



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

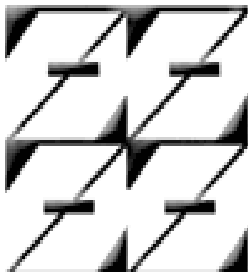
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

CICLO DE NUTRIMENTOS EN BOSQUES MESÓFILOS DE MONTAÑA
CON DIFERENTE MATERIAL PARENTAL EN LA SIERRA
TRIQUI-MIXTECA, OAXACA.

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
B I Ó L O G A
P R E S E N T A:
DULCE SOLEDAD ALVARADO VILLAFañE

DIRECTOR DE TESIS: M. EN C. RAMIRO RÍOS GÓMEZ
UNIDAD DE INVESTIGACIÓN EN SISTEMÁTICA VEGETAL Y SUELO

Proyecto financiado por PAPIIT IN-225210-3



MÉXICO D.F.

DICIEMBRE, 2011.



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.

*Suelo que yaces en la colina o en el valle,
cavo muy hondo y te saco de la fría oscuridad
y te sostengo aquí, en bloques y terrones dentro
de mi puño cerrado,
tierra húmeda o dura, si al menos pudiera entender
por qué creces roja en la cima y negra en el valle
cómo repartes la lluvia, nutres la mies y sostienes el bosque
y el ailanto del citadino en la alameda,
entonces tendría yo más conciencia del misterio del universo.*

Boul, 1991

Agradecimientos

A Dios por esta hermosa oportunidad... la vida.

A la DGAPA PAPIIT por el apoyo brindado mediante el convenio IN-225210-3 para llevar a cabo este trabajo.

A mis sinodales Biól. Elvia García Santos, Biól. Mariano García Díaz, Dr. Eloy Solano Camacho y Dr. Gerardo Cruz Flores por sus comentarios para mejorar este trabajo.

Al M. en C. Ramiro Ríos Gómez por su dedicación en la formación profesional y ética de sus alumnos. Por aceptar ser mi director de tesis, porque a su lado he aprendido mucho. Por todos sus consejos. ¡¡Muchas gracias maestro!!

Al Dr. Eloy Solano Camacho por su apoyo en el trabajo de campo y por su gran ayuda para mejorar este trabajo. Sobre todo por lo que aprendí a su lado en las salidas al campo.

Al Dr. Gerardo Cruz Flores por enseñarme a ser mejor persona, por compartirnos su amor por la carrera.

A Carolina Cuahutle por su gran ayuda en campo, pero sobre todo por los bellos momentos. Por los días enteros en el laboratorio que llego a ser nuestra segunda casa... ¡Te agradezco mucho Caro!

A Gabriela Rojas, Carolina Cuahutle, Beatriz González, Gabriela Martínez, Merari Naranjo, Carmelo Cortés, M. en C. Ezequiel Hernández, por el apoyo brindado en el trabajo de campo. ¡Y cómo olvidar las cenas en familia!

Al personal del herbario FEZA, en especial a la Biól. Magdalena Ayala, Carmelo Cortés, a Eliseo Bravo y Gabriela Martínez por su apoyo en la determinación taxonómica.

A la Biól. Miriam Felipe, mi amiga de toda la carrera, por estar conmigo en los momentos más difíciles. Porque juntas aprendimos y reímos muchas cosas.

A la Biól. Mitzi Y. Ayala porque llegaste como un ángel.

A Carlos A. Ríos por la más grande lección que he recibido, por todo lo que vivimos y aprendimos durante la carrera.

A lo largo de este camino he conocido a muchas personas maravillosas... Nayeli, Rocío, Esmeralda, Oscar Arturo, Carmelo, Adrián, Damián, Eliseo, Marco, Eduardo, Harold, Emir... ¡Gracias chic@s por todo!

A la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM y los profesores que contribuyeron en mi formación profesional.

Dedicatoria

A mis padres:

Antonio Alvarado Pérez y Ma. Soledad Villafañe Villafañe por su ejemplo de perseverancia y valentía y porque siempre están conmigo en todos los valores que me han heredado. Los amo.

A mis hermanos:

Oscar, Omar, Jesús, Miguel y A. de Jesús por su apoyo incondicional, su confianza y cariño. Porque en muchos momentos han sido mis padres y en otros mis hijos. Esto es sólo una muestra de lo lejos que ustedes pueden llegar.

A mi hermana Ana por todo su cariño y confianza. ¡Sólo una, pero la mejor!

A mis pequeñas amigas:

Cecilia, Yareli y Laura. Por toda la alegría que han traído a mi vida.

A mis primos:

En especial Vicente y Mónica por su gran apoyo y confianza.

A L. Ricardo Villafañe y Carlos A. Villafañe. Con perseverancia todo se logra primitos.

A mis tíos:

En especial Raúl, María y Lupita porque han sido y serán como mis padres.

A mis abuelitos:

María y Miguel. Por todo su cariño.

A Gerardo Campos por su cariño y comprensión. ¡Gracias por contagiarme un poco de tu gran locura!

CONTENIDO

	Pág.
RESUMEN	
I INTRODUCCIÓN.....	7
II REVISIÓN DE LITERATURA.....	9
2.1 Bosque mesófilo de montaña	9
2.2 Ciclo de nutrimentos	10
2.3 Material parental.....	14
III ZONA DE ESTUDIO	15
IV HIPÓTESIS	16
V OBJETIVOS.....	16
VI JUSTIFICACIÓN	17
VII MATERIAL Y MÉTODOS.....	17
7.1 FASE DE CAMPO	17
7.2 FASE DE LABORATORIO	18
7.3 FASE DE GABINETE	22
VIII RESULTADOS	23
IX DISCUSIÓN	47
X CONCLUSIONES.....	59
XI REFERENCIAS	60

FIGURAS

	Pág.
1. Ubicación de los fragmentos de bosques mesófilos de montaña estudiados.	16
2. Trampa para coleccionar hojarasca.	18
3. Muestreador de mantillo.	18
4. Muestreo de suelo.	18
5. Producción mensual de hojarasca en el fragmento de BMM en Mesoncito.	29
6. Producción mensual de hojarasca en el fragmento de BMM en Chichahuaxtla.	30
7. Descomposición de mantillo en el fragmento de BMM en Mesoncito.	31
8. Descomposición de mantillo en el fragmento de BMM en Chichahuaxtla.	32
9. Variación estacional del porcentaje de nitrógeno.	35
10. Variación del contenido de fósforo en hojarasca y mantillo por localidad y por estación.	35
11. Variación del contenido de calcio en hojarasca y mantillo por estación.	35
12. Variación del contenido de magnesio en hojarasca y mantillo por estación.	36
13. Variación del pH H ₂ O (2:1) por estación en los fragmentos de BMM estudiados.	38
14. Variación del porcentaje de MOS por profundidad y estación.	39
15. Variación del porcentaje de nitrógeno total por estación (izquierda)	39
16. Variación de la capacidad de intercambio catiónico por profundidad.	40
17. Concentración de fósforo disponible por estación.	40
18. Variación de la concentración de calcio por profundidad.	40
19. Variación del contenido de Magnesio por profundidad y época en los dos fragmentos de BMM estudiados.	41
20. Variación del porcentaje de humedad por estación.	41
21. Agrupamiento de todas las variables determinadas con base en el análisis de factores.	43
22. Agrupamiento de datos por la variable canónica 1.	44
23. Modelo para explicar el ciclo interno de nutrientes.	46

CUADROS

	Pág.
1. Taxa registrados en los dos fragmentos de BMM estudiados.	23
2. Listado de especies dominantes en el fragmento de BMM en Mesoncito.....	23
3. Listado de especies dominantes en el fragmento de BMM en Chicahuaxtla.	24
4. Descripción ecológica del perfil de suelo del fragmento de BMM en Chicahuaxtla.....	24
5. Descripción morfológica del perfil de suelo en Chicahuaxtla.	25
6. Descripción ecológica del sitio y morfológica del perfil de suelo del fragmento de BMM en Mesoncito.	26
7. Descripción morfológica del perfil de suelo en Mesoncito.....	27
8. Propiedades físicas de los perfiles de suelo de los dos fragmentos de BMM estudiados.....	28
9. Propiedades químicas de los perfiles de suelo de los fragmentos de BMM estudiados.	28
10. Producción anual de hojarasca en los fragmentos de BMM estudiados.....	29
11. Análisis multivariado de varianza para la producción total de hojarasca.	30
12. Almacenamiento de mantillo en el fragmento de BMM en Mesoncito.	31
13. Producción de mantillo en el fragmento de BMM en Chicahuaxtla.	32
14. Análisis multivariado de varianza para la producción de mantillo.	33
15. Tasas de descomposición para los componentes del mantillo en los dos fragmentos de BMM estudiados	33
16. Contenido de nutrimentos en hojarasca y mantillo de los dos fragmentos de BMM estudiados.....	34
17. Análisis multivariado de varianza para los nutrimentos determinados en mantillo y hojarasca de los fragmentos de BMM estudiados.....	34
18. Porcentaje de humedad y densidad aparente del suelo en los sitios de estudio.	36
19. Propiedades del suelo de los dos fragmentos de BMM estudiados.	37
20. Concentración de nutrimentos en suelo de los dos fragmentos de BMM estudiados.....	37
21. Análisis multivariado de varianza para las propiedades determinadas de los fragmentos de BMM estudiados.	38
22. Factores creados considerando todas las variables	42
23. Comunalidad estimada para cada variable con base en el análisis por factores.	42
24. Matriz de los factores creados en el análisis por factores.	42
25. Análisis de correlaciones canónicas para todas las variables determinadas.	43
26. Relación de las dos variables canónicas con las del grupo I.....	44
27. Relación de las dos variables canónicas con las del grupo II.....	44
28. Correlación de los nutrimentos entre hojarasca, mantillo y suelo en el fragmento de BBM en Mesoncito.....	45
29. Correlación de los nutrimentos entre hojarasca, mantillo y suelo en el fragmento de BBM en Chicahuaxtla.	46

RESUMEN

Se estimó el aporte anual de hojarasca, la tasa de descomposición de mantillo y el ciclo interno de N, P, Ca y Mg en dos bosques mesófilos de montaña en Oaxaca, desarrollados uno sobre roca caliza y otro sobre riolita. El desfronde fue medido mensualmente entre febrero y noviembre a través de 15 colectores colocados al azar en ambos sitios. Se calculó la tasa de descomposición (K), *in situ*, en tres periodos: época seca (abril), principios y finales de lluvia (junio y noviembre respectivamente). Así mismo se cuantificó la concentración de dichos nutrimentos en hojarasca, mantillo y suelo en tres épocas de muestreo. La producción total de hojarasca fue $6.7 \text{ ton ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ sobre roca caliza y $4.4 \text{ ton ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ sobre riolita, con valores promedio de K 0.84 y 0.75 respectivamente y valores máximos en el periodo de lluvia, ambos datos caen dentro de los rangos encontrados para otros bosques tropicales. Se encontró que el material parental calcáreo es un factor fundamental en el ciclo interno de estos nutrimentos ya que acelera el proceso de mineralización de la materia orgánica al regular el pH del suelo y generar mejores condiciones para la diversidad y densidad de la fauna edáfica responsable de esta descomposición.

Palabras clave: descomposición, hojarasca, mantillo, roca caliza.

ABSTRACT

Annual litterfall, decomposition rates and N, P, Ca y Mg internal cycle were estimated for two rain forests in Oaxaca, develop one on limestone and the other one on rhyolite. Litterfall was quantified monthly, among February to November, using 15 collectors that were located randomly in both sites. Decomposition rates (K) were calculated, *in situ*, in three periods: dry season (April), in the beginning, and the ending of rainy season (June and November respectively). Furthermore, nutrient concentrations were measured in litterfall, forest floor, and soil in the three seasons. Total litterfall were $6.7 \text{ ton ha}^{-1} \text{ year}^{-1}$ y $4.4 \text{ ton ha}^{-1} \text{ year}^{-1}$, and K values were 0.84 and 0.75 respectively, the biggest rate decomposition occurred in rainy season. All of the data are according to the rates found for other tropical forests. We found that limestone as bedrock is the main factor on internal nutrients cycle because it accelerates organic matter mineralization process due to it regulates soil pH and improves conditions increasing diversity and density soil microorganisms which are in charge of organic matter decomposition.

Key words: decomposition, limestone, litterfall, humus.

I INTRODUCCIÓN

El bosque mesófilo de montaña es particular por el número de servicios ambientales que presta a los asentamientos humanos de las áreas vecinas donde se distribuye. Además por la gran biodiversidad que posee y que en su composición florística se mezclan componentes neotropicales y neoárticos. Este bosque se encuentra aislado física y climatológicamente en la parte media de las montañas, típicamente, entre 1500 y 3000 m de altitud, usualmente dentro de un rango altitudinal de alrededor de 300 m, dependiendo de la altura en donde se forman las nubes (Aldrich *et al.*, 2000). En México ocupa menos del uno por ciento de la superficie total del país debido a que las condiciones climáticas que requiere se presentan en zonas restringidas y de forma discontinua en las principales formaciones montañosas del país; sin embargo, la importante biodiversidad del bosque de niebla se relaciona principalmente con la asociación de humedad alta y climas templados que han creado un ambiente propicio para la coexistencia de la flora boreal y meridional, así como para la evolución y mantenimiento de la diversidad de especies de plantas y animales, muchas de las cuales son exclusivas de este ecosistema (Rzedowski, 1993, 1996; Challenger, 1998).

Se calcula que en el bosque de niebla se encuentran una diversidad biológica de aproximadamente 2 500 a 3 000 especies de plantas, por lo que Rzedowski (1996) consideró que este ecosistemas representa uno de los tipos de vegetación más diversos, ya que en él se encuentran entre 10 y 12% de todas las especies de la flora vascular que existe en México y hace de este tipo de bosque uno de los más diversos por unidad de superficie (Williams-Linera, 2002).

A pesar de la diversidad biológica tan alta que mantiene y los servicios ambientales que proporciona, actualmente este ecosistema se encuentra en peligro de extinción (Luna *et al.*, 2001) y presenta la mayor tasa de deforestación entre los bosques tropicales (Doumenge *et al.*, 1995; Aldrich *et al.*, 2000). Challenger (1998) calculó que en México, más del 50% de los bosques de niebla han desaparecido. En el estado de Oaxaca el bosque mesófilo de montaña ocupa sólo el 5.55% de la superficie del estado (INE, 2000), mismos que continúan siendo deforestadas debido a la expansión de los asentamientos humanos, la tala clandestina, el cultivo de café, la ganadería y principalmente para uso agrícola. El problema se acentúa cuando el cambio de uso de suelo forestal a agrícola provoca la pérdida de la fertilidad de éste, originando baja productividad y abandono, para posteriormente deforestar y crear una nueva parcela.

En función de los antecedentes presentados, es imprescindible conocer cómo funcionan estos ecosistemas en el nivel local, principalmente en el ciclo de nutrimentos ya que a través de este proceso ocurre el intercambio de materia y flujo de energía entre los ecosistemas. De este modo, si se quiere entender y predecir el cambio en un ecosistema forestal y su influencia sobre ecosistemas adyacentes, es básico conocer su funcionamiento (Imbert, *et al.*, 2004). Este estudio tiene como finalidad comprender el funcionamiento de dos fragmentos de bosque mesófilo de montaña de la Sierra Triqui-Mixteca a través del ciclo interno de los nutrimentos N, P, Ca y Mg y estudiar la importancia del tipo de material parental en el ciclo interno de dichos nutrimentos.

II REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Bosque mesófilo de montaña (BMM)

Este tipo de bosque, provee muchos servicios ambientales importantes. La captación de agua por dicho ecosistema, permite la reducción de la carga de sedimentos cuenca abajo y el mantenimiento de la capacidad de carga de los mantos acuíferos, traducido en un aumento de la cantidad de agua disponible entre 325 y 941 mm anuales, que corresponde a un 7.2 y un 158.5% de la precipitación anual en este ecosistema (Stadtmüller, 1987). De hecho Steinhardt (1978) y Cáceres (1981) registran que los valores de la precipitación neta son bastante elevados, esto indica un aporte significativo y efectivo de la precipitación horizontal a la precipitación neta que ayuda a disminuir las inundaciones y sequías que dañan a los agroecosistemas. Del mismo modo, contribuye de manera significativa al enriquecimiento y desarrollo de los suelos (Challenger, 1998) debido a que al encontrarse cubierto de niebla constantemente, los suelos son húmedos y propician una lenta descomposición de la materia orgánica. Los bosques conservados son muy importantes en la purificación del agua y para controlar la erosión de los suelos, el azolve de los ríos y el riesgo de inundaciones y deslaves (Myers, 1997).

La característica que tienen los bosques mesófilos de permitir la extracción de la precipitación horizontal de las nubes y neblinas es una peculiaridad que ha permitido aprovechar una cantidad de agua adicional a la que llega en forma de lluvia, de tal manera que, aún en la época de estiaje, estos bosques proveen un aporte de agua muy importante a la hidrología local y regional. Así pues, la presencia de bosque mesófilo en las vertientes de captación pluvial de las cuencas hidrológicas del país, no sólo garantiza la absorción y posterior disponibilidad de enormes cantidades de agua para el consumo humano y para las actividades económicas locales, regionales y nacionales, sino que lo hace en cantidades mucho mayores de las que podría aportar cualquier otro tipo de vegetación; de hecho Challenger (2001), destaca su importancia ya que las presas más grandes del país, la Angostura y Netzhualcoyotl en Chiapas, están alimentadas en buena medida por agua captada a través de bosques mesófilos de la Sierra Madre de Chiapas y en la Sierra Norte de Chiapas.

Otro servicio ambiental trascendental que ofrece el bosque mesófilo es la conservación del suelo; en este caso, la erosión del suelo es un problema muy grave puesto que las bajas tasas de descomposición y de productividad de biomasa se traducen en una recuperación lenta en respuesta a la perturbación, comparada por ejemplo con las selvas húmedas, y el potencial de erosividad por las grandes cantidades de lluvia, que típicamente caen en las zonas de bosque mesófilo, es exacerbada por las laderas generalmente empinadas de estas zonas, al deforestar un bosque mesófilo y dejar expuesto el suelo se puede casi garantizar que éste se erosionará con rapidez. En cualquier tipo de ecosistema, la erosión del suelo representa, la mayor pérdida de recursos naturales que se puede contemplar, debido a la lentitud con que éste se acumula de forma natural (Challenger 2001; Laurance, 1999). La pérdida de la cobertura de los bosques tropicales traería consecuencias como la alteración de los patrones de lluvia en las zonas tropicales y hasta en latitudes templadas (Myers, 1997), esto trae consigo problemas como azolvamiento de presas, sedimentación de los ríos e inundaciones, entre otros.

Diferentes estudios han manifestado que el bosque de niebla y su biodiversidad son particularmente sensibles a los cambios causados por la fragmentación (Williams- Linera, 1992; Kattan *et al.*, 1994).

Además de la destrucción del hábitat que disminuye las poblaciones de flora y fauna al ser fragmentado el ecosistema, aumenta el riesgo de extinción local de las especies típicas de plantas y animales de este bosque, ya que son expuestas a una disminución de humedad y a los efectos de borde (más luz, viento y temperatura). Los efectos negativos de la fragmentación se presentan espacialmente a diferentes escalas y principalmente son: alteración del microclima dentro y fuera del remanente de bosque (Saunders *et al.*, 1991). De esta manera, las condiciones se vuelven desfavorables ya que la fertilidad del suelo disminuye rápidamente, viéndose alterado o interrumpido el ciclo de nutrimentos afectando así la distribución y persistencia de especies de plantas y animales (With y Crist, 1995).

2.2 Ciclo de nutrimentos

Imbert *et al.* (2004) mencionan que, la comprensión de los ciclos de nutrimentos, constituye una herramienta muy útil para la manipulación de la circulación y tamaños de los compartimentos del ecosistema forestal, en función de los objetivos que se pretendan. El mismo autor escribe que el ciclo de los nutrimentos de un ecosistema forestal consta de la entrada de éstos por meteorización de la roca madre, fijación biológica de nitrógeno, aportes atmosféricos y transferencias por la biota. De la relación planta-suelo por absorción radical, retranslocación, pluviolavado, pérdidas por herbivoría, desfronde y descomposición. De las salidas de nutrimentos del ecosistema ya sea por lixiviación, escorrentía, emisión de gases y aerosoles, transferencias por la biota y explotación de recursos. Cada uno de estos procesos es precursor del anterior. Además, el ciclo de nutrimentos sigue una serie de fases conectadas entre sí. Las entradas y salidas del ecosistema constituyen el ciclo externo o geoquímico de nutrimentos. La circulación entre las plantas y el suelo así como la retranslocación conforman el ciclo interno o biogeoquímico. Para poder comprender el funcionamiento del ecosistema forestal se debe conocer los compartimentos conectados por estos procesos: biomasa aérea (fuste, corteza, ramas y hojas), suelo orgánico, raíces, suelo mineral y material parental.

2.2.1 Ciclo interno de nutrimentos

El presente trabajo estará enfocado al análisis del ciclo interno o biogeoquímico de los nutrimentos N, P, Ca y Mg, el cual consta de tres etapas, retranslocación, desfronde y descomposición. La retranslocación de nutrimentos consiste en la reabsorción o transferencia de nutrimentos solubles del tejido envejecido a través del floema (Chapin *et al.*, 2002). Esta circulación puede tener lugar de las hojas a las ramas (del Arco *et al.* 1991), de las raíces finas a las gruesas (Millard y Proe, 1993) o del duramen a la albura (Attiwill y Leeper, 1987). Dentro de la vegetación, el N, P y K son los nutrimentos más móviles en los ecosistemas forestales y predominan entre los elementos retranslocados. El porcentaje de nutrimentos reabsorbido de las hojas es bastante variable según las especies, sitios y edad en los árboles, pero en promedio representa un 50% (Chapin *et al.*, 2002). Gracias a la retranslocación, los árboles pueden satisfacer un porcentaje considerable de sus requerimientos anuales; por ejemplo, Switzer *et al.* (1968) determinaron que en *Pinus taeda*, el nitrógeno retranslocado constituía 45% del utilizado anualmente. No hay una relación consistente entre el estado nutricional de la planta (Aerts, 1996) o la fertilidad del suelo y la retranslocación, probablemente debido a que hay múltiples factores que pueden potencialmente afectar este proceso (Nambiar y Fife, 1991).

Imbert *et al.* (2004) a su vez mencionan que no parece existir una relación consistente entre prácticas forestales, como la fertilización y la retranslocación de nutrientes y hace mención de estudios sobre fertilización con nitrógeno en masas forestales de *Claytonia virginica* (Anderson y Eickmeier, 2000) y *Pinus taeda* (Birk y Vitousek, 1986), en los cuales los árboles de zonas fertilizadas retranslocaron menos nitrógeno desde las acículas senescentes que los árboles no fertilizados, al parecer por tener mayor disponibilidad de nutrientes en el suelo. En otro estudio, Piatek y Allen (2000) encontraron que la fertilización no influyó en este proceso en *Pinus taeda*. Sin embargo, Näsholm (1994) observó un aumento de la retranslocación de nitrógeno en árboles de *Pinus sylvestris* fertilizados, con respecto al testigo. Crane y Banks (1992), concluyen que las diferencias entre dichos estudios pueden reflejar también cambios en la importancia relativa de factores que afectan al proceso, por ejemplo la humedad del suelo, por ello un estudio del ciclo de nutrientes debe integrar el mayor número de variables involucradas en el mismo.

Se llama desfronde a la pérdida de hojas, ramas, corteza, frutos, entre otras estructuras procedentes principalmente del dosel arbóreo. El conocimiento sobre la biomasa que aporta el desfronde y los nutrientes que éste libera hacia el suelo y de este compartimento a la vegetación, es uno de los aspectos fundamentales para el conocimiento de los bosques, de modo que, un gran número estudios han sido enfocados a esta parte del ciclo de nutrientes. En general las hojas constituyen entre el 60 y el 75% del desfronde (Waring y Running, 1998). Más del 90% del nitrógeno y el fósforo absorbido por las plantas de la mayoría de ecosistemas forestales, provienen de reciclar los nutrientes del desfronde de años anteriores (Chapin *et al.*, 2002). Cuando se consideran grandes escalas espaciales la producción de hojarasca aérea disminuye al aumentar la latitud, en relación con cambios en la temperatura y la evapotranspiración (Bray y Gorham, 1964). La variabilidad a escala regional resulta de la modificación del clima por la fisiografía (por ejemplo pendiente y aspecto), diferencias en la humedad del suelo y la disponibilidad de nutrientes (Barnes *et al.*, 1998).

Las pérdidas por desfronde son generalmente mayores en sitios húmedos, cálidos, fértiles y con alta productividad y menores en sitios secos, fríos, infértiles y de baja productividad (Kimmins, 1997). Cuando se realiza un estudio acerca del desfronde se deben considerar ciertos aspectos como variabilidad estacional, propia de cada especie y las variaciones anuales, que suelen estar relacionadas con la precipitación, el material parental y la humedad del suelo. Andivia (2008), encontró que el factor climático más importante que ha influido en el desfronde total foliar es la cantidad de agua disponible en el suelo. Las prácticas forestales pueden alterar de forma importante el proceso de caída de hojarasca y retorno de nutrientes al suelo, al disminuir la biomasa del dosel arbóreo, que suele ser directamente proporcional a la biomasa del desfronde. Esta disminución puede provocar a largo plazo una reducción en la cantidad de nutrientes disponibles para los árboles, alterando los ciclos de éstos en el ecosistema y afectando su capacidad para producir madera (Kimmins, 1997).

