0.05$) entre estaciones utilizando comparaciones de medias (Tukey) cuando la interacción fue significativa.

	Estación seca				Estación húmeda			
	Qc	QcX	QdX	Qd	Qc	QcX	QdX	Qd
Potencialmente solubles ($\mu\text{g g}^{-1}$)								
COD	148 (± 11.2)	174 (± 5.2)	208 (± 19.3)	217 (± 14.2)	96.3 (± 7.9)	116 (± 12.1)	132 (± 16.7)	97 (± 5.9)
NH ₄ ⁺	14.0 (± 2.5)	12.2 (± 1.7)	14.1 (± 4.5)	10.0 (± 1.8)	3.0 (± 0.1)	2.0 (± 0.4)	2.1 (± 0.2)	1.1 (± 0.3)
NO ₃ ⁻	4.2 (± 0.7)	5.1 (± 1.6)	7.2 (± 2.4)	3.4 (± 0.2)	42 (± 2.6)	34 (± 1.7)	41 (± 4.6)	39 (± 1.9)
NOD	68 ^{Aa} (± 11.6)	69 ^{Aa} (± 11.9)	83 ^{Aa} (± 7.0)	91 ^{Aa} (± 8.7)	34 ^{Aa} (± 1.1)	39 ^{Aa} (± 4.7)	37 ^{Ab} (± 3.1)	25 ^{Ab} (± 2.2)
PID	0.51 ^{Ba} (± 0.08)	0.58A ^{Ba} (± 0.08)	0.87 ^{Aa} (± 0.05)	0.78 ^{ABa} (± 0.14)	0.27 ^{Aa} (± 0.04)	0.16 ^{Ab} (± 0.02)	0.23 ^{Ab} (± 0.04)	0.24 ^{Ab} (± 0.04)
POD	0.74 (± 0.10)	0.65 (± 0.10)	0.78 (± 0.11)	0.78 (± 0.12)	0.38 (± 0.13)	0.38 (± 0.12)	0.29 (± 0.11)	0.11 (± 0.04)

La concentración de C en la biomasa microbiana (C_{mic}) presentó diferencias entre tratamientos, independientemente de la estación (figura 15; tabla 18). Q_c presentó la menor concentración y fue diferente a los demás tratamientos. Así mismo, se incrementó el C_{mic} en un 52% en la estación húmeda con respecto a la estación seca independientemente del tratamiento. La concentración de N en la biomasa microbiana (N_{mic}) presentó diferencias en la interacción entre los tratamientos y la estación (tabla 17 y 18). Q_c fue menor y diferente a los otros tratamientos sólo en la estación seca (tabla 17). Así también, se incrementó 2.6 veces el contenido de N_{mic} hacia la estación húmeda, independientemente del tratamiento.

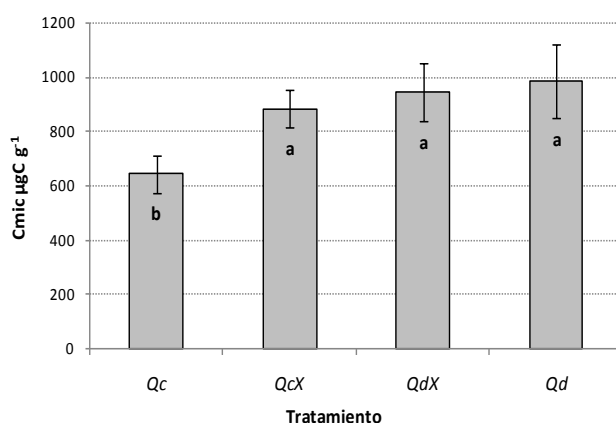


Figura 15. Medias (\pm error estándar) de las concentraciones de C_{mic} del suelo en tratamientos independientemente de la estación. Letras distintas representan diferencias significativas ($p < 0.05$).

Tabla 17. Medias (\pm error estándar) de nutrientes en biomasa microbiana en el suelo. Las letras mayúsculas refieren diferencias significativas ($p < 0.05$) entre tratamientos dentro de cada estación y las letras minúsculas refieren diferencias significativas ($p < 0.05$) entre estaciones utilizando comparaciones de medias (Tukey) cuando la interacción fue significativa.

	Estación seca				Estación húmeda			
	Q_c	Q_cX	Q_dX	Q_d	Q_c	Q_cX	Q_dX	Q_d
Microbianos ($\mu\text{g g}^{-1}$)								
C_{mic}	191.6 (± 12.16)	337.7 (± 41.21)	392.1 (± 84.20)	350.2 (± 62.55)	389.5 (± 14.55)	458.4 (± 33.90)	551.7 (± 55.59)	537.7 (± 97.89)
N_{mic}	39.4 ^{Bb} (± 3.71)	72.4 ^{Ab} (± 5.84)	61.3 ^{Ab} (± 6.88)	70.4 ^{Ab} (± 11.5)	147.7 ^{Aa} (± 12)	147.1 ^{Aa} (± 17.6)	166.4 ^{Aa} (± 16.9)	170.0 ^{Aa} (± 25.4)

Tabla 18. Valores de F y (p) para los parámetros de suelo en el modelo de RMANOVA. Los datos en rojo representan diferencias significativas ($p < 0.05$) que se interpretan en los resultados

Parámetros	Fuente de variación		
	Entre <i>Tratamiento</i>	Estación	Dentro <i>T X E</i>
Humedad	4.28 (0.017)	3102 (<0.001)	4.93 (0.010)
pH	2.17 (0.123)	5.51 (0.029)	0.10 (0.958)
Totales			
C	0.43 (0.732)	30.59 (<0.001)	0.68 (0.574)
N	1.96 (0.151)	26.15 (<0.001)	0.50 (0.685)
P	0.58 (0.634)	16.68 (<0.001)	0.81 (0.499)
Disponibles			
NH ₄ ⁺	1.83 (0.173)	259.7 (<0.001)	2.08 (0.134)
NO ₃ ⁻	0.24 (0.867)	1135 (<0.001)	0.86 (0.477)
PI _{NaHCO₃}	3.20 (0.045)	189.1 (<0.001)	3.18 (0.046)
Potencialmente solubles			
COD	5.62 (0.005)	71.61 (<0.001)	2.91 (0.059)
NH ₄ ⁺	0.79 (0.511)	53.90 (<0.001)	0.21 (0.887)
NO ₃ ⁻	0.55 (0.649)	270.9 (<0.001)	0.52 (0.671)
NOD	0.96 (0.432)	76.88 (<0.001)	3.22 (0.044)
PID	2.86 (0.062)	89.40 (<0.001)	3.16 (0.047)
POD	0.94 (0.435)	22.41 (<0.001)	0.89 (0.458)
Microbianos			
Cmic	3.83 (0.025)	61.24 (<0.001)	1.69 (0.200)
Nmic	3.00 (0.055)	150.8 (<0.001)	3.12 (0.048)

6.6. ACTIVIDAD MICROBIANA

El CO₂-C acumulado durante los 14 días de la incubación (figura 16) presentó diferencias entre estaciones (tablas 19 y 23), mostrando donde disminuyeron el CO₂-C acumulado (27%; tabla 19) y las tasas de mineralización de C (66%; figura 16) en la estación húmeda con respecto a la estación seca. En el análisis de regresión múltiple, los factores que explicaron la varianza del CO₂-C acumulado en la estación seca fueron las formas de N potencialmente soluble (NH₄⁺, NO₃⁻), el P disponible y el Cmic, mientras que para la estación húmeda fueron el Nmic y el NO₃⁻ potencialmente soluble (tabla 20).

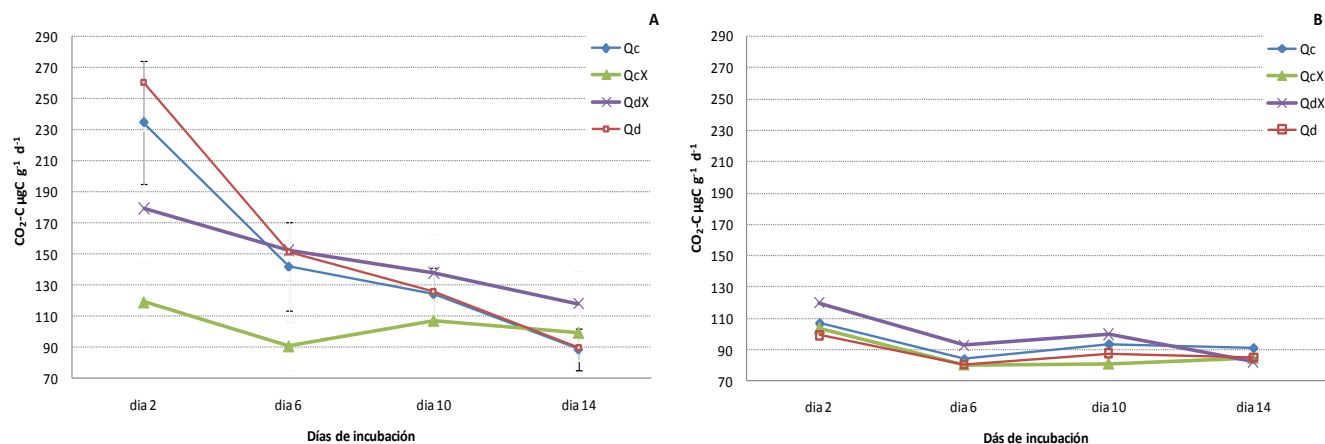


Figura 16. Medias (\pm error estándar) de las tasas de mineralización potencial de C para la estación seca (A) y húmeda (B).

Tabla 19. Medias (\pm error estándar) del $\text{CO}_2\text{-C}$ acumulado a 14 días de incubación de suelo. Las letras mayúsculas refieren diferencias significativas ($p < 0.05$) entre tratamientos dentro de cada estación y las letras minúsculas refieren diferencias significativas ($p < 0.05$) entre estaciones utilizando comparaciones de medias (Tukey HSD) cuando la interacción fue significativa.

