



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

# LICENCIATURA EN CIENCIAS AMBIENTALES

Escuela Nacional de Estudios Superiores,  
Unidad Morelia

MANEJO Y ECOSISTEMAS:  
DISPONIBILIDAD DE NUTRIENTES EN  
UN GRADIENTE DE REGENERACIÓN  
DE BOSQUES TROPICALES

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

LICENCIADO EN CIENCIAS AMBIENTALES

P R E S E N T A

KAREM DEL CASTILLO VELÁZQUEZ

DIRECTORAS DE TESIS: DRA. MAYRA ELENA GAVITO PARDO  
DRA. ANA MARÍA NOGUEZ GÁLVEZ

MORELIA, MICHOACÁN

DICIEMBRE, 2013



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES, UNIDAD MORELIA  
SECRETARÍA GENERAL  
SERVICIOS ESCOLARES

DR. ISIDRO ÁVILA MARTÍNEZ  
DIRECTOR GENERAL DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR, UNAM  
P R E S E N T E.

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la sesión 06 del H. Consejo Técnico de la ENES Unidad Morelia celebrado, el día 12 de junio del 2013, acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el Examen Profesional de la alumna KAREM DEL CASTILLO VELÁZQUEZ con número de cuenta **410066920**, con la tesis titulada: "**Manejo y Ecosistemas: Disponibilidad de nutrientes en un gradiente de regeneración de bosques tropicales.**" bajo la dirección de la Tutora.- Dra. Mayra Elena Gavito Pardo

Presidente:	Dr. Miguel Martínez Ramos
Vocal:	Dr. Víctor Joaquín Jaramillo Luque
Secretario:	Dra. Mayra Elena Gavito Pardo
Suj. ante:	Dra. Ana María Noguez Gálvez
Suj. ante:	Dr. Ernesto Vicente Vega Peña.

Sin otro particular, quedo de usted.

A l e n t a m e n t e  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Morelia, Michoacán a, 26 de noviembre del 2013.

  
DRA. TAMARA MARTÍNEZ RUIZ  
SECRETARIA GENERAL

---

CAMPUS MORELIA  
Apartado Postal 27-3 (Santa Ma. De Guadalupe), 58090, Morelia, Michoacán  
Antigua Carretera a Pátzcuaro N° 8701, Col. Ex Hacienda de San José de la Huerta  
58190, Morelia, Michoacán, México. Tel: (443)322.38.05 y (55)56.23.28.05  
[www.enesmorelia.unam.mx](http://www.enesmorelia.unam.mx)

Se agradece el financiamiento otorgado por los proyectos:

PAPIIT-UNAM/IN224010

Efectos de la comunidad vegetal en las funciones ecosistémicas del suelo

SEP-CONACyT/2009-129740

Sucesión secundaria en bosques tropicales: recuperando biodiversidad, funciones y servicios del ecosistema

También se agradecen las becas otorgadas por parte de:

Programa de Fortalecimiento Académico de los Estudios de Licenciatura - UNAM

Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica: Conclusión de Licenciatura - UNAM

Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica: Titulación - UNAM

Beca de Titulación para Exalumnos de Alto Rendimiento - UNAM

A Marco y Leo,  
quienes son y hacen mi mundo

A Alonso,  
quien me hace lo que soy

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco todo el tiempo robado a mis asesoras. Gracias, Mayra, por permitirme trabajar en el laboratorio y apoyarme en todo sentido, desde el trabajo en campo hasta la solución de mis innumerables dudas. Gracias, Ana, por estar conmigo durante todo el proceso de la tesis y la carrera, que más que asesora fuiste guía espiritual.

Gracias a los revisores de la tesis, quienes se tomaron la molestia de corregirme y guiarme. Gracias, Miguel, por toda tu atención y lo que aprendí de ti, dentro y fuera del salón. Gracias, Víctor, por tener siempre abierta tu puerta y darme ánimos todos los días-- desde que empecé con Tierrita 101... Gracias, Ernesto, por cuatro años de ayuda académica, reflexiones, sonrisas y poemas que marcaron mi estancia universitaria.

Gracias al equipo Chamela, Don Eloy, Rigo y Ángel, que me ayudaron con la llegada a los sitios, el pesado trabajo en ellos y la recolección de las resinas; muchas gracias a todo el personal de la Estación de Biología Chamela. Gracias al equipo Chajúl, Audón y Gilberto, que hicieron posible el trabajo en campo y nos facilitaron el hospedaje; Madelon, Bass, Judith y Maria, quienes nos apoyaron en campo y nos alimentaron deliciosamente.

Muchas gracias a Ilyas Siddique por permitirnos usar y explicarnos la técnica utilizada en este trabajo. Gracias a Maribel, que fue parte central del trabajo en laboratorio, sin ella no habría resultados... A Tere, cuya ayuda fue enorme y me facilitó el proceso en los análisis. Gracias, Ana Lidia, por ayudarme enormemente con el trabajo en el laboratorio y el procesamiento de mis muestras y datos; pero sobre todo, gracias por ayudarme en cada etapa de la tesis, enseñándome y escuchándome cuando lo necesité (no sólo en lo académico) porque además de una mentora, eres una amiga. Gracias, Alejandro, por todo tu apoyo durante los trámites.

Gracias a Luis Martín, Lilla, Yola, Julio, Eloy, Claudia, Oscar y Felipe, quienes hicieron los días en el laboratorio mucho más sencillos. A mi compañero de viajes, Ricardo, y a Margarita, a quien le tocó echarme la mano en campo y en cubículo, siempre regalándome un ratito de su tiempo, sobre todo cuando mi estrés lo ameritó.

Gracias a toda mi familia. Ustedes me despidieron cuando me fui, me recibieron cuando los visitaba y preguntaron por mí cuando no estuve. No puedo agradecerles individualmente, pero espero que puedan notar el agradecimiento que le tengo a cada uno de ustedes, aunque a veces no lo exprese como debiera.

Gracias a mi segunda familia: Claudia, David, Iván, Jimena, Luis, Mariana, Natali y Octavio, porque me alucinaron tanto como yo a mis gráficas y por las cosas cursis que ya ustedes saben. Gracias a quien me sostuvo durante las correcciones y me dio consejos sobre los asesores en la maestría...

Gracias a mis padres, porque ellos me dieron todo lo que tengo e hicieron todo lo posible para que lo tuviera. Esta tesis es sólo una pequeña muestra de que lo que han hecho por mí no ha sido en vano. Gracias a mi hermano, porque sí.

Gracias, Daniel, por estar siempre conmigo en todo lo que implicó hacer esta tesis. Si no fuera porque ya estás haciendo la tuya, sería nuestra. Gracias por todo.

# Contenido

Introducción .....	9
Marco Teórico .....	11
<i>Servicios Ecosistémicos del Suelo</i> .....	13
<i>Ciclaje de nutrientes</i> .....	17
Amonio y nitrato .....	20
Fosfato.....	22
<i>Alteraciones por el manejo</i> .....	23
<i>Regeneración natural y sucesión secundaria</i> .....	27
<i>Resinas de intercambio iónico</i> .....	31
Marco Conceptual.....	32
Zonas de estudio .....	35
<i>El bosque tropical seco en Chamela, Jalisco</i> .....	35
Sitios de estudio .....	38
<i>El bosque tropical húmedo en Chajúl, Chiapas</i> .....	40
Sitios de estudio .....	42
Método.....	44
<i>Diseño</i> .....	45
<i>Análisis en laboratorio</i> .....	48
<i>Análisis estadísticos</i> .....	49
Resultados .....	50
<i>Disponibilidad de nutrientes por sitio</i> .....	50
<i>Disponibilidad de nutrientes por categoría sucesional</i> .....	53
<i>Comparación de la disponibilidad relativa de N y P en ambos ecosistemas</i> .....	66
Discusión .....	69
Conclusiones .....	75
Referencias.....	77
Anexos.....	89

## Resumen

A raíz de los cambios originados por la humanidad en los sistemas naturales, ha sido necesario entender los impactos causados en los ecosistemas y los factores que se ven involucrados en su deterioro. En muchas ocasiones, el suelo y sus propiedades determinan muchas de las decisiones sobre el aprovechamiento de los ecosistemas. La fertilidad del suelo, entre otros factores, es una condicionante para la agricultura y la ganadería. En este trabajo se determinó y comparó la disponibilidad de N y P en el suelo en un gradiente sucesional de dos ecosistemas contrastantes: el bosque tropical seco (Chamela, Jal.) y el bosque tropical húmedo (Chajúl, Chis.). Se compararon las tasas de N y P disponibles en parcelas en uso ganadero (Chamela) o agrícola (Chajúl), parcialmente abandonadas y abandonadas con diferente tiempo en sucesión y sitios de bosque conservado que sirvieron de referencia para establecer los niveles de fertilidad en ausencia de manejo.

En Chamela, la disponibilidad de N, reducida por el uso como potreros, alcanzó valores similares a los del bosque conservado; las parcelas de mayor tiempo sucesional incluso presentaron concentraciones de N mayores. La cantidad de ortofosfatos, también disminuida en los potreros, aumentó gradualmente hasta alcanzar valores similares a los del bosque conservado y no los rebasó. La colocación de resinas en dos fechas diferentes en los sitios de Chamela permitió corroborar la influencia de la estacionalidad en los procesos biogeoquímicos de este ecosistema.

En Chajúl se observaron cambios mínimos no significativos con respecto al bosque conservado aun cuando se marcaron tendencias de aumento para el amonio y el ortofosfato, mientras que el nitrato disminuyó con el paso de los años.

La disponibilidad de N y P en los meses del estudio fue notablemente más alta en Chamela que en Chajúl, sobretodo la disponibilidad de nitrato. Sin embargo, dado que las mediciones no cubrieron todo el año y Chamela es altamente estacional mientras que Chajúl no lo es, no se puede asegurar que esa diferencia se mantenga para todo el año.

Las bajas diferencias en categorías sucesionales con respecto a los bosques conservados en ambos ecosistemas, sobretodo en Chajúl, sugieren que el tiempo de regeneración es un mejor predictor de la disponibilidad de nutrientes en Chamela que en Chajúl. Sin embargo, existen otros factores que regulan la disponibilidad de nutrientes en el suelo, tales como la vegetación, el tipo de suelo y el microclima en cada una de las parcelas, así como el manejo que se les ha dado, que no fueron abordados específicamente en este estudio.

La información obtenida es vital para entender el impacto del manejo sobre la dinámica de nutrientes en los dos ecosistemas y los cambios que se pueden dar al suspender el uso, la cual es necesario conocer para planear cualquier acción de manejo, recuperación o conservación.



## Abstract

Given the changes caused by humanity on natural systems, it has become necessary to understand their impacts and the factors that are involved in ecosystem degradation. Soil and its properties determine much of the decisions made about the use of ecosystems. Soil fertility, among other factors, greatly influences agriculture and cattle ranching. This study calculated and compared N and P availability in soil under a successional gradient in two contrasting ecosystems: a tropical dry forest in Chamela, Jalisco, Mex. and a tropical rainforest in Chajúl, Chiapas, Mex.

In Chamela, the availability of N, reduced in pastures, reached values similar to those found in the preserved forest; the oldest successional plots had even greater N concentrations. The amount of orthophosphate, also reduced in pastures, gradually increased up to similar values and did not go beyond the preserved forest values. The placement of resins in different dates in the Chamela sites allowed to confirm the influence of seasonality on biogeochemical processes within this ecosystem.

In Chajúl, differences from the preserved forest were minimal and not significant even though there was an increasing trend for ammonium and orthophosphate, and a decreasing trend for nitrate over successional time.

The absolute availability of N and P during the months studied was remarkably higher in Chamela than in Chajúl, especially for nitrate. Given that measurements do not cover the entire year, and Chamela is highly seasonal while Chajúl is not, it is not possible to affirm that this difference in N and P availability is maintained throughout the year.

The low differences from preserved forests found in both areas, but especially in Chajúl, suggest that successional time is a better predictor of N and P availability in Chamela than in Chajúl. There are, however, other factors regulating the availability of nutrients in soil such as vegetation, type of soil and microclimate, as well as the type of management, that were not specifically addressed in this study.

The information obtained in this study gives important insights for understanding the impact of management on the nutrient dynamics of both ecosystems, and the changes expected after withholding management, which are needed to plan any management, rehabilitation or conservation actions.

## Introducción

A raíz de los cambios originados por el hombre en los sistemas naturales, ha sido necesario no sólo entender los impactos causados en los ecosistemas, sino también estudiar los factores que se ven involucrados en el deterioro de las zonas naturales alteradas. Para ello, el estudio de los ecosistemas y sus diferentes componentes, en conjunto con el sistema social que en ellos se desarrolla, ha sido crucial para comprender los procesos naturales que se dan en los ecosistemas y las fuerzas antrópicas que impulsan, promueven o dirigen procesos de cambio en ellos. El análisis detallado de cada uno de sus componentes y sus interacciones, considerando las conexiones que tiene con el sistema social en el que está inmerso, facilita el entendimiento de estas relaciones, que depende de los componentes a analizar, así como de la manera de hacerlo.

Un ecosistema se define como la unidad que comprende una comunidad (o comunidades) de organismos y su entorno abiótico, a cualquier escala, en la cual existen flujos continuos de materia y energía en un sistema interactivo abierto (Willis, 1997). Los componentes biológicos de los ecosistemas terrestres son las plantas, los animales, los hongos y diversos microorganismos. Los componentes abióticos son el agua, la atmósfera (reguladores climáticos) y el suelo (Tansley, 1935). Dentro de los componentes abióticos de mayor importancia en los ecosistemas está el suelo y sus componentes físico-químicos, cuyas características afectan de manera importante tanto su estructura como su funcionamiento.