Cuando el agua de lluvia cae sobre la vegetación, aumenta la producción de materia orgánica y elementos minerales tales como C, N, Ca, Mg, P y K principalmente. Los productos lavados de las hojas son arrastrados por el agua junto con una parte importante de la microflora y atraviesan el dosel arbóreo completando el proceso de pluviolavado. Éste constituye en promedio, el 15% del retorno anual de nutrientes de la biomasa vegetal aérea al suelo (Chapin *et al.*, 2002). Los nutrientes que disuelve la

lluvia de las hojas y del tronco son transportados hasta el suelo se conoce como trascolación y escorrentía cortical. La concentración de nutrientes en la escorrentía cortical suele ser alta, pero su importancia con respecto a la trascolación es baja, ya que normalmente sólo una pequeña parte del agua sigue esta vía. La cantidad de lluvia necesaria para que empiecen dichos procesos, varía dependiendo de la estructura aérea de la vegetación (Terradas, 2001).

La descomposición del mantillo procedente del desfronde, raíces, animales y microorganismos ocurre a través de dos procesos; la humificación que conduce a la liberación de humus que es muy estable y libera nutrientes poco a poco durante décadas o siglos, y la mineralización, vía por la cual se obtienen dióxido de carbono (CO₂) y nutrientes inorgánicos directamente disponibles para las plantas y microorganismos, por lo tanto, este último es el proceso clave que enlaza el ciclo interno de nutrientes con la productividad del bosque. Los microorganismos son un almacén (inmovilización) o fuente (mineralización) de carbono y nutrientes, controlando su disponibilidad para la vegetación. En ecosistemas forestales, se suele considerar que valores de la relación C:N mayores de 25, indican que no hay liberación neta de nitrógeno en la materia orgánica en descomposición (Chapin *et al.*, 2002).

Gallardo (2001) atribuye a tres factores el control del proceso de descomposición: 1) el ambiente físico, principalmente la temperatura y la humedad del suelo; 2) la cantidad y la calidad de la hojarasca disponible para los descomponedores, determinado por la relación C:N de la hojarasca, como energía disponible para los microorganismos, y 3) las características de las comunidades de invertebrados y microorganismos (Swift *et al.*, 1979). La actividad microbiana aumenta 2.4 veces al elevar la temperatura 10 °C (Q₁₀ = 2,4; Raich y Schlesinger, 1992), siendo los rangos óptimos de funcionamiento para las enzimas que intervienen en los procesos de descomposición entre 20 y 30 °C.

2.2.1.1 Nitrógeno

El ciclo de nitrógeno ofrece una gran variedad de procesos biológicos y abióticos que involucran muchos compuestos importantes, además afecta el ciclo de otros nutrientes tales como C, S y P. Entender el ciclo de este nutriente podría ayudar a comprender el papel de la materia orgánica en ciclos biogeoquímicos y cambios en los ecosistemas. Además, es de gran importancia por ser componente específico de proteínas, enzimas, biomembranas y estar presente en la mayor parte de las combinaciones orgánicas de las plantas (Marschner, 1995). Sin embargo, como su tasa de mineralización depende de microorganismos que utilizan la nitrificación como fuente de energía, puede ser limitada por diferentes factores tales como el carbono orgánico disuelto por ser fuente de energía (Bashkin, 2006).

Este nutriente puede limitar la productividad de un ecosistema ya que no proviene de la degradación del material parental. La mayor parte de éste está formando parte de la materia orgánica que en el suelo se deposita por la muerte de microorganismos y plantas. Es del proceso de mineralización por el que las plantas obtienen el N que requieren para su funcionamiento. Las condiciones climáticas influyen notablemente sobre el contenido de nitrógeno en los suelos de forma que un aumento en la temperatura hace disminuir el contenido de este nutriente, bajo condiciones análogas de humedad, ya que al aumentar la velocidad de mineralización se obtiene una gran cantidad de compuestos nitrogenados simples solubles, los cuales pueden perderse por lixiviación. En promedio el nitrógeno

tiende a aumentar dos o tres veces por cada 10 °C de elevación de la temperatura (Navarro y Navarro, 2000).

2.2.1.2 Fósforo

Este nutrimento es importante en la transferencia de energía (ATP) y electrones (NADP) dentro de la planta, en la información genética (DNA y RNA) y en el metabolismo de proteínas; sin embargo, es junto con el nitrógeno los que más limitan la producción de los ecosistemas ya que el fósforo disponible regularmente constituye una pequeña parte de la fracción total del suelo. Este nutrimento es constantemente liberado por hidrólisis de la forma inorgánica lábil o por mineralización, de este modo, su suministro para la vegetación depende de las cantidades de fósforo inorgánico lábil, de los rangos de transformación entre la forma lábil e inorgánica así como de la mineralización de la materia orgánica (Tiessen *et al.*, 1984).

La atmósfera no tiene un papel importante en el ciclo de este nutrimento, pues aunque algunas cantidades de P son transportadas dentro de ésta sobre partículas de polvo y disueltas en las gotas de lluvia o neblina, su aporte es mínimo. El principal aporte de fósforo ocurre mediante intemperismo de los minerales, dentro de los que destaca la apatita que representa de 0.02 a 1.2 por ciento en las rocas ígneas y 0.1 a 0.3 por ciento en rocas sedimentarias, o es producido por organismos como partes estructurales en dientes, huesos o escamas (Bashkin, 2006).

Por lo tanto, la disponibilidad de este nutrimento depende no sólo de las cantidades de las formas químicas de fósforo, sino también de la concentración en la solución del suelo y de los rangos de absorción-liberación de las formas orgánicas e inorgánicas (Johnson *et al.*, 2003). El pH del suelo también es importante en el ciclo de este nutrimento al condicionar la clase de ión fosfato que se forma, cuando el pH es 4 tiende a dominar el H_2PO_4 , mientras que, a pH 9 es mayor la concentración de H_2PO_4 que es la forma más asimilable por las plantas (Navarro y Navarro, 2000).

2.2.1.3 Calcio

Las funciones principales de este nutrimento es actuar, formando parte de la estructura de la protopectina, como agente cementante para mantener las células unidas, es también importante en el desarrollo de raíces, regula la absorción de nitrógeno, neutraliza los ácidos orgánicos producto del metabolismo vegetal como el ácido oxálico (Navarro y Navarro, 2000).

En suelos ácidos, normalmente situados en zonas sometidas a alta pluviosidad, se encuentra fundamentalmente adsorbido a los coloides en forma intercambiable y como minerales secundarios no descompuestos, estos suelos contienen cantidades muy pequeñas de este nutrimento incidiendo negativamente en el desarrollo de las plantas y en la capacidad de las raíces para absorber amonio y otros nutrimentos (Fenn y Feagley, 1999).

2.2.1.4 Magnesio

La importancia de este nutrimento radica en que es un ion central en el complejo clorofila-fotosíntesis y cofactor de varias reacciones enzimáticas (Marschner, 1995). Además, es importante en reacciones metabólicas como la glucólisis, en el ciclo de ácidos tricarbónicos y la síntesis de ácidos nucleicos. El

ciclo de este nutriente también se ve afectado por el pH y la precipitación pluvial. El origen del Mg también es importante ya que su presencia principalmente en forma de silicatos indica que la mayor parte de éste se encuentra en formas no aprovechables para las plantas (Navarro y Navarro, 2000).

2.3 Material parental

Pocos trabajos han sido realizados con la finalidad de explicar el papel del material parental en el ciclo interno de nutrientes. Álvarez-Arteaga (2008) señala que muchos autores han registrado propiedades como alta acidez (pH 2 a 4) y baja saturación por bases como principales características de los suelos donde se encuentran establecidos los bosques mesófilos de montaña, esto ha llevado a pensar que estos ecosistemas sólo se desarrollan en suelos como oxisoles o podzoles. Sin embargo, en otras investigaciones se han encontrado valores de pH mayores de cinco, y relativamente altos porcentajes de saturación de bases. Estos autores realizaron el análisis de estos últimos encontrando que, en todos los casos los suelos se desarrollan sobre materiales parentales inicialmente ricos en bases, entre los que se encuentra la roca caliza. Ellos concluyen que la acidez extrema en suelos de bosques mesófilos se debe a que han sido formados sobre material parental pobre en bases.

Boul (1986) sostiene que, en general, cuanto más joven es el suelo, tanto mayor será la influencia y relación con el material original. Conforme se llevan a cabo los procesos edafogénicos y de intemperización, la influencia de los materiales originales tiene cada vez un valor más bajo. En los suelos antiguos y extremadamente intemperizados, hay relativamente poca influencia del material parental, a menos que tenga una composición extrema, como la de arena de cuarzo estéril. Sin embargo, Meunier (2005) señala que aunque significantes reacciones se realizan en los horizontes superficiales, incluso en pendientes bajas, los horizontes profundos mantienen una continuidad estructural con su material parental que afecta los horizontes suprayacentes.

2.3.1 Roca caliza

Las rocas sedimentarias precipitan de ambientes acuosos por procesos orgánicos o por las acciones de microorganismos. Las rocas formadas por carbonatos son sedimentarias y la roca caliza es una de las dos más importantes. La roca caliza está compuesta principalmente de calcita, estas se originan por: precipitación, procesos orgánicos y la acción de microorganismos. Con base en esto son clasificadas como inorgánicas y bioquímicas. Las últimas son precipitadas por acción de los organismos. La mayoría están formadas sobre capas continentales (Plummer *et al.*, 2007). En el presente estudio se ha trabajado en un suelo derivado de Creta, esta roca presenta textura clástica, es decir, han sido integradas de depósitos de mineral y fragmentos rocosos y son usualmente muy porosas, de grano fino (Meunier, 2005). Pueden ser originadas por cementación de fragmentos de caparzones, corales y algas coralinas y de otros depósitos calcáreos (Lee y Sheldon, 1986). Por lo general es cristalina y dura, su color es variable de acuerdo con las impurezas que contenga (López-Ramos, 1993).

Por definición, tienen más del 50% de hierro y otros elementos. Aunque como su nombre lo indica, los principales minerales que contiene son la calcita y la dolomita, también pueden contener cantidades variables de cuarzo, feldespatos, arcillas, óxidos e hidróxidos (Casanova, 2005). El suelo se forma a partir de los residuos dejados por la disolución de carbonatos y la intemperización. Así pues, el tipo de suelo

formado se relaciona con los compuestos trazas predominantes en las rocas calizas. Debido al índice bajo de lixiviación a través de esos suelos densos, frecuentemente no tienen una lixiviación alta, y tanto su pH como su saturación de bases son altos. Si la roca caliza es rica en arena y granos de silicio amorfo o microcristalino, los suelos tienden a ser de marga gruesa, ácidos y con un bajo contenido de bases (Boul, 1986).

2.3.2 Riolita

Se trata de una roca ígnea extrusiva, ácida formada de lavas pastosas que presenta cristales de cuarzo alargados y alineados sobre una matriz fundamental, principalmente de ortoclasa (López-Ramos, 1993). Son típicamente periódicas, compuestas predominantemente de feldespatos con fenocristales de cuarzo, ortoclasa y plagioclasa sódica, en una pasta de grano fino en la cual la mayoría de los granos son menores a un milímetro. A veces se presentan micas o minerales ferromagnesianos, cuando éstos no son abundantes dichas rocas son muy brillosas, generalmente está compuesta por 65% de silicatos, 10% de óxidos de aluminio y menos de 5% de calcio, hierro sodio y potasio (Plummer *et al.*, 2007). Es una roca dura y resistente que puede encontrarse en grandes masas alternando con tobas; sus colores son muy variados y predomina el blanco, aunque el amarillo claro, pardo y rojo también son frecuentes (Meunier, 2005).

III ZONA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en el municipio de Putla, Oaxaca, en las localidades de Chicahuaxtla N17°07'19" W 97°49'30" y Mesoncito N 17°07'29" W 97°51'12" (Figura 1), que forman parte del área que comprenden las Sierras Triqui-Mixteca, ésta abarca parte de los estados de Oaxaca y Guerrero. Es una localidad donde se desarrolla un bosque con *Liquidambar* en la vertiente pacífica. Las Sierras Triqui-Mixteca se encuentran en la Sierra Madre del Sur, caracterizada geológicamente por presentar montañas formadas con rocas de diversos tipos, predominantemente volcánicas, metamórficas y sedimentarias, tiene como basamento rocas cristalinas y metamórficas, calizas plegadas y otros sedimentos así como lavas (Arriaga *et al.*, 2000).

Los tipos de clima predominantes son templados, C(w2) y C(w1), cubren 36% y 25% de superficie respectivamente; mismos que presentan las siguientes características: temperatura media anual entre 12 °C y 18 °C, temperatura del mes más frío entre -3° C y 18 °C y temperatura del mes más caliente 22 °C o más, subhúmedo, precipitación media anual de 200 a 1800 mm y precipitación en el mes más seco de 0 a 40 mm.

Presenta una alta diversidad de ecosistemas, esencialmente bosque de *Quercus*, bosque de *Pinus*, bosques mixtos de *Quercus-Pinus* y *Pinus-Quercus* y bosque mesófilo de montaña. En las partes altas se encuentran muy conservados los bosques de pino, de encino y algunos fragmentos de bosque mesófilo de montaña. Esta región pertenece a la Región Terrestre Prioritaria (RTP) 126, abarca 3051 km² y según la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) presenta un valor para alto para la conservación.

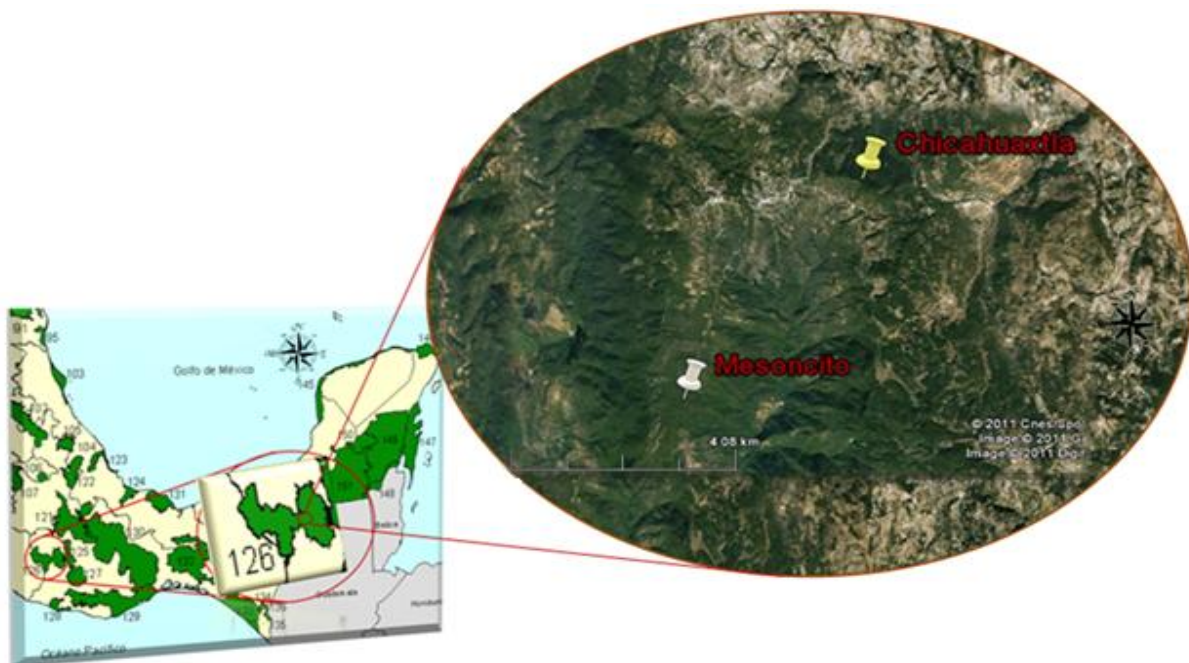


Figura 1. Ubicación de los fragmentos de BMM estudiados.

IV HIPÓTESIS

El material calcáreo por ser muy susceptible al intemperismo y estar compuesto por minerales de los cationes básicos calcio y magnesio tendrá mayor influencia en el ciclo interno de los nutrimentos, comparado con otro tipo de material parental.

V OBJETIVOS

5.1 Objetivo general

- Estudiar la influencia del material parental en el ciclo biogeoquímico de los nutrimentos N, P, Ca y Mg en dos fragmentos de bosque mesófilo de montaña de la Sierra Triqui-Mixteca.

5.2 Objetivos particulares

- Cuantificar los nutrimentos N, P, Ca y Mg en el suelo, mantillo y hojarasca en tres condiciones de humedad y estado fenológico de vegetación: época seca, inicio de periodo de lluvia y finales de este periodo.
- Describir el ciclo interno de los nutrimentos N, P, Ca y Mg de los bosques mesófilos que se desarrollan en suelos derivados de los materiales parentales: roca caliza y riolita
- Explicar cómo la naturaleza del material parental influye en el pH, MOS, y contenido de humedad en el suelo y cómo estas propiedades inciden en la dinámica del N, P, Ca y Mg.

VI JUSTIFICACIÓN

En México, más del 50% de los bosques mesófilos han desaparecido (Challenger, 1998); en las Sierras Triqui-Mixteca, esta cobertura vegetal es la que enfrenta más alteración por el cambio de uso del suelo además se carece de estudios donde se explique la influencia de los distintos materiales parentales sobre la dinámica de nutrimentos, por todo esto es importante comprender el funcionamiento de este ecosistema, a nivel local, a través del conocimiento de los ciclos biogeoquímicos bajo diferentes materiales parentales, como una herramienta para predecir su respuesta frente a la perturbación por extracción de recursos a fin de proponer alternativas para su manejo.

VII MATERIAL Y MÉTODOS

7.1 FASE DE CAMPO

7.1.1 Selección de los sitios de estudio

Se realizaron recorridos por el área de estudio con el fin de seleccionar dos sitios con base en el material parental y estado de conservación, indicado por la estructura y composición de las comunidades vegetales primarias, menor grado de perturbación antropogénica de la cubierta vegetal e integridad del perfil edáfico, reconocido por la presencia del horizonte orgánico superficial típico (mantillo).

7.1.2 Caracterización de la vegetación

Se aplicó la técnica de parcelas anidadas para conocer el área mínima de muestreo, posteriormente se definió la intensidad del muestreo con la curva de especies-área con el fin de representar el 100% de la diversidad de cada sitio de estudio (Cox, 2002). Se cuantificó el número de especies e individuos de vegetación arbórea, arbustiva y herbácea y se midieron los siguientes parámetros ecológicos para árboles: altura, cobertura y diámetro a la altura de pecho (DAP); mientras que, para arbustos y herbáceas: altura y cobertura. A lo largo del año se recolectaron y herborizaron cinco especímenes de cada una de las especies para su determinación taxonómica en el herbario FEZA.

7.1.3 Clasificación de los tipos de suelo

Se realizó la apertura de un perfil en cada fragmento de bosque, mismo que fue descrito con base en el manual de Cuanalo de la Cerda (1975). *In situ* y con base en la clasificación de la WRB versión 2007 se identificó el tipo de suelo. Se tomaron muestras simples por cada horizonte genético para su caracterización física y química en el laboratorio.

7.1.4 Producción de hojarasca, descomposición de mantillo y ciclo de nutrimentos

Se colocaron 15 trampas de tela de malla de un metro cuadrado (Figura 2) con las cuales se recolectó la hojarasca mensualmente durante un ciclo anual, con la finalidad de cuantificar el desfronde promedio y la cantidad de N, P, Ca y Mg que retorna al suelo por esta vía. La hojarasca dentro de cada una de las mallas fue recolectada individualmente.



Figura 2. Trampa para coleccionar hojarasca.

Para el análisis nutricional y descomposición de mantillo, se realizaron tres muestreos de mantillo y suelo mineral. El primero en abril, correspondiente a la época seca; el segundo en junio, principios de la época húmeda, y finalmente en noviembre, este último coincidió con el final de la época de lluvia. La superficie bajo la trampa fue dividida en cuatro cuadrantes, cada uno de ellos se utilizó para la toma de muestras en las fechas anteriormente indicadas. Las muestras de mantillo fueron recolectadas utilizando un muestreador metálico de 20 X 20 cm de lado (400 cm^2) como el que se muestra en la Figura 3. Una vez que se muestreó el mantillo, en ese mismo punto con un muestreador de acero inoxidable de forma cilíndrica se recolectaron las muestras simples de suelo mineral a las profundidades 0 a 10 cm, 10 a 20 cm y 20 a 30 cm (Figura 4). Cada muestra de suelo y mantillo fue etiquetada y transportada al laboratorio en bolsas de plástico de manera individual.



Figura 3. Muestreador de mantillo, cuadrante realizado para coleccionar mantillo y muestreo de mantillo.

En las tres fechas de muestreo se midieron la temperatura ambiente, en la superficie del suelo y a 30 cm (Figura 4) de profundidad, del mismo modo, se tomaron muestras de suelo con ayuda de un nucleador de acero inoxidable de forma cilíndrica en los primeros 10 y 20 cm de profundidad (Figura 4), mismas que fueron transportadas en bolsas de plástico herméticas para determinar el contenido de humedad por diferencia de peso.



Figura 4. Muestreo de suelo y medición de la temperatura a 30 cm.

7.2 FASE DE LABORATORIO

7.2.1 Caracterización de la vegetación

Los ejemplares botánicos recolectados en cada localidad se determinaron mediante el uso de claves taxonómicas, así como con revisiones de grupos taxonómicos bajo la asesoría de personal especializado del herbario FEZA, la determinación fue cotejada con las colecciones de los herbarios FEZA y MEXU. La escritura correcta de los nombres científicos y de las autoridades se corroboró en el Índice de Nombres de Plantas (IPNI por sus siglas en inglés).

7.2.2 Clasificación de los tipos de suelo

El tratamiento previo para las muestras de suelo consistió en lo siguiente: secado a temperatura ambiente, extendiendo sobre charolas de plástico; separación de gravas, raíces, hojas, entre otros; tamizado del suelo mineral a través de una malla de acero inoxidable del número 10, equivalente a 2 mm de diámetro y almacenamiento en recipientes de plástico para los análisis físicos y químicos correspondientes.

A cada muestra de los horizontes genéticos se realizaron las siguientes determinaciones:

Textura por el método del hidrómetro de Bouyoucos basado en la ley de Stokes (Bouyoucos, 1962) que consiste en dos fases, la primera es la destrucción de la estructura del suelo mediante la oxidación de la materia orgánica con H_2O_2 y eliminación de los cationes floculantes a través de la adición de los agentes dispersantes oxalato de sodio y metafosfato de sodio; en la segunda fase se separan de las partículas por agitación mecánica.

Color medido en seco y en húmedo (a capacidad de campo) comparando con cartas de colores estándar de Munsell (Munsell, 1975).

Densidad aparente (DA) (Jhonson, 1979) mediante el método del cilindro que se fundamenta en el conocimiento de la masa exacta de suelo que está contenida en un volumen conocido conservando su estructura y composición de manera que se altere lo menos posible el espacio poroso que en campo existe.

Retención de humedad se obtuvo al saturar 50 g hasta capacidad de campo y dejar drenar por 48 horas, posteriormente se registró el peso y fue secado en horno a 105 °C hasta peso constante. Finalmente se calculó el porcentaje de humedad por diferencia de peso.

Densidad real (DR) por el método del picnómetro basado en el conocimiento del volumen de una masa conocida de sólidos por desplazamiento de un líquido (Jhonson, 1979).

Conductividad eléctrica (CE) por medio de su extracto de saturación (Jackson, 1970); con base en la ley de Ohm, donde indica que la resistencia eléctrica de una solución es inversamente proporcional a su concentración de sales. Se realizó obteniendo la solución del suelo a partir de su punto de saturación, determinando la conductividad del extracto con electrodos de constante (K) conocida y calculando la CE con la corrección de su temperatura.

pH en agua relación 1:2 por el método electrométrico (Jackson, 1964); que consiste en reposar 10 g de suelo en 20 mL de agua, agitando cada cinco minutos, con lo cual los iones H^+ que están fácilmente disponibles van a pasar a la solución al lavar el suelo. Posteriormente se midió el pH con un potenciómetro calibrado con dos soluciones amortiguadoras (pH 7 y pH 4 respectivamente).

Capacidad de intercambio catiónico (CIC) por el método del versenato, pH 7 (Jackson, 1964) que se fundamenta en remplazar los cationes intercambiables adicionando iones Ca^{2+} , eliminar el exceso de cloruros con alcohol etílico al 96%, y finalmente sustituir los iones Ca^{2+} por iones Na^+ que será filtrado y valorado con versenato.