	Estación seca				Estación húmeda			
	<i>Qc</i>	<i>QcX</i>	<i>QdX</i>	<i>Qd</i>	<i>Qc</i>	<i>QcX</i>	<i>QdX</i>	<i>Qd</i>
Mineralización potencial de C ($\text{mgCO}_2\text{-C g}^{-1}$)								
$\text{CO}_2\text{-C}$	1789	1315	1829	1896	1271	1182	1326	1194
Total	(± 241)	(± 150)	(± 448)	(± 166)	(± 72.5)	(± 73.1)	(± 133)	(± 106)

Tabla 20. Análisis de regresión múltiple por pasos entre la mineralización potencial de C y las formas más dinámicas de nutrientes en el suelo.

Variable dependiente	Factores incluidos	Factores significativos	Coefficiente	R^2 (p)
Mineralización potencial de C				
Estación seca	NH_4^+ (disp), NO_3^- (disp), Pi (disp), COD, NH_4^+ (ps), NO_3^- (ps), PID, Cmic,	NH_4^+ (ps) NO_3^- (ps) Pi (disp) Cmic	0.66 -0.22 0.61 -0.23	0.93 (<0.001)
Estación húmeda	Nmic	Nmic NO_3^- (ps)	0.79 0.28	0.80 (<0.001)

La amonificación a 14 días (figura 17) mostró diferencias significativas en la interacción de los factores analizados, se observó diferencias sólo en las muestras de la estación seca. QcX tuvo la mayor producción NH_4^+ y fue diferente a los demás tratamientos mientras que los QdX y Qd no mostraron diferencias entre ellos. Qc y Qd no presentaron diferencias y presentaron valores negativos en la amonificación, lo cual estaría mostrando el consumo de este ion. En la estación húmeda no hay diferencias detectadas y todos los tratamientos mostraron valores positivos o de producción de NH_4^+ , con lo cual cambian marcadamente los patrones de la amonificación, particularmente, para las especies solas.

Con respecto a la nitrificación (figura 18) la interacción entre tratamiento y estación fue significativa, dado que sólo en las muestras de la estación húmeda hubo diferencias entre tratamientos. En las muestras de la estación seca se presentó nitrificación en todos los tratamientos, particularmente en Qc y Qd se presentó la mayor concentración de NO_3^- , y fueron diferentes de las especies en interacción (QcX y QdX) que presentaron los valores más bajos y sin ser diferentes entre ellas. En las muestras de la estación húmeda, los valores obtenidos fueron negativos y no diferentes a cero con lo cual se asume que no hubo nitrificación. La mineralización neta de N presentó diferencias en la interacción entre tratamientos y estación (tabla 21 y 23). Las diferencias se observaron en la estación seca, donde QcX y Qc fueron las que presentaron la mayor y menor MNN (figura19; tabla 21). Con excepción de Qc , se presentaron diferencias entre estaciones siendo menor y no diferente de cero en la estación húmeda (tabla 21).

La transformación del COD (ΔCOD) presentó diferencias en la interacción entre tratamiento y estación (figura20; tabla 23). En la estación seca, QcX presentó el mayor valor de ΔCOD , lo que significa que hubo producción de COD durante la incubación del suelo, mientras que Qd presentó ΔCOD negativo interpretándose como consumo de COD durante la incubación. Para la estación húmeda, todos los tratamientos fueron diferentes de QcX donde el ΔCOD no fue diferente de cero, mientras los demás tratamientos presentaron producción de COD. La transformación de

NOD sólo presentó diferencias entre estaciones (tablas 22 y 23), siendo en la estación seca donde de la transformación de NOD no fue diferente a cero, mientras en la estación húmeda hay una marcada producción de NOD.

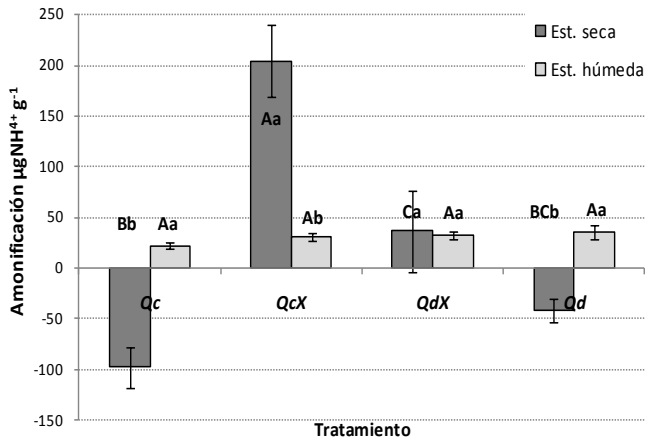


Figura. 17. Medias (\pm error estándar) de la amonificación potencial a 14 días de incubación de suelo. Las letras mayúsculas refieren diferencias significativas ($p < 0.05$) entre tratamientos dentro de cada estación y las letras minúsculas refieren diferencias significativas ($p < 0.05$) entre estaciones utilizando comparaciones de medias (Tukey HSD) cuando la interacción fue significativa.

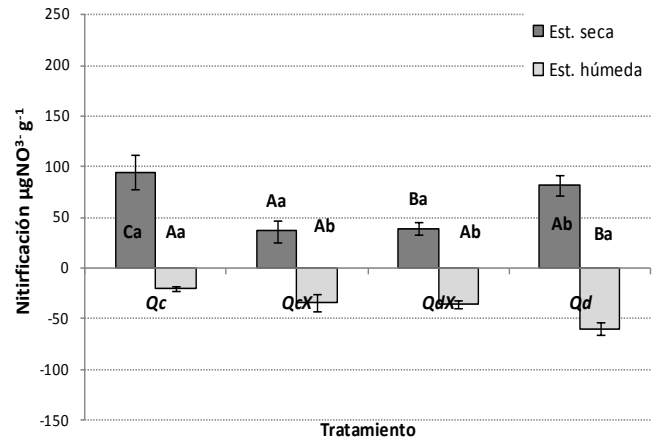


Figura. 18. Medias (\pm error estándar) de la nitrificación potencial a 14 días de incubación de suelo. Las letras mayúsculas refieren diferencias significativas ($p < 0.05$) entre tratamientos dentro de cada estación y las letras minúsculas refieren diferencias significativas ($p < 0.05$) entre estaciones utilizando comparaciones de medias (Tukey HSD) cuando la interacción fue significativa.

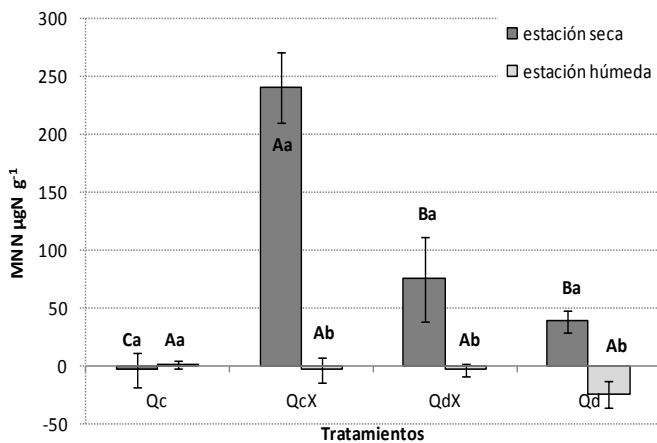


Figura. 19. Medias (\pm error estándar) de la mineralización potencial neta de N (MNN) a 14 días de incubación de suelo. Las letras mayúsculas refieren diferencias significativas ($p < 0.05$) entre tratamientos dentro de cada estación y las letras minúsculas refieren diferencias significativas ($p < 0.05$) entre estaciones utilizando comparaciones de medias (Tukey HSD) cuando la interacción fue significativa.

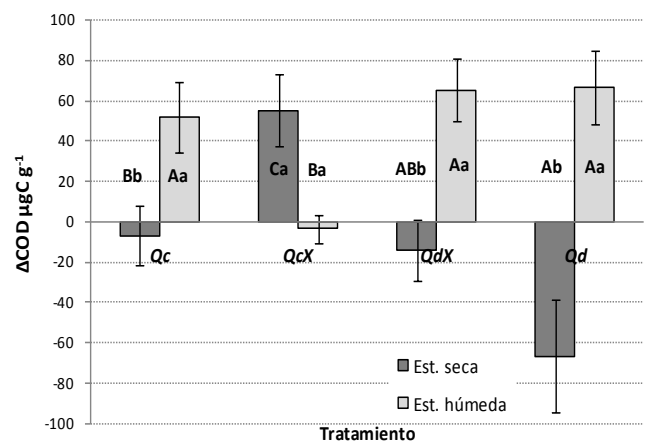


Figura. 20. Medias (\pm error estándar) de la transformación de COD a 14 días de incubación de suelo. Las letras mayúsculas refieren diferencias significativas ($p < 0.05$) entre tratamientos dentro de cada estación y las letras minúsculas refieren diferencias significativas ($p < 0.05$) entre estaciones utilizando comparaciones de medias (Tukey HSD) cuando la interacción fue significativa.

Tabla 21. Medias (\pm error estándar) de la mineralización potencial neta de N a 14 días de incubación de suelo. Las letras mayúsculas refieren diferencias significativas ($p < 0.05$) entre tratamientos dentro de cada estación y las letras minúsculas refieren diferencias significativas ($p < 0.05$) entre estaciones utilizando comparaciones de medias (Tukey HSD) cuando la interacción fue significativa.