La disponibilidad de nutrientes en el suelo es uno de los reguladores más significativos de la producción primaria de los ecosistemas. Junto con otros factores, la disponibilidad de nutrientes determina el rendimiento en las zonas manejadas, sobre todo en parcelas con manejo agrícola o de pastoreo. El mantenimiento de la fertilidad del suelo es una condición previa para los procesos biogeoquímicos elementales que se producen en los suelos de tierras de cultivo y sistemas

naturales (Peña-Claros et al., 2012). Los suelos que se desarrollaron durante miles de años pueden ser erosionados en pocos años o décadas, causando la pérdida de la capacidad productiva de los ecosistemas y la acumulación de nutrientes en llanuras de inundación en tierras bajas, estuarios y costas (Chapin III et al., 2011). La estimación de dichas pérdidas bajo diferentes escenarios de uso de suelo es necesaria para sustentar decisiones futuras que sean óptimas para asegurar la provisión de servicios ecosistémicos (Ditt et al., 2010).

En este estudio se identificó el estado en que se encuentra y se exploró la rapidez con la que se recupera la disponibilidad de N y P en relación a los niveles encontrados en el bosque conservado; pues para considerar la disponibilidad de nutrientes en alguna parcela como buena o mala, es necesario compararla con los valores que se encontrarían en el sitio si no se estuviera manejando. Una vez contestada esa pregunta, es necesario saber qué es lo que pasaría con la parcela una vez que se abandona el tipo de manejo utilizado y así explorar su capacidad para volver a la condición original, ya que no todos los procesos ecosistémicos tienen la misma sensibilidad o la misma resistencia a las perturbaciones naturales o antrópicas (Holling, 1973). Por ello, en este estudio se trabajó con cronosecuencias de parcelas en uso y con vegetación secundaria, que aportan información sobre la pérdida o ganancia de nutrientes en el suelo a medida que pasa el tiempo. Las cronosecuencias pueden contribuir a explicar la tasa de recuperación de nutrientes en las parcelas una vez que éstas se abandonan, información sumamente importante para definir la sensibilidad de los procesos ecosistémicos y proponer las acciones pertinentes para el manejo de los ecosistemas. Debido a que para cada ecosistema operan diferentes procesos y escalas temporales, el estudio se realizó en dos ecosistemas contrastantes: el bosque tropical seco y el bosque tropical húmedo.

El objetivo de este estudio es determinar y comparar la disponibilidad de N y P en el suelo en un gradiente sucesional de bosque tropical seco y bosque tropical húmedo. Los objetivos específicos de este estudio son:

- a) Determinar la disponibilidad de amonio, nitrato y ortofosfato en el suelo, utilizando la técnica de resinas de intercambio iónico, en un ecosistema de bosque tropical seco (Chamela, Jalisco) y en un ecosistema de bosque tropical húmedo (Chajúl, Chiapas).
- b) Estimar y comparar las trayectorias de la recuperación de nutrientes disponibles en el suelo en distintas etapas de la sucesión en ambos ecosistemas, tomando como referencia el bosque conservado.

Este estudio se realizó en el marco del proyecto “Sucesión secundaria en bosques tropicales: recuperando biodiversidad, funciones y servicios del ecosistema (ReSerBos)”, por lo que el diseño del estudio se acopla al establecido dentro del proyecto y los datos obtenidos se incorporarán a un estudio interdisciplinario.

### **Marco Teórico**

El suelo es el sistema de soporte físico de la vegetación terrestre, es una fuente de agua y nutrientes para las plantas y microorganismos. Así mismo, es el hábitat para un sinnúmero de organismos descomponedores y animales, sosteniendo una cadena trófica muy compleja. Las propiedades físicas y químicas de los suelos influyen fuertemente en todos los aspectos del funcionamiento de los ecosistemas que, a su vez, determinan las propiedades físicas, estructurales y químicas de los suelos (Amundson et al., 2007).

Cinco factores controlan la formación y las características de los suelos: (1) el material parental es generado por el ciclo de las rocas, en el que se forman, se levantan y se intemperizan para producir los materiales de los que se deriva el suelo; (2) el clima es el factor que determina más fuertemente los procesos y tasas de formación del suelo; (3) la topografía modifica estas tasas en el ámbito local a través de sus efectos sobre el microclima y el equilibrio entre el desarrollo del suelo y la erosión; (4) los organismos también influyen fuertemente en el desarrollo del suelo a través de sus efectos sobre el ambiente físico y químico; (5) el tiempo integra el impacto de todos los factores en el desarrollo del suelo a largo plazo (Chapin III et al., 2011).

La fertilidad del suelo depende en gran medida de la cantidad, calidad y tasas de transformación de la materia orgánica, del material parental y el clima, pero también es sensible a ciertos procesos ecosistémicos como la pérdida de suelo por erosión debido al sobrepastoreo y entradas de nitrógeno por especies pioneras (Amundson y Jenny, 1997). Los macronutrientes en la matriz del suelo, cuya presencia y disponibilidad determinan la fertilidad del mismo, son C, N ( $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NO}_3^-$ ) y P ( $\text{PO}_4^{3-}$ ); además de los micronutrientes S, K, Mg y Ca. La dinámica natural que regula la disponibilidad de estos elementos se estudia dentro de los ciclos biogeoquímicos.

Desde la perspectiva del manejo, muchas de las decisiones sobre el aprovechamiento de los ecosistemas se determinan en función del suelo y sus propiedades. La fertilidad del suelo, entre otros factores, es una condicionante del tipo de manejo que se da a cierta zona, sobre todo para la agricultura y la ganadería. Se busca que las parcelas que son utilizadas para el cultivo tengan los nutrientes suficientes para tener un rendimiento alto y, de no ser así, agregar los nutrientes faltantes. Para la ganadería se busca que la parcela pueda sostener una producción, principalmente de pastos y herbáceas, que pueda mantener el consumo del ganado.

### *Servicios Ecosistémicos del Suelo*

Los servicios ecosistémicos (SE) son las condiciones y procesos con los cuales los sistemas naturales sostienen y satisfacen la vida humana. Éstos incluyen la provisión, la regulación y los servicios culturales que afectan directamente a las personas, así como los servicios de soporte necesarios para mantener los otros servicios (MEA, 2003). Los SE incluyen la estructura del ecosistema, así como sus procesos y funciones, que son consumidos o utilizados por la humanidad, ya sea directa o indirectamente. Las funciones o procesos se convierten en servicios cuando se traducen en beneficios tangibles e intangibles para los seres humanos (Fisher et al., 2008).

La clasificación de los SE (Figura 1) separa los beneficios que obtiene la sociedad de los ecosistemas en (1) servicios de provisión: productos directos obtenidos del ecosistema; (2) servicios de regulación: beneficios obtenidos por el mantenimiento de procesos del ecosistema; (3) servicios culturales: beneficios no materiales que obtiene el ser humano por enriquecimiento espiritual, desarrollo cognitivo o recreación; y (4) servicios de soporte: los necesarios para la presencia de los demás SE.



**Figura 1. Servicios Ecosistémicos (MEA, 2003)**

Los SE son el resultado de interacciones complejas entre las especies y su entorno abiótico, sus patrones de utilización y las diversas percepciones de los beneficiarios (Fisher et al., 2008). El suelo es considerado la comunidad biológica más compleja, por lo que la caracterización de los servicios que provee ha sido difícil y poco común.

Los suelos albergan una enorme biodiversidad, en términos de abundancia, número de especies y funciones de los organismos. Los organismos y sus interacciones son fundamentales para muchos procesos y funciones, incluyendo la descomposición de materia orgánica, el ciclaje de nutrientes, la formación de la estructura del suelo, la regulación de plagas y biorremediación de contaminantes en el suelo. La pérdida de la biodiversidad del suelo causada por la expansión, intensificación y mecanización de la agricultura ha sido identificada como un problema importante en todo el mundo. Presiones relacionadas a estos problemas incluyen la erosión del suelo, la

pérdida de materia orgánica, la compactación, la contaminación, la salinización y el cambio climático (Pulleman et al., 2012).

Dominati *et al.* (2010) determinaron los siguientes como los principales SE provistos por el suelo:

- Mantenimiento de la fertilidad: los ciclos de nutrientes y sus fases en el suelo garantizan la fertilidad del mismo y el suministro de nutrientes a las plantas, así como su almacén en el suelo.
- Filtración y depósito: los suelos intervienen en el ciclo hidrológico al purificar el agua que pasa a través de la matriz del suelo. También almacenan agua para las plantas y participan en la mitigación de inundaciones.
- Estructura: los suelos proporcionan apoyo físico a los ecosistemas y los asentamientos e infraestructuras humanas.
- Regulación climática: los suelos participan en la regulación del clima a través de la captura de C y la regulación de emisiones de gases de efecto invernadero ( $N_2O$  y  $CH_4$ ).
- Conservación de la biodiversidad: el suelo es el hábitat de miles de especies con diferentes funciones, tales como la eliminación de desechos y materia orgánica muerta.
- Fuente de recursos: los suelos pueden ser una fuente de materiales como arcilla y metales.

Existe una fuerte relación entre los atributos funcionales de los organismos del suelo, las funciones de los ecosistemas y los servicios que proveen (Figura 2). En el suelo, los SE son la



conjunción de agregaciones funcionales y procesos biogeoquímicos que son de beneficio directo para la sociedad (Kibblewhite et al., 2008).

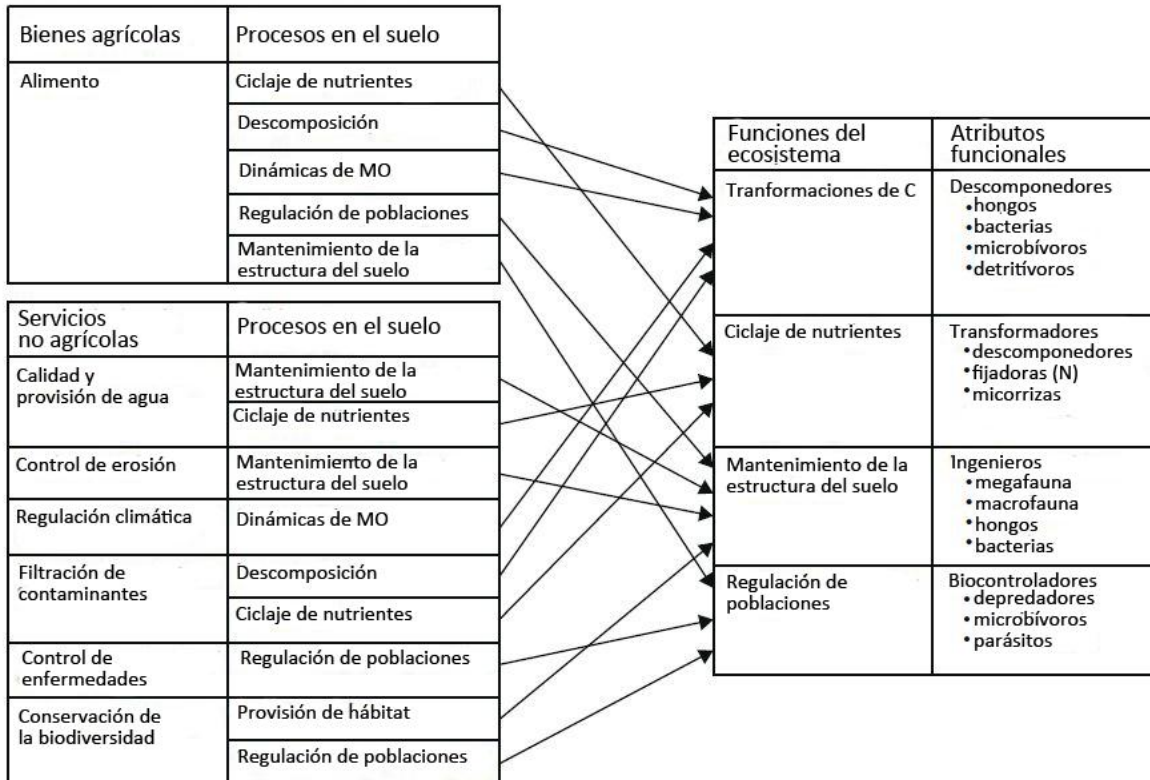


Figura 2. SE provistos por las comunidades del suelo (Kibblewhite et al., 2008)

El suelo provee una amplia gama de SE que son esenciales para el funcionamiento de ecosistemas naturales y gestionados. La comunidad de organismos del suelo puede tener efectos directos e indirectos sobre la productividad de éstos. Los impactos directos ocurren cuando los organismos afectan el rendimiento del cultivo inmediatamente. Los efectos indirectos incluyen la participación en los ciclos de nutrientes, la modificación de la estructura del suelo y las interacciones en la red alimentaria que a largo plazo afectan la productividad de las parcelas (Barrios, 2007).

### *Ciclaje de nutrientes*

El ciclaje de nutrientes (Figura 3) implica la entrada de nutrientes a los ecosistemas, sus transformaciones y transferencias internas entre plantas, microbios, consumidores y ambiente, concluyendo con su salida de los ecosistemas. Los nutrientes se vuelven disponibles en los ecosistemas principalmente a través de la descomposición de la materia orgánica y en menor medida del transporte lateral, la intemperización química de las rocas, la fijación biológica y el depósito de nutrientes en la atmósfera y gases por lluvia o viento. Los procesos de ciclaje internos incluyen la conversión de formas orgánicas a inorgánicas y viceversa, reacciones químicas que cambian los elementos de una forma iónica a otra, absorción por plantas y microbios y el intercambio de nutrientes dentro de la matriz del suelo. Los nutrientes se pierden del ecosistema por lixiviación, emisión de gases, erosión por viento y agua, fuego y extracciones de biomasa (Chapin III et al., 2011).