Materia orgánica (MOS) siguiendo el método de Walckley-Black (1934) vía húmeda. Que se basa en la reducción del Cr: $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7 + \text{H}_2\text{SO}_4 \rightarrow \text{K}_2\text{SO}_4 + \text{Cr}_2(\text{SO}_4)_3 + 4\text{H}_2\text{O} + 3/2\text{O}_2$; una reacción parcial con un agente oxidante, considerando que la MO se comporta como un hidrato de carbono se tiene: $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2 \rightarrow 6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O}$ y por último la valoración del exceso de oxidante con una sal ferrosa.

Nitrógeno total, a través del método semi-micro Kjeldhal que utiliza una mezcla catalizadora que contiene $\text{SO}_4^{=}$ para formar NH_4SO_4 , H_2SO_4 y ácido salicílico para reducir los nitratos del suelo a iones NH_3 . Seguido de una destilación con NaOH que desplaza a los iones NH_4 que se cuantifican con una valoración en presencia de H_2SO_4 0.05 N.

Fósforo extractable (PO_4^{3-}), se siguió el método diseñado por Bray y Kurtz 1 (1945) donde el fósforo del suelo se extrae con una solución de fluoruro de amonio y la concentración se cuantifica por medio de colorimetría del complejo fosfo-vanadomolibdato.

Ca y Mg extraíbles; la extracción de estos nutrientes se realizó en acetato de amonio 1 N a pH 7 (Chapman, 1965) y se prosiguió a su cuantificación por espectrofotometría de absorción atómica (EAA).

7.2.3 Producción de hojarasca y Descomposición de mantillo

Las muestras de hojarasca y mantillo de cada fecha de muestreo fueron secadas, individualmente, a temperatura ambiente y se continuo con la separación de sus componentes: hojas, ramas, órganos para la reproducción (en adelante O.R.), corteza y miscelánea (partes difíciles de ser separadas por su grado de descomposición). En el caso del mantillo también se separó el humus. Se registró la masa de cada uno de los componentes de las 15 trampas por mes.

7.2.4 Ciclo de nutrientes

Para el análisis nutrimental, se crearon muestras compuestas de hojarasca, mantillo y de suelo a las profundidades 0 a 10 cm, 10 a 20 cm y 20-30 cm. Las muestras compuestas se formaron al mezclar las muestras simples procedentes de las trampas 1 a 5, 6 a 10 y 11 a 15 en cada una de las tres fechas antes señaladas. En el caso de la hojarasca y mantillo, las muestras compuestas se formaron pesando cantidades proporcionales a la masa mensual obtenida de las muestras simples. En ambos casos la muestra compuesta fue 100 g, misma que fue secada a 60 °C hasta peso constante y molida en un molino y tamizada con malla 20.

7.2.4.1 Hojarasca y Mantillo

El análisis nutrimental de las muestras compuestas de hojarasca y mantillo consistió en las siguientes determinaciones utilizando los métodos convencionales que se indican:

Nitrógeno total, por el método semi-micro Kjeldhal que utiliza una mezcla catalizadora que contiene SO_4 para formar NH_4SO_4 , H_2SO_4 y ácido salicílico para reducir los nitratos del suelo a iones NH_3 y separarlos

del complejo de cambio. Seguido de una destilación con NaOH que desplaza a los iones NH_4^+ que se cuantifican con una valoración en presencia de H_2SO_4 0.05 N.

Fósforo total, la extracción se realizó mediante una digestión con ácido sulfúrico, ácido salicílico y agua oxigenada y se cuantificó por colorimetría del complejo fosfo-vanadatomolibdato (Sadzawka, *et al.*, 2007).

Ca y Mg total por espectrofotometría de absorción atómica (EAA). El tratamiento previo para las muestras de hojarasca y mantillo para la determinación de Ca y Mg consistió en una digestión húmeda de 0.5 g de muestra con una mezcla digestora de HNO_3 y HClO_4 en relación 2:1. Para ello la muestra se colocó en un matraz Kjeldhal, se agregó 6 mL de mezcla digestora y se colocó en una placa de digestión. Se tomó como punto final de la digestión cuando aparecen vapores blancos y el digerido se encuentra totalmente transparente (Rodríguez-Fuentes, 2002).

7.2.4.2 Suelo

El análisis de las muestras compuestas de suelo consistió en las siguientes determinaciones:

Nitrógeno total, mediante el método semi-micro Kjeldhal que utiliza una mezcla catalizadora que contiene SO_4 para formar NH_4SO_4 , H_2SO_4 y ácido salicílico para reducir los nitratos del suelo a iones NH_3 . Seguido de una destilación con NaOH que desplaza a los iones NH_4^+ los cuales se cuantifican con una valoración en presencia de H_2SO_4 0.05N.

Fósforo extractable (PO_4^{3-}), se siguió el método de Bray y Kurtz 1 (1945) donde el fósforo del suelo se extrae con una solución de fluoruro de amonio y la concentración se cuantifica por medio de colorimetría del complejo fosfo-vanadomolibdato.

Ca y Mg extraíbles; la extracción de estos nutrimentos se realizó en un extracto de acetato de amonio 1N a pH 7 (Chapman, 1965) y se prosigió a su cuantificación por EAA.

MOS por el método de Wlackley-Black (1934) vía húmeda, que se basa en la reducción del Cr: $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7 + \text{H}_2\text{SO}_4 \rightarrow \text{K}_2\text{SO}_4 + \text{Cr}_2(\text{SO}_4)_3 + 4\text{H}_2\text{O} + 3/2\text{O}_2$; una reacción parcial con un agente oxidante, considerando que la MO se comporta como un hidrato de carbono se tiene: $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2 \rightarrow 6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O}$ y por último la valoración del exceso de oxidante con una sal ferrosa.

Contenido de humedad por método gravimétrico, que se obtendrá al pesar la cantidad de suelo colectada con el nucleador cilíndrico de volumen conocido, secar en mufla hasta peso constante y calcular el porcentaje de humedad por diferencia de peso.

Capacidad de intercambio catiónico (CIC) por el método del versenato, pH 7 (Jackson, 1964) que se fundamenta en remplazar los cationes intercambiables adicionando iones Ca^{2+} , eliminar el exceso de cloruros con alcohol etílico al 96%, y finalmente sustituir los iones Ca^{2+} por iones Na^+ que será filtrado y valorado con versenato.

pH en agua relación 1:2, se utilizó el método electrométrico (Jackson, 1964); que consiste en reposar 10 g de suelo en 20 mL de agua, agitando cada cinco minutos, con lo cual los iones H^+ que están fácilmente disponibles van a pasar a la solución al lavar el suelo. Posteriormente se midió el pH con un potenciómetro calibrado con dos soluciones amortiguadoras (pH 7 y pH 4 respectivamente).

7.3 FASE DE GABINETE

7.3.1 Caracterización de la vegetación

Con los datos recabados en la caracterización de la vegetación se calculó la densidad, frecuencia y dominancia relativas, para finalmente obtener el Índice de Valor de Importancia (IVI) a partir de la suma de los valores relativos de estos parámetros ecológicos. Mediante las siguientes fórmulas, con base en Cox (2000).

Densidad= Número de individuos de la especie/área de muestreo

Densidad Relativa= (Densidad de todas las especies/Densidad para todas las especies) * 100

Dominancia= Diámetro a la altura del pecho de la especie/ área de muestreo

Dominancia Relativa= (Dominancia de todas las especies/Dominancia para todas las especies) * 100

Frecuencia= Número de cuadrantes en los que aparece la especie/ Número total de cuadrantes

Frecuencia relativa= (Frecuencia de la especies/ Frecuencia de todas las especies) * 100

Índice de Valor de Importancia= Densidad Relativa + Dominancia Relativa + Frecuencia Relativa

7.3.2 Producción de hojarasca y descomposición de mantillo

Paca cada grupo de datos de desfronde, mantillo y nutrimentos en éstos, se realizaron análisis de varianza multivariado (MANOVA por sus siglas en inglés) con el programa STATGRAPHICS versión 5.0. En el caso de la hojarasca los factores principales fueron: sitio, mes y componente. Para mantillo: sitio, componente y época. Por último el MANOVA para nutrimentos tuvo como factores: sitio, época y almacén.

Con los datos de la masa mensual de hojarasca, se construyó una curva de desfronde mensual para cada sitio de muestreo, mientras que para el mantillo se calculó la tasa de descomposición (K) para cada componente y la tasa de descomposición total con base en el modelo exponencial de Olson (1963) representado por la ecuación:

$$\ln (X_0/X_1) = -K$$

Donde:

X_0 es la masa inicial

X_1 es la masa remanente en el tiempo

7.3.3 Nutrimentos y propiedades del suelo

En el programa STATGRAPHICS versión 5.0 se elaboró un MANOVA para cada una de las propiedades y nutrimentos del suelo tomando como factores principales: sitio, época y profundidad. Con la finalidad de reducir la dimensionalidad de las variables, explicar el orden de importancia de éstas en el ciclo de nutrimentos y el papel del material parental dentro de éste se realizó un análisis por factores el cual fue seguido por un análisis de correlación canónica.

7.3.4 Ciclo de nutrimentos

Con el fin de explicar la circulación de los nutrimentos en cada sitio a lo largo del año se realizó un análisis de correlación entre los nutrimentos contenidos en hojarasca y mantillo; mantillo y suelo; y finalmente entre suelo y hojarasca. Además se realizó un modelo hipotético con la finalidad de representar las diferencias en el ciclo interno de nutrimentos con diferente material parental.

VIII RESULTADOS

8.1 Caracterización de la vegetación

En el fragmento de bosque mesófilo localizado en Mesoncito, se registró mayor número de familias, géneros y especies que en el bosque de Chichahuaxtla (Cuadro 1). Las especies con mayor valor de importancia en Mesoncito (Cuadro 2) fueron *Alnus* sp., *Clethra kenoyeri* y *Eugenia capuli*. Las dos primeras presentaron los mayores valores de dominancia relativa lo cual indica que son las especies que ocupan mayor biomasa dentro del área de muestreo. Y la última especie tiene mayor valor de densidad relativa, esto indica que presenta el mayor número de individuos dentro de dicha localidad. En Chichahuaxtla las especies dominantes fueron *Quercus laurina*, *Ulmaceae* 1 y *Oreophanax xalapensis*, las dos primeras también deben su alto valor de importancia a la dominancia relativa y la última a la densidad relativa.

Cuadro 1. Taxa registrados en los dos fragmentos de BMM estudiados.

Localidad	Familias	Géneros	Especies
Mesoncito	31	42	55
Chichahuaxtla	27	32	37

Cuadro 2. Listado de especies dominantes en el fragmento de BMM en Mesoncito.

Especie	Densidad Relativa	Dominancia Relativa	Frecuencia Relativa	VI
<i>Clethra kenoyeri</i> Lundell	0.035	0.211	0.040	0.286
<i>Alnus</i> sp.	0.020	0.164	0.020	0.203
<i>Eugenia capuli</i> Schltld.	0.101	0.020	0.069	0.189
<i>Oreopanax xalapensis</i> (H. B. K.) Decne. et Planchon	0.090	0.032	0.059	0.182
<i>Tilia mexicana</i> Schlecht.	0.025	0.081	0.030	0.136
<i>Gentlea venosissima</i> (Ruíz & Pav.) Lundell	0.070	0.011	0.040	0.121
<i>Rapanea</i> sp.	0.025	0.062	0.030	0.117
<i>Carpinus caroliniana</i> Walter	0.015	0.064	0.030	0.109
<i>Cassia</i> sp	0.015	0.063	0.020	0.098
<i>Croton websteri</i> Mart. Gord. & J. Jiménez Ram.	0.040	0.018	0.040	0.097
<i>Senecio angulifolius</i> DC.	0.050	0.004	0.030	0.084
<i>Solanum cervantesii</i> Lag.	0.040	0.009	0.030	0.079
<i>Quercus glabrescens</i> Bent.	0.005	0.058	0.010	0.073

Cuadro 3. Listado de especies dominantes en el fragmento de BMM en Chichahuaxtla.

Especie	Densidad Relativa	Dominancia Relativa	Frecuencia Relativa	VI
<i>Quercus laurina</i> Humb. & Bonpl.	0.071	0.260	0.099	0.430
<i>Aphananthe monoica</i> (Hemsl.) J.-F. Leray	0.013	0.209	0.012	0.234
<i>Oreophanax xalapensis</i> (H.B.K) Dence & Planchon	0.129	0.030	0.062	0.221
<i>Salvia lasiocephala</i> Hook. & Arn.	0.142	0.013	0.049	0.204
<i>Solanaceae</i> 1	0.026	0.153	0.012	0.192
<i>Adiantum andicola</i> Liebmman	0.097	0.002	0.074	0.172
<i>Viburnum jucundum</i> var. <i>detractum</i> (Standl. & Steyrem.) D.	0.026	0.082	0.049	0.157
<i>Asplenium monanthes</i> L.	0.045	0.023	0.074	0.143
<i>Trichilia havanensis</i> Jacq.	0.039	0.001	0.099	0.139
<i>Croton morifolius</i> Willd.	0.032	0.004	0.062	0.098
<i>Ilex toluicana</i> Hemsl	0.032	0.026	0.025	0.083
<i>Fuchsia misophylla</i> Kunth	0.026	0.042	0.012	0.080
<i>Ericaceae</i> sp.	0.006	0.054	0.012	0.073
<i>Tapirira mexicana</i> Marchand	0.045	0.003	0.025	0.073

8.2 Caracterización ecológica y descripción morfológica de los perfiles de suelo

Cuadro 4. Descripción ecológica del perfil de suelo del fragmento de BMM en Chichahuaxtla.

Localidad:	San Andrés Chichahuaxtla, Putla, Oaxaca
Ubicación:	N17°07'19" W 97°49'30"
Altitud:	2621m
Fecha:	22/mayo/2010
Descrito Por:	Alvarado Villafañe Dulce, Cuahutle Gómez Carolina y M. en C. Ramiro Ríos Gómez.
Pendiente:	35°
Forma de la pendiente	Regular convexa
Drenaje Superficial:	Sitio donador
Drenaje Interno:	Suelo bien drenado
Material Parental:	Riolita
Origen del Suelo:	<i>In situ</i>
Permeabilidad:	Rápida
Erosión:	Moderada
Uso Actual:	Forestal
Vegetación:	Bosque mesófilo de montaña
Microrelieve	Presencia de veredas y madrigueras de fauna silvestre
Superficie del suelo:	Cubierta 100% por mantillo, 80% por vegetación y descubierto 5%.
Tipo de Suelo:	Cambisol
Horizonte de diagnóstico:	Epipedón úmbrico
Temperatura en la superficie	16 °C
Temperatura a 30 cm	14 °C



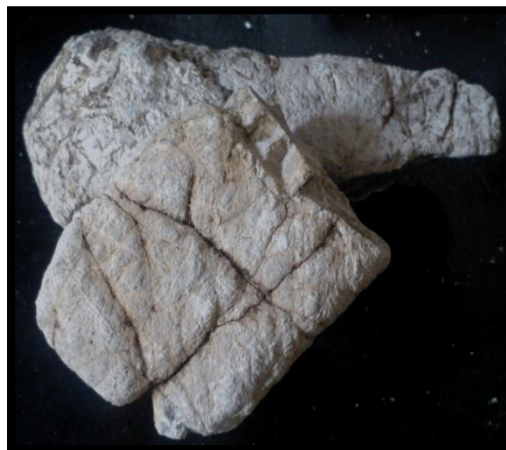
Cuadro 5. Descripción morfológica del perfil de suelo en Chicahuaxtla.

Horizonte	Profundidad (cm)	Descripción
Oi	12-7	Capa de hojarasca relativamente fresca, no fragmentada y usualmente de color pardo; formada por hojas, ramas, tallos, fragmentos de corteza y material aportado por herbáceas, se reconoce la especie de origen. Esta capa no es continua.
Oe	7-5	Predominan residuos vegetales fragmentados, cuya especie aun se reconoce mediante un estudio cuidadoso.
Oa	5-0	Materia orgánica profundamente transformada, no identificable (humus). Los residuos fragmentados generalmente no se observan. Presentó un color pardo típico.
A1	0-30	Muy húmedo, color en seco 7.5YR 4/3 (pardo oscuro), en húmedo 7.5YR 3/2 (pardo oscuro), textura migajón-arenosa, pH en H ₂ O 5.08, en KCl 3.84, pedregosidad de dos por ciento, rocas pequeñas y subangulares, estructura poliédrica subangular, moderadamente desarrollada con consistencia ligeramente dura, en húmedo friable, cuando muy húmedo pegajosa y plástica, numerosos poros desde micro hasta finos continuos con orientación oblicua y dentro de los agregados, macroporos tubulares dentro y entre los agregados. Permeabilidad rápida, abundantes raíces finas a delgadas, pocas gruesas. El límite a A2 es irregular
A2	30-60	Húmedo, color en seco 7.5YR 5/3 (pardo), en húmedo 7.5YR 4/4 (pardo oscuro), textura migajón-arenosa, pH en H ₂ O 5.70, en KCl 4.33, pedregosidad de ocho por ciento, rocas de tamaño medio y subangulares, estructura poliédrica subangular moderadamente desarrollada, consistencia ligeramente dura en seco, friable en húmedo, cuando muy húmedo pegajosa y plástica, numerosos poros desde micro a finos, continuos con orientación caótica dentro de los agregados; macroporos tubulares oblicuos, raíces finas a delgadas. El límite a A3 ondulado.
A3	60-90	Color en seco 7.5YR 6/4 (pardo claro), en húmedo 7.5YR 4/4 (pardo oscuro), textura arena-migajonosa, pH en H ₂ O 5.10, en KCl 3.53, pedregosidad de 25%, rocas subangulares desde pequeñas a grandes, estructura poliédrica débilmente desarrollada de consistencia blanda en seco, ligeramente friable en húmedo, cuando muy húmedo no es pegajosa; micro y macroporos frecuentes, continuos con orientación caótica dentro de los agregados; macroporos tubulares, raíces comunes de finas a medias. La transición de esta capa a B es irregular,
B	90-130	Color en seco 7.5YR 6/4 (pardo claro), en húmedo 7.5YR 3/4 (pardo oscuro); textura migajón-arenosa, pH en H ₂ O 3.44, en KCl 3.41, pedregosidad de 15% de rocas pequeñas hasta medianas subangulares, estructura débilmente desarrollada, consistencia blanda en seco, muy húmedo no es pegajosa, poros frecuentes continuos y con orientación caótica. Se observan muy pocas raíces finas a medias.

i=fábrico; e=hémico; a=sáprico (Con base en Soil Survey Staff, 2003).

Cuadro 6. Descripción ecológica del sitio y morfológica del perfil de suelo del fragmento de BMM en Mesoncito.

Localidad:	Mesoncito, Putla Villa de Guerrero, Oaxaca
Ubicación:	N 17°07'29" W 97°51'12"
Altitud:	1997 m
Fecha de muestreo:	22/mayo/2010
Descrito Por:	Alvarado Villafañe Dulce, Ana Carolina y M. en C. Ramiro Ríos Gómez.
Pendiente:	30°
Forma de la pendiente	Convexa
Exposición	Sureste
Drenaje Superficial:	Sitio donador
Drenaje Interno:	Suelo bien drenado
Material Original:	Roca caliza (creta)
Origen del Suelo:	<i>In situ</i>
Permeabilidad:	Rápida
Erosión:	Imperceptible
Región fisiográfica	Sierra Madre del Sur
Uso Actual:	Forestal
Vegetación:	Bosque mesófilo de montaña
Microrelieve	Presencia de veredas y madrigueras de fauna silvestre
Superficie del suelo	Cubierta 70% por mantillo, 80% por vegetación y 30% por rocas
Tipo de Suelo:	Phaeozem
Horizonte de diagnóstico:	Epipedón mólico Endopedón árgico
Temperatura en la superficie	18°C
Temperatura a 30 cm	16°C



Cuadro 7. Descripción morfológica del perfil de suelo en Mesoncito.

Horizonte	Profundidad (cm)	Descripción
Oi	9-5.5	Capa de hojarasca relativamente fresca, no fragmentada y usualmente de color pardo. Formada por hojas, ramas, tallos, fragmentos de corteza y material aportado por herbáceas, se reconoce la especie de origen. Esta capa no es continua.
Oe	5.5-4.5	Predominan residuos vegetales fragmentados, cuya especie se reconocería mediante un estudio cuidadoso.
Oa	4.5-0	Materia orgánica profundamente transformada, no identificable (humus). Los residuos fragmentados generalmente no se observan. Presentó un color pardo típico.
A1	0-20	Muy húmedo, color en seco 7.5 YR 3/2 (pardo oscuro), color en húmedo 7.5 YR 2.5/1 (pardo muy oscuro), textura migajón-arenosa, pH en H ₂ O 7.02, en KCl 6.07, pedregosidad de 15%, tamaño medio y subangulares, estructura poliédrica subangular bien desarrollada de consistencia ligeramente dura, en húmedo friable y cuando muy húmedo ligeramente pegajosa y plástica, poros numerosos desde micro hasta finos continuos, intersticiales; macroporos tubulares de orientación oblicua entre y dentro de los agregados, permeabilidad rápida, abundantes raíces finas a delgadas, pocas son gruesas de 10 a 13 cm. El límite a A2 es irregular.
A2	20-45	Húmedo, color en seco 7.5YR3/2 (pardo oscuro), en húmedo 7.5YR2.5/1 (pardo muy oscuro), textura migajón-arenosa, pH en H ₂ O 7.20, en KCl 6.43, 15% de pedregosidad de tamaño medio, piedras angulares y subangulares, estructura poliédrica subangular bien desarrollada, consistencia ligeramente dura en seco, friable en húmedo y cuando muy húmedo pegajosa y plástica, numerosos poros desde micro a finos continuos de orientación caótica entre y dentro de los agregados, los macroporos son tubulares oblicuos y verticales, raíces comunes finas a medias de hasta 10mm. Este horizonte presenta límite a A3 irregular.
A3	45-60	Color en seco 7.5YR4/3 (pardo), en húmedo 7.5YR3/3 (pardo oscuro); textura migajón, pH en H ₂ O 7.36, en KCl 6.60, pedregosidad de 20% con rocas angulares y subangulares desde pequeñas a grandes, la estructura poliédrica bien desarrollada de consistencia dura en seco, firme en húmedo y cuando muy húmedo es pegajosa y plástica; micro y macroporos frecuentes continuos y de orientación caótica dentro y entre los agregados, los macroporos son tubulares oblicuos y verticales de hasta 1 mm y las raíces finas a medias son comunes de 10-20 mm. La transición de este horizonte a B es irregular.
B	60-80	Color en seco 7.5YR4/4 (pardo), en húmedo 7.5YR3/4 (pardo oscuro); textura arcillosa, pH en H ₂ O 7.43, en KCl 6.68, pedregosidad de 40%, rocas grandes de hasta 25 cm de diámetro, angulares, estructura bien desarrollada, consistencia dura en seco, firme en húmedo y cuando muy húmedo es plástico y pegajoso, poros frecuentes continuos y de orientación caótica; pocas raíces medias a gruesas.

i=fábrico; e=hémico; a=sáprico (Con base en Soil Survery Staff, 2003).

El análisis físico y químico de los horizontes genéticos se presenta en los Cuadros 8 y 9, se puede observar que en Mesoncito el pH es muy cercano al óptimo marcado para la mayoría de las especies en la naturaleza, este mismo factor favorece una mejor disponibilidad de nutrimentos y proceso de mineralización de la materia orgánica, de manera que el ciclo de nutrimentos se ve favorecido y con ello la relación suelo vegetación, haciendo más eficiente el uso de nutrimentos en donde la CIC juega un papel importante.

Con base en este análisis puede señalarse que en el fragmento de bosque mesófilo de montaña en Chicahuaxtla se presentan condiciones más restrictivas para la vegetación y para el ciclo interno de nutrimentos, especialmente la alta acidez en este sitio que afecta tanto la mineralización de la materia orgánica como las formas químicas de éstos haciéndolos menos disponibles.

Cuadro 8. Propiedades físicas de los perfiles de suelo de los dos fragmentos de BMM estudiados.