	Estación seca				Estación húmeda			
	<i>Qc</i>	<i>QcX</i>	<i>QdX</i>	<i>Qd</i>	<i>Qc</i>	<i>QcX</i>	<i>QdX</i>	<i>Qd</i>
Mineralización potencial neta de N ($\mu\text{g g}^{-1}$)								
MNN	-3.49 ^{Ca} (± 15.1)	240 ^{Aa} (± 30.3)	74.9 ^{Ba} (± 36.1)	38.8 ^{Ba} (± 9.55)	1.20 ^{Aa} (± 3.07)	-3.56 ^{Ab} (± 10.6)	-3.51 ^{Ab} (± 5.70)	-24.6 ^{Ab} (± 11.5)
Amonificación	-98.1 ^{Cb} (± 20.0)	204 ^{Aa} (± 35.9)	36.2 ^{Ba} (± 40.5)	-42.2 ^{BCa} (± 11.3)	21.9 ^{Aa} (± 3.43)	30.7 ^{Ab} (± 3.14)	32.3 ^{Aa} (± 3.55)	35.4 ^{Aa} (± 6.40)
Nitrificación	94.5 ^{Aa} (± 16.8)	36.5 ^{Ba} (± 10.7)	38.6 ^{Ba} (± 6.20)	81.0 ^{Aa} (± 10.1)	-20.7 ^{Ab} (± 2.04)	-34.2 ^{Ab} (± 8.65)	-35.9 ^{Ab} (± 4.54)	-60.0 ^{Ab} (± 6.43)

Tabla 22. Medias (\pm error estándar) de la transformación de formas orgánicas lábiles de C y N de N a 14 días de incubación de suelo. Las letras mayúsculas refieren diferencias significativas ($p < 0.05$) entre tratamientos dentro de cada estación y las letras minúsculas refieren diferencias significativas ($p < 0.05$) entre estaciones en el modelo de RMANOVA utilizando comparaciones de medias (Tukey HSD) cuando la interacción fue significativa.

	Estación seca				Estación húmeda			
	<i>Qc</i>	<i>QcX</i>	<i>QdX</i>	<i>Qd</i>	<i>Qc</i>	<i>QcX</i>	<i>QdX</i>	<i>Qd</i>
Transformación de formas lábiles								
ΔCOD	-7.07 ^{Bb} (± 15.7)	53.3 ^{Ca} (± 79.4)	-14.3 ^{ABb} (± 31.1)	-66.6 ^{Ab} (± 12.3)	52.1 ^{Aa} (± 17.5)	-3.43 ^{Ba} (± 6.87)	65.3 ^{Aa} (± 15.5)	66.6 ^{Aa} (± 18.3)
ΔNOD	-16.3 (± 14.7)	-10.4 (± 17.6)	2.63 (± 15.3)	-35.6 (± 28.0)	51.1 (± 32.7)	61.2 (± 8.80)	35.5 (± 6.48)	52.3 (± 14.9)

Tabla 23. Valores de F (p) para los parámetros de suelo en el modelo de RMANOVA. Los datos en rojo representan diferencias significativas ($p < 0.05$).

Parámetros	Fuente de variación		
	Entre Tratamiento	ESTACIÓN	Dentro T X E
Mineralización Potencial C			
CO ₂	0.80 (0.51)	14.6 (0.001)	0.96 (0.43)
Mineralización Potencial Neta N			
MNN	15.3 (<0.0001)	57.2 (<0.0001)	17.5 (<0.0001)
ΔNH_4	19.4 (<0.001)	0.12 (0.73)	19.91 (<0.0001)
ΔNO_3	0.21 (0.89)	185 (<0.0001)	5.4 (0.008)
Transformación de formas orgánicas lábiles			
ΔCOD	0.68 (0.57)	14.6 (<0.001)	8.42 (0.001)
ΔNOD	0.21 (0.89)	32.4 (<0.0001)	1.02 (0.40)

7. DISCUSIÓN

A manera de síntesis, el modelo presentado en la figura 21 integra los principales procesos estudiados en este trabajo, donde las cajas representan almacenes de nutrientes, las flechas solidas representan los flujos medidos mientras que las flechas puntuadas representan el efecto inferido de la actividad microbiana sobre la disponibilidad de nutrientes.

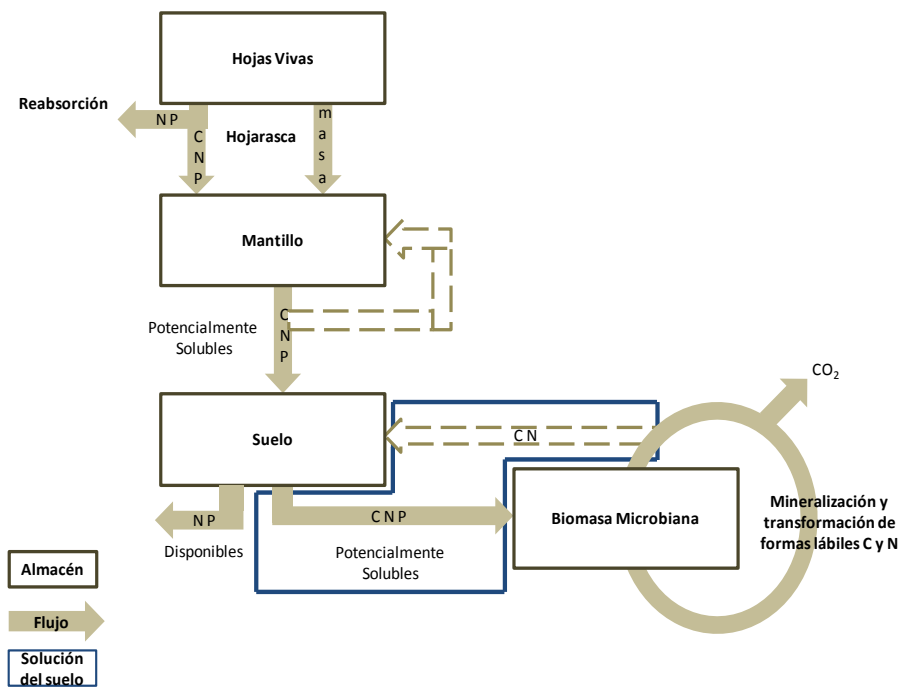


Figura 21. Modelo general de los principales almacenes y flujos medidos en el presente estudio.

7.1. EFECTO DE ESPECIES SOBRE LA DINÁMICA DE C, N Y P.

Los resultados obtenidos muestran que aunque las especies estudiadas están sometidas a las mismas condiciones ambientales, la identidad de éstas afecta la dinámica de nutrientes. En el presente estudio, la reabsorción de N y P es clave, ya que influye en la concentración de N y P de la materia orgánica que retorna al suelo.

En las especies deciduas se reconocen tres etapas de desarrollo foliar: la primera es de rápido crecimiento durante la expansión de la lámina foliar, la segunda se refiere a la maduración y

la tercera involucra la senescencia. En general durante la expansión de la lamina foliar se incrementa la concentración de nutrientes y decrece durante la senescencia (Regma y Tarazona, 2001; Aksekili *et al.*, 2007).

En este estudio, ambas especies iniciaron la aparición de yemas foliares pasada la mitad del mes de mayo, siendo al mes de agosto cuando se observó la completa expansión de la lámina foliar. Las dos especies alcanzaron la máxima masa de área foliar (LMA) en el mes de septiembre, esto es cuando la hojas están completamente maduras (Gratani y Ghia, 2002). Hacia el mes de enero, las dos especies mostraron el mismo porcentaje de hojas senescentes ($\approx 30\%$), lo cual indica que hasta este momento hay una convergencia en el ciclo foliar (Mediavilla *et al.*, 2001). Sin embargo, una vez pasado ese punto se observa que hay diferencias en la duración de la senescencia foliar, del cambio de coloración a la caída de las hojas, ya que *Q. castanea* presenta su punto máximo de producción de hojarasca en el mes de febrero mientras que *Q. deserticola* lo tiene al mes de marzo, lo cual muestra una diferencia en la temporalidad de la producción de hojarasca de aproximadamente 30 días. Patrones similares han sido reportados para especies de *Quercus*, ya que Kato y Hayashi (2008) reportan sincronía en la aparición de yemas foliares y en la expansión foliar, mientras que si existe una diferencia de aproximadamente 25 días en la defoliación total de *Q. mongolica* con respecto a *Q. serrata* y *Q. acutissima* bajo las mismas condiciones ambientales.

Uno de los procesos más importantes durante la senescencia foliar es la reabsorción de nutrientes, el cual es un asunto complejo que se basa en los cambios fisiológicos durante los cuales las macromoléculas se degradan y los nutrientes se movilizan hacia otras partes de la planta, dejándolos disponibles para la formación de nuevas moléculas (Killingbeck, 1996; Cartaxana y Catarino, 2002), permitiéndole a la planta ser menos dependiente de la disponibilidad de N y P en el suelo (Rentería *et al.*, 2005).

La eficiencia de reabsorción de N y P, expresados como porcentaje de N y P reabsorbidos, para *Q. castanea* fue de 87 ± 0.6 y 90 ± 0.2 respectivamente, mientras que para *Q. deserticola* fue

82±0.5 y 84±0.4. Estos valores muestran que las especies estudiadas, tuvieron eficiencias de reabsorción en los rangos de algunas especies reportadas como se muestra en la tabla 24.

La eficiencia de reabsorción de N y P fue mayor en *Q. castanea* en comparación con *Q. deserticola*. Esta diferencia provoca que la hojarasca de *Q. deserticola* tenga mayor concentración de N (7.2 mg g⁻¹) y menor relación C:N (62) en comparación con *Q. castanea* (N 5.2 mg g⁻¹ y C:N 88), lo cual sugiere que la materia orgánica retornada por *Q. deserticola* tiene un mejor calidad química, favoreciendo la descomposición principalmente en las etapas iniciales de este proceso (Berg y McClaugherty, 2003). En éstas predomina la despolimerización y la mineralización de las moléculas mas lábiles (Davey *et al.*, 2007). A pesar de no haber realizado experimentos de descomposición de este tipo se puede explicar que *Q. deserticola* presenta mayores concentraciones de COD, NH₄⁺ y PID en el mantillo.