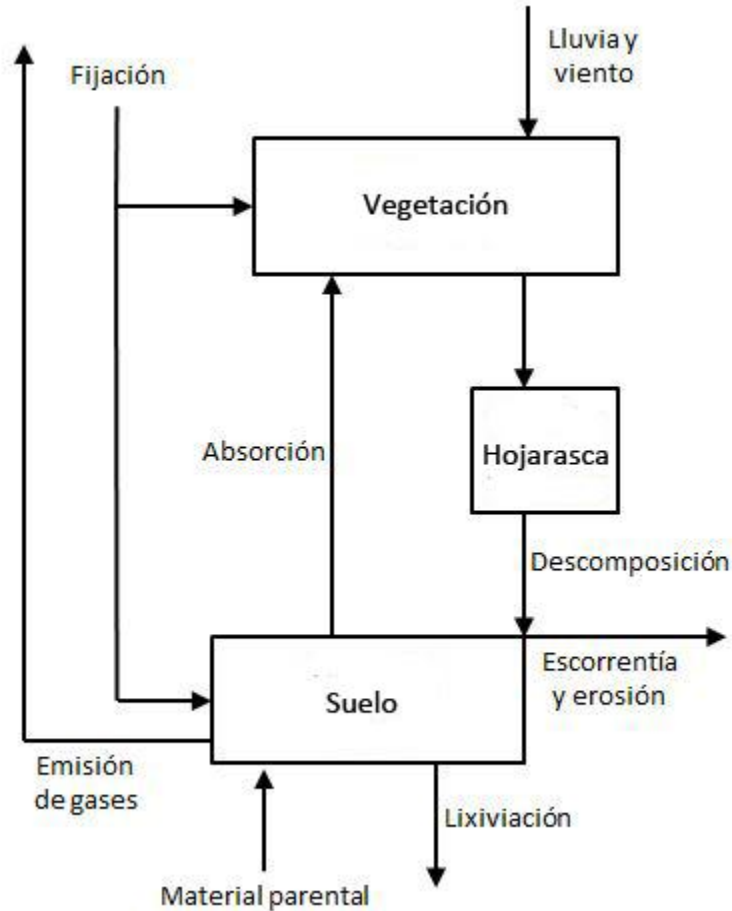


Figura 3. Diagrama del ciclaje de nutrientes. Basado en Nye y Greenland, 1960

El nitrógeno y el fósforo generalmente son nutrientes poco disponibles en la solución del suelo, por lo que con mayor frecuencia limitan la productividad de los bosques (Elser et al., 2007). Ambos son componentes esenciales para el metabolismo, por lo que las plantas asignan ambos nutrientes preferentemente a tejidos metabólicamente activos, como hojas y raíces finas, que mejoran la capacidad de las plantas para capturar recursos (Imai et al., 2010; Martínez-Sánchez, 2006). Ambos elementos entran al ecosistema a través de vías diferentes (Figura 4): el nitrógeno en la matriz del suelo proviene de la atmósfera, disponible a través de la fijación, principalmente biológica; el fósforo proviene de la intemperización de minerales primarios durante miles de años.

El suministro a escala ecosistémica de nitrógeno y fósforo se desacopla y con el tiempo los suelos son más propensos a ser limitados por P que por N (Vitousek, 1984).

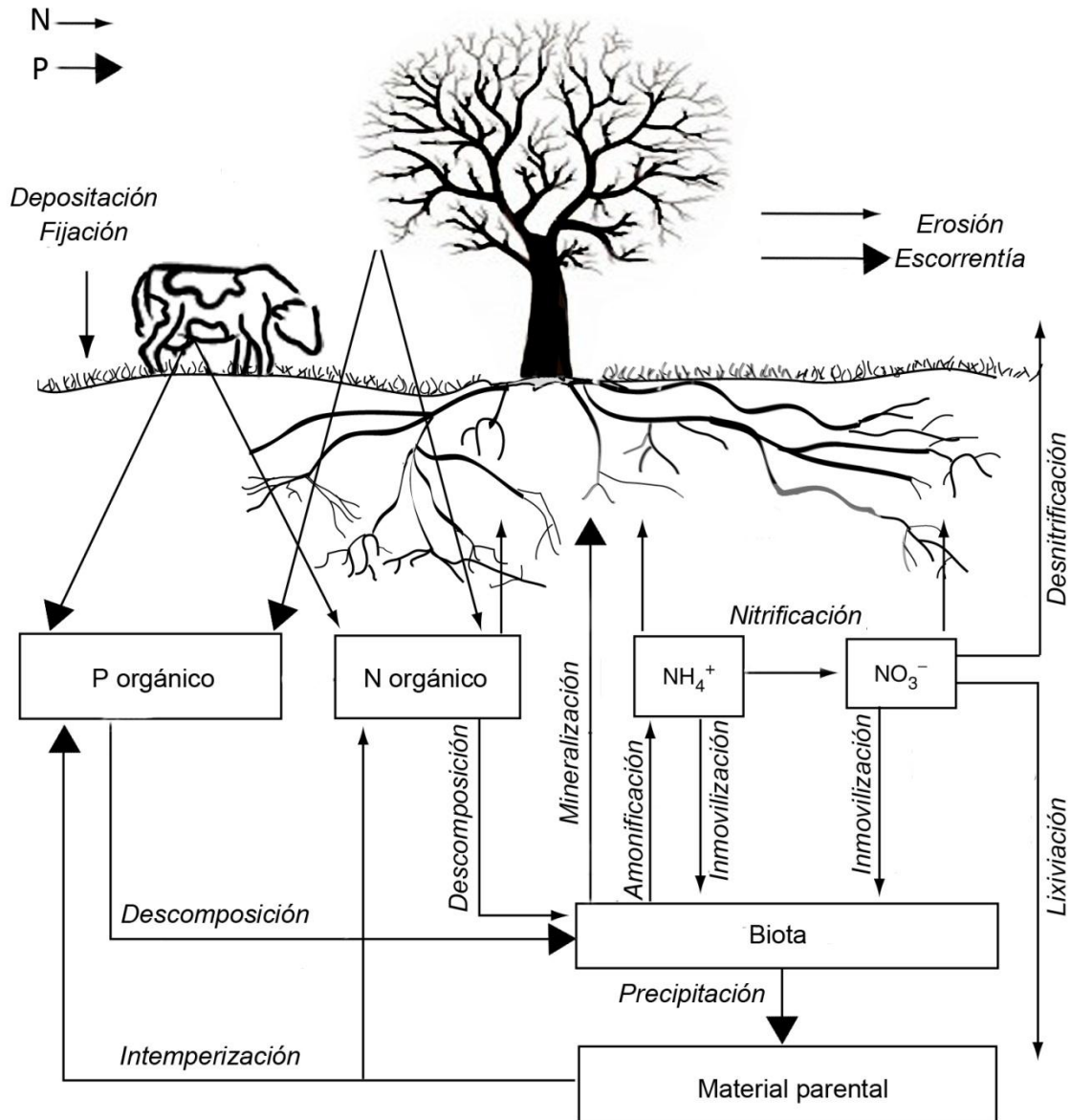


Figura 4. Ciclos de N y P. Basado en Chapin III et al., 2011

La mayor parte del N y el P requeridos para el crecimiento de plantas se suministra por la descomposición de la hojarasca y de la materia orgánica del suelo (Oziegbe et al., 2011). Las

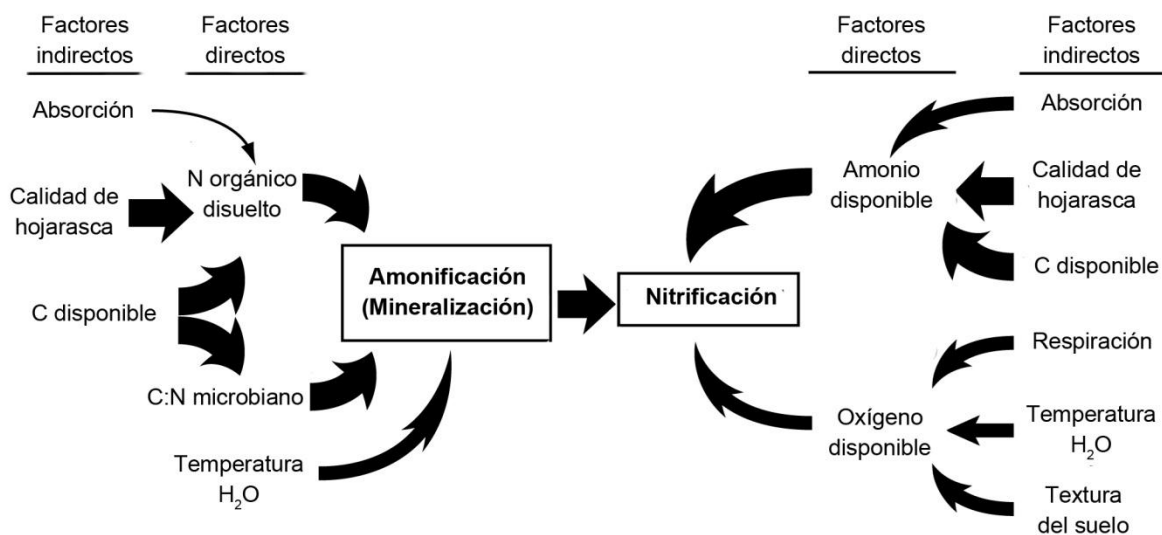
entradas y salidas hacia o desde los ecosistemas son una pequeña fracción del total de nutrientes que se reciclan internamente, por lo que son sistemas relativamente cerrados. Las actividades humanas tienden a aumentar las entradas y salidas en relación con los movimientos internos y hacen que los ciclos sean más abiertos (Childers et al., 2011).

### Amonio y nitrato

La fijación biológica del nitrógeno es la principal entrada de N a los ecosistemas; en menor proporción, el depósito de N atmosférico y mínimamente la intemperización de rocas sedimentarias (Bernal et al., 2012). Sólo las bacterias fijadoras de nitrógeno tienen la capacidad de romper el triple enlace del N atmosférico y reducirlo a amonio. Esta reacción requiere una alta cantidad de energía y por lo tanto se produce únicamente cuando las bacterias tienen un suministro abundante de C y de P para realizarla (Rütting et al., 2011). La fijación de nitrógeno está acotada a ambientes con alta disponibilidad de luz, pues a medida en que el dosel va cerrándose durante la sucesión, la energía luminosa se convierte en una limitante para el establecimiento de plantas fijadoras de nitrógeno (Chapin III et al., 2011).

En los ecosistemas naturales, la mayor parte del nitrógeno absorbido por las plantas se hace disponible inicialmente con la despolimerización extracelular a través de la descomposición de la materia orgánica (Parsons y Congdon, 2008). A medida que los microbios descomponen la materia orgánica muerta, el nitrógeno se libera en forma de nitrógeno orgánico disuelto (NOD). Debido a que el crecimiento microbiano es a menudo limitado por C, los microbios descomponen NOD para obtener energía y secretan  $\text{NH}_4^+$  en el suelo (Montaño et al., 2007). Este proceso se denomina mineralización de nitrógeno o amonificación (Figura 5).

En algunos ecosistemas, las bacterias nitrificantes, que utilizan amonio como fuente de energía, convierten algo o todo el exceso de amonio en la matriz del suelo en nitrito ( $\text{NO}_2^-$ ) y posteriormente en nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ); este proceso, que requiere de condiciones aerobias, se conoce como nitrificación (Figura 5). Cuando el N orgánico es insuficiente para satisfacer las necesidades microbianas, las comunidades absorben nitrógeno inorgánico como  $\text{NH}_4^+$  de la solución del suelo (Fenn et al., 1998; Vitousek y Matson, 1988).



**Figura 5. Factores que determinan los procesos de amonificación y nitrificación de N en el suelo. Modificado de Chapin III et al., 2011**

La volatilización de amoníaco, la desnitrificación (producción de  $\text{N}_2\text{O}$  y  $\text{N}_2$ ) y la lixiviación son las principales vías de pérdida de nitrógeno de los ecosistemas. Estos procesos tienden a eliminar el nitrógeno que se acumula por encima de las necesidades de plantas y microbios (Hedin et al., 2009).

## Fosfato

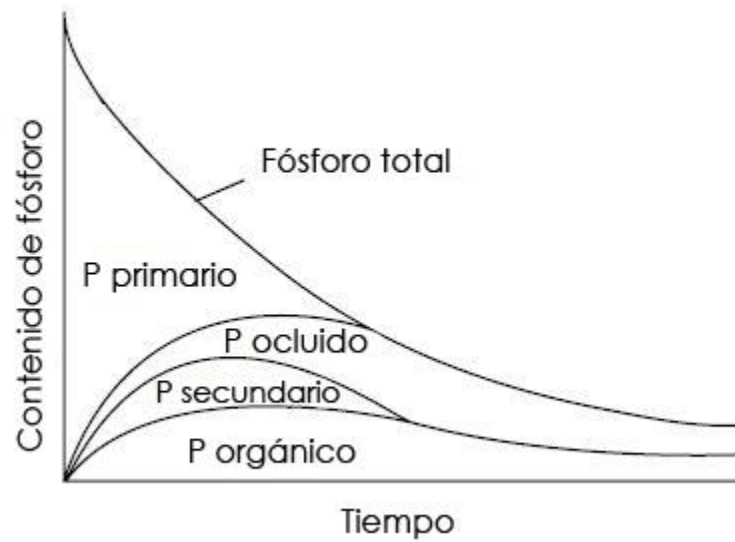
El fosfato ( $\text{PO}_4$ ) es la principal forma de fósforo inorgánico disponible en el suelo. Inicialmente, el fosfato es atraído a ciertos minerales a través del intercambio de aniones; una vez allí, se vuelve menos disponible para las plantas al formar enlaces covalentes con ciertos metales sobre la superficie mineral (Chapin III et al., 2011). También puede unirse con minerales solubles para formar precipitados insolubles. Estas reacciones de precipitación ayudan a explicar por qué en suelos altamente degradados de los trópicos hay una muy baja disponibilidad de P y por qué el crecimiento de los bosques en esos suelos está limitado por fósforo (Vitousek, 1984).

La mayor disponibilidad de fosfato está restringida a un rango de pH del suelo entre 6.5 y 7.5. A pH bajos, elementos como Fe, Al y Mn son bastante solubles y reaccionan con el fosfato para formar compuestos insolubles. En suelos con altas concentraciones de Ca y Mg, que normalmente se encuentran a pH altos, se crean precipitados de fosfato de calcio, reduciendo la disponibilidad de P en la solución del suelo (Yang y Post, 2011).