	DR	DA	CE dS m ⁻¹	%ARCILLA	%LIMO	%ARENA	CLASE TEXTURAL	%H ₂ O a CC
Chicahuaxtla								
A1	2.42	0.73	0.17	7.60	22.7	69.7	migajón arenoso	86.55
A2	2.53	0.80	0.27	5.60	26.0	68.4	migajón arenoso	76.00
A3	2.37	0.73	0.25	7.60	18.0	74.4	arena migajonosa	81.90
B	2.48	0.82	0.20	11.60	22.35	66.05	migajón arenoso	78.99
Mesoncito								
A1	2.46	0.79	0.41	9.44	22.7	67.8	migajón arenoso	94.81
A2	2.45	0.81	0.39	15.44	26.0	58.6	migajón arenoso	87.22
A3	2.54	0.91	0.37	21.44	30.0	48.6	migajón	54.22
B	2.57	0.96	0.30	41.44	28.4	30.2	arcilloso	59.44

Cuadro 9. Propiedades químicas de los perfiles de suelo de los fragmentos de BMM estudiados.

	pH H ₂ O	pH KCl	%MOS	CIC cmolk ⁻¹	%N	P mgkg ⁻¹	Ca cmolk ⁻¹	Mg cmolk ⁻¹
Chicahuaxtla								
A1	5.08	3.84	10.35	33.60	0.67	15.95	17.15	11.87
A2	5.70	4.33	9.32	32.80	0.52	14.59	7.86	6.26
A3	5.10	3.53	6.72	32.32	1.44	11.19	17.09	11.98
B	4.57	3.51	6.56	36.20	0.40	9.20	7.61	9.31
Mesoncito								
A1	7.02	6.07	16.98	37.52	2.31	11.75	18.40	13.59
A2	7.20	6.43	18.08	34.64	1.81	8.92	16.78	12.18
A3	7.36	6.60	9.87	30.80	0.55	6.65	9.86	17.07
B	7.43	6.68	10.38	46.86	1.05	7.78	9.98	9.39

8.3 Producción de hojarasca

La producción anual de hojarasca en Mesoncito fue 6.68 ton ha⁻¹ año⁻¹, el mayor desfronde registrado ocurrió en noviembre (Figura 5); sin embargo, se observa un aumento en la caída de hojarasca desde junio el cual alcanza un máximo en noviembre y comienza a decrecer en marzo, esta diferencia en el desfronde mensual es significativa de acuerdo al MANOVA (Cuadro 11).

En la Figura 5 se puede apreciar cómo el comportamiento del desfronde total es muy parecido al de las hojas, es decir, este componente representa la mayor biomasa del aporte total (57.77%) y determina la forma de la curva. Por otra parte, la masa de miscelánea cuya contribución fue 4.55%, es constante a lo largo del periodo evaluado. La corteza presentó mayor aporte en septiembre. Los órganos reproductivos representan el 13.83% de la hojarasca, se observan dos crestas en la curva, una en abril que corresponde a las flores y otra en los meses junio-agosto dominado por frutos. El mayor aporte de ramas tiene lugar en junio-agosto y noviembre-enero, este componente representa el 20.36% del total.

Cuadro 10. Producción anual de hojarasca en los fragmentos de BMM estudiados.

Sitio	Hojas	O.R.	Corteza	Ramas	Miscelánea	Total
	-----ton ha ⁻¹ año ⁻¹ -----					
Mesoncito (M)	3.86	0.92	0.23	1.36	0.30	6.68
	*57.77	*13.83	*3.49	*20.36	*4.55	
Chichahuaxtla (C)	2.40	0.77	0.07	1.02	0.12	4.39
	*55.40	*17.73	*1.66	*22.60	*2.61	

*Porcentaje. O.R. órganos para la reproducción

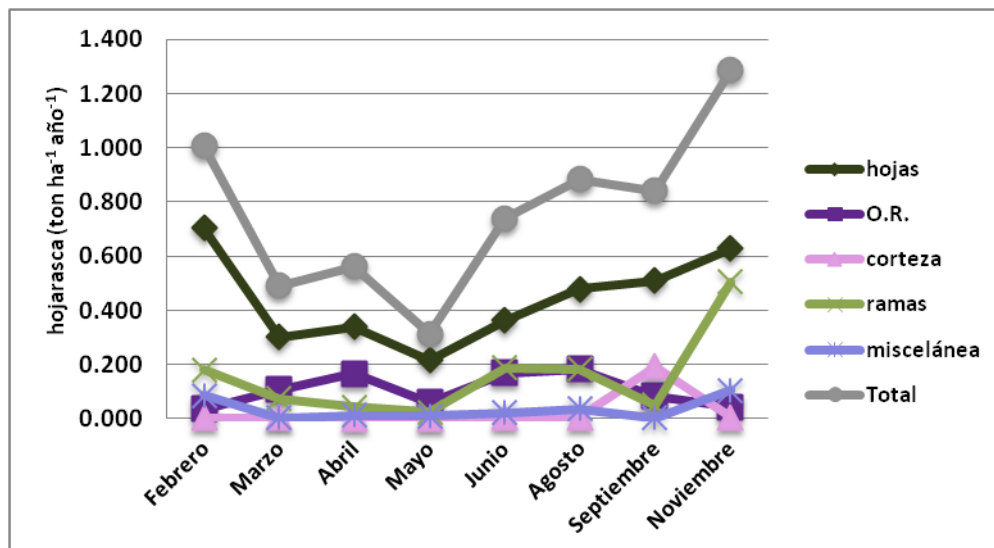


Figura 5. Producción mensual de hojarasca en el fragmento de BMM en Mesoncito.
O. R. órganos para la reproducción.

Respecto a Chichahuaxtla, la producción de hojarasca es menor que Mesoncito ($P \leq 0.05$), anualmente se obtienen 4.39 ton ha⁻¹ año⁻¹ (Cuadro 10). En esta localidad el mayor desfronde tiene lugar en noviembre y febrero (Figura 6) y varía poco dentro de este periodo. El componente con más biomasa fueron las hojas (55.4%), su mayor aporte ocurrió en febrero seguido por una disminución continua hasta septiembre y aumenta en noviembre donde se forma otra cresta que coincide con la del desfronde total.

La corteza (1.66%) y miscelánea (2.61%) tienen el mismo comportamiento que en Mesoncito. En abril-marzo y entre junio-agosto se registró el mayor aporte de órganos para la reproducción (flores y frutos respectivamente), estos constituyen el 17.73%. Las ramas (22.6% del desfronde total) caen en mayor cantidad durante noviembre-enero y entre junio-agosto.

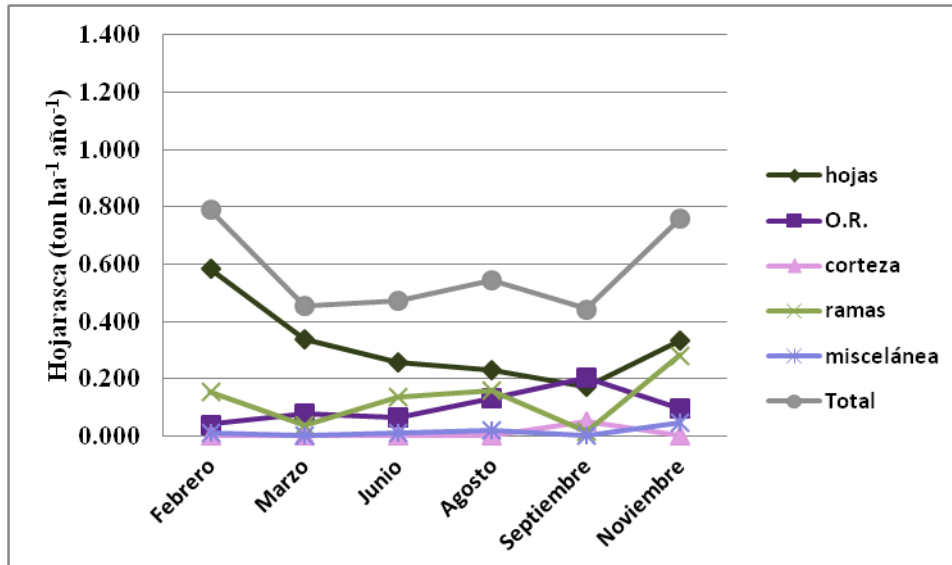


Figura 6. Producción mensual de hojarasca en el fragmento de BMM en Chichahuaxtla. O. R.= órganos para la reproducción.

Cuadro 11. Análisis multivariado de varianza para la producción total de hojarasca de los dos fragmentos de BMM estudiados

Fuente de variación	Suma de cuadrados	g.l.	Cuadrados Medios	Fo	P
Efectos Principales					
Sitio	0.05	1	0.05	13.92	*0.0013
Componente	1.19	4	0.29	78.36	*0.0000
Mes	0.08	5	0.01	4.27	*0.0083
Error	0.07	20	0.00		
Total	1.78	59			

Todos los valores de F son con base en los cuadrados medios del error.* diferencia significativa g.l. grados de libertad. Fo valores de Fisher para la hipótesis nula.

8.4 Descomposición del mantillo

En el Cuadro 12 se muestran los pesos de cada componente de la biomasa seca por época en Mesoncito. En la época seca, cuando se colocaron las trampas, la masa total de mantillo era 34.2 ton ha⁻¹; a principios de la época de lluvia se redujo a 29.48 ton ha⁻¹ y a finales ésta disminuyó hasta 19.26 ton ha⁻¹, esta diferencia en la masa de mantillo por época es significativa según como lo señala el MANOVA (Cuadro 14).

El MANOVA indica diferencias significativas entre los diferentes componentes, y de mayor a menor proporción se encuentran: el humus, miscelánea, ramas, hojas, órganos para la reproducción y corteza.

En las Figura 7 se muestra el cambio en la composición de mantillo para cada una de los muestreos. Respecto al humus se observa un aumento en proporción a lo largo del año, 39% al colocar las trampas, 43% a principio de la época de lluvias y 53% a finales de ésta. La masa de hojas disminuye significativamente (Cuadro 12) de 5.48 ton ha⁻¹ a 1.26 ton ha⁻¹; del mismo modo se comporta la miscelánea, al final del año se registró menos de la mitad inicial (9.06 a 3.23 ton ha⁻¹). Sin embargo, la corteza, ramas y órganos para la reproducción siguen un comportamiento casi lineal durante todo el estudio.

Cuadro 12. Almacenamiento de mantillo en el fragmento de BMM en Mesoncito.

Periodo	Hojas	O.R.	Corteza	Ramas	Miscelánea	Humus	Total
	-----ton ha ⁻¹ año ⁻¹ -----						
Época Seca	5.48	0.16	0.06	6.04	9.06	13.44	34.24
	*16.0	*0.46	*0.16	*17.65	*26.47	*39.25	
Principio de lluvia	4.70	0.28	0.23	6.55	5.09	12.64	29.48
	*15.95	*0.94	*0.77	*22.21	*17.26	*42.87	
Fin de lluvias	1.26	0.08	0.05	4.32	3.23	10.28	19.96
	*6.53	*0.44	*0.43	*22.42	*16.80	*53.39	

*Porcentaje. O. R. órganos para la reproducción.

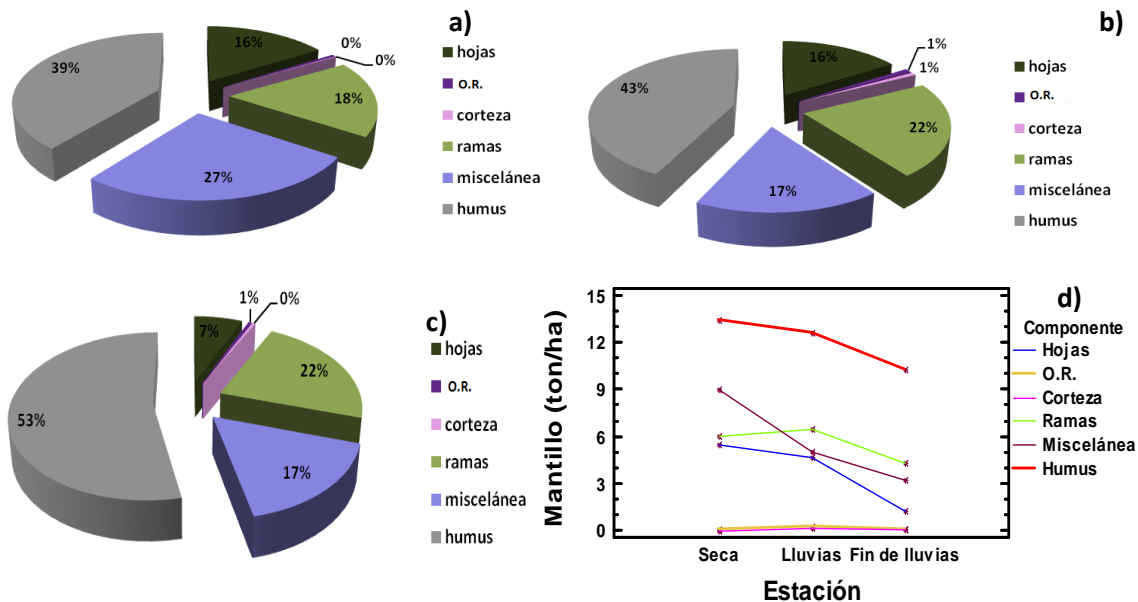


Figura 7. Descomposición de mantillo en el fragmento de BMM en Mesoncito a) época seca, b) principios de lluvias, c) finales de lluvias y d) descomposición anual. O.R. órganos para la reproducción.

Los pesos de cada componente para las épocas de muestreo en Chichahuxtla se presentan en el Cuadro 13, a pesar de que el aporte de hojarasca es menor, el mantillo es significativamente mayor que en Mesoncito. Respecto a los periodos de muestreo se tiene el mismo comportamiento registrado para Mesoncito. En la época seca la masa total era 43.1 ton ha⁻¹, al iniciar las lluvias disminuyó hasta 31 ton ha⁻¹ y al final del año se tenía 19 ton ha⁻¹ (Cuadro 13). En las Figura 8 se presentan los cambios en la composición del mantillo, de esta manera se puede observar cómo la proporción de humus, principal

componente, es similar a lo largo del año (33.15%, 28.86% y 29.72% respectivamente). La corteza disminuye en el periodo evaluado 85% y las ramas 41%. La proporción de miscelánea disminuye de abril a junio y se recupera en noviembre. En resumen, en la Figura 8 se observa cómo todos los componentes, excepto las hojas, tienen una pendiente negativa, es decir, su masa en el mantillo es reducida por descomposición.

Cuadro 13. Producción de mantillo en el fragmento de BMM en Chicahuaxtla.

Periodo	Hojas	O.R.	Corteza	Ramas	Miscelánea	Humus	Total
	-----ton ha ⁻¹ año ⁻¹ -----						
Época Seca	7.3	3.6	0.7	5.1	14.3	12.2	43.1
	*16.86	*8.36	*1.53	*11.75	*28.35	*33.15	
Principio de lluvias	8.6	1.7	0.8	4.6	6.4	9.0	31.1
	*27.6	*5.5	*2.6	*14.9	*20.5	*28.9	
Fin de lluvias	2.4	0.9	0.1	3.0	6.4	6.2	19.0
	*16.22	*6.22	*2.61	*13.53	*30.71	*29.72	

*Porcentaje. O.R. órganos para la reproducción.

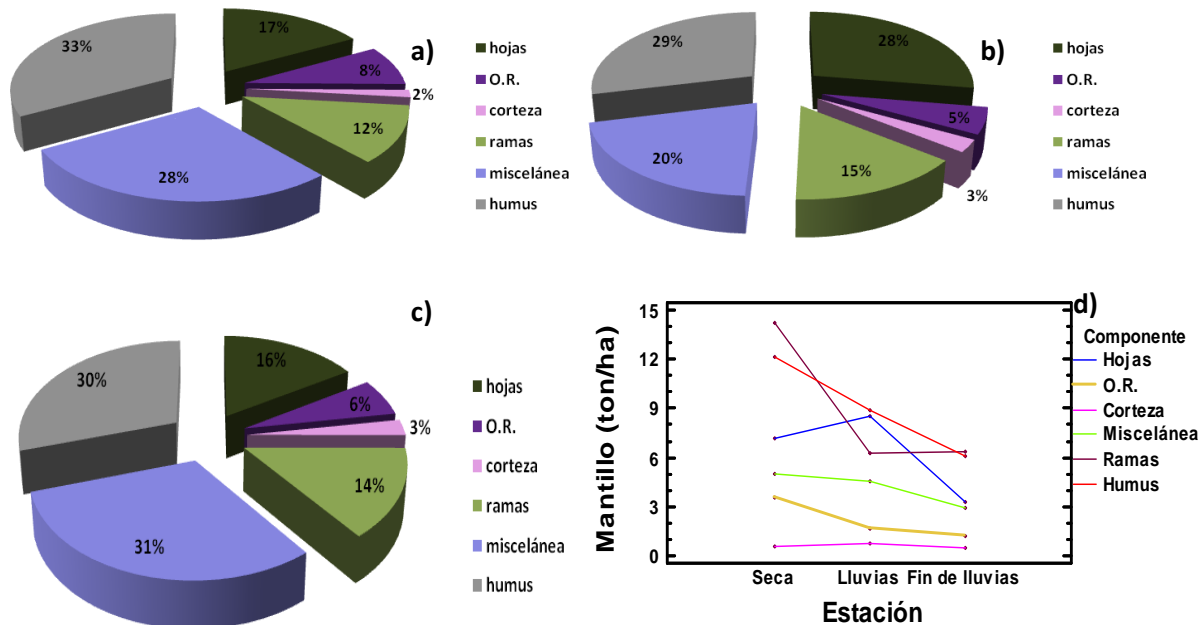


Figura 8. Descomposición de mantillo en el fragmento de BMM en Chicahuaxtla a) época seca, b) principios de lluvias, c) finales de lluvias y d) descomposición anual. O.R. órganos para la reproducción.

El MANOVA, aplicado a los pesos de los componentes del mantillo en ambos sitios indica que hay diferencia significativa entre éstos, sus componentes y épocas. También se encontró efecto entre las interacciones sitio-componente y componente-época, lo cual indica que la descomposición depende no sólo del sitio sino de la estación del año. En Mesoncito se tiene menor cantidad de hojarasca, partes reproductivas, corteza y miscelánea, mientras que, el contenido de humus y ramas es mayor; la época influye claramente en la biomasa de los componentes ya que como se ha dicho las ramas, el humus y la miscelánea tienden a acumularse; sin embargo, el resto de los componentes disminuyen significativamente a lo largo del año.

Cuadro 14. Análisis multivariado de varianza para la producción de mantillo en los fragmentos de BMM estudiados.

Fuente de variación	Suma de cuadrados	g.l.	Cuadrados Medios	Fo	P-Value
Efectos Principales					
Sitio	3.93	1	3.93	6.19	0.0321
Componente	438.38	5	87.67	138.03	0.0000
Época	58.09	2	29.04	45.73	0.0000
Error	6.35	10	0.63		
Total	602.89	35			

g.l. grados de libertad, Fo valores de Fisher para la hipótesis nula, todos los valores de F son con base en los cuadrados medios del error.

8.4.1 Tasas de descomposición

En el Cuadro 15 se presenta la tasa de descomposición (K) por componente del mantillo para cada sitio. En Mesoncito, durante la época seca (diciembre-junio), la tasa de descomposición total es muy baja (0.211) de tal manera que sólo se registran valores de K, en orden decreciente, de miscelánea, hojas y humus. Entre junio-noviembre la K es tres veces mayor que en la época seca, de tal manera que aumenta hasta 0.63, siguiendo el mismo orden se tiene hojas> corteza> órganos para la reproducción> miscelánea> ramas> humus. En esta localidad el componente con mayor K total son las hojas y en orden decreciente están miscelánea>órganos para la reproducción>ramas>humus>corteza. La K total para este sitio es 0.84.

En el bosque mesófilo de montaña localizado en Chicahuaxtla durante la época seca se presenta mayor tasa de descomposición (0.34) comparada con Mesoncito (0.21), ésta fue mayor en la miscelánea (0.8) seguido por órganos para la reproducción>humus>ramas. Entre junio-noviembre aumenta ligeramente (0.41) y las K tienen el siguiente orden corteza>hojas>frutos>ramas>humus>miscelánea. La descomposición total específica es mayor en la corteza (1.9) seguido por frutos>hojas>humus>miscelánea>ramas. La K anual fue 0.75, menor que en Mesoncito.

Cuadro 15. Tasas de descomposición para los componentes del mantillo en los dos fragmentos de BMM estudiados.

Época	Hojas	O.R.	Corteza	Ramas	Miscelánea	Humus	Total
Mesoncito							
Seca	0.15	0	0	0	0.58	0.06	0.21
Lluvia	1.32	1.13	1.45	0.42	0.45	0.18	0.63
Total	1.47	0.61	0.020	0.33	1.03	0.27	0.84
Chicahuaxtla							
Seca	0	0.75	0	0.1	0.8	.30	0.34
Lluvia	1.08	0.63	2.07	0.42	0.01	0.37	0.41
Total	1.11	1.39	1.9	0.53	0.8	0.67	0.75

Como ya se mencionó, la K durante la época seca fue mayor en Chicahuaxtla, de modo que ésta es mayor en todos los componentes del mantillo excepto en las hojas, las cuales tienen mayor k en Mesoncito. Durante el periodo de lluvia, donde K es mayor en Mesoncito, se registran valores más altos en las hojas, órganos de reproducción, ramas y miscelánea; sin embargo, para la corteza y el humus, K tiene un valor más alto en Chicahuaxtla.

8.5 Nutrientes en hojarasca y mantillo

En cuanto a los nutrientes de hojarasca y mantillo (Cuadro 16) el MANOVA (Cuadro 17) ha revelado diferencias significativas en el contenido para ambos almacenes, en todos los casos el mantillo presenta mayor concentración que la hojarasca. En la localidad de Mesoncito se tiene mayor cantidad de todos los nutrientes estudiados por unidad de biomasa seca.

Cuadro 16. Contenido de nutrientes en hojarasca y mantillo de los dos fragmentos de BMM estudiados.

Muestra	N			P			Ca			Mg		
	-----%-----			-----cmolkg ⁻¹ -----			-----cmolkg ⁻¹ -----			-----cmolkg ⁻¹ -----		
	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C
Mesoncito												
Hojarasca	3.53	4.07	4.33	3.50	3.83	0.92	37.35	30.72	42.91	40.43	34.42	32.67
	±0.74	±0.50	±0.67	±0.34	±0.60	±0.20	±19.32	±5.96	±2.53	±9.58	±3.24	±1.91
Mantillo	5.61	4.03	4.49	5.03	4.06	1.61	51.10	38.83	46.13	68.16	54.20	54.46
	±0.71	±0.57	±0.07	±0.63	±1.24	±0.22	±4.19	±9.28	±6.60	±5.05	±7.71	±3.76
Chichahuatla												
Hojarasca	2.612	3.44	4.085	1.48	2.31	0.509	18.47	25.20	35.73	21.13	28.57	26.75
	±0.65	±0.55	±2.11	±0.26	±0.66	±0.05	±2.90	±2.43	±3.74	±2.28	±3.04	±2.42
Mantillo	5.34	4.24	4.411	5.31	3.94	1.072	18.53	32.28	53.59	36.48	34.04	35.98
	±1.09	±0.14	±0.32	±0.94	±0.78	±0.09	±13.58	±6.44	±6.97	±8.21	±6.09	±4.09

± Desviación estándar. A= época seca, B= principios de lluvias y C= finales de lluvias.

Cuadro 17. Análisis multivariado de varianza para los nutrientes determinados en mantillo y hojarasca de los fragmentos de BMM estudiados.

Variable	Factores Principales			Interacciones		
	Sitio	Época	Almacén	Sitio- época	Sitio- muestra	Época- Muestra
N	*	*	Hay diferencia	*	*	Hay diferencia
P	Hay diferencia	Hay diferencia	Hay diferencia	*	Hay diferencia	Hay diferencia
Ca	Hay diferencia	Hay diferencia	Hay diferencia	Hay diferencia	*	*
Mg	Hay diferencia	*	Hay diferencia	Hay diferencia	Hay diferencia	*

*No hay diferencia significativa.

El análisis estadístico para nitrógeno revela diferencias significativas entre la hojarasca y el mantillo, pero no entre localidades y épocas; sin embargo, indica efecto de interacción entre los almacenes y épocas, es decir, el N en la hojarasca y mantillo varía respecto a la época. En la Figura 9 se puede observar cómo aumenta la concentración de N en la hojarasca a lo largo del año, mientras que en el mantillo ésta disminuye de la época seca, a principios de lluvia y aumenta ligeramente a finales de ésta.

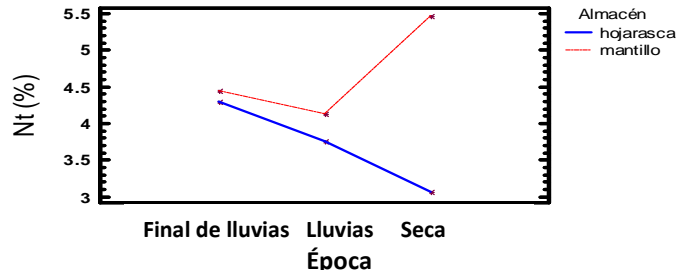


Figura 9. Variación estacional del porcentaje de nitrógeno en hojarasca y mantillo de los fragmentos de BMM estudiados.

Las concentraciones de P y Ca son significativamente diferentes entre los sitios, épocas y almacenes. Respecto al P, en la Figura 10 se puede apreciar cómo la concentración en el mantillo es casi igual en ambos sitios; sin embargo, ésta es mayor en la hojarasca de Mesoncito que en Chichahuaxtla, lo anterior ha generado la interacción entre sitio-almacén (Cuadro 17). Se encontró otra interacción entre los almacenes y las épocas, la cual se representa en la Figura 10 donde se puede observar que aunque la concentración de P en los sitios es significativamente diferente se sigue el mismo comportamiento (en cambios de concentración) a lo largo del año. En la hojarasca, ésta aumenta de la época seca a principios de lluvia y disminuye drásticamente al final de este periodo, de manera que la concentración en noviembre es la más baja. El contenido de P en mantillo disminuye a lo largo del año siendo dicha disminución mayor entre junio-noviembre.