Una posible causa que podría explicar porqué *Q. deserticola* tarda más en desprenderse de las hojas y tiene la menor eficiencia de reabsorción, es que mientras mayor duración presenten las hojas, éstas están fisiológicamente activas por más tiempo (Aksekili *et al.*, 2007): Ello no precisamente signifique que esté funcionando la maquinaria fotosintética, sino que el proceso de reasignación de nutrientes previo a la abscisión es más lento (Killingbeck, 1996; Côté *et al.* 2002; Hagen-Thorn *et al.*, 2006; Lim *et al.*, 2007) y llega a un punto donde ya no sea posible reabsorber más nutrientes ni mantener las hojas en el dosel.

Se desconocen los mecanismos fisiológicos para estas especies que controlan la extensión de la senescencia foliar y la eficiencia de reabsorción, por ello sería necesario hacer estudios sobre respuestas ecofisiológicas de estas especies a las condiciones que influyen sobre los procesos antes mencionados, tales como las condiciones hídricas, temperatura, o estrés oxidativo por radiación UV-B (Del Arco *et al.*, 1991; Lim *et al.*, 2007).

Tabla 24. Porcentajes de reabsorción de N y P por diferentes especies de *Quercus* reportadas en la literatura

Especie	sección	% N	% P	Lugar	Fuente
<i>Q. alba</i>	<i>Quercus</i>	99.4	99.0	Ohio, EU	Boerner, 1984
<i>Q. alba</i>	<i>Quercus</i>	98.7	99.9	Tennessee, EU	Grizzard <i>et al.</i> , 1976
<i>Q. alba</i>	<i>Quercus</i>	99.5	99.9	Nueva York, EU	Woodwall, 1974
<i>Q. brantii</i>	<i>Cerris</i>	54.9	66.2	Turquía	Akseili <i>et al.</i> , 2007
<i>Q. castanea</i>	<i>Lobatae</i>	87.6	90.2	Michoacán, MEX	En este estudio
<i>Q. coccínea</i>	<i>Lobatae</i>	99.5	99.9	Nueva York, EU	Woodwall, 1974
<i>Q. deserticola</i>	<i>Quercus</i>	82.5	84.4	Michoacán, MEX	En este estudio
<i>Q. douglasii</i>	<i>Quercus</i>	59.2	-27.4	California, EU	Knops y Koenig, 1997
<i>Q. faginea</i>	<i>Quercus</i>	98.9	99.9	España	Escudero <i>et al.</i> , 1992
<i>Q. ilicifolia</i>	<i>Lobatae</i>	70.0	59.1	Rhode Island, EU	Killingbeck y Costigan, 1988
<i>Q. kellogi</i>	<i>Lobatae</i>	81.1	-0.8	California, EU	Knops y Koenig, 1997
<i>Q. lobata</i>	<i>Quercus</i>	46.5	-18.6	California, EU	Knops y Koenig, 1997
<i>Q. macrocarpa</i>	<i>Quercus</i>	99.0	99.7	Kansas, EU	Killingbeck, 1984
<i>Q. muhlenbergii</i>	<i>Quercus</i>	99.0	99.8	Kansas, EU	Killingbeck, 1984
<i>Q. prinus</i>	<i>Quercus</i>	99.3	99.9	Ohio, EU	Boerner, 1984
<i>Q. prinus</i>	<i>Quercus</i>	99.2	99.9	Tennessee, EU	Grizzard <i>et al.</i> , 1976
<i>Q. pirenaica</i>	<i>Quercus</i>	99.0	99.9	España	Escudero <i>et al.</i> , 1992
<i>Q. robur</i>	<i>Quercus</i>	63.6	93.0	España	Covelo <i>et al.</i> , 2008
<i>Q. rubra</i>	<i>Lobatae</i>	70	55	Quebec, CAN	Côte <i>et al.</i> , 2002
<i>Q. rubra</i>	<i>Lobatae</i>	98.9	99.9	Tennessee, EU	Grizzard <i>et al.</i> , 1976

* Los valores negativos representan incremento en el contenido del nutriente durante la senescencia foliar lo cual ocasiona que el contenido sea mayor que en las hojas verdes

La diferencia entre las especies también se observó en la masa de hojarasca producida, ya que *Q. castanea* produjo aproximadamente 50% más masa que *Q. deserticola* (711 ± 17 y 450 ± 41 g $m^{-2} a^{-1}$; respectivamente). Hasta este punto, los datos obtenidos demuestran que las especies estudiadas aún estando bajo las mismas condiciones ambientales, presentan procesos propios que influyen sobre la calidad y cantidad de la materia orgánica que retornan al suelo como lo ha señalado Hooper *et al.*, (2005); esto resulta en que *Q. castanea* sea quien produce la mayor cantidad de hojarasca, pero con menor concentración de N en comparación con *Q. deserticola*.

En la estimación de la eficiencia de reabsorción y la producción de hojarasca se debe tener especial cuidado con la interpretación debido que los datos obtenidos son válidos para el año de medición, por lo que se requieren estudios multianuales para asegurar patrones, sobre todo por cambio en las condiciones climáticas que pueden influenciar la actividad fisiológica de las plantas (Killingbeck, 1996). En el caso de este estudio, aunque se tienen datos de un año de muestreo, ese año (2008) fue similar a los promedios de la temperatura y precipitación para el sitio ($17.6^{\circ}C$ y 791 mm, respectivamente; Fig. 22), por lo cual se espera que los datos registrados sean muy próximos a años similares y sean patrones comunes en las especies estudiadas para este sitio.

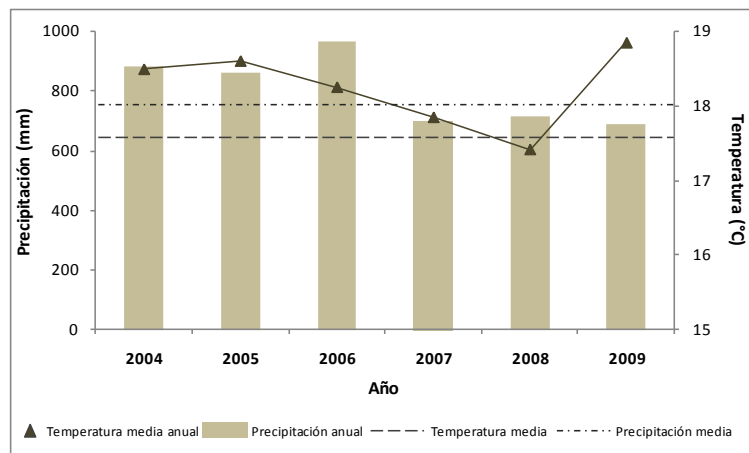


Figura 22. Valores de precipitación y temperatura promedios registrados del 2004 al 2009 en la estación meteorológica de Coitizio.

Se encontró que las diferencias en la concentración de N total en la hojarasca se mantienen en el mantillo, dado que el N total es mayor en el mantillo de *Q. deserticola* (*Qd*) que en *Q. castanea* (*Qc*). Así mismo, en cuanto a la relación C:N del mantillo se observan las diferencias en el mismo sentido, ya que esta relación está definida por la concentración de N total al no haber diferencias en la concentración de C. Con relación al P total en mantillo se encontraron diferencias solo en la estación húmeda, siendo mayor en *Q. deserticola*, donde se incrementó el contenido de este nutriente acorde a lo determinado por Campo y colaboradores (2001), debido a la inmovilización de este elemento en biomasa microbiana promovida por la disponibilidad de agua y la disponibilidad de nitrógeno (Prescott, 2005).

Con relación al carbono orgánico potencialmente soluble (COD), que es la principal fuente de energía para los microorganismos heterótrofos (Neff y Asner, 2001; Montañaño *et al.*, 2007), los resultados muestran que la concentración de éste depende de la identidad y la condición del mantillo, dado que en el mantillo de *Q. deserticola* presentó mayor concentración que *Q. castanea*. La presencia del COD favorece la actividad microbiana y por lo tanto los procesos de disponibilidad de nutrientes asociados a la mineralización.

La concentración de amonio (NH_4^+) potencialmente soluble muestra un efecto de identidad del mantillo. Se observó que *Qc* presenta la menor concentración de este ion y es diferente a *Q. deserticola*, aunque no hubo diferencias en las concentraciones de NOD, principal fuente de este ion previo a la mineralización (Robertson y Groffman, 2007).

Debido a que las diferencias en la concentración de NOD no pueden explicar las diferencias en la concentración de NH_4^+ , se pueden pensar en que hay mecanismos que afectan la mineralización de manera diferencial, uno de estos mecanismos se ha descrito por Montañaño y colaboradores (2007), quienes determinan que la concentración del COD explica la disponibilidad del NH_4^+ , ya que hay mayor fuente de carbono para la actividad de la microbiota heterótrofa. En este caso, se observa que se puede alcanzar un estado de compensación en la concentración de NH_4^+

aunque la concentración de NOD sea diferente mientras que haya suficiente COD para soportar la actividad microbiana como en el caso de *Q. deserticola* (Montaño *et al.*, 2007).

En el suelo, el fósforo disponible, un indicador de la cantidad de P de fácil acceso para la actividad biológica (Tiessen y Moir, 1993; Johnson *et al.*, 2003), fue menor en *Q. castanea* en la estación seca. Esta diferencia se pierde hacia la estación húmeda, mostrando que la mineralización de este elemento es más intensa en *Q. castanea*, lo cual tiene efectos sobre la disponibilidad para la absorción biológica, pero también incrementa la posibilidad de que sea adsorbido por la fracción mineral del suelo (Robertson y Groffman, 2007) en forma de fosfatos de Fe o Al, abundantes en suelos de origen volcánico, como es el caso del sitio estudiado, o en complejos órgano-minerales de difícil acceso para la absorción biológica (Tiessen *et al.* 1984; Tiessen y Moir, 1993; Johnson *et al.*, 2003; Robertson y Groffman, 2007).