La biomasa microbiana representa del 20 a al 30% del fósforo orgánico en los suelos (Campo et al., 1998), mucho mayor que la proporción de carbono microbiano (alrededor de 2%) o nitrógeno (aproximadamente 4%) (Jonasson et al., 1999; Smith y Paul, 1990). Por lo tanto, la biomasa microbiana es un reservorio importante de fósforo disponible, sobre todo en los ecosistemas con suelos altamente básicos o ácidos que unen P a superficies minerales, así como los compuestos orgánicos en el suelo que también regulan, directa e indirectamente, la disponibilidad de P (Cuevas y Lugo, 1998).

La disponibilidad de fósforo para las plantas es relativamente alta en etapas tempranas del desarrollo del suelo y disminuye posteriormente (Figura 6). El sustrato geológico recién expuesto es relativamente rico en minerales intemperizables que liberan fósforo. Esta liberación conduce a

la acumulación de formas orgánicas y fácilmente solubles. A medida en que los minerales primarios desaparecen y los minerales secundarios capaces de absorber P se acumulan, una proporción cada vez mayor del fósforo restante en el sistema se retiene en formas no disponibles (Jin et al., 2000).



**Figura 6. Efectos de la intemperización y desarrollo del suelo a largo plazo sobre la distribución y disponibilidad de P (Walker y Syers, 1976).**

En la mayoría de los suelos, la unión de fosfato a la materia orgánica o a minerales del suelo causa el 90% de la pérdida de P que se produce a través de la escorrentía superficial y la erosión y no a través de la lixiviación de fosfato soluble (Tiessen, 2008).

#### *Alteraciones por el manejo*

Durante los últimos 40 años, el aumento de la población humana junto con las agresivas actividades agrícolas e industriales han alterado fuertemente los procesos del suelo en todas las regiones del mundo (Jim, 1998). Las actividades humanas afectan directamente los suelos debido



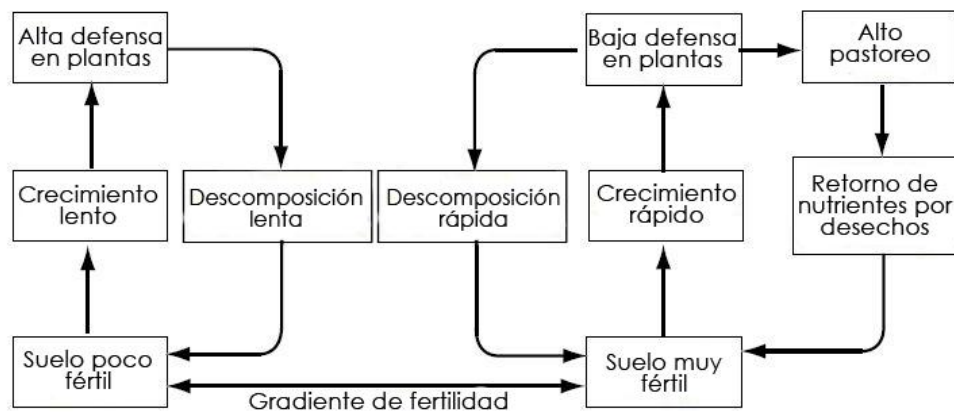
principalmente al cambio de uso de suelo, en el que se incluye la destrucción de la cobertura vegetal original, el aumento en los insumos de nutrientes y riego, la alteración del microambiente en el suelo y el aumento en la pérdida de éste por erosión. Estas alteraciones afectan los procesos reguladores de la formación y mantenimiento del suelo, así como la regulación del ciclaje de nutrientes (Chapin III et al., 2011).

En las zonas tropicales, el manejo más común para establecer parcelas de uso agropecuario es la roza-tumba-quema (Maass, 1995; Romero-Duque, 2008), que al eliminar el total de la vegetación presente, tiene efectos directos sobre la estructura y el funcionamiento del ecosistema. En la región de Chamela, en la costa de Jalisco, el uso continuo de la roza-tumba-quema de bosque tropical seco y de rozas o quemas de limpieza para el mantenimiento de parcelas, genera a largo plazo la pérdida de diversidad vegetal nativa y propicia el establecimiento de matorrales espinosos cerrados (Burgos y Maass, 2004). En otros bosques estacionales este manejo prolongado permite la colonización de especies exóticas (Molina Colón y Lugo, 2006; Romero-Duque et al., 2007).

La presencia de ganado altera la composición vegetal y causa compactación del suelo, lo que interviene en los procesos biogeoquímicos del mismo; también aumenta la productividad de los ecosistemas productivos y reduce la productividad de los improductivos (Frank et al., 2002; Pastor et al., 2006) (Figura 7). La presencia de herbívoros acelera la rotación de la biomasa vegetal y el retorno de los nutrientes disponibles en el suelo en forma de heces y orina. Esto acorta los ciclos de descomposición y mineralización de nitrógeno y aumenta la producción de vegetación (Frank y Evans, 1997; Risch et al., 2007). Sin embargo, también reducen indirectamente el ciclo de nutrientes al retener y reciclar de manera eficiente N y P (Barboza et al., 2009), promoviendo

reducciones en las tasas de descomposición que disminuyen la fertilidad del suelo debido a la inmovilización de nutrientes por microorganismos (Pastor et al., 2006).

Por lo anterior, los potreros pueden ser más productivos cuando son manejados moderadamente que en la ausencia de herbívoros. Sin embargo, el pastoreo en muchos ecosistemas manejados supera la capacidad de carga de las parcelas, reduciendo la producción y cubierta vegetal y aumentando la erosión del suelo, causando una disminución de la fertilidad de éste y la productividad del ecosistema (Burgos y Maass, 2004; Maass et al., 1988; Maass, 1995; Romero-Duque et al., 2007).



**Figura 7. Efecto del pastoreo sobre la fertilidad del suelo (Chapin III, 1991)**

La roza-tumba-quema también genera una reducción de la biomasa y los almacenes de nutrientes (Romero-Duque, 2008). En el bosque tropical húmedo la biomasa varía entre 143 y 1,174 Mg ha<sup>-1</sup> (De Jong et al., 2000); para el caso del bosque tropical seco, la biomasa oscila entre 28 y 268 Mg ha<sup>-1</sup> (Martínez-Yrizar, 1995). En praderas originadas a partir de estos bosques la biomasa varía entre 53 y 119 Mg ha<sup>-1</sup> (Hughes et al., 2000). En la región de Chamela la pérdida de biomasa por roza-tumba-quema es de hasta un 82% (Jaramillo et al., 2003). Los cambios en los

almacenes ecosistémicos de nutrientes debidos al cambio de uso de suelo se deben en su mayoría a estas pérdidas de biomasa. La transformación del bosque tropical seco a pradera ocasiona también un aumento significativo en el contenido de nitrógeno inorgánico y del pH del suelo (García-Oliva y Maass, 1998) y una disminución de las tasas de mineralización de nitrógeno (Ellingson et al., 2000), así como la pérdida de nutrientes del sistema. Inmediatamente después de la roza-tumba-quema, las cenizas contienen  $27.2 \text{ kg ha}^{-1}$  de N y  $11.2 \text{ kg ha}^{-1}$  de P. Un mes después, contienen  $7.2 \text{ kg ha}^{-1}$  de N y  $5.3 \text{ kg ha}^{-1}$  de P, lo que sugiere que el 74% del N y el 55% del P se pierden de la parcela antes de la primeras lluvias de la temporada de crecimiento (Giardina et al., 2000).

En la década de 1980 en la región de Chamela, el 3.8% del bosque tropical seco era convertido anualmente a parcelas para agricultura, praderas y otros usos (De Ita-Martínez, 1983). Esto es particularmente alarmante dado que los bosques secos del occidente de México son los de mayor riqueza de especies y de endemismos, tanto de especies como de géneros (Lott y Atkinson, 2002). La conservación de este ecosistema, así como la recuperación de algunas áreas, son necesarias para el mantenimiento de las funciones ecológicas, diversidad biológica (Romero-Duque, 2008) y los servicios ecosistémicos (Maass et al., 2005).

En la zona de Chajúl, en Chiapas, el paisaje fragmentado cubre poco más de 67,000 ha. En 1975, diez años después de la colonización humana, el bosque tropical húmedo conocido como la Selva Lacandona cubría 92.5% de la superficie en la región y la agricultura de temporal y la vegetación secundaria cubrían únicamente el 0.8% (Mendoza y Dirzo, 1999). Hoy en día, el bosque conservado se ha reducido a sólo el 45.5% de la superficie total original, mientras que los pastizales inducidos para el pastoreo ahora ocupan el 29.8%. Algunos fragmentos se conservan para el ecoturismo, los demás presentan un mayor nivel de perturbación, con una mayor

regeneración secundaria en el sotobosque (Navarrete y Halffter, 2008). En el paisaje fragmentado hay una constante pérdida de especies animales y vegetales (García del Valle et al., 2005; Naranjo et al., 2004).

Aunque los efectos de la transformación de los diferentes tipos de bosques varían, siguen un patrón general (Romero-Duque, 2008). Causan, a tasas aceleradas, alteración en la estructura y la composición de la vegetación (Burgos y Maass, 2004; Castellanos et al., 2001; Romero-Duque et al., 2007), así como en los almacenes y la dinámica de los nutrientes, (Ellingson et al., 2000; García-Oliva et al., 1999; Jaramillo et al., 2003) a escalas locales, regionales y globales. Igualmente, provoca la pérdida de fertilidad del suelo (Giardina et al., 2000; Molina Colón y Lugo, 2006) al perderse nutrientes del ecosistema debido a la deforestación, la combustión, la lixiviación y la erosión (Cotler y Ortega-Larrocea, 2006; García-Oliva, 1992; Maass et al., 1988). Una vez que se remueve la vegetación, la pérdida de suelo por erosión se intensifica, contribuyendo a la pérdida de nutrientes del sistema (Maass, 1995). No obstante, en la actualidad, los bosques secundarios producto de las actividades humanas se han convertido en el tipo de cobertura vegetal más común en las regiones tropicales (Brown y Lugo, 1990).

#### *Regeneración natural y sucesión secundaria*

La sucesión está definida como el cambio direccional en el tiempo de la composición de especies y estructura de la vegetación. Cuando esto ocurre en áreas donde disturbios naturales o humanos han perturbado la continuidad del bosque y por consiguiente han abierto un espacio para la colonización de plantas y la regeneración de vegetación, es llamada sucesión secundaria (Corlett, 1994). La sucesión es un proceso complejo cuyas tres causas principales, la disponibilidad de espacio, la diferencia en la disponibilidad de especies y la diferencia en el funcionamiento de

especies, son influenciadas por distintos factores actuando en diferentes escalas espaciales, temporales y organizacionales (Pickett et al., 1987; West et al., 1981).

El proceso de sucesión secundaria de los ecosistemas depende del régimen de disturbio (su severidad, intensidad, frecuencia, tipo y tamaño), de los mecanismos de regeneración, la disponibilidad de micro-hábitats para el establecimiento y de nutrientes disponibles para el crecimiento (Uhl, 1987). Los mecanismos que determinan la sucesión secundaria son la dispersión de semillas de fuentes cercanas, el banco de semillas, el banco de plántulas y el rebrote (Gerhardt, 1993; Guariguata y Ostertag, 2001; Miller y Kauffman, 1998; Rico-Gray y García-Franco, 1992), mientras que los procesos que la determinan son la facilitación, las interacciones competitivas, la herbivoría y la variación estocástica del ambiente (Chapin III et al., 2011). Todos estos procesos originan comunidades vegetales con características estructurales y funcionales propias, que en el caso de los ecosistemas dominados por árboles se denominan bosques secundarios (Currie y Nadelhoffer, 2002). Estos últimos están constituidos por vegetación leñosa de carácter sucesional que se desarrolla sobre tierras cuya vegetación original fue destruida por actividades humanas (Smith et al., 1997).

Tanto en los bosques tropicales húmedos como en los bosques tropicales secos, la regeneración cambia bajo sistemas de uso intensivo y extensivo. En los sitios donde se remueve la vegetación y/o se realizan quemadas ligeras, las especies que dominan son las preexistentes (banco de semillas, banco de plántulas y rebrote), mientras que en los sitios donde se practica una remoción más severa (e.g. con maquinaria) o se realizan quemadas intensas, dominan las especies que llegan por dispersión (Kennard et al., 2002); su establecimiento en el bosque tropical seco depende de la disponibilidad de agua, a diferencia del bosque tropical húmedo donde depende de la disponibilidad de luz.

Durante la sucesión secundaria se dan cambios en los patrones de asignación de biomasa de las plantas. En los estados sucesionales tempranos, la biomasa se asigna principalmente a la producción de hojas y raíces finas, mientras que en estados tardíos la biomasa es asignada, en su mayoría, a la producción de material estructural y de soporte, como tallos leñosos y raíces gruesas; es decir, los ecosistemas pueden recuperar más rápidamente las características funcionales que la composición florística existentes previas al disturbio (Guariguata y Ostertag, 2001).

En los bosques secundarios originados por actividades humanas, la cantidad de nutrientes es generalmente mayor en el suelo que en la vegetación, por lo que el suelo provee un capital importante de nutrientes para la sucesión (Brown y Lugo, 1990). Con la sucesión se acumula la biomasa aérea, aumenta consecuentemente la entrada de materia orgánica al suelo y con ella la de nutrientes (Lamb, 1980; Werner, 1984; Williams-Linera, 1983).