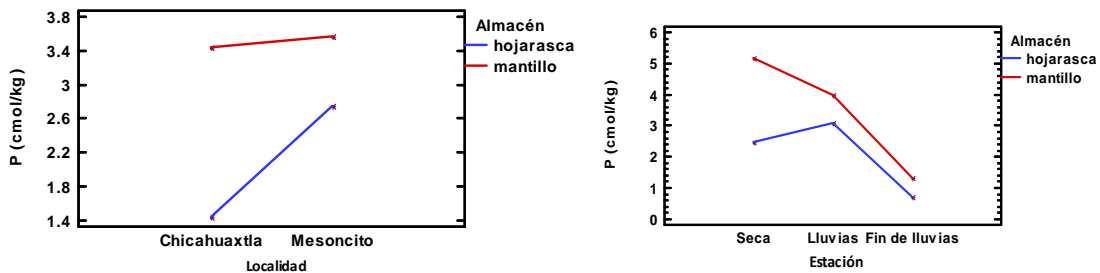


Figura 10. Variación del contenido de fósforo en hojarasca y mantillo por localidad (izquierda) y por estación (derecha).

Respecto a la concentración de Ca los componentes se comportan de la misma manera en ambas localidades. En Mesoncito hay disminución entre la época seca y principios de lluvia pero vuelve a aumentar a finales del periodo de humedad, y en Chichahuaxtla hay aumento en la concentración a lo largo del año (Figura 11).

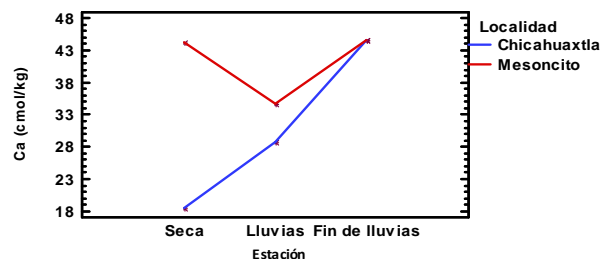


Figura 11. Variación del contenido de calcio en hojarasca y mantillo por estación en los dos fragmentos de BMM estudiados.

El MANOVA para Mg indica diferencias significativas entre sitios y almacenes, además hay efecto de las interacciones sitio-almacén y época-almacén, esto significa que los almacenes se comportan de manera diferente en uno de los sitios, por esta razón se muestran las diferencias entre las épocas para cada sitio (Figura 12), de esta manera se puede observar que en Mesoncito, para ambos componentes, el contenido de Mg disminuye de la época seca a finales de lluvia, siendo dicha disminución mayor entre marzo-junio. En Chichahuaxtla, es donde se presentan las diferencias en la concentración de Mg entre el mantillo y la hojarasca de modo que en el mantillo disminuye de marzo a junio y aumenta entre junio-noviembre y la hojarasca se comporta de manera opuesta.

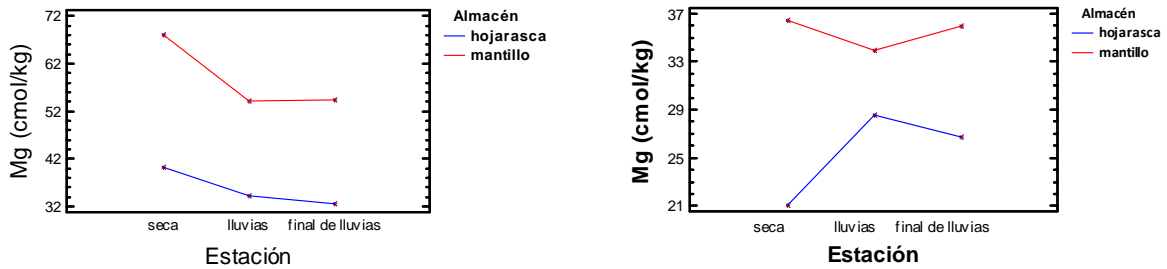


Figura 12 Variación del contenido de magnesio en hojarasca y mantillo por estación en Mesoncito (izquierda) y Chichahuaxtla (derecha).

8.6 Nutrientes y propiedades del suelo

En los cuadros 18, 19 y 20 se presentan los resultados obtenidos para cada propiedad en las diferentes profundidades de ambos sitios de estudio, adelante se describe el comportamiento de cada una de éstas con base en el MANOVA por sitio, profundidad y época y entre dichos factores.

Cuadro 18. Porcentaje de humedad y densidad aparente (DA) del suelo en los dos fragmentos de BMM estudiados.

	%H ₂ O			DA		
	A	B	C	A	B	C
Mesoncito						
0-10	22.84	46.24	32.37	0.58	0.59	0.60
	±9.16	±8.67	±7.96	±0.21	±0.08	±0.15
10-20	22.03	36.54	27.11	1.01	0.81	0.83
	±6.05	±10.26	±4.15	±0.28	±0.10	±0.07
Chichahuaxtla						
0-10	58.69	87.51	53.74	0.46	0.39	0.42
	±11.04	±13.99	±7.43	±0.11	±0.02	±0.07
10-20	55.78	59.78	48.57	0.49	0.42	0.53
	±9.01	±3.50	±10.34	±0.12	±0.06	±0.13

± Desviación estándar. A= época seca, B= principios de lluvias y C= finales de lluvias

Cuadro 19. Propiedades del suelo de los dos fragmentos de BMM estudiados.

Z (cm)	pH			pH			MOS			CIC			H ₂ O CC
	-----H ₂ O-----			-----KCl-----			-----%-----			---cmolKg ⁻¹ ---			
	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C	
Mesoncito													
0-10	5.84	5.98	6.27	5.05	5.54	5.42	19.19	13.96	15.63	35.01	35.77	35.17	95.81
	±0.39	±0.18	±0.25	±0.36	±0.11	±0.27	±2.72	±2.17	±7.84	±6.17	±6.44	±6.31	±1.26
10-20	5.94	5.81	6.29	5.07	5.32	5.35	10.66	9.98	11.34	32.53	31.61	28.43	72.30
	±0.12	±0.31	±0.38	±0.03	±0.52	±0.44	±1.63	±0.73	±3.21	±4.94	±2.44	±4.97	±3.42
20-30	5.86	6.10	6.37	4.87	5.38	5.40	7.90	8.88	6.78	28.25	30.13	31.91	69.29
	±0.25	±0.62	±0.61	±0.34	±0.63	±0.84	±1.41	±0.93	±0.34	±5.83	±2.60	±3.26	±9.56
Chichahuaxtla													
0-10	5.08	4.77	4.98	4.30	4.14	4.08	25.24	27.40	29.95	41.05	36.99	38.99	113.74
	±0.70	±0.49	±0.42	±0.73	±0.60	±0.47	±6.38	±0.71	±3.78	±12.24	±5.94	±3.14	±17.86
10-20	5.05	4.91	4.97	4.16	4.21	3.99	16.06	19.53	18.89	28.67	35.41	32.00	111.42
	±0.49	±0.63	±0.27	±0.53	±0.40	±0.27	±2.49	±7.49	±0.26	±6.55	±5.69	±1.12	±10.39
20-30	5.07	4.63	5.13	4.23	4.15	4.10	11.65	17.45	17.09	31.27	33.20	30.53	104
	±0.57	±0.71	±0.33	±0.56	±0.50	±0.32	±2.23	±5.55	±2.29	±7.08	±5.55	±1.71	±1.59

±Desviación estándar. A= época seca, B= principios de lluvias, y C= finales de lluvias

Cuadro 20. Concentración de nutrientes en suelo de los dos fragmentos de BMM estudiados.

Z (cm)	Ca			Mg			N			P		
	-----cmolkg ⁻¹ -----			-----cmolkg ⁻¹ -----			-----%-----			-----mgkg ⁻¹ -----		
	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C
Mesoncito												
0-10	15.21	19.04	12.01	12.35	14.56	10.01	2.52	1.87	1.64	21.87	7.17	13.43
	±5.78	±5.82	±7.77	±1.48	±4.08	±4.36	±0.24	±0.42	±0.69	±11.47	±1.42	±3.05
10-20	18.46	8.92	5.42	9.91	5.15	5.74	1.71	1.44	1.05	24.96	8.49	10.41
	±0.33	±2.61	±2.18	±3.39	±0.28	±3.01	±0.17	±0.34	±0.44	±3.98	±0.80	±4.83
20-30	15.93	8.47	4.55	10.01	11.13	8.15	1.22	1.38	1.05	23.61	4.53	15.53
	±1.36	±2.02	±1.14	±1.24	±4.59	±1.35	±0.28	±0.17	±0.25	±7.37	±0.98	±2.70
Chichahuaxtla												
0-10	16.43	14.86	4.59	8.04	7.27	4.43	2.35	3.14	2.31	26.30	7.00	12.40
	±7.14	±8.48	±2.88	±4.02	±4.25	±1.12	±0.41	±0.59	±1.00	±1.91	±1.16	±3.65
10-20	10.91	11.76	5.64	6.16	8.72	2.75	1.60	2.23	1.30	13.93	5.09	8.86
	±5.79	±7.30	±0.98	±1.75	±2.75	±0.69	±0.41	±0.15	±1.08	±7.30	±4.45	±3.53
20-30	5.32	4.24	6.79	5.37	7.43	3.20	1.39	1.92	1.85	18.60	2.83	10.53
	±3.02	±1.31	±1.92	±2.71	±1.84	±1.31	±0.38	±0.29	±0.69	±7.86	±2.26	±0.33

±Desviación estándar. A= época seca B= principios de lluvias y C= finales de lluvias

Cuadro 21. Análisis multivariado de varianza para las variables determinadas de suelo de los fragmentos de BMM estudiados.

Variable	Factores Principales			Interacciones		
	Sitio	Época	profundidad	Sitio-época	Sitio-profundidad	Época-profundidad
pH H ₂ O	Hay diferencia	*	*	*	*	*
pH KCl	Hay diferencia	*	*	*	*	*
MOS	Hay diferencia	*	Hay diferencia	Hay diferencia	*	*
CIC	*	*	Hay diferencia	*	*	*
N	Hay diferencia	Hay diferencia	Hay diferencia	Hay diferencia	*	*
P	*	Hay diferencia	*	*	*	*
Ca	Hay diferencia	Hay diferencia	Hay diferencia	*	*	*
Mg	Hay diferencia	Hay diferencia	Hay diferencia	*	*	*
% Humedad	Hay diferencia	Hay diferencia	Hay diferencia	*	*	Hay diferencia

Hay diferencia significativa ($P \leq 0.05$). * no hay diferencia significativa.

El MANOVA para pH muestra que éste es significativamente diferente entre los sitios. En la Figura 13 se observa la diferencia entre las localidades, además se representa la interacción entre las épocas y los sitios, aunque las diferencias no son significativas, en Mesoncito entre marzo (época seca) y junio (principios de lluvia) el pH se mantiene casi igual, 5.88 y 5.96 respectivamente, y de junio a noviembre aumenta hasta 6.31; en Chichahuaxtla el pH disminuye de 5.06 a 4.77 entre la época seca y principio de lluvias, y aumenta a 5.02 en noviembre (fin de la época húmeda). El pH medido en KCl presenta el mismo comportamiento que el pH en H₂O, pero con valores menores en todos los casos.

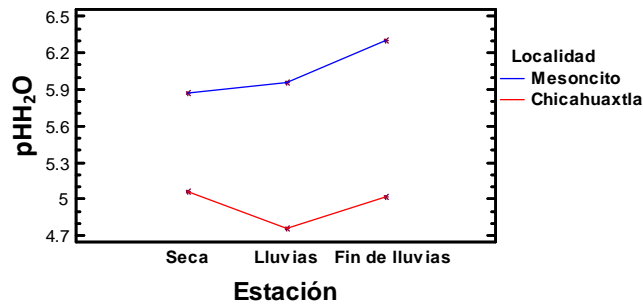


Figura 13. Variación del pH H₂O (2:1) por estación en los fragmentos de BMM estudiados.

Por otra parte, tanto en Mesoncito como en Chichahuaxtla se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de materia orgánica entre las tres profundidades. El MANOVA también indica que hay diferencia entre los sitios. En la Figura 14 se observa la variación entre las profundidades y los sitios. El porcentaje de materia orgánica es mayor en la superficie y menor entre 20 cm y 30 cm para ambos sitios. En Chichahuaxtla el porcentaje de materia orgánica, de 0 cm a 10 cm (27.53%), de 10 cm a 20 cm (18.39%) y de 20cm a 30 cm (15.40%). En Mesoncito se registró 16.26%, 10.66% y 7.85% respectivamente, aunque las tres medias son diferentes se puede notar que el mayor descenso en el contenido de MOS ocurre de la superficie a los 10 cm.

En este caso sí hay efecto de interacción, la cual ocurre entre los factores sitio y época, esto indica una variación producida por la influencia recíproca entre dichos tratamientos. Al observar la gráfica de la interacción (Figura 14) se puede apreciar, en ambos sitios, un ligero aumento de MOS de principio de lluvia a finales de ésta; en Mesoncito el cambio es de 10.94% a 11.25% y en Chicahuaxtla de 21.46% a 21.98% respectivamente; aunque estas diferencias no son significativas lo interesante es que ocurre en los dos sitios; sin embargo, de la época seca a principios de lluvia el porcentaje de MOS aumenta de 17.65% a 21.46% en Chicahuaxtla mientras que en Mesoncito disminuye de 12.58% a 10.94%. Este contraste genera la interacción entre los sitios y las épocas.

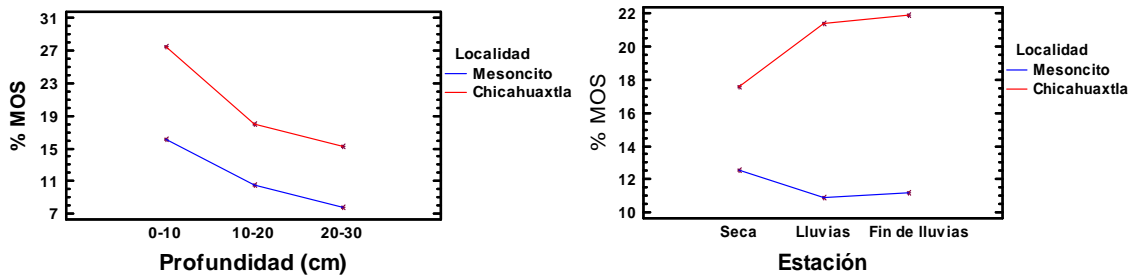


Figura 14. Variación del porcentaje de MOS por profundidad (izquierda) y estación (derecha) en los dos fragmentos de BMM estudiados.

Una interacción entre épocas y sitios también ocurre con el contenido de nitrógeno de la época seca a principios de lluvia (Figura 15); aunque de principios de lluvia a finales de ésta el contenido de N disminuye significativamente en ambos sitios. El contenido de este nutrimento es significativamente diferente entre profundidades y sitios, y es mayor en Chicahuaxtla (Figura 15).

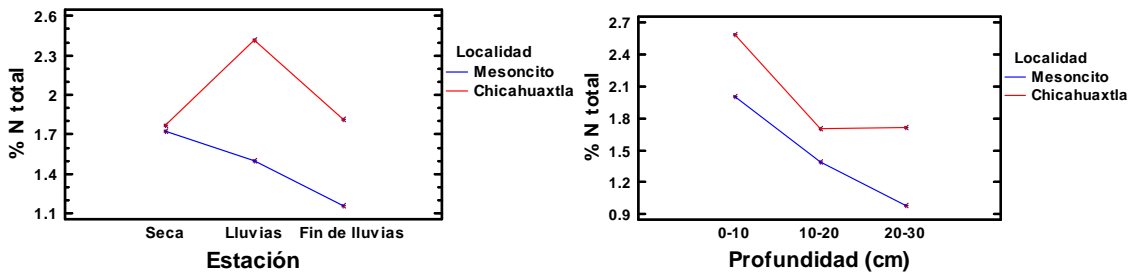


Figura 15. Variación del porcentaje de nitrógeno total por estación (izquierda) y profundidad (derecha) en los fragmentos de BMM estudiados.

La CIC disminuye con la profundidad en ambos sitios, el MANOVA revela diferencias significativas entre las profundidades, esto es más notable de 0 a 10 cm que de 20 a 30 cm. En Chicahuaxtla se presentan más altos que en Mesoncito (Figura 16).

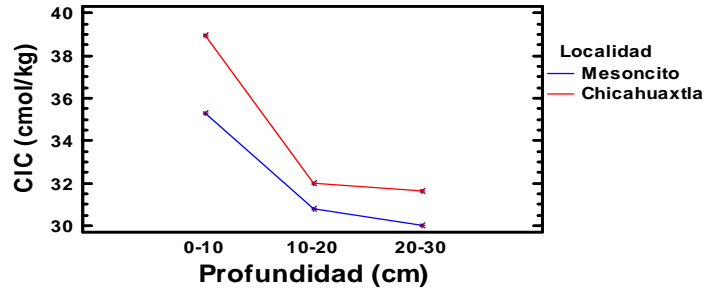


Figura 16. Variación de la capacidad de intercambio catiónico por profundidad en los fragmentos de BMM estudiados.

El MANOVA para P indica que hay diferencia significativa entre las épocas y no entre sitios, Chicahuaxtla tiene valores 16% más altos que Mesoncito (Figura 17).

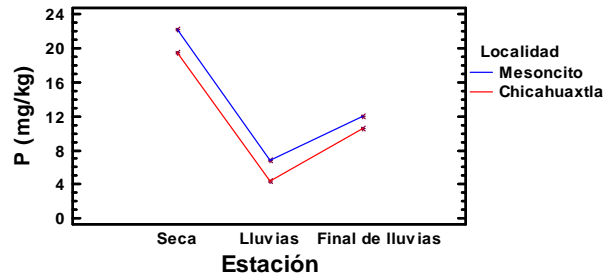


Figura 17. Concentración de fósforo disponible por estación en los fragmentos de BMM estudiados.

Los MANOVA para Ca y Mg señalan que su contenido en el suelo es afectado significativamente por las épocas, las profundidades y además por el sitio. El calcio disminuye con la profundidad y a lo largo del año en las dos localidades; sin embargo, en Mesoncito la mayor disminución ocurre de 10 a 20 cm mientras en Chicahuaxtla ocurre de 20 a 30 cm (Figura 18).

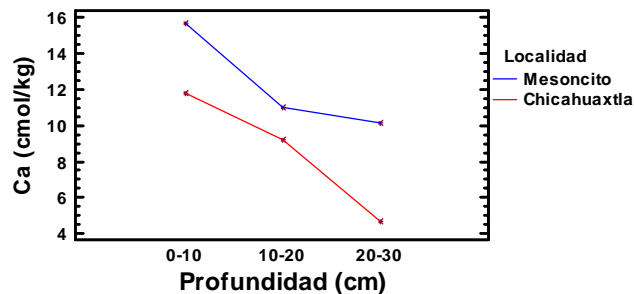


Figura 18. Variación de la concentración de calcio por profundidad en los fragmentos de BMM estudiados.

Respecto al contenido de magnesio, en la Figura 19 se puede observar que de la época seca a principios de lluvia aumenta ligeramente y disminuye notablemente para finales de la época húmeda. En cuanto a la profundidad, en Chicahuaxtla desciende el contenido de magnesio al aumentar ésta, mientras que, en Mesoncito no tiene un patrón definido, se encontraron diferencias significativas entre profundidades, y

la menor concentración en junio (Figura 19, izquierda). En las Figuras 18 y 19 se puede observar que el contenido de Ca y Mg es mayor en Mesoncito.

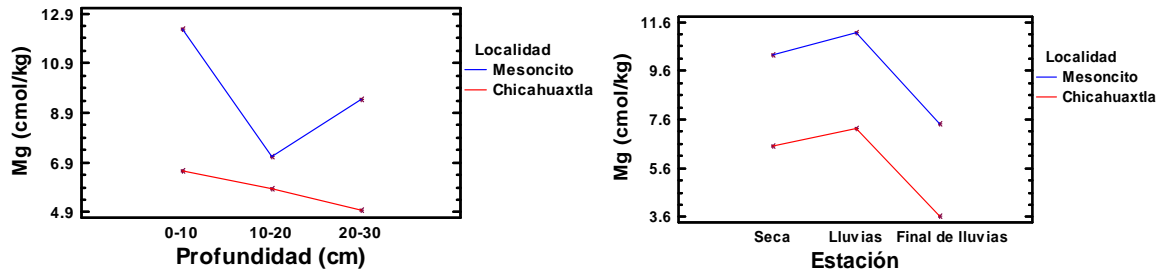


Figura 19. Variación del contenido de Magnesio por profundidad (derecha) y época (izquierda) en los dos fragmentos de BMM estudiados.

El MANOVA indica que el contenido de humedad está en función de los sitios, épocas y profundidades. Además, la interacción época-profundidad presenta efecto sobre esta variable. En ambos sitios este parámetro es mayor en la superficie y disminuye significativamente a los 10 cm. El mayor porcentaje de humedad se registró a principios de lluvia. En el resto del año éste es similar en ambas localidades. Durante el periodo de estudio el contenido de humedad en Chichahuaxtla fue casi el doble que en Mesoncito (Figura 20).

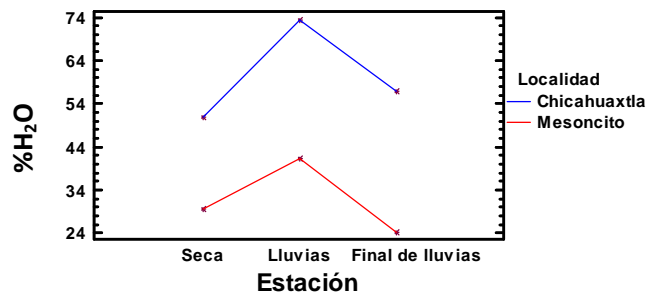


Figura 20. Variación del porcentaje de humedad por estación en los fragmentos de BMM estudiados.

8.7 Análisis por factores

El análisis factorial (Cuadro 22) creó dos factores, los cuales han tenido eigenvalor mayor o igual a uno y describen el 67.79% de la variabilidad de los datos originales. En este estudio se seleccionó el método de análisis de componentes principales para elegir el número de factores por lo que la cumunalidad inicial es uno para todas las variables

La matriz de factores obtenida antes de la rotación relaciona el factor uno con las variables pH en H₂O y KCl, Ca y Mg y el factor dos incluye las variables MOS, CIC, N y P, luego entonces, al factor uno pertenecen las variables relacionadas con el material parental y el factor dos agrupa a aquellas que se relacionan con la comunidad biótica y el material parental que ésta aporta. Cabe destacar que el P tiene valores menores de 0.4 en ambos factores por lo que en un análisis minucioso no se tomaría en cuenta dentro de ninguno de los grupos; sin embargo, como la finalidad del análisis no es reducir el número de

variables sino agruparlas (reducción de la dimensionalidad) de tal manera que pueda realizarse un análisis de correlación canónica, éste se ha incluido en el factor dos por tener mayor peso y por tanto correlación dentro de este grupo.

Cuadro 22. Factores creados considerando todas las variables determinadas de los dos fragmentos de BMM estudiados.

Factor	Eigenvalor	Porcentaje de varianza	Porcentaje acumulado
1	3.08367	38.546	38.546
2	2.33995	29.249	67.795
3	0.975866	12.198	79.994
4	0.66025	8.253	88.247

La comunalidad estimada (Cuadro 23), es decir, las proporciones de la variabilidad en cada una de las variables, es parecida para la mayoría de éstas pero muy baja en el fósforo lo cual corrobora lo antes explicado en la matriz de pesos (Cuadro 24), esto también indica que dicho nutrimento no está fuertemente correlacionado con el resto de las variables o entre los datos originales, se podría aumentar la comunalidad del fósforo incluyendo otro factor el cual sería el que contiene el eigenvalor 0.9758 (Cuadro 22) que sólo incluiría al P y en este caso no es conveniente ni necesario porque sólo se requiere disminuir la dimensionalidad de las variables.

Cuadro 23. Comunalidad estimada para cada variable con base en los factores creados en el análisis por factores.

Variable	Comunalidad estimada
pH _{H₂O}	0.864086
pH _{KCl}	0.861623
MOS	0.84729
CIC	0.633401
N	0.758456
P	0.0901099
Ca	0.731121
Mg	0.637543

Cuadro 24. Matriz de los factores creados en el análisis por factores sin rotación.

Variable	Factor 1	Factor 2
pH H ₂ O	.9225	-0.1144
pH KCl	0.927984	-0.021632
MOS	-0.647472	0.65427
CIC	0.178596	0.775567
N	-0.375066	0.78599
P	0.182927	0.238008
Ca	0.564226	0.642472
Mg	0.654158	0.457843

En la Figura 21 se puede apreciar el agrupamiento de variables con los factores que ya han sido mencionados, como puede observarse hay un agrupamiento de la MOS con N y entre los pH's, esto confirma la relación encontrada en el MANOVA.