La concentración de C y N en biomasa microbiana del suelo fue menor en *Q. castanea*, lo cual puede dar una idea sobre la densidad de la comunidad microbiana y su actividad, pudiendo indicar una mayor densidad de microorganismos asociados a *Q. deserticola*. Aunque en el experimento de mineralización potencial a 14 días no se presentaron diferencias en la tasa de mineralización de C, si se presentan diferencias en la mineralización neta de nitrógeno (MNN), lo que muestra que la actividad microbiana asociada a *Q. deserticola* promueve una mayor disponibilidad de N que en *Q. castanea*.

Con base en lo observado se puede decir que hay un fuerte efecto sobre la dinámica de C, N, y P asociado a la identidad de las especies estudiadas, donde el principal proceso que define esta dinámica es la eficiencia de reabsorción de N y P previo a la abscisión, lo cual genera diferentes condiciones en cuanto a la calidad de la materia orgánica retornada al suelo y afecta la disponibilidad de C, N y P para los procesos de mineralización y consecuentemente la disponibilidad de nutrientes.

En la figura 24 se muestran los modelos de cajas con respecto a la dinámica de nutrientes asociada a cada especie de *Quercus* (*Q. castanea* y *Q. deserticola*; A y B respectivamente), donde se pueden apreciar que las principales diferencias entre especies están en la eficiencia de reabsorción de N y P, la concentración de nutrientes en el mantillo y en las formas dinámicas de nutrientes en el suelo.

7.2. INTERACCIÓN ENTRE ESPECIES

Con base en las características descritas para las especies estudiadas se esperaría de cada especie mostraran los mismos patrones en la concentración y disponibilidad de nutrientes derivadas de la naturaleza química de la hojarasca independientemente de la condición en la que se encuentren (Davey *et al.*, 2007; Ball *et al.*, 2008; Jonsson y Wardle, 2008). Pero ¿esta dinámica se mantiene si se mezclan las especies? En este estudio encontramos que en condiciones de combinación hay efectos diferentes con base a lo observado en condiciones monoespecíficas o de no mezcla.

En cuanto a los procesos de reabsorción de N y P previo a la abscisión, las especies en interacción mostraron los mismos patrones que las especies solas siendo mayor en *Q. castanea* que en *Q. deserticola* y, como se mencionó anteriormente, de este proceso depende la concentración de N y P en la materia orgánica que retorna al suelo.

Con base en concentración de N en la hojarasca, las especies en interacción no mostraron diferencias con las especies solas, pero se observa que se pierde la diferencia entre *Q. castanea* y *Q. deserticola*, con lo cual hay un efecto de complementariedad en la concentración de este nutriente y se refleja en la relación C:N, la cual también es intermedia y no diferente a las especies solas. Esta compensación genera que en el mantillo se presenten valores intermedios y no diferentes a los valores de N determinados para las especies solas, lo cual concuerda con estudios que refieren que

en combinación de especies, el nitrógeno se compensa entre el mantillo de menor y el de mayor concentración (Rothe y Binkley, 2001). En la relación C:N se observan las diferencias en el mismo sentido, ya que esta relación está definida por la concentración de N total al no haber diferencias en la concentración de carbono. A pesar de esto, existe una tendencia de que *Q. castanea* incremente su concentración y reduzca la relación C:N del mantillo en la interacción en comparación a condiciones monoespecíficas.

Con relación al P total, se encontró que las diferencias entre especies determinadas en la estación húmeda siguieron la misma tendencia que para el N total, es decir, los valores de la concentración de P no es diferente en las especies en interacción al encontrado en las especies solas, con lo cual también se puede asumir que hay compensación de este nutriente por la tendencia a ser mayor en *Q. castanea* en interacción que en condiciones monoespecíficas (Rothe y Binkley, 2001).

Hasta este punto, la concentración de nutrientes totales en el mantillo no muestra diferencias en cuanto a la comparación con las especies solas con lo cual no podemos asegurar que la naturaleza química medida como la concentración total de nutrientes sea diferente. Pero hay procesos que están influenciados por las formas más dinámicas de los nutrientes y estos tienen consecuencias sobre la disponibilidad de los nutrientes en el suelo.

Cuando los mantillos se encuentran influenciados por la otra especie muestran valores de COD intermedios pero diferentes a las especies solas, es decir *Q. castanea* en interacción tiene una concentración mayor que cuando está sola y en *Q. deserticola* ocurre lo inverso, esto como consecuencia de la compensación de la concentración entre ambos mantillos. Con lo cual, la mezcla de mantillos representaría una mayor disponibilidad de COD en *Q. castanea*, lo cual puede explicar que la concentración de NOD y POD en *Q. castanea* en interacción, sea distinta y mayor que cuando se encuentra sola, con lo cual podemos inferir que en las interacciones hay mecanismos que promueven la despolimerización de la materia orgánica en comparación a cuando los mantillos no se encuentran en esta condición (Hector *et al.*, 1999). Así también, la disponibilidad de NH_4^+ en el

mantillo fue mayor en *Q. castanea* en interacción a cuando no lo está, esto puede ser consecuencia del enriquecimiento con C fácilmente accesible a la comunidad microbiana heterótrofa (Montaño *et al.*, 2007)

Es entonces que podemos sintetizar que en las mezclas de mantillos hay procesos de compensación de N y P que cambia la firma de concentración de estos nutrientes observada en la hojarasca. Pero en cuanto a la disponibilidad de nutrientes de manera general se encontró que la mayor concentración de COD en *Q. deserticola* tiene un efecto importante sobre la disponibilidad de N en asociación al mantillo de *Q. castanea*, con lo cual podemos decir que la interacción de los mantillos se puede definir como una interacción sinérgica o positiva en cuanto a la disponibilidad de C y N para *Q. castanea* (Kaye *et al.*, 2000); mientras que *Q. deserticola* no se ve afectada por la mezcla de los mantillos en cuanto a la disponibilidad de N, por lo tanto se puede describir como una relación lineal o neutra (Ball *et al.*, 2008).

Esta última afirmación está apoyada mediante los resultados de experimentos de amonificación, donde *Q. castanea* en interacción presentó una mayor producción de NH_4^+ y con respecto a la nitrificación ambas especies en interacción muestran valores más bajos en la producción de NO_3^- , lo cual se puede interpretar que cuando las especies se encuentran en interacción aparte de promover una mayor disponibilidad de N, también evitan la nitrificación y por lo tanto que se pierda por lixiviación o en forma gaseosa por desnitrificación (Prescott, 2005).

La relación entre la amonificación y la nitrificación afecta la mineralización potencial neta de N, resultando en que la mineralización neta de N fue mayor en *Q. castanea* en interacción. Un resultado similar se obtuvo para la producción de COD, lo cual implica que la actividad microbiana es promovida por la mezcla de especies, con respecto a cuando no está en condiciones de mezcla, al menos en el caso de *Q. castanea*. En síntesis, el efecto de la mezcla de especies al suelo asociado a las especies estudiadas muestra efectos positivos o sinérgicos para *Q. castanea* (figura 23), como se puede observar en la figura 24C, en cuanto a disponibilidad de C, N y P en el mantillo y suelo; así

mismo, sobre la biomasa y la actividad microbiana; mientras que para *Q. deserticola* podemos definir que hay, de manera general, una relación lineal o neutra en cuanto a la disponibilidad de nutrientes y la dinámica de estos (figura 23) ya que no se observan diferencias entre condiciones de interacción y monoespecíficas para esta especie (fig 22D)

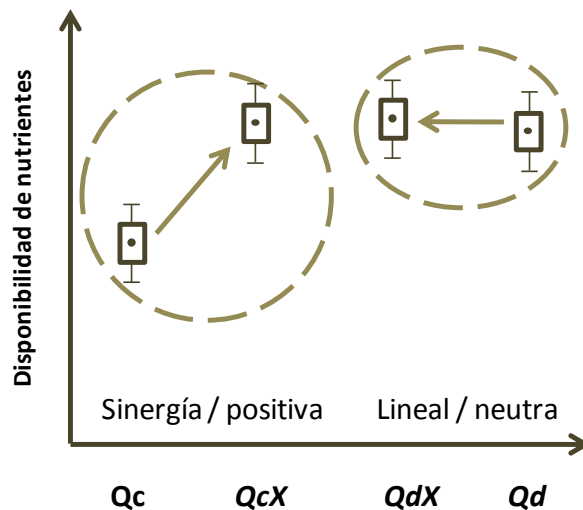


Figura 23. Modelo de interacciones determinadas en el presente estudio. Los tratamientos en los óvalos indican que la definición de la interacción solo es pertinente al compararse con su par en condiciones de no mezcla.

A manera de síntesis, como se mencionó en un principio, se generaron los modelos para cada especie y condición (figura 24), en los cuales se pueden observar que los el efecto en la dinámica del C, N y P está determinado por la identidad de las especies de las cuales proviene la materia orgánica (Davey *et al.*, 2007, Jonsson y Wardle, 2008) y que esta dinámica se ve afectada en caso de la combinación de la materia orgánica de especies particulares (Seastedt 1984; McTiernan *et al.*, 1997; Hoorens *et al.*, 2003; Schimel y Hättenschwiler 2007; Meier y Bowman 2008), aunque presenten una fenología general similar y pertenezcan al mismo género taxonómico.