A menos que las áreas clareadas sean gravemente degradadas, la sucesión secundaria en los bosques tropicales húmedos involucra cuatro fases, caracterizadas por cambios de dominancia de herbáceas y arbustos a pioneras transitorias, a pioneras persistentes y finalmente especies de sombra típicas del bosque maduro. En general, transcurren varias décadas antes de que el bosque recupere su diversidad y riqueza en especies; así como sus rasgos estructurales, tales como altura, área basal, cobertura de follaje, y densidad de troncos (Brown y Lugo, 1990; Guariguata y Ostertag, 2001; Sheil, 2001). La sucesión secundaria del bosque tropical seco es menos variable, florísticamente más simple y tiene menos etapas seriales que el bosque húmedo (Ewel, 1980; Lugo y Murphy, 1986). Estas características, en combinación con la alta ocurrencia de rebrotes y menor complejidad en su estructura, llevaron a la hipótesis de que los bosques tropicales secos tienen el

potencial de recuperarse más rápidamente y por lo tanto son más resilientes que los bosques tropicales húmedos.

Diferentes estudios han permitido la evaluación comprensiva de los cambios en la composición y la estructura de comunidades; y en menor grado, en el funcionamiento del ecosistema (Brown y Lugo, 1990; Finegan, 1996; Guariguata y Ostertag, 2001). También se han estudiado las características de las especies en diferentes estados de regeneración (Bazzaz y Pickett, 1980), así como las dinámicas sucesionales a nivel de comunidades (Chazdon et al., 2007; van Breugel et al., 2006). Los principios desarrollados se han utilizado con eficacia para la restauración forestal y las prácticas de gestión. Estudiar los bosques secundarios permite evaluar los efectos y consecuencias de los disturbios producidos por las actividades humanas sobre la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas (Brown y Lugo, 1990; Currie y Nadelhoffer, 2002) que actualmente dominan el paisaje antes cubierto por bosques primarios.

Estudios sobre la disponibilidad de nutrientes bajo gradientes sucesionales se han realizado en diferentes ecosistemas (Durán et al., 2008; Gomes y Luizão, 2012; Göransson et al., 2011; Lagerdtröm et al., 2009; McDonald y Healey, 2000; Raharimalala et al., 2010; Schedlbauer y Kavanagh, 2008; Sharma et al., 2009; Vitousek et al., 1989). Tanto en Chamela (Campo et al., 2001; Giardina et al., 2000; Romero-Duque, 2008) como en Chajúl (Cuevas-Reyes et al., 2003; Siebe et al., 1996), la determinación de la disponibilidad de nitrógeno y fósforo se ha realizado en varias ocasiones y contextos, con mediciones puntuales por extracción directa del suelo. La técnica de resinas para determinación de nitrógeno y fósforo en la solución del suelo se ha utilizado en diferentes bosques tropicales secos (Lugo y Murphy, 1986; Zou et al., 1992) y húmedos (Agbenin et al., 2002; Imai et al., 2010). Sin embargo, en Chamela y Chajúl esta técnica no ha sido la más utilizada (Rentería et al., 2005), aun cuando se ha demostrado que es un mejor método para

realizar este tipo de estudios (Binkley y Matson, 1983; Binkley, 1984; Gibson, 1986; Hübner et al., 1991).

#### *Resinas de intercambio iónico*

Las resinas de intercambio iónico son polímeros capaces de intercambiar ciertos iones en su superficie con iones en solución que pasan a través de éstas. Están compuestas con sales insolubles que les permiten intercambiar tanto iones positivos como negativos y en su forma hidrogenada, la resina puede ser usada para determinar la concentración total de iones en una solución (Alchin, 1998). Su uso en el suelo permite entender la heterogeneidad espacial y temporal de la provisión de nutrientes (Gibson, 1986; Subler et al., 1995). La técnica de resinas para medir nutrientes en el suelo se basa en la introducción de bolsas llenas de resina por un periodo de tiempo determinado. Durante éste, la resina intercambia y retiene iones de la solución del suelo por los iones de menor afinidad de intercambio con los que está saturada.

Al comparar el uso de resinas con diferentes métodos para la determinación de nutrientes (Binkley y Matson, 1983; Subler et al., 1995), las resinas han demostrado tener mayor sensibilidad a factores *in situ* que las técnicas de nitrógeno total, nitrógeno inorgánico inicial extraíble, incubación anaerobia, incubación aerobia, ebullición y autoclavado. La capacidad de las resinas de intercambio iónico de absorber iones de la solución del suelo de manera similar a la difusión de nutrientes hacia las raíces (Gibson, 1986) ofrece un atributo que no se encuentra en los análisis convencionales de estimación del contenido de nutrientes en el suelo. Además de ser una técnica que causa una perturbación menor en el perfil del suelo (Gibson, 1986; Subler et al., 1995), los valores obtenidos mediante la técnica de resinas reflejan el efecto de la morfología del suelo, temperatura y fluctuaciones de humedad durante el transporte iónico (Binkley y Matson, 1983), por lo que dan un valor más preciso que lo obtenido a través de mediciones puntuales. Los



resultados obtenidos después de su análisis en laboratorio se deben interpretar considerando factores que regulan el suministro de iones a la bolsa, como la captación de nutrientes por las plantas, las tasas de mineralización y de transporte de iones (Binkley, 1984; Gibson, 1986); por lo que es importante tener en mente la competencia existente con plantas y microorganismos del suelo, que pueden reducir notablemente la cantidad de iones en contacto con la resina. De la misma manera, es importante considerar el flujo de agua hacia las resinas, que puede incrementar la captura de amonio sobre la de nitrato por la afinidad de éstas.

El mantener las bolsas de resina por un determinado tiempo interactuando con los procesos biogeoquímicos que se llevan a cabo en la solución del suelo, convierte esta técnica en una mejor opción que los métodos señalados anteriormente. Estos métodos son mediciones puntuales, cuyos valores se obtienen en un momento determinado y señalan un valor de menor precisión que depende de las condiciones inmediatas al momento en que se toma la muestra. En cambio, las resinas muestran un valor de mejor aproximación al ser el resultado de cierto periodo de interacción con la solución del suelo, especialmente en estudios dinámicos y, en este caso, bajo un contexto de cambio de uso de suelo y cobertura vegetal.

### **Marco Conceptual**

Existe un creciente reconocimiento de que las problemáticas ambientales deben ser vistas y estudiadas dentro de un sistema socioecológico. Se han propuesto varios modelos conceptuales para caracterizar estos sistemas, sobre todo para orientar la investigación a largo plazo que vincula a los seres humanos con su entorno. Este enfoque une las ciencias sociales con las ciencias naturales y construye una base de conocimientos que se puede utilizar para ayudar a resolver los problemas ambientales actuales y futuros.

Actualmente, los ecosistemas son sometidos a una variedad de presiones (cambios extensos y sutiles) y pulsos (eventos repentinos) ambientales que alteran la abundancia de especies y las relaciones entre la estructura biótica y el funcionamiento del ecosistema (Smith et al., 2009). Las dinámicas de presión y pulso, así como los servicios ecosistémicos, son el enlace entre los sistemas sociales y biofísicos y sirven como base para la investigación interdisciplinaria a largo plazo, a través de diferentes escalas (Collins et al., 2010).

Este estudio se realizó contemplando un modelo que supone un ciclo continuo de toma de decisiones, que afecta el sistema biofísico a través de cambios en la intensidad de las presiones y la frecuencia, intensidad y magnitud de los pulsos. Estos cambios tienen repercusiones e impactos en los servicios ecosistémicos, que alteraran el comportamiento humano y la toma de decisiones (Figura 8).

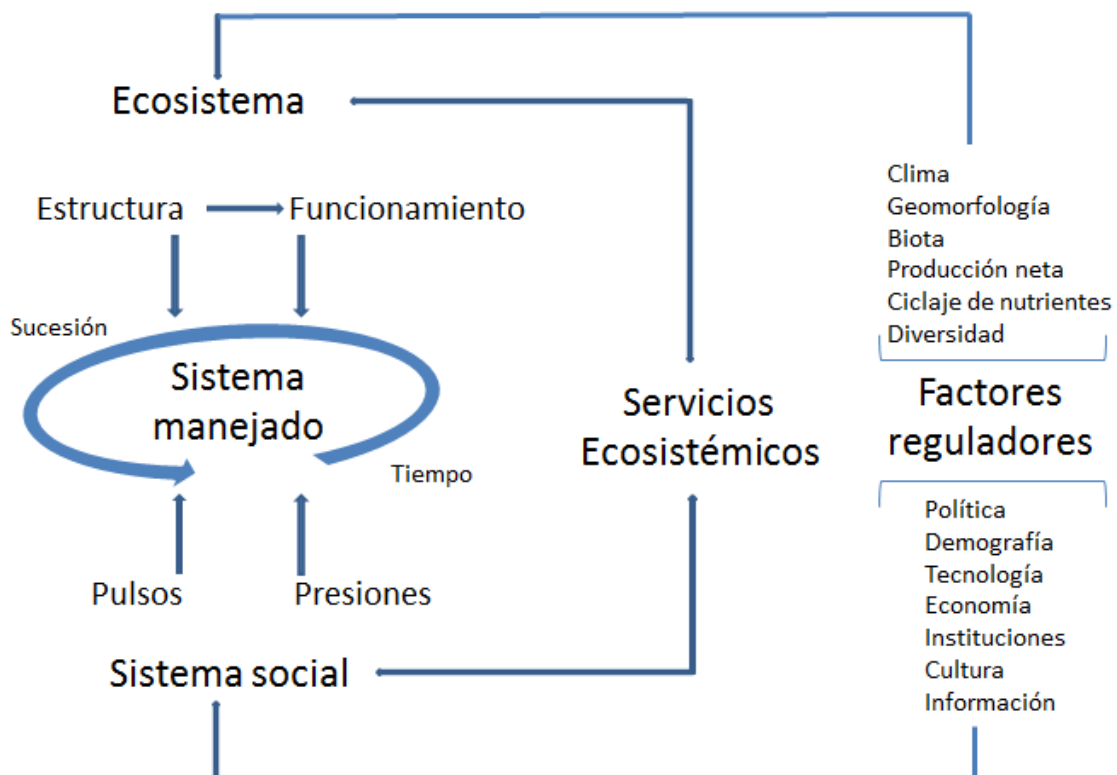


Figura 8. Marco Conceptual

El marco conceptual no sólo explica la forma en que el sistema natural y el social interactúan en el tiempo, sino también cómo responden, cambian y se adaptan en conjunto (Redman et al., 2004). A diferencia de otros marcos en los que sólo se analiza el componente natural o el social, éste propone la manera de concebir y entender diferentes fenómenos de tipo socioecológico. Dentro del proyecto ReSerBos, marcos similares han permitido explicar cómo se adapta el ecosistema a las presiones de conversión a praderas ganaderas y a los pulsos de lluvia y sequía de corto plazo; cómo la diversidad del bosque ayuda o limita la dinámica hidrológica, biogeoquímica y productiva del ecosistema; qué procesos ecosistémicos (o atributos estructurales) del bosque proveen los diferentes servicios ecosistémicos y a qué escala operan. De igual manera, qué pierde o gana la población cuando el bosque es transformado en praderas ganaderas; cuál es la percepción que tienen los diferentes usuarios de los diferentes servicios ecosistémicos; cómo responden los usuarios a este conocimiento, o falta de él; qué acciones humanas tienen influencia en la frecuencia, magnitud o forma en la que ocurren estos pulsos y presiones de transformación del bosque y qué factores directos o indirectos determinan estas acciones humanas (Maass et al., 2010).

La aplicación de marcos similares contribuirá sustancialmente al entendimiento de los socioecosistemas y ayudará a la fácil construcción de conocimiento interdisciplinario de los sistemas naturales, los sistemas sociales y sus interacciones.

## Zonas de estudio

### *El bosque tropical seco en Chamela, Jalisco*

La localidad de Chamela está ubicada en el municipio La Huerta en la costa de Jalisco. En la región se encuentra la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala y la Estación de Biología Chamela del Instituto de Biología, UNAM. En el municipio viven aproximadamente 23,400 personas, en la zona de estudio viven cerca de 10,000 personas. Las principales actividades económicas son la agricultura y la ganadería, mismas que se realizan en 41,925 ha, (INEGI, 2010) y en creciente proporción las actividades del sector turístico (SEMARNAT, 2009).

El paisaje consiste en lomeríos (50 a 100 m de altitud) con pendientes convexas; colinas con pendientes alrededor de 26° son las más comunes, pero pueden llegar a los 45° (Campo et al., 2001; Maass et al., 1988). La litología predominante incluye rocas volcánicas del Cretácico de composición riolítica y riodacítica, con tobas volcánicas asociadas (Campo, 1995); el mineral secundario en el suelo es caolinita autógena (Campo et al., 2001; Cotler et al., 2002). Los suelos dentro de la Reserva son jóvenes, poco profundos (0.5 a 1 m de profundidad), y son predominantemente limos arenosos poco desarrollados, clasificados en el sistema USDA como Orthents y en el sistema de la FAO como Regosoles (Cotler et al., 2002). La presencia de rocas en el horizonte superficial es común (Maass et al., 1988). Los suelos de los sitios estudiados son principalmente jóvenes sin definición de horizontes (Regosoles) o con poca diferenciación de horizontes (Cambisoles). Tienen texturas francas a franco-arenosas, los porcentajes de materia orgánica se encuentran entre 2.6 y 5.7 con cocientes C:N de 7.5 a 12 y cocientes N:P de 1.8 a 9.3. En los sitios estudiados de la zona la cantidad de N disponible, en forma de amonio y nitrato, oscila entre 7.4 y 48 mg kg<sup>-1</sup> y 4 a 43 mg kg<sup>-1</sup> de P disponible (Siddique y Gavito, com. personal).

El pH del suelo varía entre 6.1 y 7.3 (García-Oliva et al., 1999; Maass et al., 1988). El contenido de materia orgánica en el perfil superior del suelo (20 cm) es bajo, entre 2.5 y 2.9% (Campo et al., 2001; Maass et al., 1988). Las concentraciones de cationes de intercambio son bajas, cerca de 9 m-equiv. por cada 100 g de suelo; siendo 1,744 mg kg<sup>-1</sup> de Ca, 163 mg kg<sup>-1</sup> de K y 435 mg kg<sup>-1</sup> de Mg (Maass et al., 1988; Maass, 1985). La tasa de intemperización es mayor a 600 mg kg<sup>-1</sup> (Campo et al., 2001).