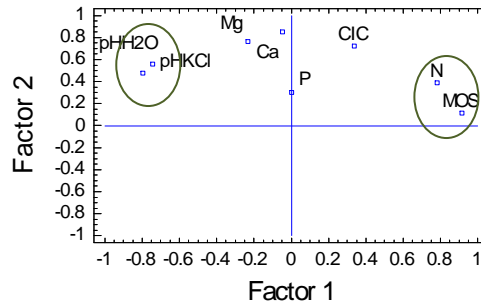


Figura 21. Agrupamiento de todas las variables determinadas con base en los factores creados en el análisis por factores.

8.8 Análisis de correlaciones canónicas

El análisis de correlaciones canónicas (Cuadro 26) aplicado a los dos factores previamente obtenidos en el análisis factorial, indica que hay dos variables canónicas ($p \leq 0.05$) que explican la relación entre dichos grupos, la primera variable canónica (CV1) tiene un coeficiente de correlación de 0.7356 que representa la mayor correlación posible entre las variables del factor uno y el factor dos. La segunda variable canónica (CV2) tiene coeficiente de 0.5601 y representa la segunda correlación posible.

Cuadro 25. Análisis de correlaciones canónicas para todas las variables determinadas del suelo de los sitios de estudio.

Número	Eigenvalor	Correlación Canónica	λ Wilks	Chi-Cuadrada	G.L.	Valor de p
1	0.541843	0.7361	0.269003	63.682	16	0.0000
2	0.313732	0.560118	0.587142	25.8257	9	0.0022
3	0.143927	0.379377	0.855558	7.56607	4	0.1088
4	.000601652	0.0245286	0.999398	0.0291889	1	0.8643

En los cuadros 27 y 28 se presentan los coeficientes de cada parámetro del suelo para ambas variables canónicas, la CV1 está determinada fundamentalmente por el pH H₂O en el grupo I (pH en H₂O, pH en KCl, Ca y Mg) y por el porcentaje de materia orgánica en el grupo II (MOS, CIC, N y P), cabe mencionar que la influencia de dichos parámetros es muy fuerte comparada con las demás ya que no se observan semejanzas en los coeficientes, luego entonces son éstas las que determinan el comportamiento en una gráfica de dispersión (Figura 22). La CV2 es explicada por Ca y N respectivamente; en este caso se ha utilizado la CV1 para observar la correlación de los datos por presentar mayor correlación canónica y mayor significancia ($p=0.0000$).

Cuadro 26. Relación de las dos variables canónicas con las del grupo I.

	CV1	CV2
Parámetro		
pH _{H₂O}	-1.08666	-0.667218
pH _{KCl}	0.261407	0.0179094
Ca	-0.35609	1.00209
Mg	0.0191972	0.0196266

Cuadro 27. Relación de las dos variables canónicas con las del grupo II.

	CV1	CV2
Parámetro		
MOS	1.10733	-0.062817
CIC	-0.685608	0.365855
N	-0.193893	0.779354
P	-0.182955	0.266796

En la Figura 22 se representa la correlación entre los grupos de parámetros con base en la CV1, el valor en cada grupo se obtiene al sumar el peso otorgado en la CV1, por lo tanto, los puntos de muestreo donde se tenga mayor pH, tienen menor valor en el grupo I; en tanto que, aquellos con mayor contenido de MOS presentan valores grandes en el grupo II. Entonces en dicha figura se proporciona información relacionada con cuáles medias son diferentes entre sí y viceversa usando de manera simultánea todas las variables medidas. Se tiene una pendiente positiva, en la que se agrupan con valores más bajos la mayoría de los datos pertenecientes a Mesoncito (M) y con valores mayores los de Chichahuaxtla (C).

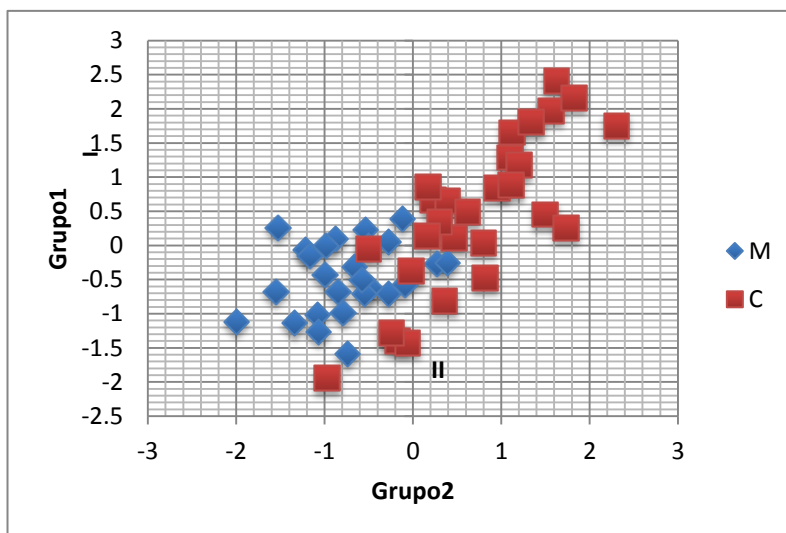


Figura 22. Agrupamiento de datos por la variable canónica 1.

M: Mesoncito y C: Chichahuaxtla. Grupo I (pH en H₂O, pH en KCl, Ca y Mg) y grupo II (MOS, CIC, N y P).

8.9 Ciclo de Nutrientos

En los Cuadros 29 y 30 se presentan las correlaciones, estadísticamente significativas (con 95% de confianza), entre los nutrientes de la hojarasca(h)-mantillo(m), mantillo(m)-suelo(s) y suelo(s)-hojarasca(h). Al comparar dichos cuadros, Mesoncito y Chichahuaxtla respectivamente, se observa que entre hojarasca y mantillo, en ambas localidades el nitrógeno y el fósforo se correlacionan negativamente, la concentración de N aumenta a lo largo del año en la hojarasca, mientras que el fósforo en el mantillo disminuye. En Mesoncito también se encontró correlación entre Mgh-Pm ambos nutrientes disminuyen de la época seca a finales de lluvias. En Chichahuaxtla se correlacionan de manera negativa Cah-Pm, Mgh-Nm y Mgh-Mgm, es decir, al aumentar la concentración de Ca y Mg en la hojarasca el N, P y Mg disminuyen en el mantillo. El nitrógeno y calcio de la hojarasca se correlacionan de manera positiva con el calcio del mantillo, la concentración de dichos nutrientes aumenta a lo largo del año.

Respecto a la correlación de nutrientes entre mantillo-suelo, en los dos sitios, el Nm y Mgm están correlacionados con el Ps de manera positiva. En Mesoncito el Ps también está correlacionado positivamente con el Cam, una correlación más se presenta entre Pm-Ns; la concentración de todos estos nutrientes disminuye a lo largo del año. En Chichahuaxtla se encontró correlación positiva entre Pm con Cas y Mgs, éstos disminuyen a lo largo del año. De manera negativa se relacionan, el Cam con el Cas y Mgs, la concentración de Cam aumenta de enero a noviembre, mientras que en el suelo las concentraciones de Ca y Mg disminuyen.

Por otra parte, en las dos localidades se presenta correlación negativa entre la concentración de Cas y Cah, en el suelo disminuye, mientras que, en la hojarasca aumenta a lo largo del año. Para Mesoncito se registra este mismo comportamiento entre Ns-Nh y Mgs-Cah, además se han presentado correlaciones positivas entre Cas-Ph, Mgs-Ph y Ns-Mgh, donde la concentración de dichos nutrientes disminuye a lo largo del año. Respecto a Chichahuaxtla se presentan correlaciones negativas entre Cas-Nh, Mgs-Nh, Ps-Mgh y Cas-Mgh, de manera que el Cas, Mgs y Ps tienden a perderse mientras la concentración de Nh y Mgh aumenta a lo largo del año. Se encontró una correlación positiva entre Ns-Ph, ambos disminuyen en el suelo y en la hojarasca.

Cuadro 28. Correlación de los nutrientes entre hojarasca, mantillo y suelo en el fragmento de BBM en Mesoncito.

	Nh	Ph	Cah	Mgh		Nm	Pm	Cam	Mgm
Nm					Ns		*		
Pm	*(-)			*	Ps	*		*	*
Cam					Cas				
Mgm					Mgs				
				Ns	Ps	Cas	Mgs		
			Nh	*(-)					
			Ph			*	*		
			Cah			*(-)	*(-)		
			Mgh	*					

*P<0.05 *(-) correlación negativa. hojarasca(h)-mantillo(m), mantillo(m)-suelo(s) y suelo(s)-hojarasca(h).

Cuadro 29. Correlación de los nutrientes entre hojarasca, mantillo y suelo en el fragmento de BMM en Chicahuaxtla.

	Nh	Ph	Cah	Mgh		Nm	Pm	Cam	Mgm
Nm				*(-)	Ns				
Pm	*(-)		*(-)		Ps	*			*
Cam	*		*		Cas		*	*(-)	
Mgm				*(-)	Mgs		*	*(-)	

	Ns	Ps	Cas	Mgs
Nh			*(-)	*(-)
Ph	*			
Cah			*(-)	
Mgh		*(-)	*(-)	

*P<0.05 *(-) correlación negativa. Hojarasca(h)-mantillo(m), mantillo(m)-suelo(s) y suelo(s)-hojarasca(h).

8.10 Modelo para explicar el ciclo interno de nutrientes

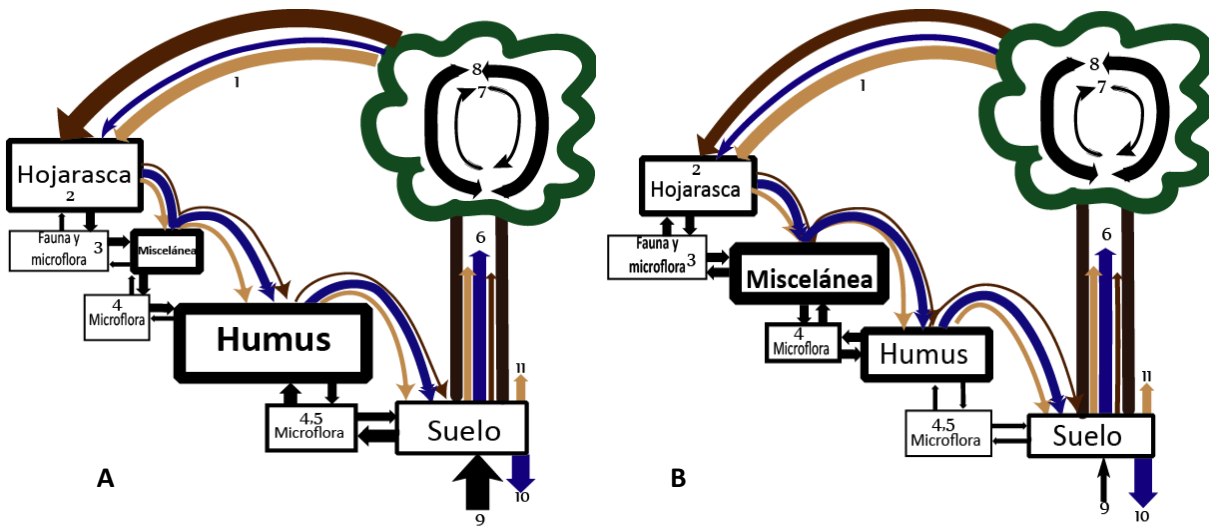


Figura 23. Modelo hipotético que muestra las diferencias en el ciclo interno de nutrientes, producción de hojarasca y descomposición de mantillo bajo dos escenarios a) con material parental calcáreo y b) con material parental riolita. Los tamaños y grosor de las cajas indican diferencias relativas en las concentraciones de nutrientes y almacén de éstos, mientras que, el grosor de las flechas indica la importancia relativa de la producción de hojarasca, mineralización de la MOS o de un proceso particular. 1 desfronde, 2 lavado, 3 fragmentación, 4 mineralización, 5 humificación, 6 absorción, 7 retranslocación N, P y Mg, 8 retranslocación Ca, 9 meteorización, 10 lixiviación y 11 volatilización. → Época seca, → principios de la época de lluvias y → finales de la época de lluvias.

IX DISCUSIÓN

9.1 Producción de hojarasca

La producción anual de hojarasca en bosques de niebla, en diferentes estudios, varía de 2.79 ton ha⁻¹ año⁻¹ a 12 ton ha⁻¹ año⁻¹ (Bray- Gorham, 1964; Golley, 1978; Proctor, 1983; Rodríguez, 2002; Vargas-Parra y Varela 2007), en este estudio se encontró que el desfronde de ambos sitios está incluido dentro de dicho intervalo. El desfronde total en Mesoncito fue 6.68 ton ha⁻¹ año⁻¹ y en Chichahuaxtla 4.39 ton ha⁻¹ año⁻¹.

En Chichahuaxtla el desfronde anual es aproximadamente 34% menor comparado con Mesoncito, esto se explica al tomar en cuenta que la producción de hojarasca aérea disminuye al aumentar la altitud por la disminución de temperatura y la evapotranspiración, aunque no es el único factor responsable en este proceso. Garkoty y Singh (1995), Stocker *et al.* (1995) entre otros, encontraron menor aporte relacionado con el aumento de esta variable.

Vargas-Parra y Varela (2007) en su estudio realizado en un bosque de niebla en Colombia, también encontraron diferencias entre la producción con base en la altitud, ellos describen que la productividad se ve afectada por la disminución de la radiación solar debido a la presencia de nubes y otras masas de vapor atmosféricas. Estos mismos autores mencionan que las hojas representan la mayor contribución (55% a 86%) independientemente del tipo de bosque. En los bosques mesófilos de montaña de Mesoncito y Chichahuaxtla, el aporte fue 57.77% y 55.40% respectivamente; sin embargo, comparado con el 70% reportado por Williams-Linera y Tolome (1996) en un bosque montano de Veracruz, el porcentaje de hojas resulta ser más bajo, debido principalmente a la diferencia de altitud que es menor en el bosque de Veracruz.

Por otra parte, en ambas localidades se generaron dos picos en el desfronde, el primero ocurre en febrero y obedece a un mecanismo de evasión para reducir el impacto de estrés ante la sequía (Parker, *et al.*, 1985), esto ocurre porque la escasez de agua provoca cambios fisiológicos que conducen a un rápido incremento de ácido abscísico en las hojas, disminuye el contenido de auxina y citocinina y aumenta el etileno, de acuerdo con Hopkins *et al.* (2008) todos estos cambios constituyen un fuerte estímulo para que ocurra la abscisión. Este pico en el desfronde también coincide con un comportamiento conocido como abscisión a principios de primavera, en el cual los árboles conservan sus hojas casi muertas o secas en el otoño y tienden a mantenerse durante todo el invierno cayendo cuando inicia la primavera.

Addicott (1982) menciona que, en algunas especies de *Carpinus*, *Fagus* y *Quercus*, géneros presentes en las dos localidades, las células de abscisión no mueren en el otoño sino permanecen vivas; y es hasta al final del invierno cuando la capa de separación se desarrolla y procede la caída de las hojas, al respecto Raghavendra (1991), escribe que este hábito es más común en árboles jóvenes por tener más altos niveles de auxina y otros promotores de crecimiento comparados con los árboles viejos, esto también explica el mayor desfronde en Mesoncito, donde los árboles son más jóvenes.

El otro pico en el desfronde ocurrió en el mes de noviembre, debido a una marcada disminución de la temperatura, las plantas pueden evadir la floración, formación de semillas e inducir la senescencia de hojas para evitar la muerte de todo el individuo, además cambios hormonales semejantes al que se ha descrito por el estrés ante la sequía ocurren por la disminución de temperatura (Fitter *et al.*, 1991),

En Mesoncito se observa un incremento en el desfronde desde junio. Un comportamiento muy parecido registra Lowman (1988) en un bosque de niebla en Australia, la caída de hojarasca es mayor debido a que en este mes se inicia el aumento en la humedad del suelo, esto propicia por un lado la producción de nuevo follaje y por otro la retranslocación de nutrimentos de las hojas senescentes para su posterior caída. Raghavendra (1991) menciona que en estos meses, algunos árboles entre los que se incluyen especies de *Quercus*, desprenden sus hojas viejas al ser rápidamente reemplazadas por nuevas a partir de la diferenciación de yemas desarrolladas en la estación anterior. En meses posteriores la caída tiene lugar aumentando por efecto de la lluvia y viento, además en muchas especies continúa la renovación de follaje. Por otra parte, en Chicahuaxtla se mantiene el desfronde por la alta humedad relativa y temperatura que son casi constantes entre marzo y octubre.

El porcentaje de caída de ramas generalmente varía entre 10.6 y 27.6 ton ha⁻¹ año⁻¹ (Rodríguez, 2002) los valores más altos han sido registrados para bosques de 3000 m a 3250 m de altitud (Arenas, 1995), los cuales son muy parecidos a los obtenidos en este estudio.

Los meses en que se registró mayor caída de ramas coincide con las variaciones climáticas que afectan la hojarasca, un primer incremento en la pérdida de ramas se presentó en febrero como mecanismo para persistir a la sequía, el segundo ocurrió en los meses junio-agosto por efecto del viento y la lluvia, entre febrero y agosto la mayoría de las ramas eran de un centímetro de diámetro o menor, coincidiendo con un hábito de abscisión que presentan un gran número de especies según indica Addicott (1982). Este autor menciona que cuando hay evidencia de actividad hidrolítica en la base de las ramas pequeñas, éstas mueren en tiempo corto, debido a que sus bases están débilmente lignificadas. Las ramas absorben humedad durante el periodo de lluvia acompañado con una cierta descomposición por actividad del agua, tornándose más susceptibles incluso a vientos ligeros, por tal motivo, en noviembre se tuvo el mayor aporte de ramas, las dominantes fueron aquellas cuyo diámetro era mayor de 3 cm.

Los órganos para la reproducción contribuyeron entre 10% y 30% del desfronde total, en la mayoría de los estudios la proporción de ramas ha sido mayor con respecto a las partes reproductivas (Rodríguez, 2002; Vargas-Parra *et al.*, 2007), el porcentaje aquí obtenido cae dentro de este intervalo de variación. A lo largo del año se presentaron dos picos en ambas localidades, el primero en marzo-abril donde dominaron las flores y el segundo, mejor representado por frutos ocurrió en junio-agosto para Mesoncito y agosto-septiembre para Chicahuaxtla. En ambos sitios la floración coincide con el aumento del fotoperiodo.

Dado que en Chicahuaxtla se alarga el periodo de humedad por condensación de la neblina y la temperatura es más baja, el desarrollo de los frutos se retarda, por lo tanto desplaza el periodo de fructificación hacia agosto-septiembre, mientras que, en Mesoncito ocurre en junio-agosto, lo anterior

también está relacionado con la mayor actividad fotosintética al presentar los componentes de la vegetación una mayor área foliar fotosintéticamente activa que producen carbohidratos como fuente de energía para los frutos (Addicott, 1982).

La corteza es un componente que en la mayoría de los trabajos no ha sido considerado, probablemente porque su aporte es mínimo y no se observan cambios estacionales. Respecto a la abscisión de ésta, Raghavendra (1982) indica que, los tejidos de la corteza susceptibles de ser perdidos están muertos y fisiológicamente inactivos, razón por la cual los patrones de abscisión están determinados por la distancia entre las capas de la pared delgada de células vivas en la corteza, por lo que la separación ocurre después del periodo de crecimiento en diámetro del tallo, con la ruptura de una capa de esas células débiles, como la corteza muerta ha absorbido agua durante el periodo de lluvias, se incrementa su peso desprendiéndose del árbol, esto explica por qué se registra un incremento de la masa de corteza en la hojarasca en septiembre.

Respecto a la miscelánea, ésta no sigue un comportamiento especial a lo largo del año y las proporciones encontradas varían mucho, desde 0.1 por ciento (Rodríguez, 2002) hasta 5.3 (Arenas, 1995). Vargas-Parra *et al.* (2007) opinan que como es una fracción muy pequeña y es una mezcla de fragmentos no es biológicamente relevante; sin embargo, aquí se ha encontrado mayor cantidad de miscelánea en Mesoncito, esto significa que la hojarasca se fragmenta con más facilidad y por tanto el proceso de descomposición puede ocurrir más rápido en esta localidad al aumentar la superficie de contacto con los microorganismos del suelo y con la humedad.

Por último, el desfronde mensual visto como aporte de nutrimentos al suelo es similar al que describe Montaña *et al.* (2008), estos autores indican que la entrada de carbono al suelo está determinada por el patrón estacional de la lluvias y el 68% de la producción primaria neta de un bosque tropical llega al suelo durante la estación seca en forma de mantillo o de raíces finas muertas. El cual aporta carbono para los microorganismos heterótrofos cuya actividad es imprescindible en la despolimerización de la materia orgánica y la mineralización de nutrimentos. Por otra parte, durante la estación de lluvia los aportes de carbono disminuyen (Anaya *et al.*, 2007) y el carbono disponible del suelo se reduce con respecto al acumulado en la estación seca (García-Oliva *et al.*, 2003) y vuelve a aumentar en el mes de noviembre.

9.2 Descomposición de mantillo

La masa de mantillo remanente, es decir, aquel que permanece durante todo el año, para las dos localidades, es similar a los resultados señalados por otros autores en este tipo de bosque. Odiwe y Moughalu (2003) registraron 8.3 a 9.4 $\text{ton ha}^{-1} \text{año}^{-1}$; Álvarez (2010) 4.6-6 a 13 $\text{ton ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ y Monedero y Valois (1995) 7.27 $\text{ton ha}^{-1} \text{año}^{-1}$. En este estudio se registraron 7.60 $\text{ton ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ en Mesoncito y 19.70 $\text{ton ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ en Chicahuaxtla.

Se observan cambios en las tasas de descomposición relacionadas con las variaciones estacionales que también han registrado Odiwe y Moughalu (2003). De este modo, la mayor acumulación de mantillo

ocurrió en la época seca y al principio de la época de lluvia, debido a que la humedad en estos meses limita la actividad de la fauna del suelo al depender de ella no sólo para supervivir sino también para su movilidad en el medio edáfico (Sommers *et al.*, 1981).

La acumulación de mantillo decreció en los primeros meses de lluvia y se retoma durante el periodo de precipitación máxima. Según Goma-Tchimbakala y Bernhard-Reversat (2006); Kögel-Knabner (2002) y Harborn (1997) esto es resultado de la reducción de la actividad de la fauna edáfica debido a la disminución de recursos fácilmente explotables durante los primeros meses en que la humedad mejora y la comunidad edáfica aumenta. Esto provoca que al final de la época de lluvia tiendan a dominar materiales recalcitrantes tales como celulosa, hemicelulosa, taninos y lignina (Castellanos-Borliza y León-Paláez, 2011) que ya no son fácilmente utilizables por los la fauna del suelo.

En Chichahuaxtla las tasas de descomposición (K) de la época seca y el periodo de lluvia son muy semejantes, 0.34 y 0.41 respectivamente, esto ocurre porque las condiciones de humedad en el suelo, que se mantiene por el aporte de agua al condensarse la neblina y caer como lluvia en el interior del bosque sobre todo durante el periodo noviembre-enero, prolongan la actividad microbiológica de la comunidad edáfica durante los meses sin lluvia; sin embargo, factores como pH más ácido, mayor relación C:N, originada por la especie dominante *Quercus laurina* y temperaturas más bajas, limitan la descomposición durante el periodo de lluvia por lo que el proceso de mineralización es similar en las dos estaciones.

La menor diversidad florística en Chichahuxtla también afecta las tasas de descomposición ya que al separar los componentes del mantillo se pudo observar que un porcentaje considerable de hojas pertenecían al género *Quercus* de modo que, durante en el periodo de desfronde de esta especie, la descomposición se puede ver afectada al reducir el número de nichos para la comunidad edáfica. Conn y Dighton (2000) registran mayores tasas de descomposición de hojarasca mezclada, que aquella donde sólo existe una especie. Ellos concluyen que se debe a que al tener hojas de diferentes especies para la descomposición, se aumenta la cantidad de nutrimentos disponibles para los microorganismos lo que incrementa la actividad microbiana promoviendo la descomposición y condiciones para el desarrollo de diferentes comunidades microbiológicas en el suelo; de manera que la cantidad de nutrimentos que retornan al suelo también es mayor (Wang *et al.*, 2007).

Respecto a Mesoncito, durante la época seca la descomposición es muy lenta, de manera que, la tasa de descomposición específica es nula para casi todos los componentes. Durante este periodo únicamente hojas y, en menor grado, miscelánea presentan transformación; estos resultados coinciden con lo que registran Castellanos-Borliza y León-Paláez (2011) al estudiar la descomposición de hojarasca en plantaciones de *Acacia magnium* esto es resultado del desdoblamiento de los compuestos lábiles (azúcares, algunos fenoles, almidones y proteínas) de la hojarasca.