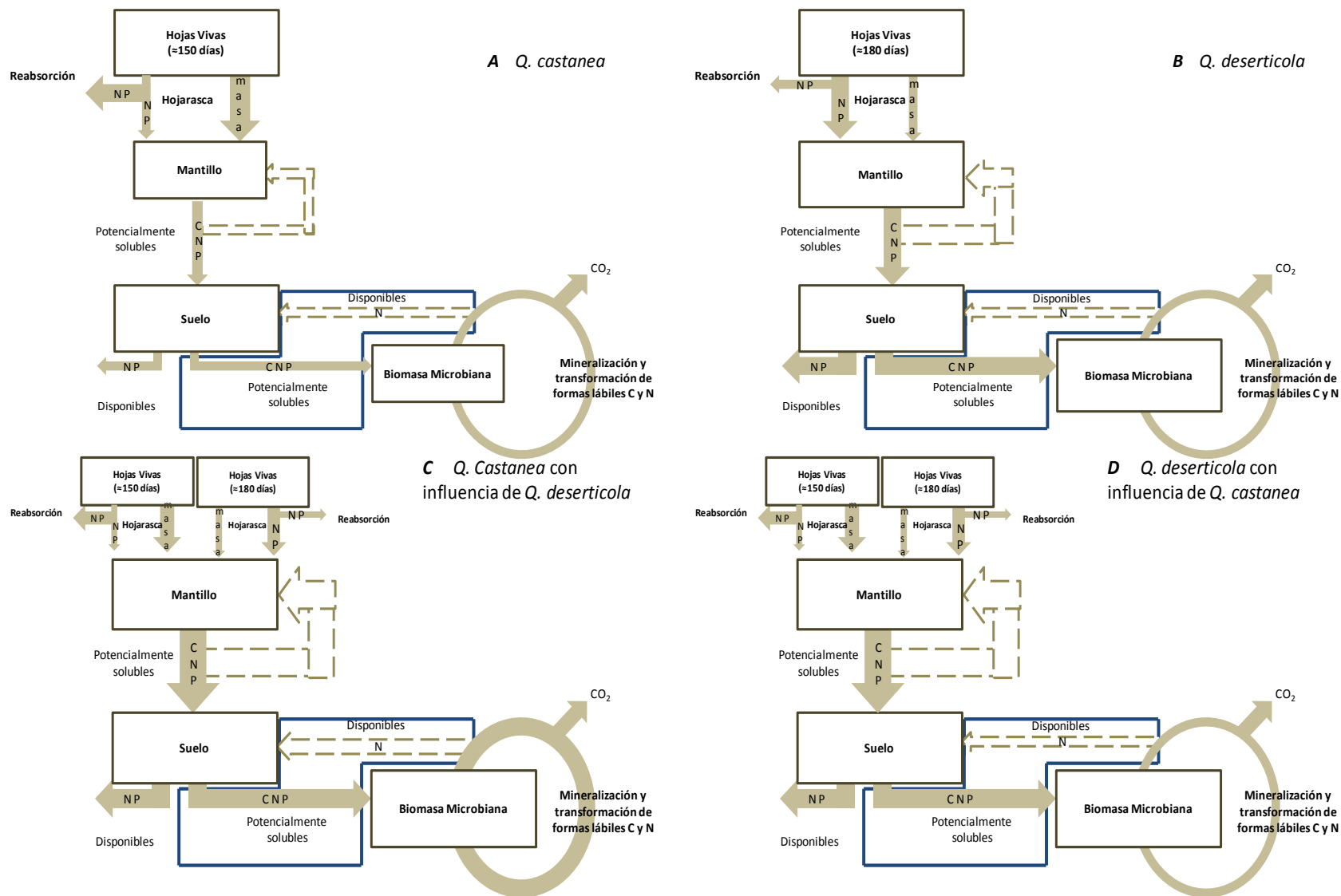


Figura 24. Modelos de los principales almacenes y flujos medidos en el presente estudio para cada especie y condición. El tamaño de las cajas se refiere a la concentración de C, N y P almacenados mientras que las flechas refieren a la concentración de nutrientes en flujo.

8. CONCLUSIONES

Con base en los resultados de éste trabajo se puede concluir que, al menos para el sitio estudiado:

A) Se presentan diferencias en la cantidad y composición química de la materia orgánica que regresan las especies estudiadas aun cuando son congéneres y están bajo las mismas condiciones ambientales.

- 1) Las especies seleccionadas presentan diferencias en la eficiencia de reabsorción de N y P previa a la abscisión, lo cual provoca que la hojarasca de *Q. deserticola* tenga una mayor concentración de estos elementos y por lo tanto, una mejor calidad química. Así mismo, se presentó una mayor concentración de N total y así también una menor relación C:N en el mantillo de *Q. deserticola*, siendo consistente con lo observado en la hojarasca.
- 2) La masa de hojarasca producida es diferente entre las especies estudiadas, aportando *Q. castanea* 50% más que *Q. deserticola*.
- 3) La disponibilidad de nutrientes en el mantillo presentó efectos por la identidad de las especies, ya que el mantillo de *Q. castanea* presenta menor concentración de COD y NH_4^+ en comparación con *Q. deserticola*. En el suelo, el efecto de la identidad de las especies está ligada a la concentración de P disponible y al C y N en biomasa microbiana ya que *Q. castanea* presentó menor concentración que *Q. deserticola*.

B) Con respecto al efecto en la disponibilidad de nutrientes en mantillo y suelo debido a la interacción de los mantillos de las dos especies, se generan relaciones funcionales diferentes, siendo sinérgica para *Q. castanea*, es decir que se incrementa la disponibilidad de nutrientes cuando hay influencia de *Q. deserticola*. Mientras que *Q. deserticola* no se ve impactada en lo general, es decir que se presenta una relación lineal.

- 1) La actividad microbiana en el suelo bajo condiciones controladas se vio afectada por la condición de las especies debido a que *Q. castanea* bajo interacción, presentó una mayor mineralización neta de N definida por mayor amonificación y menor nitrificación. Así

también, mayor producción de C orgánico potencialmente soluble en comparación a cuando no lo está.

- 2) La disponibilidad de nutrientes en el mantillo presentó efectos por la condición de las especies, ya que cuando el mantillo de *Q. castanea* está en interacción con el mantillo de *Q. deserticola* hay un incremento en las formas orgánicas potencialmente solubles de C, N y P en comparación a cuando esta sin esta interacción. En el suelo, *Q. castanea* en influencia de la otra especie presentó una mayor concentración de C y N en biomasa microbiana en comparación a cuando no lo está.

Otro punto de interés derivado de este estudio es:

C) La masa de C incorporado al suelo vía hojarasca es mayor para *Q. castanea*, mientras que para la masa de N y P no se presentaron diferencias entre especies, lo anterior debido a la relación entre la masa de hojarasca y la concentración de N y P. Por lo cual sugerimos que las diferencias encontradas en este estudio dependen de la composición química de la materia orgánica y no de la masa de nutrientes retornada al suelo.

Estas consideraciones pueden llegar a definir las características funcionales del ecosistema y los servicios que provee, tales como la captura de C, el mantenimiento de la fertilidad del suelo y la productividad primaria.

9. LITERATURA CITADA

- Aerts, R. 1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *Journal of Ecology* 84: 597-608.
- Aerts, R., H. de Caluwe, B. Beltman. 2003. Plant community mediated vs. nutritional controls on litter decomposition rates in grasslands. *Ecology* 84:3198–3208.
- Aksekili, E., D. Kilic, H. Kutbay. 2007. Foliar nutrient dynamics and foliar resorption in *Quercus brantii* Lindley along an elevational gradient. *Pakistan Journal of Biological Sciences* 10 (21):3778-3785.
- Álvarez E., M. Fernández, V. Torrado y M. Fernández. 2008. Dynamics of macronutrients during the first stages of litter decomposition from forest species in a temperate area (Galicia, NW Spain). *Nutrients Cycling and Agroecosystems* 80:243–256.
- Aubert, M., P. Margerie, J. Trap, F. Bureau. 2010. Aboveground–belowground relationships in temperate forests: Plant litter decomposes and microbiota orchestrates. *Forest Ecology and Management* 259:563–572.
- Ball, B., M. Bradford y M. Hunter .2008 .Nitrogen and Phosphorus Release from Mixed Litter Layers is Lower than Predicted from Single Species Decay. *Ecosystems* 12: 87–100.
- Bardgett, R. y A. Shine. 1999. Linkages between plant litter diversity, soil microbial biomass and ecosystem function in temperate grasslands. *Soil Biology and Biochemistry* 31:317–321.
- Barnes, B., D. Zak, S. Denton y S. Spurr. 1998. Forest ecology. 4ta Ed. pp 524-576. John Wiley and Sons Inc. Nueva York.
- Berg, B. y C. McClaugherty. 2003. Plant litter: decomposition, humus formation, carbon sequestration. pp 244-256. Springer-Verlag, Berlin.
- Binkley, D., P. Sollins, R. Bell, D. Sachs y D. Myrold. 1992. Biogeochemistry of adjacent conifer and alder-conifer stands. *Ecology* 73(6):2022-2033.
- Blair, J., R. Parmelee y M. Beare. 1990. Decay rates, nitrogen fluxes, and decomposer communities of single and mixed species foliar litter. *Ecology* 71: 1976–1985.