El clima es cálido y estacionalmente seco (As). La temperatura media anual es de 25.8 °C, con menos de 5 °C de diferencia entre los meses más fríos y los más cálidos (García-Oliva et al., 1991). La precipitación media anual es de 759 mm (Maass y Ahedo, com. personal) distribuida principalmente (>80%) entre julio y noviembre, siendo agosto y septiembre los meses más lluviosos (García-Oliva et al., 1995). La lluvia total anual varía entre 340 mm y 1,261 mm (Maass y Ahedo, com. personal). La escorrentía promedio es del 5% de la precipitación anual y la tasa de infiltración es de 13.7 mm min<sup>-1</sup> (Cervantes et al., 1988; López-Guerrero, 1992). La variación en la precipitación anual es alta debido a eventos de tormentas de origen ciclónico que varían en duración e intensidad de un año a otro. El régimen de lluvias en esta región se ve afectado por dos elementos principales: la influencia de los vientos alisios y la influencia de los ciclones del Pacífico (García-Oliva et al., 1991).

El tipo de vegetación dominante es el bosque tropical seco, excepto por pequeñas áreas de bosque tropical subcaducifolio a lo largo de los arroyos y en suelos más profundos (Martínez-Yrizar y Sarukhán, 1993), encontrándose entre los de mayor diversidad biológica en México (Toledo y Ordoñez, 1993); sin embargo, su productividad es limitada por la falta de P a nivel regional durante la época de crecimiento (Rentería et al., 2005). El bosque está dominado por árboles caducifolios de 4 a 15 m de altura, un bien desarrollado sotobosque de arbustos y

caracterizado por una fenología fuertemente estacional (Lott et al., 1987), determinada por la disponibilidad de agua (Bullock y Solis-Magallanes, 1990).

La flora de la región de Chamela está compuesta al menos por 1,149 especies de plantas, de 572 géneros y 125 familias, siendo las leguminosas las más representadas, conformando 15% de las especies (Lott, 1985, 1993). Más del 10% de las especies son endémicas de los estados de Jalisco y Colima (Lott y Atkinson, 2002). La biomasa aérea varía entre 70 y 85 Mg ha<sup>-1</sup> (Castellanos et al., 1991; Jaramillo et al., 2003; Martínez-Yrizar et al., 1992) y los rangos de biomasa subterránea van de 17 a 31 Mg ha<sup>-1</sup> (Castellanos et al., 1991; Jaramillo et al., 2003); ambas responden a los procesos afectados por pulsos de agua y nutrientes que ocurren en los ecosistemas secos estacionales después del inicio de las lluvias (Castellanos et al., 2001). Con pocas excepciones, las especies carecen de hojas por varios meses cada año (Bullock y Solis-Magallanes, 1990; Martínez-Yrizar y Sarukhán, 1990) y la caída de hojarasca varía entre 3.1 y 6 t ha<sup>-1</sup> y<sup>-1</sup> (Martínez-Yrizar, 1995). Las concentraciones foliares de N y P oscilan entre 12.4 y 66.0 mg g<sup>-1</sup> y entre 1.0 y 4.8 mg g<sup>-1</sup>, respectivamente (Rentería et al., 2005).

En los potreros la vegetación original ha sido reemplazada por pastos, principalmente por *Panicum maximum* Jacq. y *Cenchrus ciliaris* L., que fueron introducidos en la región hace 35 años. En los sitios de sucesión secundaria la vegetación está formada principalmente por las familias Boraginaceae, Euphorbiaceae y Leguminosae; en muchas zonas se reporta la presencia de *Mimosa arenosa* de forma dominante (Ortiz Ávila, 2001; Romero-Duque et al., 2007).

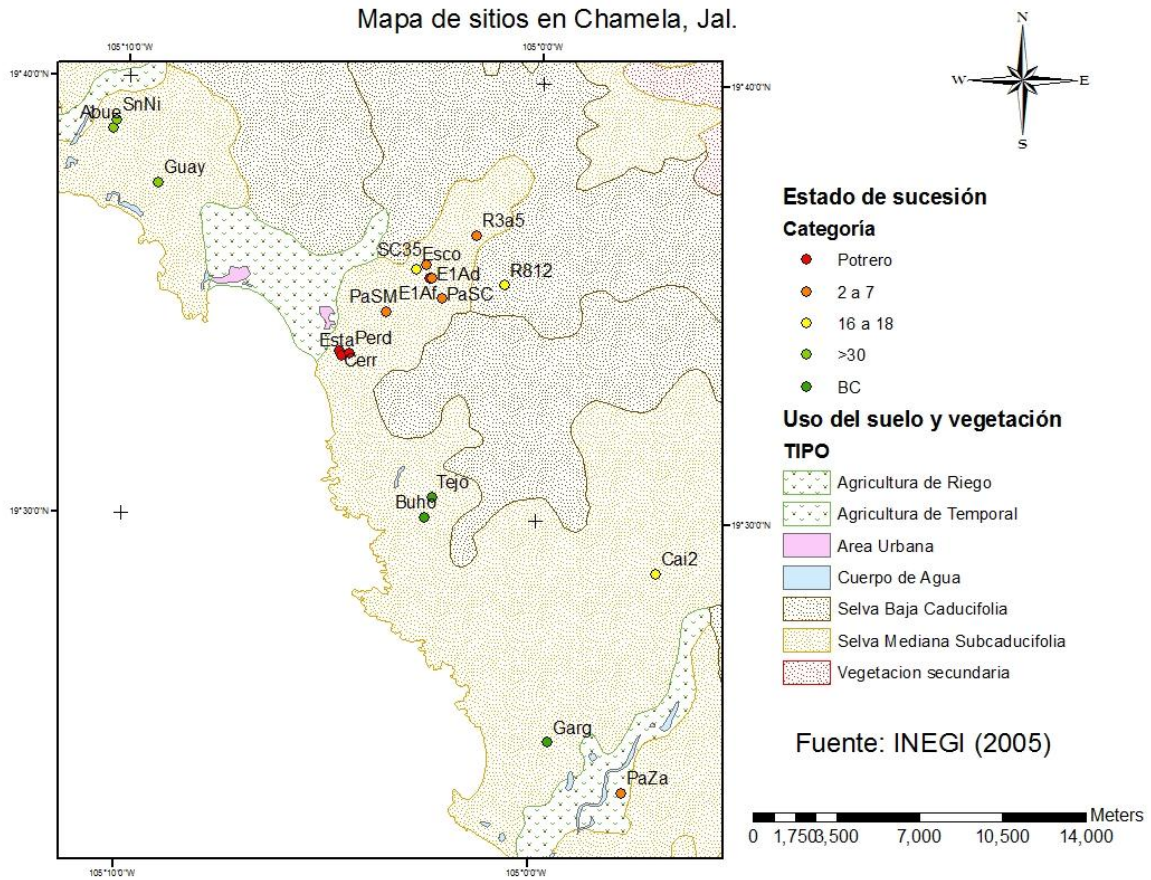
## Sitios de estudio

Se trabajó en 19 sitios diferentes, cuatro potreros, 12 parcelas con sucesión y tres parcelas de bosque conservado (Cuadro 1, Figura 9); tienen pendientes entre 10 y 30°, con exposición hacia el sur, sureste, suroeste u oeste. Éstos se agruparon en 5 categorías: potreros (I), sitios con 2 a 7 años de regeneración (II), sitios con 16 a 18 años de regeneración (III), sitios con más de 30 años de regeneración (IV) y sitios de bosque conservado (V). Todos los sitios, con excepción del bosque conservado, compartieron algunas características principales en su historia de uso, aunque no los mismos tiempos e historias de manejo. Todos los sitios transformados provienen de bosque tropical seco primario, cuyo clareo se realizó por roza-tumba-quema, excepto en los sitios más viejos (IV) que fueron limpiados con maquinaria (Romero-Duque et al., 2007). Las prácticas locales incluyen la tumba con machete, motosierra y hacha, seguido por quemas y chapeos; el uso de herbicidas es poco común. Los sitios se utilizaron inicialmente para la agricultura al menos en una ocasión y después se sembraron con pastos para su uso como potreros por un período de 5 a 33 años. El número de cabezas de ganado y la intensidad del pastoreo son muy variables (Sandoval-Pérez et al., 2009; Trilleras Motha, 2008). Las parcelas de las categorías II y III se cercaron hace 10 años para impedir el paso del ganado y la edad sucesional se considera a partir de que se suspendió el uso regular e intensivo de la parcela. Las parcelas con mayor tiempo de abandono (categoría IV) no están cercadas y han tenido manejo irregular (pastoreo y extracción de varas y leña). Los sitios de bosque conservado no están cercados pero se encuentran protegidos dentro de la Reserva.

**Cuadro 1. Sitios, categorías sucesionales y años de abandono en la zona de Chamela**

<b>Sitio</b>	<b>Nombre</b>	<b>N</b>	<b>O</b>	<b>Categoría de regeneración</b>	<b>Años de abandono</b>
E1Af	Eloy 1 Afuera	19°35.705'	105°02.501'	Potrero (I)	0
Perd	Perdida	19°33.805'	105°04.510'	Potrero (I)	0
Esta	Estanque	19°33.823'	105°04.805'	Potrero (I)	0
Cerr	Cerrito	19°33.701'	105°04.734'	Potrero (I)	0
E1Ad	Eloy 1 Adentro	19°35.705'	105°02.501'	2 a 7 (II)	2
PaSC	Pastizal Santa Cruz	19°35.235'	105°02.108'	2 a 7 (II)	5
PasZ	Pastizal Zapata	19°23.033'	104°56.927'	2 a 7 (II)	5
SC35	Santa Cruz 3 a 5	19°36.042'	105°02.622'	2 a 7 (II)	5
R3a5	Ranchitos 3 a 5	19°36.862'	105°01.252'	2 a 7 (II)	5
PaSM	Pastizal San Mateo	19°34.853'	105°03.637'	2 a 7 (II)	7
Cai2	Caimán 2	19°28.053'	104°56.218'	16 a 18 (III)	16
R812	Ranchitos 8 a 12	19°35.547'	105°00.545'	16 a 18 (III)	16
Esco	Escolar	19°35.920'	105°02.892'	16 a 18 (III)	18
Guay	Guayabiloso	19°37.488'	105°09.312'	>30 (IV)	31
Abue	Abuela	19°38.795'	105°10.519'	>30 (IV)	31
SnNi	San Nicolás	19°38.925'	105°10.444'	>30 (IV)	35
Buho	Búho	19°29.937'	105°02.497'	Bosque Conservado (V)	NA
Tejo	Tejón	19°30.540'	105°02.412'	Bosque Conservado (V)	NA
Garg	Gargollo	19°24.302'	104°58.982'	Bosque Conservado (V)	NA





**Figura 9. Mapa de sitios en Chamela**

*El bosque tropical húmedo en Chajúl, Chiapas*

La localidad de Chajúl está ubicada en el municipio de Ocosingo, Chiapas, colindante con Guatemala. En la región se encuentra la Reserva de la Biósfera Montes Azules y la Estación de Biología Chajúl. En el municipio, debido a su extensión, viven aproximadamente 198,900 personas pero en las localidades visitadas viven cerca de 500 personas. La principal actividad económica es la agricultura, realizada en cerca de 70,000 ha, además de ciertas actividades del sector turístico (INEGI, 2010).

El relieve es heterogéneo (García del Valle et al., 2005) con pequeñas colinas y valles en un gradiente altitudinal de 60 a 2,450 m.s.n.m. (Van Breugel et al., 2006; Mendoza y Dirzo, 1999). La litología de la zona es piedra caliza carbonífera, con muchas manifestaciones rocosas. Los suelos son una mezcla de rendzinas líticas delgadas, Acrisoles húmicos profundos en zonas boscosas y Luvisoles crómicos bastante infértiles (Cayuela et al., 2006); son poco profundos, principalmente arenosos y arcillosos, con un drenaje eficiente (Navarrete y Halffter, 2008). El pH se encuentra entre 5 y 7.5, el porcentaje de materia orgánica entre 3 y 15 (Siddique y Gavito, com. personal); 0.4 kg m<sup>-2</sup> de N total y <0.01 kg m<sup>-2</sup> de P total (Celedón-Muñiz, 2006; Siebe et al., 1996), con 4 a 43 mg kg<sup>-1</sup> de P disponible.

El clima en la región es cálido húmedo (Af), con 22 °C de temperatura media y 18 °C durante los meses más fríos (Chaves et al., 2011; Herrera-MacBryde y Medellín, 1997; Navarrete y Halffter, 2008). La precipitación promedio anual es de 3,850 mm, con mayor concentración (~88%) entre junio y septiembre, de 423 a 511 mm mes<sup>-1</sup> y la más baja en febrero y abril, de 46 a 61 mm mes<sup>-1</sup> (Boege y Dirzo, 2004; Chaves et al., 2011; Medellín y Equihua, 1998).