En cuanto a la capa de miscelánea u horizonte de fermentación (Oe) se sabe que ésta tiene la capacidad de conservar humedad, lo cual hace posible la actividad de la fauna del suelo y por tanto la

descomposición de la materia orgánica, incluso en los meses sin lluvia. Aunado a lo anterior se encontró que la capa de mantillo presenta menor relación C:N que la hojarasca, de este modo la mineralización es más acelerada. Dicha relación ha sido considerada como un índice de la calidad de la hojarasca que a su vez permite predecir su descomposición (Swift *et al.*, 1981). Berg (2000) y Wang *et al.* (2007) encontraron una importante correlación entre la mayor concentración inicial de nitrógeno y mayores tasas de descomposición.

En Mesoncito durante el periodo de lluvia la velocidad de descomposición es tres veces mayor que en la época seca. Esto se debe a que las condiciones de temperatura y humedad en verano son mejores para el desarrollo de los microorganismos, los cuales toman su energía y nutrimentos requeridos al descomponer la materia orgánica del suelo. La comunidad edáfica tiene un papel muy importante en este proceso, al determinar en conjunto con otros factores del clima, edáficos y de la vegetación la tasa de descomposición y la calidad del producto final (Guggenberger, 2005). En la actividad de la comunidad edáfica la diversidad de especies vegetales también es de gran importancia ya que Carney y Matson (2005) encontraron que cambios en la diversidad vegetal afectan la densidad de las comunidades microbianas y por lo tanto el ciclo del carbono.

El humus como producto de la humificación de los componentes más o menos solubles resultantes de la descomposición de la materia orgánica ha sido nombrado con base en sus características y las del suelo en que se desarrolla, de esta manera, en Mesoncito el pH cercano a la neutralidad, relación C:N, contenido de Ca y Mg y color negro en las horizontes minerales, indican que, las condiciones de esta localidad favorecen la formación de humus Mull que es más estable y presenta mejores condiciones para el desarrollo del suelo que el tipo Moder que por las condiciones del sitio (acidez, mayor relación C:N, color pardo en horizontes minerales) se forma en Chichahuaxtla. Esta diferencia en el tipo de humus y por lo tanto en la capacidad de formar complejos órgano-minerales se refleja en su tasa de descomposición que es mayor en Chichahuaxtla y menor en Mesoncito.

La concentración de nutrimentos tiene un papel importante en la descomposición del mantillo, por ejemplo, el nitrógeno en la hojarasca de las dos localidades aumenta a lo largo del año, esto está relacionado con el mayor desfronde durante la época de lluvia, ya que según Navarro y Navarro (2000), las hojas suelen ser más ricas en este nutrimento pero su concentración disminuye durante la floración de manera que, los valores máximos suelen encontrarse en el periodo precedente inmediatamente después de la floración que ocurre entre junio-septiembre.

Por otra parte, las tasas de descomposición específicas (Kt) en Chichahuaxtla de corteza, frutos, ramas y humus, son mayores que en Mesoncito; este incremento en la descomposición de los tres primeros componentes se debe a que el periodo de humedad es más prolongado (junio a febrero), mientras que, en Mesoncito éste es más corto (junio a octubre). En esta última localidad, se tiene mayor Kt sólo en hojas y miscelánea; esto aparentemente indica que el proceso de descomposición ocurre más rápidamente en Chichahuaxtla; sin embargo, la tasa total refleja lo contrario, pues es mayor en Mesoncito; 0.75 y 0.84 respectivamente. Lo anterior indica que en Chichahuaxtla la hojarasca se

fragmenta más rápido; sin embargo, el proceso de degradación química es más lento, de modo que, la capa de fermentación (miscelánea) tiende a acumularse a lo largo del año.

A pesar de que las condiciones de humedad, en Mesoncito, son favorables sólo durante una corta temporada (junio a octubre), predominan otras que aceleran el proceso, tales como: el pH cercano a la neutralidad, mayor temperatura del suelo, mayor contenido de P y menor relación C:N tanto en el mantillo como en la hojarasca. El contenido de nitrógeno y fósforo resultan de gran importancia ya que la calidad de la hojarasca ha sido considerada por Xuluc-Tolosa *et al.* (2003), Ngoran *et al.* (2006) y Martínez-Yerizar *et al.* (2007) como buena predictora de la descomposición al registrar fuertes correlaciones entre la pérdida de peso y algunos indicadores de calidad de ésta (N, C, P y contenidos de lignina, entre otros).

Aunque la humedad como principal condición climática podría limitar el proceso de descomposición en Mesoncito, el aporte de Ca y Mg por el material parental, regulan el pH, esto genera condiciones para mayor diversidad y densidad de microorganismos; prevaleciendo las bacterias que usan materiales más complejos de la materia orgánica del suelo, tales como glucolípidos, peptidoglicanos, proteoglicanos y glucoproteínas de peso molecular elevado, mientras que, en Chichahuaxtla dominan los hongos los cuales usan quitina y celulosa, compuestos de menor peso molecular (Gleixner *et al.*, 2001).

La diversidad de la comunidad vegetal también es de gran importancia en las tasas de descomposición, ya que éstas no sólo influyen en la abundancia y diversidad de la fauna edáfica, sino también sobre la cantidad y calidad del mantillo (Hopper *et al.*, 2000), de modo que, la mayor tasa de descomposición en Mesoncito también está relacionada con la mayor diversidad de especies en el sitio. Sugai y Schimel (1993) indican que, diferencias en las tasas de descomposición se deben a que el gran número de sustratos, creados por la diversidad de especies, origina mayor número de nichos, por lo que los organismos se especializan en degradar compuestos particulares y se acelera la velocidad de mineralización.

La cobertura vegetal juega un papel importante al crear microclimas favorables limitando la penetración de radiación solar que ayuda a mantener humedad y temperatura constantes en el mantillo y suelo (Weedon *et al.*, 2009), al mismo tiempo, la relación C:N de las hojas, componentes principales del desfronde, es menor en Mesoncito durante todo el año, y de acuerdo con Haider (1975), éstas representan un importante componente del material parental orgánico para la formación de humus, el cual como se ha mencionado es de mejor calidad en Mesoncito que el predominante en Chichahuaxtla.

En resumen, el ciclo de descomposición del mantillo en Mesoncito ocurre de la siguiente manera, la miscelánea que es degradada en la época seca, pasa a formar parte del humus, pero a su vez es compensada por la fragmentación de las hojas. Esto genera la permanencia de una capa de miscelánea y el aumento en proporción de la capa humus debido a la estabilidad antes mencionada, tal y como se observa en el modelo generado (Figura 23). El ciclo de descomposición del mantillo en Chichahuaxtla se torna complicado, ya que la fragmentación ocurre rápidamente, de modo que, proporcionalmente el

horizonte de fermentación aumenta; sin embargo, la descomposición es lenta y provoca la formación de una capa de miscelánea constante a lo largo del año (Figura 23).

Por último, aunque en Mesoncito la velocidad de descomposición es mayor, en ambas localidades la capa de fermentación se conserva a lo largo del año (50% más delgada en Mesoncito que en Chicahuaxtla) y la masa de mantillo remanente (7.60 y 19.70 ton ha⁻¹ año⁻¹ en Mesoncito y Chicahuaxtla respectivamente) es mayor que la producción de hojarasca (6.68 y 4.39 ton ha⁻¹ año⁻¹ respectivamente).

Swift *et al.* (1981) indican que en un bosque maduro se espera que la media anual de mantillo sea relativamente constante cada año y por tanto la cantidad perdida por descomposición sea igual al desfronde anual. Odiwe y Moughalu (2003) mencionan que bajo estas circunstancias la K podría ser muy útil para caracterizar el estatus sucesional de un bosque; por lo tanto, a partir de las K obtenidas y del espesor de las capas de fermentación y humus es obvio que en ninguno de los sitios se tiene un equilibrio entre la entrada de nutrimentos (desfronde) y la salida (descomposición), traducido en la acumulación de mantillo. Sin embargo, si se considera la tasa de descomposición total, la masa remanente de mantillo y el grosor de la capa de fermentación es posible afirmar que en Mesoncito existe mayor equilibrio en ciclo interno de nutrimentos.

9.3 Ciclo de nutrimentos

9.3.1 Nitrógeno

Antes de iniciar el análisis del ciclo de nutrimentos, es importante mencionar que a lo largo del año, los cuatro nutrimentos estudiados se han encontrado en mayor concentración en el mantillo, seguido por las hojas y finalmente en el suelo.

Respecto al ciclo de nitrógeno, en Chicahuaxtla, ocurre de la siguiente forma, la concentración en el mantillo disminuye de la época seca a principios de la época de lluvias, mientras que, en el suelo y la hojarasca aumenta; lo mismo registran otros autores (Castellanos-Borliza y León-Palález, 2011; Blair, 1988) al encontrar una relación lineal entre la pérdida de masa del mantillo y retención de nitrógeno en la hojarasca, medida como un aumento en la concentración.

Lo anterior se debe a que ocurre el proceso de mineralización, a través del cual este nutrimento es metabolizado por los microorganismos mediante enzimas endocelulares y liberado en forma de NH₄⁺ por excreción microbiana o de la meso y microfauna depredadora de microorganismos (Jones *et al.*, 2004), de esta manera pasa al suelo donde puede tener diferentes destinos, ser temporalmente retenido por la superficie de las arcillas o incorporarse a partículas orgánicas, usarse directamente por las plantas, quedar inmovilizado por la microflora en caso de que el requerimiento de N por la biota no se satisfaga, es decir, la demanda sea mayor que el N disponible (Chapin., *et al* 2002), perdido por lixiviación, o continuar con el proceso de nitrificación hasta oxidarse a NO₃⁻, que es fácilmente asimilado por la comunidad vegetal, debido a que en el periodo mayo-junio hay una gran demanda de éste porque muchas plantas inician su crecimiento.

Durante el periodo de lluvia el porcentaje de nitrógeno en el mantillo aumenta, esto indica inmovilización por parte de las comunidades microbianas que han aumentado su actividad gracias a las condiciones de humedad y temperatura, lo cual provoca un incremento en la velocidad de descomposición en los primeros meses de lluvia y como consecuencia disminuyen los compuestos lábiles, es decir, el carbono asimilable por la fauna edáfica es menor. Esta condición comienza a limitar la actividad de los microorganismos quienes responden reteniendo el nitrógeno o adquiriendo el disponible en el suelo para satisfacer sus requerimientos energéticos. Schimel y Weintraub (2003) registraron dependencia del carbono disponible para la actividad microbiana y por tanto para la liberación de nutrimentos.

En Mesoncito, las condiciones edáficas (pH, temperatura y humedad) favorecen la actividad microbiana, ésta es esencial en la dinámica del nitrógeno al mineralizar las formas orgánicas de este nutrimento (Atlas y Bartha, 2002). De esta forma, el proceso de nitrificación se intensifica y este nutrimento en el suelo disminuye ligeramente a lo largo del año, porque el N mineralizado en el horizonte de fermentación del mantillo es rápidamente incorporado a biomasa microbiana o absorbido por las plantas, cabe destacar que en esta localidad se desarrollan una gran cantidad de raíces finas en el mantillo (Cuahutle, 2011 datos no publicados).

La comunidad vegetal tiene un rol importante en el ciclo del nitrógeno pues al modificar la fauna del suelo ocurren cambios en el proceso de mineralización, en este contexto, Carney y Matson (2005) registraron diferencias significativas entre la concentración de NH_4^+ y las tasas de mineralización de este nutrimento, con base en la diversidad de especies en bosques tropicales de Costa Rica, misma que afecta cambios en la abundancia de los microorganismos encargados de la descomposición.

La disminución en la concentración de N en el suelo durante el periodo de lluvia en ambas localidades, se debe a diferentes situaciones, entre ellas por la absorción continua de este nutrimento por las plantas que se manifiesta en un aumento de la concentración en la hojarasca, por lixiviación de formas orgánicas y retención en coloides orgánicos y minerales. Sin embargo, Montaña *et al.* (2008) han puesto énfasis en la disponibilidad de carbono relacionado con cambios en la biomasa microbiana, ellos señalan que la reducción de energía disponible puede repercutir negativamente en la actividad microbiana durante la estación lluviosa justo cuando los microorganismos y las plantas presentan alta demanda de nutrimentos entre ellos de nitrógeno.

9.3.2 Fósforo

Como se ha descrito en el proceso de descomposición del mantillo, entre mayo y junio ocurre cierta mineralización de la materia orgánica, que combinada con reacciones enzimáticas, remueven el fósforo y lo hacen disponible (Stewart y Tiessen, 1987), de tal manera que, en ambas localidades se registra disminución del fósforo en el mantillo y más notablemente en el suelo. Esto se debe a que los microorganismos requieren de este nutrimento para sus actividades biológicas, además, las plantas absorben rápidamente el fósforo disponible, que se corrobora con el registro de mayor concentración de este nutrimento en el desfronde de junio comparado con el de abril para ambas localidades, y a que el fósforo liberado, en el mantillo puede ser fijado formando complejos con hierro o aluminio (LeMare, 1982), proceso que ocurre fácilmente en Chichahuaxtla por el pH ácido del suelo.

En los meses de junio a noviembre la disminución de fósforo en el mantillo de los dos sitios de estudio es muy marcada, pues las tasas de descomposición aumentan, de acuerdo con Allison y Vitousek (2005), la concentración de carbono lábil se incrementa generando mayor actividad de la fosfatasa, debido a que la comunidad microbiana responde rápidamente a las entradas de este tipo de carbono (Cleveland *et al.*, 2002) estimulando la producción de dicha enzimas y por lo tanto la liberación de fósforo.

Dicha disminución también se debe a que una porción importante de los requerimientos de fósforo anual para la vegetación puede ser obtenido fácilmente por la mineralización del mismo de los horizontes orgánicos. Cross y Schlesinger (1995) señalan que el ciclo anual de este nutrimento proveniente de la descomposición del horizonte de fermentación puede ser considerado como fósforo fácilmente disponible. Por lo tanto, se destaca la importancia del mantillo en la aportación de nutrimentos. En este contexto, Johnson *et al.* (2003) mencionan que éste contribuye con 10% a 15% del fósforo lábil del suelo; sin embargo, el P almacenado en el mantillo puede ser menor que el requerimiento anual a pesar de ser el principal almacén de este nutrimento. En el presente estudio la concentración de fósforo en el mantillo se encuentra entre los valores medios registrados por Johnson *et al.* (2003) para bosques montanos húmedos.

Es importante recordar que la velocidad de descomposición se acelera durante el periodo de lluvia, de manera que, al final de éste predominan los elementos recalcitrantes. Esto repercute en la actividad de la fauna edáfica, ya que el carbono fácilmente disponible disminuye y según registran Giardina *et al.* (2000) éste es un factor importante en la mineralización microbiana del fósforo, pues este nutrimento está principalmente en formas orgánicas. Esto propicia una caída en la masa microbiana que para los dos fragmentos de bosques mesófilos estudiados se manifiesta con el aumento en la cantidad de fósforo disponible en el suelo.

Chacón *et al.* (2008) en su estudio realizado en un bosque tropical de Venezuela, también han registrado un aumento de la concentración de P en el suelo, ellos escriben que puede estar ligado a procesos de disolución mineral al encontrar que durante el periodo de lluvias ocurren cambios en los niveles mineralógicos; sin embargo, Wright *et al.* (2001) sugieren que los procesos biológicos son más importantes para explicar dicho incremento en el contenido de fósforo.

Chacón *et al.* (2008) también lo atribuyen a la liberación de fósforo ocluido. Ellos encontraron que esta forma de fósforo muestra una clara variación estacional, disminuyendo en la época seca y aumentando durante la época de lluvia. En el caso de ambas localidades se puede atribuir a los procesos de actividad biológica que se han registrado con el aumento de nitrógeno en el mantillo durante el periodo de lluvias. Sin embargo, no se puede destacar la liberación de fósforo ocluido debido a que no se ha realizado fraccionamiento de este nutrimento.

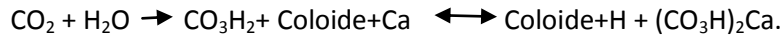
Por último, Cleveland *et al.* (2002) registran una colimitación de la comunidad microbiana del carbono lábil con el fósforo, más que con el nitrógeno, esto explica por qué el contenido de nitrógeno, entre abril-junio, en el suelo aumenta mientras que, el fósforo disminuye y a su vez la correlación negativa que se

ha registrado entre el nitrógeno y el fósforo en el mantillo y el suelo por lo tanto, este nutrimento es de gran importancia en ciclo interno de nutrimentos de ambas localidades.

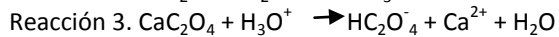
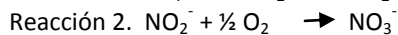
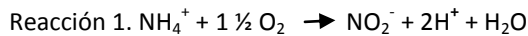
9.3.3 Calcio

Los rangos de absorción de calcio han sido relacionados con la baja humedad en el suelo. Marcher (1995) menciona que hay una importante correlación entre la absorción de calcio y los niveles de transpiración, lo cual puede ser una explicación para la disminución de la absorción de este nutrimento en Mesoncito. Sardans *et al.* (2008) también registran un descenso de la concentración de calcio en las hojas por la reducción en los flujos de transpiración, relacionado con un incremento en el uso eficiente de agua para reducir pérdidas por transpiración en la época de sequía. Por las condiciones de humedad en Chicahuaxtla este proceso no se ve limitado y la concentración de este nutrimento aumenta a lo largo del año en la lámina foliar y en la hojarasca.

En el horizonte orgánico, el calcio forma parte de la materia orgánica o está combinado con los ácidos húmicos y fosfóricos en forma de humatos y fosfohumatos cálcicos. La concentración de este catión en el mantillo aumenta en Chicahuaxtla a lo largo del año, mientras que, en Mesoncito únicamente en el periodo de lluvias. Esto ocurre porque el agua de lluvia o condensada de la neblina y el CO₂ producto de la respiración desplazan el calcio del complejo adsorbente (coloide-Ca) (Navarro y Navarro, 2000). De acuerdo con la siguiente reacción:



La concentración de calcio en el suelo disminuye a lo largo del año en ambas localidades; sin embargo, esta disminución es muy marcada durante el periodo de lluvia en el que éste es lixiviado o absorbido por las plantas. Este comportamiento está muy relacionado con el proceso de nitrificación. Perakis *et al.* (2006) consideran que cuando el nitrógeno es oxidado (reacciones 1 y 2), la liberación de iones H⁺ incrementa la acidez, lo cual puede liberar el calcio unido al oxalato (reacción 3), acelerando la pérdida por un proceso que han llamado pérdida por lixiviación conjunta de NO₃⁻ y Ca²⁺ o mejorando la absorción por las plantas. Esto explica el aumento de la concentración de Ca en la hojarasca, que también se debe a la baja movilidad de este nutrimento en el interior de las mismas por lo que tiende a acumularse en los tejidos viejos y su concentración es mayor en las ramas, mismas que son parte importante en el desfronde de noviembre.



En el ciclo interno de este nutrimento los microorganismos también juegan un papel importante, ya que ellos utilizan el calcio en forma de CaCO₃ para la formación de caparazones o esqueletos, además afectan la precipitación del Ca al formar CaCO₃, compuesto de baja solubilidad que desprende energía durante su formación, misma que es aprovechada en procesos biológicos por algunos microorganismos de la comunidad edáfica (Krauskopf, 1979). En ambos sitios la concentración de Ca disponible en el suelo disminuye, mientras que, el Ca total en el mantillo aumenta significativamente, esto mismo comportamiento registran Castellanos-Borliza y León-Palález (2011).

9.3.4 Magnesio

Al igual que en el calcio, la absorción de magnesio depende de los flujos de transpiración, lo cual limita dicho proceso en los meses de sequía por la reducción de la capacidad de difusión en el suelo junto con el uso eficiente del agua. Lo anterior se ha reflejado con un ligero aumento de la concentración de Mg en el suelo. Esta limitación provoca que las plantas recirculen dicho nutrimento, esto ocurre gracias a su alta movilidad en el interior de éstas. Lo anterior se ha presentado como una disminución de la concentración en la hojarasca entre abril y junio. El proceso de retranslocación continúa, de manera que a partir de dicho mes, la concentración de Mg se mantiene casi constante hasta noviembre.

Después del periodo de acumulación de Mg en el suelo, se ha encontrado una marcada disminución. Un comportamiento similar registran Campo *et al.* (2000) en un bosque tropical, quienes observaron que en periodos de sequía, el magnesio se acumulaba en el ecosistema pero se pierde rápidamente en los siguientes periodos de humedad en los que el magnesio es lixiviado fácilmente.

La disminución de Mg en el suelo durante el periodo de lluvia, se debe a que procesos tales como la descomposición de la materia orgánica y el ciclo de nitrógeno, provocan un incremento de iones H^+ . Dicha acidez residual compite con el calcio y el magnesio por los sitios de adsorción en la membrana de las raíces y el citoplasma, en consecuencia la concentración de Mg en la solución aumenta (Akselsson *et al.* 2005) afectando por una parte la absorción de este nutrimento por las raíces y por otro favoreciendo las pérdidas por lixiviación. Por lo tanto, la pérdida por lixiviación conjunta de NO_3^- y Ca^{2+} que han registrado Perakis *et al.* (2006) también ocurre con el magnesio.

9.4 Material Parental

El aporte de calcio y magnesio por intemperismo del material parental en la regulación del pH a lo largo del perfil es muy evidente, ya que en Mesoncito éste aumenta ligeramente al avanzar en la profundidad, a diferencia de Chichahuaxtla, donde tiende a disminuir. Además, en Mesoncito el pH es mayor durante mayo-noviembre en que existe liberación de cationes y disminuye entre diciembre y abril cuando no hay desprendimiento de éstos, pero los requerimientos nutrimentales por las plantas existen y las raíces liberan H^+ al absorber nutrimentos, provocando la acidez del suelo. En Chichahuaxtla éste desciende entre abril y junio coincidiendo con la menor concentración en el suelo.

El contenido de cationes en Chichahuaxtla disminuye dentro de los primeros 30 cm, mientras que, en Mesoncito entre 20 y 30 cm de profundidad la concentración aumenta durante el periodo de lluvias. Estos resultados coinciden con el análisis de tres tipos de material parental que realizaron Castle y Neff (2009) donde encontraron que las mayores concentraciones de calcio en los suelos derivados de roca caliza se correlacionaban fuertemente con la elevada concentración en dicha roca.

Los datos del perfil también coinciden con las diferencias entre suelos desarrollados en roca caliza y rocas ígneas que registran Bamberg y Major (1968); ellos indican que los suelos sobre material parental calcáreo no son muy alterados por el intemperismo, presentan un horizonte B débilmente desarrollado, altos valores de pH y grandes cantidades de arcilla. Walter (1960) también encontró que estos suelos presentan mayores temperaturas en un clima con alta precipitación. Por lo que contienen menos agua (Bamberg y Major 1968), todo esto coincide con los datos de Mesoncito, además en la superficie y a 30

cm de profundidad el suelo de este lugar se registró una temperatura 2°C mayor que en Chichahuaxtla a lo largo del año.

Cabe mencionar que, aunque la concentración de nutrimentos fue diferente significativamente entre los sitios, no sucedió lo mismo en la hojarasca, donde sólo se registró diferencia entre Mg y P, esto indica la prevalencia del mecanismo de retranslocación que ocurre porque las plantas están adaptadas al suelo en que se desarrollan, y de esta forma conservan los nutrimentos como respuesta a la baja concentración en el material parental, y por lo tanto en el suelo. Lo mismo han registrado Castle y Neff (2009) al estudiar la respuesta de las plantas a cambios en la disponibilidad de nutrimentos debido a diferentes tipos de material parental.

Por otra parte, el análisis por factores es una herramienta muy útil para agrupar variables y conocer la importancia de cada una dentro de las mismas (Johnson, 2000). En este estudio dicho análisis generó dos factores mismos que explican un porcentaje considerable de los datos (67.79%) en los cuales indica que el pH y el N son las propiedades más importantes. Además, el primer factor, cuyo porcentaje de varianza es 38.54, indica que las propiedades con mayor peso son el pH y los cationes, mismas que están directamente relacionadas con el material de origen.

Lo anterior permite afirmar que el ciclo de nutrimentos y la velocidad de descomposición de mantillo pueden ser bien explicados por éstas. Álvarez-Arteaga *et al.* (2008) en su trabajo realizado en bosques mesófilos de montaña en la Sierra de Juárez, Oaxaca, a diferentes altitudes (1500 a 2500 m), encontraron que la acidez extrema en suelos de estos bosques se debe a que han sido formados sobre material parental pobre en bases, como es el caso de Chichahuaxtla, mientras que, aquellos con valores de pH mayores de cinco se desarrollan sobre materiales parentales inicialmente ricos en bases entre los que se encuentra la roca caliza.

Lo anterior también ha sido corroborado con el análisis de correlación canónica el cual indica que las diferencias entre los datos están fundamentalmente explicadas por el pH y la materia orgánica, y por lo tanto, son éstas las que determinan el comportamiento del resto de las propiedades evaluadas.

Es difícil atribuir a un sólo factor diferencias en el desarrollo del ciclo interno de nutrimentos en estos ecosistemas; sin embargo, con base en lo que se ha observado en campo, los datos que se han registrado y los análisis estadísticos realizados, es posible destacar la importancia del tipo de material parental en el ciclo de los nutrimentos estudiados y las diferencias de pH, concentración de cationes, contenido de materia orgánica, tipo y el espesor de la capa de humus y de las tasas de descomposición.