- Boettcher, S. y J. Kalisz. 1991. Single-tree influence on earthworms in forest soils in eastern Kentucky. *Soil Science Society of America Journal* 55: 862–856.
- Bravo-Espinoza, M., M. Mendoza, L. Medina-Orozco, C. Prat, F. García-Oliva y E. López-Granados. 2009. Runoff, soil loss and nutrient depletion under traditional and alternative cropping systems in the Transmexican Volcanic Belt, Central México. *Land Degradation and Development* 20: 640–653.
- Bremner, J. 1996. Nitrogen-Total En: Spark, D., A. Page, M. Summer, M. Tabatabai, P. Helmke (Eds.). *Methods of soil analyses Part 3: Chemical Analyses*. Soil Science Society of America. Madison, WI. pp:1085-1121.
- Briones, M. y P. Ineson. 1996. Decomposition of eucalyptus leaves in litter mixtures. *Soil Biology and Biochemistry* 28(10):1381-1388.
- Brookes, P., A. Landman, G. Pruden, D. Jenkinson. 1985. Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: A rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 17(6):837-842.
- Campo, J., M. Maass, L. De Pablo. 2001. Weathering in a mexican tropical dry forest. *Agrocencia* 35(2):245-254.
- Cartaxana, P. y F. Catarino, 2002. Nitrogen resorption from senescing leaves of three salt marsh plant species. *Plant Ecology* 159(1):95-102.
- Chapman, S., J. Whittaker y O. Heal. 1988. Metabolic and faunal activity in litters of tree mixtures compared with pure stands. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 24: 33–40.
- Chapman, S, y W, Koch. 2007. What type of diversity yields synergy during mixed litter decomposition in a natural forest ecosystem? *Plant Soil* 299:153–162.
- Chapman, S. y J. Newman, 2009, Biodiversity at the plant–soil interface: microbial abundance and community structure respond to litter mixing. *Oecologia en linea* DOI 10.1007/s00442-009-1498-3
- Côté, B., J. Fyles, H. Djalilvand. 2002. Increasing N and P resorption efficiency and proficiency in northern deciduous hardwoods with decreasing foliar N and P concentrations. *Annals of Forest Science* 59 (3):275-281.

- Cuanalo de la Cerda, H. 1990. Manual para la descripción de perfiles de suelo en el campo. Tercera Edición. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Estado de México.
- Davey, M., B. Berg, B. Emmett y P. Rowland. 2007. Decomposition of oak leaf litter is related to initial litter Mn concentrations. *Canadian Journal of Botany* 85:16–24.
- Del Arco, J.M., Escudero, A. y Garrido, M.V. 1991. Effects of site characteristics on nitrogen retranslocation from senescing leaves. *Ecology* 72: 701-708.
- Dijkstra, F., J. West, S. Hobbie y P. Reich. 2009. Antagonistic effects of species on C respiration and net N mineralization in soils from mixed coniferous plantations. *Forest Ecology and Management* 257:1112-1118.
- Driebe, E. y T. Whitham. 2000. Cottonwood hybridization effects tannin and nitrogen content of leaf litter and alters decomposition. *Oecologia* 123(1):99-107.
- Escudero, A. y S. Mediavilla. 2003. Dinámica interna de los nutrientes. *Ecosistemas* (URL: www.aeet.org/ecosistemas/031/investigacion7.htm).
- Eviner, V. y S. Chapin III. 2003. Functional Matrix A Conceptual Framework for Predicting Multiple Plant Effects on Ecosystems Process. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34:455-485.
- Ewel, J., M. Mazzarino, C. Berish. 1991. Tropical soil fertility changes under monocultures and successional communities of different structure. *Ecological Applications* 1(3):289-302.
- Ewers, B., D. Binkley y M. Bashkin. 1996. Influence of adjacent stand on spatial patterns of soil carbon and nitrogen in *Eucalyptus* and *Albizia* plantations. *Canadian Journal of Forest Research* 26(8):1501-1503.
- Ferrari, J y S. Sugita. 1996. A spatially explicit model of leaf litter fall in hemlock-hardwood forests. *Canadian Journal of Forest Research* 26(11):1905-1913.
- Ferrari, J. 1999. Fine-scale patterns of leaf litterfall and nitrogen cycling in an old-growth forest. *Canadian Journal of Forest Research* 29(3):291-302.
- Finzi A., N. Van, y C. Canham. 1998. Canopy tree-soil interactions within temperate forest: species effects on soil carbon and nitrogen. *Ecological Applications* 8(2):440-446.

- Fioretto, A., S. Papa y A. Fuggi. 2003. Litterfall and litter decomposition in a low Mediterranean shrubland. *Biology and Fertility of Soils* 39:37-44.
- Fyles, J. y I. Fyles. 1993. Interaction of Douglas-fir with red alder and salal foliage litter during decomposition. *Canadian Journal of Forest Research* 23:358-361.
- García-Montiel, D. y D. Binkley. 1998. Effect of *Eucalyptus saligna* and *Albizia falcataria* on soil processes and nitrogen supply in Hawaii. *Oecologia* 113:547-556.
- Gartner, B. y G. Cardon. 2004. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos* 104:230-246.
- Göransson, H., A. Fransson, U. Jönsson-Belyazid. 2007. Do oaks have different strategies for uptake of N, K and P depending on soil depth? *Plant and Soil* 297(1-2):119-125.
- Gratani, L. y E. Ghia. 2002. Changes in morphological and physiological traits during leaf expansion of *Arbutus unedo*. *Environmental and Experimental Botany* 48(1):51-60.
- Hagen-Thorn, A., I. Varnagiryte, B. Nihlgård, K. Armolaitis. 2006. Autumn nutrient resorption and losses in four deciduous forest tree species. *Forest Ecology and Management* 228(1-3):33-39.
- Hansen, R. y D. Coleman. 1998 Litter complexity and composition are determinants of the diversity and species composition of oribatid mites (acari: Oribatida) in litterbags. *Applied Soil Ecology* 9:17-23.
- Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, London.
- Hättenschwiler, S. y P. Vitousek. 2000. The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution* 15(6):238-242.
- Hättenschwiler, S. y Gasser, P. 2005. Soil animals alter plant litter diversity effects on decomposition. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102:1519-1524.
- Hättenschwiler, S., A. Tiunov y S. Scheu. 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. 36:191-218.
- Hector, A., B. Schmid, C. Beierkuhnlein, M. Caldeira, M. Diemer, P. Dimitrakopoulos, J. Finn, H. Freitas, P. Giller, J. Good, R. Harris, P. Höglberg, K. Huss-Danell, J. Joshi, A. Jumpponen,

- C. Körner, P. Leadley, M. Loreau, A. Minns, C. Mulder, G. O'Donovan, S. Otway, J. Pereira, A. Prinz, D. Read, M. Scherer-Lorenzen, E. Schulze, A. Siamantziouras, E. Spehn, A. Terry, A. Troumbis, F. Woodward, S. Yachi y J. Lawton. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science* 286(5442):1123-1127.
- Hector, A., J. Beale, A. Minns, S. J. Otway y J. Lawton. 2000. Consequences of the reduction of plant diversity for litter decomposition: effects through litter quality and microenvironment. *Oikos* 90: 357–371.
- Hector A., J. Joshi, S. Lawler, E. Spehn y A. Wilby. 2001. Conservation implications of the link between biodiversity and ecosystem functioning. *Oecologia* 129:624–628.
- Hobbie, S. 1992. Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution* 7(10):336-339.
- Hobbie, S. 2008. Nitrogen effects on decomposition: A five-year experiment in eight temperate sites. *Ecology* 89(9):2633-2644.
- Hooper, D. y P. Vitousek. 1998. Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. *Ecological Monographs* 68(1):121-149.
- Hooper, D., S. Chapin III, J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. Lawton, D. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, B. Schmid, H. Setälä, A. Symstad, J. Vandermeer y D. Wardle. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75(1):3-35.
- Hoorens, B, R. Aerts y M. Stroetenga. 2003. Litter quality and interactive effects in litter mixtures: more negative interactions under elevated CO₂? *Journal of Ecology* 90:1009–1016.
- Huffman, E. 1977. Performance of a new automatic carbon dioxide coulometer. *Microchemical Journal* 22(4):567-573.
- Hui, D. y R. Jackson. 2009. Assessing interactive responses in litter decomposition in mixed species litter. *Plant and Soil* 314(1-2):263-271.
- Jacob, M., N. Weland, C. Platner, M. Schaefer, C. Leuschner, F. Thomas. 2009. Nutrient release from decomposing leaf litter of temperate deciduous forest trees along a gradient of increasing tree species diversity. *Soil Biology and Biochemistry* 41:2122-2130.

- Johnson, A., J. Frizano, D. Vann. 2003. Biogeochemical implications of labile phosphorus in forest soils determined by the Hedley fractionation procedure. *Oecologia* 135(4):487-499.
- Joliffe, P. 1997. Are mixed populations of plant species more productive than pure stands. *Oikos*, 80:595-602.
- Jones, D. y V. Willett. 2006. Experimental evaluation of methods to quantify dissolved organic nitrogen (DON) and dissolved organic carbon (DOC) in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 38:991-999.
- Jonsson, M. y D. Wardle. 2008. Context dependency of litter-mixing effects on decomposition and nutrient release across a long-term chronosequence. *Oikos* 117:1674-1682.
- Kaneko, N. y E. Salamanca. 1999. Mixed leaf litter effects on decomposition rates and soil microarthropod communities in an oak-pine stand in Japan. *Ecological Research*. 14:131-138.
- Kato, J y I. Hayashi. 2008. Phenological studies of deciduous trees in the cool temperate region of Japan. *Journal of Ecology and Field Biology* 31(3):193-200.
- Kaye, J., S. Resh, M. Kaye y R. Chimner. 2000. Nutrient and carbon dynamics in a replacement series of Eucalyptus and Albizia trees. *Ecology* 8(12):3267-3273.
- Killingbeck, K. y S. Costigan. 1988. Element resorption in a guild of understory shrub species: niche differentiation and resorption thresholds. *Oikos* 53(3):366-374.
- Killingbeck, K. 1996. Nutrients in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology* 77:1716-1727.
- Knops J., D. Wedin y D. Tilman. 2001. Biodiversity and decomposition in experimental grassland ecosystems. *Oecologia* 126:429-433.
- Knorr, M., S. Frey y P. Curtis. 2005. Nitrogen additions and litter decomposition: a meta-analysis. *Ecology* 86:3252-3257.
- Kögel-Kabner, I. 2002. The macromolecular organic composition of plant and microbial residues as input to soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry* 34:139-162.
- Leopold, C. 1961. Senescence in plant development. *Science* 134(3492):1727-1732.