La vegetación original de la zona es bosque tropical húmedo y bosque tropical semideciduo de tierras bajas. La vegetación predominante se caracteriza por árboles con más de 25 m de altura y algunos alcanzan los 60 m (Gómez-Pompa y Dirzo, 1995). La riqueza de especies vegetales se encuentra entre las más altas de México, con alrededor de 4,314 plantas vasculares (Mendoza & Dirzo, 1999). Las especies dominantes son *Terminalia amazonia*, *Schizolobium parahybum*, *Swietenia macrophylla* y *Cedrela odorata*; palmas como *Astrocaryum mexicanum* dominan el sotobosque (Navarrete y Halffter, 2008). Aún en la temporada de sequía, la presencia de hojarasca es considerablemente alta, de 7.21 t ha<sup>-1</sup> y<sup>-1</sup> (Fragoso y Rojas-Fernández, 2009)

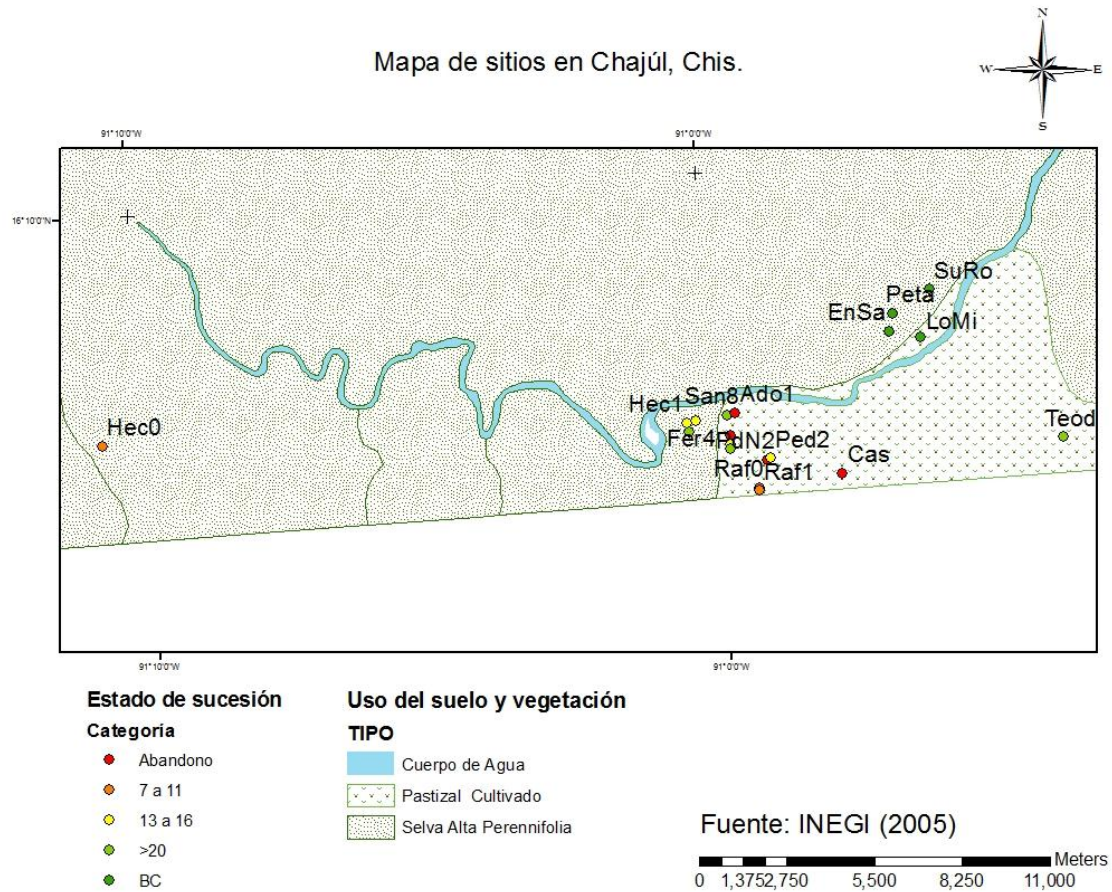
En los pastizales, la vegetación natural ha sido reemplazada por pasto estrella (*Cynodon nlemfuensis*), que se utiliza para forraje. Las áreas con perturbaciones naturales y vegetación secundaria están dominadas por especies vegetales de rápido crecimiento, como *Cecropia peltata*, *Ochroma pyramidale* y *Schyzolobium parahibum* (Castillo-Campos y Narváez-Flores, 1992; Gómez-Pompa y Dirzo, 1995).

### Sitios de estudio

Todos los sitios son parte de un mismo paisaje, con topografía y suelo similares (Lohbeck et al., 2011); el río Lacantún divide el bosque conservado de la tierra transformada, marcando el límite sur de la Reserva de la Biósfera Montes Azules (Navarrete y Halffter, 2008). Se trabajó en 19 sitios, cuatro parcelas abandonadas recientemente, once parcelas con sucesión secundaria y cuatro parcelas de bosque conservado (Cuadro 2, Figura 10). Éstos se agruparon en 5 categorías: parcelas agrícolas abandonadas recientemente (I), sitios con 7 a 11 años de regeneración (II), sitios con 13 a 16 años de regeneración (III), sitios con más de 20 años de regeneración (IV) y sitios de bosque conservado (V). Todos los sitios, con excepción del bosque conservado, tienen características similares de manejo: roza-tumba-quema, el cultivo por al menos un ciclo y combinación de milpa con ligero pastoreo del rastrojo después de la cosecha (Chazdon et al., 2007; Ochoa-Gaona, 2001). Todas las parcelas que no son de vegetación primaria se encuentran cercadas y la edad corresponde a la fecha del cercado. Los sitios de bosque conservado se encuentran protegidos dentro de la reserva.

**Cuadro 2. Sitios, categorías sucesionales y años de abandono en la zona de Chajúl**

<b>Sitio</b>	<b>Nombre</b>	<b>N</b>	<b>O</b>	<b>Categoría de regeneración</b>	<b>Años de abandono</b>
Ado1	Adolfo1	16°06.035'	90°59.732'	Abandono Reciente (I)	0
Pdn2	Pedro Nuevo2	16°05.243'	90°59.098'	Abandono Reciente (I)	0
Cas	Casilda	16°05.014'	90°57.835'	Abandono Reciente (I)	0
Gum1	Gumersindo1	16°05.600'	90°59.757'	Abandono Reciente (I)	1
Hec0	Héctor0	16°05.848'	91°10.517'	7 a 11 (II)	7
Raf0	Rafa0	16°04.775'	90°59.238'	7 a 11 (II)	8
Raf1	Rafa1	16°04.723'	90°59.235'	7 a 11 (II)	11
Hec1	Héctor1	16°05.844'	91°00.548'	13 a 16 (III)	13
Ped2	Pedro2	16°05.257'	90°59.068'	13 a 16 (III)	14
Gum3	Gumersindo3	16°05.491'	90°59.761'	13 a 16 (III)	15
Fer4	Fermín4	16°05.884'	91°00.390'	13 a 16 (III)	16
San8	Santos8	16°06.026'	90°59.821'	>20 (IV)	20
Teod	Teódulo	16°05.624'	90°54.038'	>20 (IV)	23
Gu25	Gumersindo25	16°05.416'	90°59.751'	>20 (IV)	25
Hec2	Héctor 2	16°05.706'	91°00.482'	>20 (IV)	29
SuRo	Suelo Rojo	16°08.143'	90°56.322'	Bosque Conservado (V)	NA
Peta	Petatilla	16°07.706'	90°56.979'	Bosque Conservado (V)	NA
EnSa	Entre Sabanas	16°07.423'	90°57.013'	Bosque Conservado (V)	NA
LoMi	Lomo Miguel	16°07.324'	90°56.471'	Bosque Conservado (V)	NA



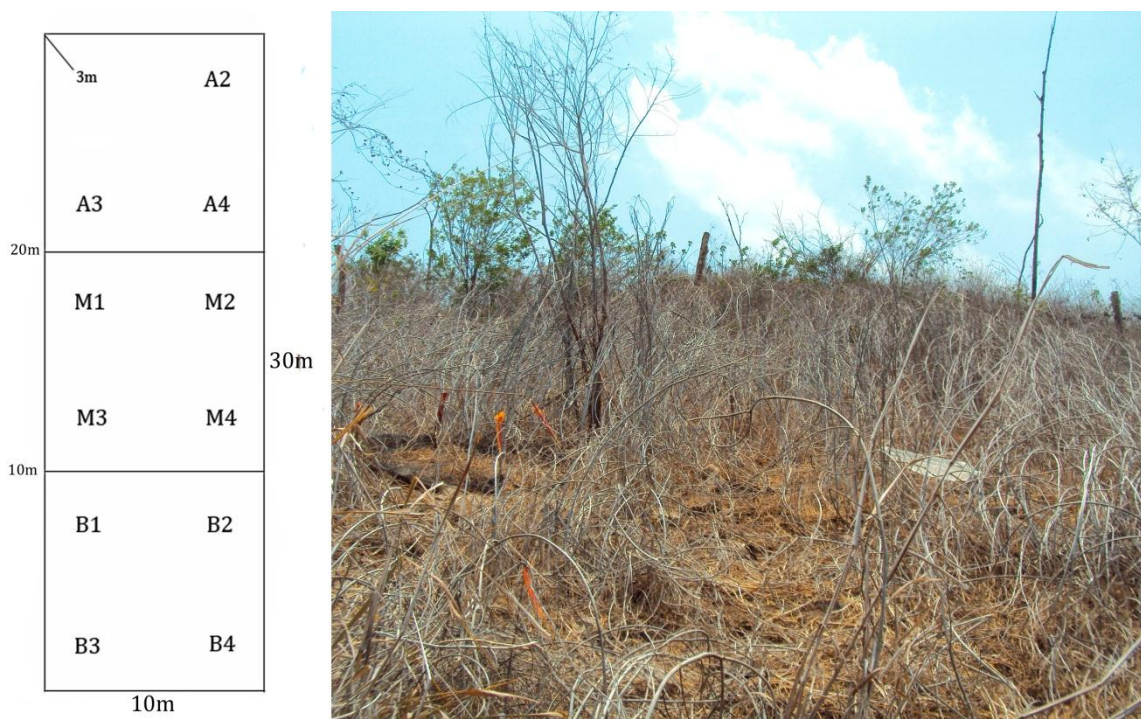
**Figura 10. Mapa de sitios en Chajúl**

### Método

Para ambas zonas de estudio se utilizaron bolsas de resina para determinar la disponibilidad de nutrientes en la solución del suelo. Las parcelas tienen un diseño experimental en rectángulo, con dimensiones diferentes en cada una de las zonas de estudio.

## Diseño

Se trazó una parcela dentro de cada uno de los sitios en Chamela, de 10 m de ancho por 30 m de largo con el lado largo siguiendo el trazo de la pendiente. Debido al efecto de la pendiente que puede crear una variación dentro de las parcelas, éstas se dividieron en tres zonas (alta, media y baja) en las que se colocó una bolsa de resina 3 m hacia el centro de las esquinas de cada una de las zonas, sumando un total de 12 bolsas por parcela (Figura 11).



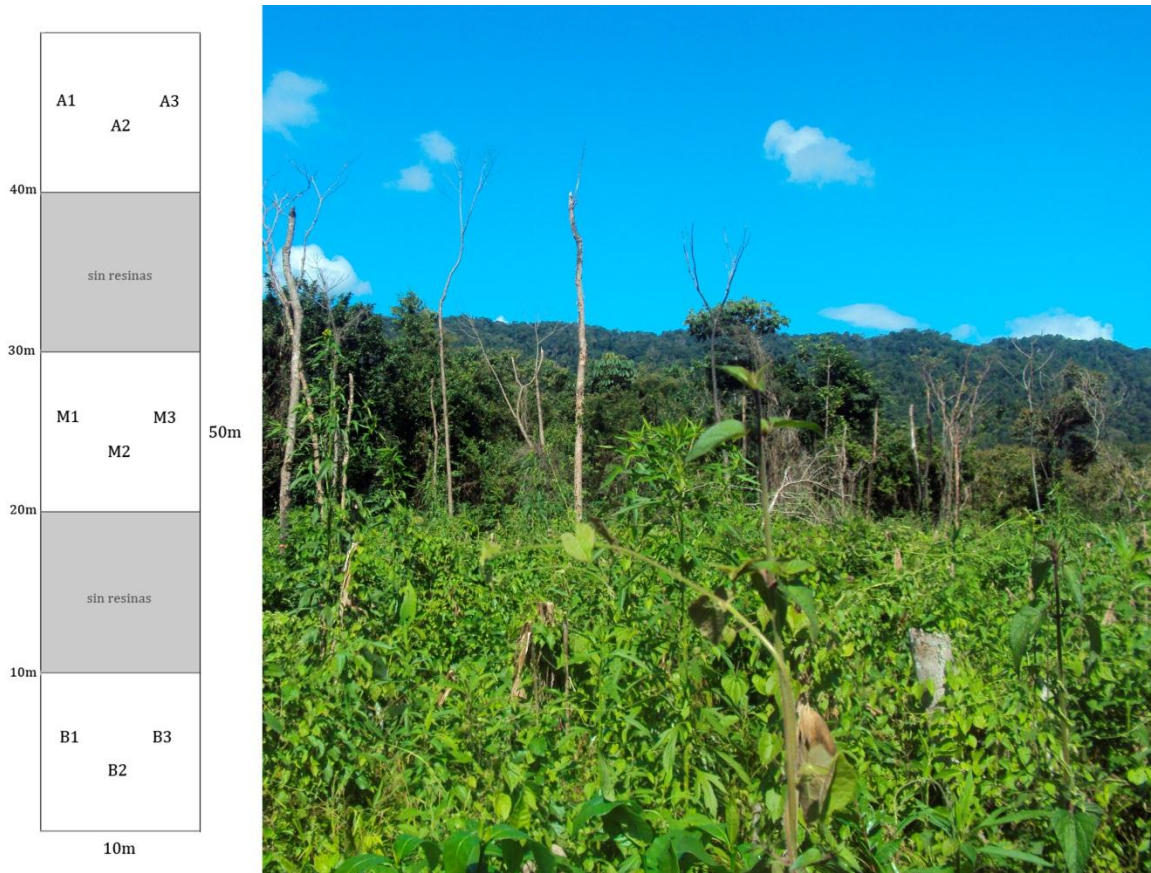
**Figura 11. Distribución de resinas en parcelas para sitios en Chamela**

Puesto que la producción de raíces finas, la biomasa microbiana y la concentración de nutrientes son más altas en los primeros 5 cm de suelo (Castellanos et al., 2001, 1991; Jaramillo, com. personal), cada resina se colocó 5 cm debajo de la superficie del suelo con la ayuda de una pala pequeña, enterrándola con un ángulo de 30° para remover lo menos posible el mantillo.