X CONCLUSIONES

La mayor biomasa seca en el desfronde obedece a mecanismos de evasión de la planta ante la sequía y bajas temperaturas. En noviembre, final del periodo de lluvias, ocurre el mayor aporte de ramas.

Humedad y pH son los factores del ambiente que determinan la descomposición. En Chichahuaxtla se registró mayor fragmentación pero más lenta humificación, mientras que, en Mesoncito la mineralización de la materia orgánica es más directa.

En Mesoncito la roca caliza a través del calcio y magnesio, acelera la descomposición del mantillo y estabiliza al humus mediante la formación de complejos órgano-minerales produciendo suelos melánicos.

En ambos sitios al final de la época de lluvias se incrementa en el mantillo la proporción de materiales resistentes a la descomposición, esto coincide con la disminución en las tasas de descomposición.

Mayor heterogeneidad en la composición florística y por tanto del mantillo incrementa la diversidad de la fauna edáfica y cuando las condiciones son favorables, la tasa de descomposición es acelerada.

En Chichahuaxtla, la mayor acidez, menor diversidad de la comunidad edáfica y alta relación C:N conducen a la formación de un humus más laxo, menos soluble y que interactúa poco con el material mineral acumulándose en la superficie del suelo.

En Mesoncito el 35% del nitrógeno que circula durante el año en el ecosistema se pierde por volatilización, inmovilización o pasa a formar parte del nitrógeno recalcitrante del suelo. En Chichahuaxtla se reutiliza eficientemente el 98% del nitrógeno.

En los fragmentos de bosque mesófilo de montaña estudiados, la absorción de nutrientes inicia desde el mes de abril, promovido por el agua disponible en el suelo, gracias a la cual se inicia la síntesis de biomasa del sistema radical fino. Una buena cantidad de estos nutrientes se pierde por lixiviación a lo largo del periodo de lluvias por lo que la liberación de nutrientes por descomposición del mantillo disminuye a lo largo de éste.

De los nutrientes que están en circulación, en los fragmentos de bosque mesófilo de montaña estudiados, la biomasa es el principal almacén, seguida por el mantillo y finalmente el suelo. Los nutrientes que se liberan durante la descomposición del mantillo son principalmente de la materia orgánica con menor relación C:N.

El proceso de mineralización de la materia orgánica y por tanto de liberación de nutrientes ocurre más rápido donde el material parental es calizo, ya que éste regula el pH del suelo y genera mejores condiciones para la diversidad y densidad de la fauna edáfica.

XI REFERENCIAS

- Addicott, F. T. 1982. Abscission. University of California Press, Berkeley.
- Aerts, R. 1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *Journal of Ecology* **84**: 597-608.
- Akselsson, C., H. Sverdrup y J. Holmqvist. 2005. Estimating weatherin rates of Swedish forest soils in different scales, using the PROFILE model and affiliated databases. *Journal Sustain Forest* **21**: 119-131.
- Aldrich, M., P. Bubb, S. Hostettler y H. van de Wiel. 2000. Bosques nublados tropicales montanos. Tiempo para la acción. WWF International/IUCN The World Conservation Union. Cambridge. Inglaterra.
- Allison, S. D. y P. M. Vitousek. 2005. Responses of extracellular enzymes to simple and complex nutrient inputs. *Soil Biology Biochemistry* **37**: 937-944.
- Álvarez-Arteaga, G. 2010. Almacenes de Carbono en la biomasa y el suelo de un ecosistema de bosque mesófilo de montaña en la Sierra Norte de Oaxaca, México. Tesis posgrado en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Alvarez-Arteaga, G., N. E. García-Calderón, P. V. Krasilnikov, S. N. Sedov, V. O. Targulian y N. Velázquez Rosas. 2008. Soil altitudinal sequence on base-poor parent material in a montane cloud forest in Sierra Juárez, Southern Mexico. *Geoderma*. doi:10.1016/j.geoderma.2008.01.025.
- Anaya, A. C., F. García-Oliva, y V. J., Jaramillo. 2007. Rainfall and labile carbon availability control litter nitrogen dynamics in tropical dry forest. *Oecologia* **150**: 602-610.
- Anderson, W. B. y W. G. Eickmeier. 2000. Nutrient resorption in *Claytonia virginica* L.: implications for deciduous forest nutrient cycling. *Canadian Journal of Botany* **78**: 832-835.
- Andivia, E. M., M. M. Fernández, J. P. Vázquez, A. P. González y R. M. Tapias. 2008. Ciclo de nutrientes y desfronde en una dehesa de alcornoque de la provincia de Huelva. Departamento de Ciencias Agroforestales. Escuela Politécnica Superior. Universidad de Huelva. Madrid.
- Arriaga, L., J. M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa (coordinadores). 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, México, D. F.
- Atlas, R. M., R. Bartha. 2002. *Microbial Ecology: fundamentals and applications*. Benjamin Cumminngs, Redwood City, CA.
- Attiwill, P. M. y G. W. Leeper. 1987. *Forest soils and nutrient cycles*. Melbourne University Press, Melbourne.
- Bamberg, S. A. y J. Major. 1968. Ecology of the vegetation and soils associated with calcareous parent materials in three Alpine Regions of Montana. *Ecological Monographs* **38**(2): 127-167.

Barnes, B. V., D. R. Zak, S. R. Denton y S. H. Spurr. 1998. Forest ecology. John Wiley & Sons, Inc. Nueva York.

Bashkin, V. N. 2006. Modern biogeochemistry: environmental risk assessments. 2nd edition. Springer. New York.

Berg, B. 2000. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils. *Forest Ecology and Management* **133**: 13-22.

Birk, E. M. y P. M. Vitousek. 1986. Nitrogen availability and nitrogen use efficiency in loblolly pine stands. *Ecology* **67**: 69-79.

Blair, F. M. 1988. Nitrogen, sulfur and phosphorus dynamics in decomposing deciduous leaf litter in the southern Appalachians. *Soil Biology Biochemistry* **20**(5):693-701.

Boul S. W., F. D. Hole y R. J. McCracken. 1986. Génesis y clasificación de suelos. Editorial trillas. México.

Bouyoucos. G. S. 1962. Hydrometer method improved for making particle size analysis of soils. *Agronomy Journal* **54**: 464-465.

Bray, J. R. y E. Gorman. 1964. Litterfall in forest of the world. *Advances in Ecological Research* **2**: 101-157.

Bray, J. R. y E. Gorham. 1964. Litter production in forests of the world. *Advances in Ecological research* **2**: 101-157.

Bray, R. H. y L. T. Kurtz. 1945. Determination of total, organic, and available phosphorus in soil. *Soil Science* **59**: 39-45.

Caceres, G. 1981. Importancia hidrológica horizontal en un bosque húmedo premontano en Balalaica, Turrialba, Costa Rica. Tesis M. Sc, CATIE, Turrialba, Costa Rica.

Campo, J., J. M. Maass, y V. J. Jaramillo. 2000. Calcium, potassium, and magnesium cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem. *Biogeochemistry* **49**: 21-36.

Carney, K. M. y P. A. Matson. 2005. Plant communities, soil microorganisms, and soil carbon cycling: does altering the world belowground matter to ecosystem functioning? *Ecosystems* **8**: 928-940.

Casanova, O. 2005. Introducción a la ciencia del suelo. 2^a edición. Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico. Venezuela.

Castellanos-Borliza, J. y J. D. León-Paláez. 2011. Descomposición de hojarasca y liberación de nutrientes en plantaciones de *Acacia mangium* (Mimosaceae) establecidas en suelos degradados de Colombia. *Journal of Tropical Biology* **59**(1): 113-128

Castle, S. C. y J. C. Neff. 2009. Plant response to nutrient availability across variable bedrock geologies. *Ecosystems* **12**: 101-113.

Chacón, N., N. Dezzio, M. Rangel y S. Flores. 2008. Seasonal changes in soil phosphorus dynamics and root mass along a flooded tropical forest gradient in the lower Orinoco river, Venezuela. *Biogeochemistry* **87**: 157-168.

Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, Instituto de Biología, UNAM y Agrupación Sierra Madre, S. C. México, D. F.

Challenger, A. 2001. ¿Qué es el bosque mesófilo de montaña? pp. 20-26. In: R. H. Manson y G. Williams-Linera (eds.). Memorias del taller sobre conservación y uso sustentable del bosque mesófilo de montaña en el centro de Veracruz. Subsecretaría del Medio Ambiente. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa.

Chapin, F. S., P. A. Matson y H. A. Mooney. 2002. Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer-Verlag. New York.

Chapman, H. D. 1965. Cation exchange capacity. In C. A. Black (eds.). Methods of analysis. Part 2. Agronomy 9. American Society of Agronomy. Madison, Wisconsin.

Cleveland, C. C., T. R. Alan y K. S. Steven. 2002 Phosphorus limitation of microbial processes in moist tropical forests: evidence from short-term laboratory incubations and field studies. *Ecosystems* **5**:680-691.

Conn, C. y J. Dighton. 2000. Litter quality influences on decomposition, ectomycorrhizal community structure and mycorrhizal root surface acid phosphatase activity. *Soil Biology Biochemistry* **32**: 489-496.

Cox, G. W. 2002. Laboratory Manual of General Ecology. Mc Graw Hill. New York USA.

Crane, W. J. B. y J. C. G. Banks. 1992. Accumulation and retranslocation of foliar nitrogen in fertilized and irrigated *Pinus radiata*. *Forest Ecology and Management* **52**: 201-223.

Cross, A. F. y W. H. Schlesinger 1995. A literature review and evaluation of the Hedley fraction: applications to the biogeochemical cycle of phosphorus in natural ecosystems. *Geoderma* **64**: 197-214.

Cuanalo, C. H. 1975. Manual para la descripción de perfiles de suelo en el campo. Colegio de Posgraduados. ENACH. Chapingo, México.

Del Arco, J. M., A. Escudero y M. V. Garrido. 1991. Effects of site characteristics on nitrogen retranslocation from senescing leaves. *Ecology* **72**: 701-708.

Doumenge, C., D. Gilmour, M. P. Ruíz y J. Blockhus. 1995. Tropical montane cloud forests: conservation status and management issues. pp 24-37. In: L. S. Hamilton, J.O Juvik y F.N., Scatena (eds.). Tropical Montane Cloud Forests. Springer-Verlag, New York.

Fenn, L. B. y S. Feagley. 1999. Review of beneficial uses of calcium and ammonium salts for stimulating plant growth and metabolite translocation. *Community Soil Science* **30**: 2627-2641.

Fitter, A. H. y R. K. M. Hay. 1991. *Environmental physiology of plants*. 2nd ed. Academic Press.

Gallardo, A. 2001. Descomposición de hojarasca en ecosistemas mediterráneos. pp. 95-122. In R. Zamora, y F. I. Pugnaire (eds.). *Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional*. Textos Universitarios nº32, CSIC y AEET, Castillo y Edisart, S. L. Madrid.

García-Oliva, F., B. Sveshtarova y M., Oliva. 2003. Seasonal effect on soil organic carbon dynamic in a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *Journal of Tropic Ecology* **19**: 1-11.

Garkoti, S. C. y S. P. Singh. 1995. Forest floor mass, litterfall and nutrient return in Central Himalayan high altitude forests. *Vegetation* **120**: 30-48.

Giardina, C. P., R. L. Sanford, y I. C. Dockersmith. 2000. Changes in soil phosphorus and nitrogen during slash-and-burn clearing of a dry tropical forest. *Soil Science Society American Journal* **64**: 399-405.

Gleixner, G., C. Czimczik, C. Kramer, B. M. Lühker y M. W. I. Schmidt. 2001. Plant compounds and their turnover and stability as soil organic matter. pp. 201-216. In: Schulze E-D, M. Heimann, M., S. Harrison, E. Holland, J. Lloyd, I. C. Prentice y D. Schimel (eds.). *Global biogeochemical cycles en the climate system*. Academic Press, San Diego.

Goma-Tchimbakala, J. y F. Bernhard-Reversat. 2006. Comparison of litter dynamics in three plantations of an indigenous timber-tree species (*Terminalia superba*) and a natural tropical forest in Mayombe, Congo. *Forest Ecology and Management* **229**: 304-313.

Gugenberger, G. 2005. Humification and mineralization in Soils. *Soil Biology* **3**: 85-106.

Harborne, J. B., 1997. Role of phenolic secondary metabolites in plants and their degradation in nature. pp. 67-74. In: Cadisch, G., K. E. Giller (eds.). *Driven by nature: Plant litter quality and decomposition*. CAB International, Oxon.

Hooper, D. U., D. E. Bignell, V. K. Brown, L. Brussaard, J. M. Dangerfield, D. H. Wall, D. A. Wardle, D. C. Coleman, K. E. Biller, P. Lavelle, W. H. Van der Putten, P. C. De Ruiter, J. Rusek, W. L. Silver, J. M. Tiedje y V. Wolters. 2000. Interactions between aboveground and belowground biodiversity in terrestrial ecosystems: patterns, mechanisms, and feedbacks. *Bioscience* **50**: 1049-1061.

Hopkins, W. G. y N. P. A. Hüner. 2008. *Introduction to plant physiology*. 4th ed. Wiley. United State of America.

Imbert, B. J., J. A. Blanco, F. J. Castillo. 2004. Gestión forestal y ciclo de nutrientes en el marco del cambio global. pp 479-506. In: Valladares, F. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio, Ambiente. Madrid.

Instituto Nacional de Ecología. 2000. Mapas del Medio Ambiente de México. Consultado en http://www2.ine.gob.mx/emapas/download/est_2000.pdf el 13 de noviembre de 2009.

Jackson, M. 1970. Análisis químico de suelos. Omega. Barcelona.

Jackson, M. L. 1964. Soil Clay Mineralogical Analysis. Soil Clay Mineralogy. The University of North Carolina Press.

Jhonson, J., 1979. Introductory soil science. A study guide and laboratory manual. Macmillan Publishing Co. New York.

Johnson, A. H., J. Frizano y D. R. Vann. 2003. Biogeochemical implications of labile phosphorus in forest soils determined by the Hedhley fraction procedure. *Oecologia* **135**: 487-499.

Johnson, D. E. 2000. Métodos multivariados aplicados al análisis de datos. Soluciones Empresariales. México. D.F.

Jones, D. L., D. Shannon, D. V. Murphy y J. F. Farrar. 2004. Role dissolved organic nitrogen (DON) in soil N cycling in grassland soils. *Soil Biology Biochemistry* **36**: 749-756.

Kattan, G. H., H. Álvarez L. y M. Giraldo. 1994. Forest fragmentation and bird extinctions: San Antonio eighty years later. *Conservation Biology* **8**: 138-146.

Kimmins, J. P. 1997. Forest ecology. A foundation for sustainable management. Prentice-Hall, New Jersey.

Kögel-Knabner, I. 2002. The macromolecular organic composition of plant and microbial residues as inputs to soil organic matter. *Soil Biology Biochemistry* **34**: 139-162.

Krauskopf, K. B. 1979. Introduction to geochemistry. 2nd edition. McGraw-Hill. New York.

Landsberg, J. J. y S. T. Gower. 1997. Applications of physiological ecology to forest management. Academic Press, San Diego.

Laurance, W. F. 1999. Reflections on the tropical deforestation crisis. *Biological Conservation* **91**: 109-117.

Lee, L. D. y J. Sheldon. 1986. Fundamentos de Geología Física. Editorial Limusa. México. D. F.

LeMare, P. H. 1982. Sorption of isotopically exchangeable and non-exchangeable phosphate by some soils of Colombia and Brazil, and comparisons with soils of southern Nigeria. *Journal of Soil Science* **33**: 691-707.

López-Ramos E. 1993. Geología general y de México. Editorial Trillas. México. D. F.

Luna, I. Velásquez, A. y Velásquez, E. 2001. México. pp 183-229. In: bosques nublados del neotrópico. M. Kappelle y A. D. Brown (eds.). Instituto Nacional de Biodiversidad. Costa Rica.

- Marschner, H. 1995. Mineral nutrition of higher plants. Academic press. London.
- Marschner, H. 1995. The mineral nutrition of higher plants, 2nd ed. Academic Press. London.
- Martínez-Yarízar, A., S. Nuñez y A. Búrquez. 2007. Leaf litter decomposition in a Southern Sonoran desert ecosystem, Northwestern México: Effects of habitat and litter quality. *Acta Oecology* **32**: 291-300.
- Meunier A. 2005. Clays. Springer. Berlin Heidelberg.
- Millard, P. y M. F. Proe. 1993. Nitrogen uptake, partitioning and internal cycling in *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. As influenced by nitrogen supply. *New Phytology* **125**: 113-119.
- Monedero, C. y V. González. 1995. Litterfall and decomposition in a cloud forest of the Cordillera de la Costa, Venezuela. *Ecotropicos* **8**(1-2): 1-14.
- Montaño N. M., F. García-Oliva, V. J. Jaramillo y E. García-Moya. 2008. Dinámica del nitrógeno y del fósforo en el suelo y su relación con la disponibilidad de carbono: una síntesis y tres modelos para bosque tropical caducifolio. Tesis de Doctorado. Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM. México D. F.
- Munsell, 1975. Soil Color Charts. Macbeth Division of Kollmorgen corporation. Baltimore.
- Myers, N. 1997. The world's forests and their ecosystem services. pp. 215- 235. In: G.C. Daily (eds.). *Nature's services: societal dependence on natural ecosystems*. Island Press. Washington, D.C.
- Nambiar, E. K. S. y D. N. Fife. 1991. Nutrient retranslocation in temperate conifers. *Tree Physiology* **9**: 185-207.
- Näsholm, T. 1994. Removal of nitrogen during needles senescence in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Oecología* **99**: 290-296.
- Navarro, B. S. y F. G. Navarro. 2000. Química Agrícola, el suelo y los elementos químicos esenciales para la vida vegetal. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid.
- Ngoran, A., N. Zakra, K. Ballo, C. Kouamé, F. Zapata, G. Hofman y O. Van Cleemput. 2006. Litter decomposition of *Acacia auriculiformis* Cunn. ex Benth. and *Acacia mangium* Willd. under coconut trees on quaternary sandy soils in Ivory Coast. *Biology Fertility Soils*. **43**: 102-106.
- Odiwe, A. I. y J. I. Muoghalu. 2003. Litterfall dynamics and forest floor litter as influenced by fire in a secondary lowland rain forest in Nigeria. *Tropical Ecology* **44**(2): 243-251.
- Parker W. C. y S. G. Pallardy. 1985. Drought-induced leaf abscission and whole-plant drought tolerance of seedlings of seven black walnut families. *Can Journal Forest Resources* **15**: 818-821.
- Perakis, S. S., D. A. Maguire, T. D. Bullen, K. Cromack, R. H. Waring y J. R. Boyle. 2006. Coupled nitrogen and calcium cycles in forests of the Oregon Coast range. *Ecosystems* **9**: 63-74.

Piatek, K. B. y H. L. Allen. 2000. Site preparation effects on foliar N and P use, retranslocation, and transfer to litter in 15-years old *Pinus taeda*. *Forest Ecology and Management* **129**: 143-152.

Plummer, C. C., D. H. Carlson y D. The L. McGary. 2007. *Physical Geology*. 11th edition. McGraw Hill. New York.

Proctor, J., J. M. Anderson, S. C. I. Fogden, y H. W. Vallack. 1983. Ecological studies of four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak. *Journal of Ecology* **71**: 261-263.

Pugnaire (Eds) *Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional. Textos Universitarios nº32, CSIC y AEET, Castillo y Edisart, S. L.*

Raich, J. W y W. H. Schlesinger. 1992. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus* **44B**: 81-99.

Rodríguez, I. 2002 Comparación de la producción de hojarasca entre áreas continuas y fragmentos de Bosque Andino y su relación con la escorrentía foliar, el porcentaje de cobertura vegetal y el índice de área foliar. Trabajo de grado. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá.

Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México. D. F.

Rzedowski, J. 1993. Diversity and origins of the fanerogamic flora of Mexico. pp. 139-144. In: T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa, (eds.). *Biological Diversity of Mexico: origins and distribution*. Oxford University Press. Nueva York.

Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botanica Mexicana* **35**:25-44.

Sadzawka R. A., R. M. A. Carrasco, F. R. Demant, P. H. Flores y R. Z. Grez. 2007. *Métodos de análisis de tejidos vegetales, 2ª edición*. Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Serie Actas INIA No. 40. Santiago de Chile.

Sardans, J., P. Josep y R. Ogaya. 2008. Drought's impact on Ca, Fe, Mg, Mo and S concentration and accumulation patterns in the plants and soil of a Mediterranean evergreen *Quercus ilex* forest. *Biogeochemistry* **87**: 49-69.

Saunders, D. A., R. J. Hobbs y C. R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* **5**: 18-32.

Schimel, J .P., y M. N. Weintraub. 2003. The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil: a theoretical model. *Soil Biology Biochemistry* **35**: 549-563.

Soil Survery Staff. 2003. *Keys to soil taxonomy*. USDA. Washington.

Sommers, L. E., C. M. Gilmour, R. E. Wildung y S. M. Beck. 1981. The effect of water potential on decomposition processes in soils. pp 97-117. In: Parr, J. F., W. R. Garnder y L. F. Elliott (eds.). *Water potential relations in soil microbiology*. Soil Science Society of America Special Publication 9, Madison.

Stadmüller, T. 1987. Los bosques nublados en el trópico húmedo. UNU, CATIE. Turrialba, Costa Rica.

Steinhardt, U. 1978 Estudios sobre el aporte de agua y nutrientes de una selva nublada andina en Venezuela. Tesis M. Sc. de la Universidad de Göttinga. Hanover.

Steward, J. W. B. y H. Tiessen. 1987. Dynamics of soil organic phosphorus. *Biogeochemistry* **4**:41-60.

Stocker, G. C., W. A. Thompson, A. K. Irvine, J. D. Fitzsimon, y P. R. Thomas. 1995. Annual patterns of litterfall in a Lowland and Tableland Rainforest in Tropical Australia. *Biotropica* **27**(4): 412-420.

Swift, M. J., S. Russel y J. J. Perfect. 1981. Decomposition and mineral nutrient dynamics of plant litter in a regenerating bush-fallow in subhumid tropical Nigeria. *Journal of Ecology* **69**: 981-995.

Switzer, G. L., L. E. Nelson y W. H. Smith. 1968. The mineral cycle in forest stands: forest fertilization. Theory and practice. TVA, Muscle Shoals, Tennessee.

Terradas, J. 2001. Ecología de la vegetación. De la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisajes. Omega, Barcelona.

Vargas-Parra, L. y A. Varela. 2007. Producción de hojarasca de un bosque de niebla en la reserva natural la planada (Nariño, Colombia). *Universitas Scientiarum* **12**: 35-49.

Walkley, A. y A. Black. 1934. An examination of the Detjareff method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Science* **37**: 29-38.

Walter, H. 1960. Climax and zonal vegetation. *Ecosystems* **21**: 144-150.

Wang, Q. S., B. X., Wang y U. Fan. 2007. Litter production, leaf litter decomposition and nutrient return in *Cunninghamia lanceolata* and mixed stand in Southern China. *Forest Ecology and Management* **255**: 1210-1218.

Wang, Q., S. Wang, B. Fan y X. Yu. 2007. Litter production, leaf litter decomposition and nutrient return in *Cunninghamia lanceolata* plantations in south China: effect of planting conifers with broadleaved species. *Plant Soil* **297**: 201-211.

Waring, R. H. y S. W. Running. 1998. Forest ecosystems. Analysis at multiple scales. Academic Press, San Diego.

Weedon, J. T., W. K. Cornwell, J. H. C. Cornelissen, A. E. Zanne, C. Wirth, y D. A. Coomes. 2009. Global meta-analysis of wood decomposition rates: a role for trait variation among tree species? *Ecology Letters* **12**: 45-56.

Williams-Linera G. 2002. Memorias del taller sobre conservación y uso sustentable del bosque mesófilo de montaña en el centro de Veracruz. Subsecretaría del Medio Ambiente. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa.

Williams-Linera, G. 1992. Ecología del paisaje y el bosque mesófilo de montaña en el centro de Veracruz. *Ciencia y Desarrollo* **105**:132-138.

Williams-Linera, G. y J. Tolome. 1996. Litterfall, temperate and tropical dominant trees, and climate in a Mexican Lower Montane Forest. *Biotrópica* **28**(4b): 649-656.

With, K. A. y T. O. Crist. 1995. Critical thresholds in species responses to landscape structure. *Ecology* **76**: 2446-2459.

Wright, R. B., B. F. Lockaby y M. R. Walbridge. 2001. Phosphorus availability in an artificially flooded southeastern flood-plain forest soil. *Soil Science Society American Journal* **65**: 1293-1302.

Xuluc-Tolosa, F. J., H. F. M. Vestera, N. Ramírez-Marcial, J. Castellanos-Albores y D. Lawrence. 2003. Leaf litter decomposition of tree species in three successional phases of tropical dry secondary forest in Campeche, México. *Forest Ecology Management* **174**: 401-412.