- LeRoy C. y J. Marks. 2006. Litter quality, stream characteristics and litter diversity influence decomposition rates and macroinvertebrates. *Freshwater Biology* 51:605-617.
- López-Granados, F., M. Jurado-Expósito, S. Atenciano, A. García-Ferrer, M. Sánchez De La Orden, L. García-Torres. 2002. Spatial variability of agricultural soil parameters in southern Spain. *Plant and Soil* 246(1):97-105.
- Madritch y Hunter, 2002, Phenotypic diversity influences ecosystem functioning in an oak sandhills community. *Ecology* 83(8):2084-2090.
- Madritch, M. y M. Hunter. 2005. Phenotypic variation in oak litter influences short- and long-term nutrient cycling through litter chemistry. *Soil Biology and Biochemistry* 37:319-327
- Madritch, M., J. Donaldson y R. Lindroth. 2006. Genetic identity of *populus tremuloides* litter influences decomposition and nutrient release in a mixed forest stand. *Ecosystems* 9:528-537.
- Mcarthur, J., J. Aho, R. Rader y G. Mills. 1994. Interspecific leaf interactions during decomposition in aquatic and floodplain ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* 13:57-67.
- McClougherty, C., J. Pastor, J. Aber y J. Melillo. 1985. Forest litter decomposition in relation to soil nitrogen dynamics and litter quality. *Ecology* 66:266-275.
- McTiernen, K., P. Ineson y P. Coward. 1997. Respiration and nutrient release from tree litter mixtures. *Oikos* 78:527-538.
- Mediavilla, S., A. Escudero, H. Heilmeyer. 2001. Internal leaf anatomy and photosynthetic resource-use efficiency: Interspecific and intraspecific comparisons. *Tree Physiology* 21 (4):251-259.
- Meier, C. y W. Bowman. 2008. Links between plant litter chemistry, species diversity and below-ground ecosystem function. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:19780-19785.
- Mendoza, M., E. López y G. Bocco. 2001. Regionalización ecológica, conservación de recursos naturales y ordenamiento territorial en la cuenca del lago de Cuitzeo, Michoacán. Proyecto 98306024 Programa SIMORELOS-CONACYT. DERN-UNAM.

- Montaño, N., F. García-Oliva, F., V. Jaramillo. 2007. Dissolved organic carbon affects soil microbial activity and nitrogen dynamics in a Mexican tropical deciduous forest. *Plant and Soil* 295 (1-2):265-277.
- Naeem, S., L. Thompson, S. Lawler, J. Lawton y R. Woodfin. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* 368:734-737.
- Neff, J. y G. Asner. 2001. Dissolved organic carbon in terrestrial ecosystems: synthesis and a model. *Ecosystems* 4: 29-48.
- Olson, J.S., 1963. Energy storage and balance of producers and decomposer in ecological systems. *Ecology* 44:322-331.
- Onyekwelu, J.C., Mosandl, R., Stimm, B., 2006. Productivity, site evaluation and state of nutrition of *Gmelina arborea* plantations in Oluwa and Omo forest reserves, Nigeria. *Forest Ecology and Management* 229:214-227.
- Ordóñez, J., B. de Jong, F. García-Oliva, F. Aviña, J. Pérez, G. Guerrero, R. Martínez, y O. Maser. 2008. Carbon content in vegetation, litter, and soil under ten different land-use and land-cover classes in the central Highlands of Michoacán, Mexico. *Forest Ecology and Management* 255(7):2074-2084.
- Pandey, R., G. Sharma, S. Tripathi y A. Singh. 2007. Litterfall, litter decomposition and nutrient dynamics in a subtropical natural oak forest and managed plantation in northeastern India. *Forest Ecology and Management* 240:96-104.
- Pérez-Harguindeguy, N., C. Blundo, D. Gurvich, S. Díaz y E. Cuevas. 2008. More than the sum of its parts Assessing litter heterogeneity effects on the decomposition of litter mixtures through leaf chemistry. *Plant and Soil* 303:151-159.
- Prescott, C. 2005. Do rates of litter decomposition tell us anything we really need to know? *Forest Ecology and Management* 220(1-3):66-74.
- Rentería, L., V. Jaramillo, A. Martínez-Yrizar, A. Pérez-Jiménez. 2005. Nitrogen and phosphorus resorption in trees of a Mexican tropical dry forest. *Trees - Structure and Function* 19 (4), pp. 431-441.

- Rhoades, C., y D. Binkley. 1992. Spatial extent of impact of red alder on soil chemistry in adjacent conifer stands. *Canadian Journal of Forest Research* 22: 1434-1437.
- Rhoades, C. 1997. Single-tree influences on soil properties in agroforestry: lessons from natural forest and savanna ecosystems. *Agroforestry Systems* 35: 71-94.
- Rice, K. y E. Nagy. 2000. Oak canopy effects on the distribution patterns of two annual grasses: the role of competition and soil nutrients. *American Journal of Botany* 87:1699-1706.
- Robertson, P, D. Coleman, C. Bledsoe y P. Sollins. 1999. Standard soil methods for long-term ecological research (LTER). University Press, Oxford, New York, pp. 258-271.
- Romero-Rangel, S., E. Rojas, M. Aguilar. 2002. El género *Quercus* (Fagaceae) en el Estado de México. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 89(4):551-593.
- Rothe, A. y D. Binkley. 2001. Nutritional interactions in mixed species forests: a synthesis. *Canadian Journal of Forest Research* 31:1855-1870.
- Rustad, L. 1994. Element dynamics along a decay continuum in a red spruce ecosystem in Maine, USA. *Ecology* 75:867-879.
- Salamanca E., N. Kaneko y S. Katagiri. 1998. Effects of leaf litter mixtures on the decomposition of *Quercus serrata* and *Pinus densiflora* using field and laboratory microcosm methods. *Ecological Engineering* 10:53-73.
- Schimel JP, S. Hättenschwiler. 2007. Nitrogen transfer between decomposing leaves of different N status. *Soil Biology and Biochemistry* 39:1428-1436.
- Schulze, D., y H. Mooney. 1993. Ecosystem function of biodiversity: a summary. pp. 497-510 En Schulze, D. and H. Mooney, Eds.. Biodiversity and ecosystem function. Springer-verlag, Berlin
- Schweitzer, J. J. Bailey, S. Hart y T. Whitham. 2005. Nonadditive effects of mixing cottonwood genotypes on litter decomposition and nutrient dynamics. *Ecology* 86:2834-2840.
- Scott, N. y D. Binkley. 1997. Foliage litter quality and annual net mineralization: comparison across North American forest sites. *Oecologia* 111:151-159.

- Seastedt, T. 1984. The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. *Annual Review of Entomology*. 29: 25-46.
- Shure, D. y D. Philipps. 1987. Litter fall patterns within different-sized disturbance patches in a southern Appalachian Mountain forest. *The American Midland Naturalist Journal* 118:348-357.
- Singh, K.P., Singh, P.K., Tripathi, S.K., 1999. Litterfall, litter decomposition and nutrient release patterns in four native tree species raised on coal mine spoil at Singrauli, India. *Biology and Fertility of Soils* 29:371-378.
- Smith, V. y M. Bardford. 2003. Do non-additive effects on decomposition in litter-mix experiments result from differences in resource quality between litters? *Oikos* 102: 235-242.
- Swan C. y Palmer M. 2006. Composition of species leaf litter alters stream detritivore growth, feeding activity and leaf breakdown. *Oecologia* 147:469-478.
- Technicon. 1977. Technicon industrial System. Method No. 329-74W/B Individual/simultaneous determinations of nitrogen and/or phosphorus in BD acid digest. Technicon Industrial Systems, New York
- Thomas, P. y J. Packham. 2007. Ecology of woodlands and forest: Description, Dynamics and Diversity. pp 276-317. Cambridge University Press. Cambridge.
- Tiessen, H., J. Stewart, H. Hunt. 1984; Concepts of soil organic matter transformations in relation to organo-mineral particle size fractions. *Plant and Soil* 76 (1-3): 287-295
- Tiessen, H. y J. Moir. 1993. Characterization of Available P by Sequential Extraction En Soil Sampling and Methods of Analysis Carter, M. Ed Canadian Society of Soil Science. pp:75-86.
- Tilman, D., D. Wedin, J. Knops. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379 (6567):718-720.
- Tilman D, C. Lehman, K. Thomson. 1997. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94:1857-1861
- Turner, D. y E. Franz. 1985. The influence of western hemlock and western redcedar on microbial numbers, nitrogen mineralization, and nitrification. *Plant and Soil* 88 (2):59-267.

- UIC. 1995. Operation manual for the CM5012 CO2 Colourmeter. UIC Joliet IL, USA
- Valencia S. 2004. Diversidad del Genero *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletan de la Sociedad Botánica de México*. 75: 33-53.
- Vance, E., P. Brookes, D. Jenkinson. 1987. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry* 19 (6):703-707.
- Vinton, M. y I. Burke. 1995. Interactions between individual plant species and soil nutrient status in shortgrass steppe. *Ecology* 76(4):1 116-1 133.
- Vogt, K., D. Vogt, H. Asbjornsen, R. Dahlgren. 1995. Roots, nutrients and their relationship to spatial patterns. *Plant and Soil* 168-169(1):113-123.
- Wang, Q., S. Wang, Y. Huang. 2008. Comparisons of litterfall, litter decomposition and nutrient return in a monoculture *Cunninghamia lanceolata* and a mixed stand in southern China. *Forest Ecology and Management* 255(3-4):1210-1218.
- Wardle, D., G. Yeates, G. Barker, K. Bonner. 2006. The influence of plant litter diversity on decomposer abundance and diversity. *Soil Biology and Biochemistry* 38(5):052-1062.
- Xu, X. y E. Hirata. 2005. Decomposition patterns of leaf litter of seven common canopy species in a subtropical forest: N and P dynamics. *Plant and Soil* 273:279-289.