En Chamela, las resinas se colocaron en dos fechas diferentes, la primera justo antes de que comenzara la época de lluvias, entre el 11 y el 14 de junio de 2011 (en adelante referida como “el primer mes de lluvias”). Un mes después se colectaron todas las bolsas y se congelaron hasta su extracción en laboratorio. En esta fecha únicamente se colocaron resinas en 11 de los 19 sitios, conservando al menos dos sitios de cada categoría de regeneración. La segunda fecha de colocación se realizó una vez comenzada la época de lluvias, entre el 11 y el 16 de julio de 2011 (en adelante referida como “el segundo mes de lluvias”); en esta ocasión se visitaron todos los sitios. Un mes después (del 12 al 15 de agosto de 2011) se colectaron todas las bolsas y se congelaron hasta su extracción.

Para los sitios en Chajúl, se trazaron parcelas de 10 m de ancho por 50 m de largo, con el lado largo siguiendo el trazo de la pendiente. La longitud de la parcela cambió para ajustarla a las dimensiones de las parcelas utilizadas en el proyecto ReSerBos. De la misma manera que se hizo en Chamela, cada parcela se dividió en zonas (alta, media y baja) pero para mantener la misma área que las parcelas en Chamela, el trazo de estas subparcelas fue diferente. Se trazaron cinco zonas, siendo la inferior, la media y la superior las que se utilizaron para el estudio (Figura 12); en cada una de ellas se colocaron tres bolsas de resina, teniendo un total de nueve bolsas por parcela.



**Figura 12. Distribución de resinas en parcelas para sitios en Chajúl**

De la misma manera que en Chamela, cada resina se colocó 5 cm debajo de la superficie del suelo con la ayuda de una pala pequeña, enterrándola con un ángulo de 30° para remover el mantillo lo menos posible. Las resinas se colocaron entre el 19 y 25 de enero de 2012; un mes después (del 20 al 25 de febrero de 2012) se colectaron todas las bolsas y se mantuvieron refrigeradas hasta su extracción.



### *Análisis en laboratorio*

La técnica de resinas utilizada en este estudio es la establecida por Siddique *et al.* (2008), la cual comienza por la saturación de la resina a utilizar en agua desionizada. En este caso la resina utilizada es Dowex Marathon MR-3; resina mixta capaz de intercambiar tanto cationes como aniones, con una capacidad de intercambio mínima de  $1.8 \text{ eq l}^{-1}$  y  $39.3 \text{ kg ft}^{-3}$ . Antes de utilizar las resinas, se deben saturar con agua desionizada asegurándose que la resina quede completamente cubierta; se debe cambiar unas dos o tres veces en el transcurso del día, dejándola sumergida durante toda la noche. Esto se realizó diariamente por lo menos una semana antes de colocarlas en bolsas de malla sintética. En cada una de estas bolsas de 5 por 5 cm se colocaron 5 ml de resina húmeda, aproximadamente 1.3 g en peso seco. Una vez preparadas las bolsas, se mantuvieron en agua desionizada hasta ser colocadas en campo.

Para la extracción de las formas de N y P se prepararon muestras compuestas para cada parcela, en las que se juntaron las resinas encontradas dentro de una misma zona (alta, media o baja) para tener un total de 3 muestras por parcela. En el caso de Chamela, para el muestreo durante el primer mes de lluvias se procesaron 33 muestras (partes alta, media y baja de cada una de las 11 parcelas) y durante el segundo mes de lluvias se analizaron 57 muestras. En el caso de Chajúl, se procesaron 57 muestras procedentes de 19 sitios.

La extracción se realizó utilizando KCl 2M para lo cual se prepararon 15 l de reactivo y se agregaron 20 ml a cada una de las muestras compuestas. Éstas se agitaron por 30 min, conservando la solución después de ser decantadas; este procedimiento se realizó en cinco ocasiones para obtener un extracto de 100 ml por muestra, el cual se refrigeró hasta su filtración. De los 100 ml de extracto, 50 ml se filtraron para el análisis de amonio y nitrato con papel filtro

Whatman grado 1, mientras que los otros 50 ml se filtraron con papel filtro Whatman grado 42 para el análisis de ortofosfato. Cada extracto filtrado se congeló a -20 °C hasta su lectura.

Posteriormente, se leyeron las muestras por colorimetría utilizando un autoanalizador Bran-Luebbe Auto Analyzer III, siguiendo el método No. 696-82W. Para leer las muestras, se hicieron diluciones hasta obtener concentraciones que estuvieran dentro de la curva de calibración registrada en el autoanalizador (Cuadro 3).

### Cuadro 3. Curvas de Calibración

Método	Valores de Referencia en Autoanalizador	Dilución (más común) para muestras Chamela	Dilución (más común) para muestras Chajúl
Amonio $\text{NH}_4^+$	0.5ppm – 5.0ppm	1:20	1:20
Nitrato $\text{NO}_3^-$	0.5ppm – 2.0ppm	1:90	1:20
Ortofosfato $\text{PO}_4^+$	0.2ppm – 2.0ppm	1:5	1:5

Finalmente, las lecturas del autoanalizador se transformaron para obtener los valores de microgramos de nutriente por gramo de suelo por día ( $\mu\text{g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ ), pues la permanencia de la resina en el suelo es sumamente importante en la tasa de intercambio iónico.

### *Análisis estadísticos*

Después de convertir las lecturas a  $\mu\text{g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ , se agruparon los valores de las tres zonas de cada parcela para tener un solo valor de disponibilidad de amonio, nitrato y ortofosfato. Estos valores únicos de cada parcela se agruparon por categoría de regeneración y se realizó un análisis de varianza ANDEVA para determinar si existían diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre los estados de regeneración. Cuando el ANDEVA fue significativo, se utilizó una prueba Tukey HSD

$\alpha < 0.05$ , para establecer qué categorías sucesionales eran diferentes. Debido a su normalidad, no fue necesaria la transformación de los datos para realizar los análisis estadísticos.

Los datos que incorporan estas categorías de regeneración se graficaron individualmente para trazar la curva de disponibilidad de nutrientes en relación a los años de regeneración secundaria. Debido a que no se conoce la edad real de los bosques conservados, no se incluyen los valores de la categoría “Bosque Conservado” dentro de los puntos graficados, pues al incluirlos la curva se desvía de la tasa real de recuperación de nutrientes. Por ello, simplemente se señala el rango en el que se encuentran las cantidades de esta categoría. Los modelos de regresión se realizaron también sin incluir estos valores para conocer las trayectorias de disponibilidad de nutrientes durante las etapas sucesionales.

Posteriormente, se obtuvieron los cocientes  $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$  y N:P y se sometieron a un análisis de varianza por categorías sucesionales para determinar si las dinámicas relativas de los nutrientes cambian en relación con los años de regeneración secundaria.

Los análisis estadísticos se realizaron con diferentes programas computacionales. Las gráficas y modelos se realizaron con Systat 11 y los análisis de varianza con Statistica 7.

## **Resultados**

### *Disponibilidad de nutrientes por sitio*

Las tasas encontradas mostraron una gran variación entre los sitios en ambos ecosistemas, independientemente de su edad sucesional. La disponibilidad de nutrientes en las resinas colocadas en Chamela (Anexo 1) durante el primer mes de lluvias osciló entre  $5.57$  y  $21.40 \mu\text{g g}^{-1}$

día<sup>-1</sup> para amonio, entre 23.53 y 99.96  $\mu\text{g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$  para nitrato y entre 1.45 y 3.49  $\mu\text{g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$  para ortofosfato (Figura 13a). Durante el segundo mes de lluvias, las tasas fueron de 3.87 a 22.21  $\mu\text{g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$  para amonio, de 14.12 a 99.87  $\mu\text{g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$  para nitrato y de 0.35 a 3.83  $\mu\text{g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$  para ortofosfato (Figura 13b). Las tasas encontradas en Chajúl (Anexo 2) oscilaron entre 0.79 y 7.22  $\mu\text{g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$  para amonio, entre 3.59 y 25.68  $\mu\text{g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$  para nitrato y entre 0.19 y 1.11  $\mu\text{g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$  para ortofosfato (Figura 13c). Estos valores son claramente más bajos que los que se encontraron en Chamela en los dos meses analizados.

En Chamela hubo claramente una mayor disponibilidad de nitrato que de amonio en todos los sitios, mientras que en Chajúl una tercera parte de los sitios tuvo una proporción similar de ambos nutrientes.

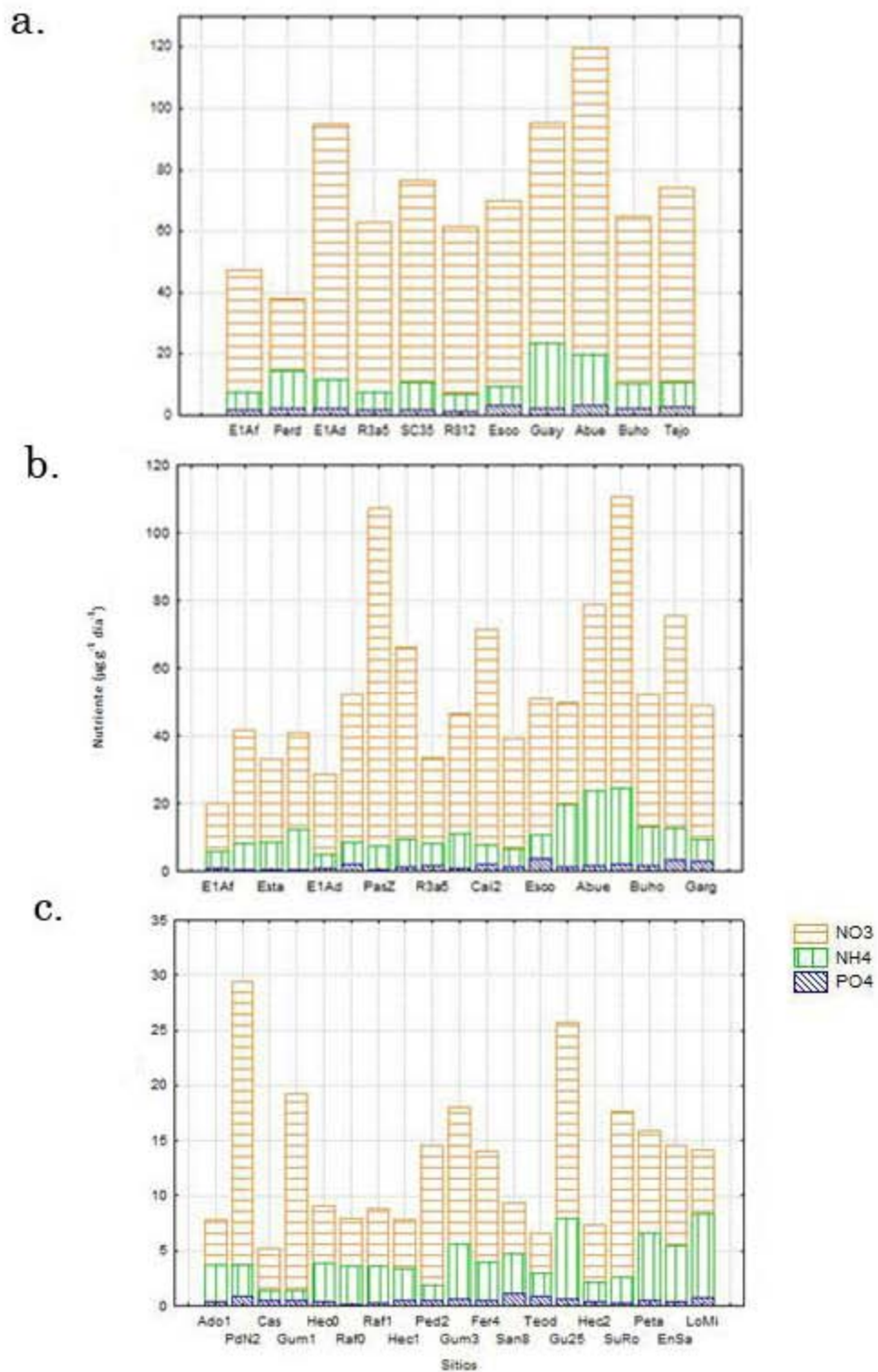


Figura 13. Disponibilidad de nutrientes por sitio en Chamela durante (a.) el primer y (b.) el segundo mes de lluvias, y en (c.) Chajúl.

### Disponibilidad de nutrientes por categoría sucesional

Además de definir las diferencias significativas en la disponibilidad de nutrientes en el suelo entre las categorías de sucesión, el ANDEVA realizado (Cuadro 4, Anexo 3) permitió distinguir el efecto de la temporalidad sobre las dinámicas de nutrientes en el suelo del bosque tropical seco en Chamela.

**Cuadro 4. Resumen de ANDEVA de los nutrientes disponibles en cada zona. Se muestran los grados de libertad y el valor de F. Se indican los valores significativos con \* ( $p < 0.05$ )**

	Amonio			Nitrato			Fosfato		
	GL	F	p	GL	F	p	GL	F	p
Chamela Junio	4	<b>9.106</b>	<b>0.010*</b>	4	<b>4.816</b>	<b>0.044*</b>	4	0.390	0.809
Chamela Julio	4	<b>23.924</b>	<b>0.000*</b>	4	1.068	0.409	4	<b>4.675</b>	<b>0.013*</b>
Chajúl	4	1.733	0.199	4	0.730	0.586	4	3.006	0.055

Las tasas de amonio en Chamela durante el primer mes de lluvias mostraron un aumento significativo en los sitios con más de 30 años en sucesión secundaria, comparado con el resto (Figura 14a). Las tasas encontradas en los sitios de bosque conservado casi no variaron y la mayoría de los sitios sucesionales se diferenciaron de éstos. El amonio disminuye progresivamente de los potreros a los sitios de regeneración intermedia y sube de manera drástica en los sitios sucesionales tardíos, rebasando por mucho las tasas del bosque conservado y el resto de los sitios (Figura 14b). La curva de recuperación sigue un modelo polinómico.

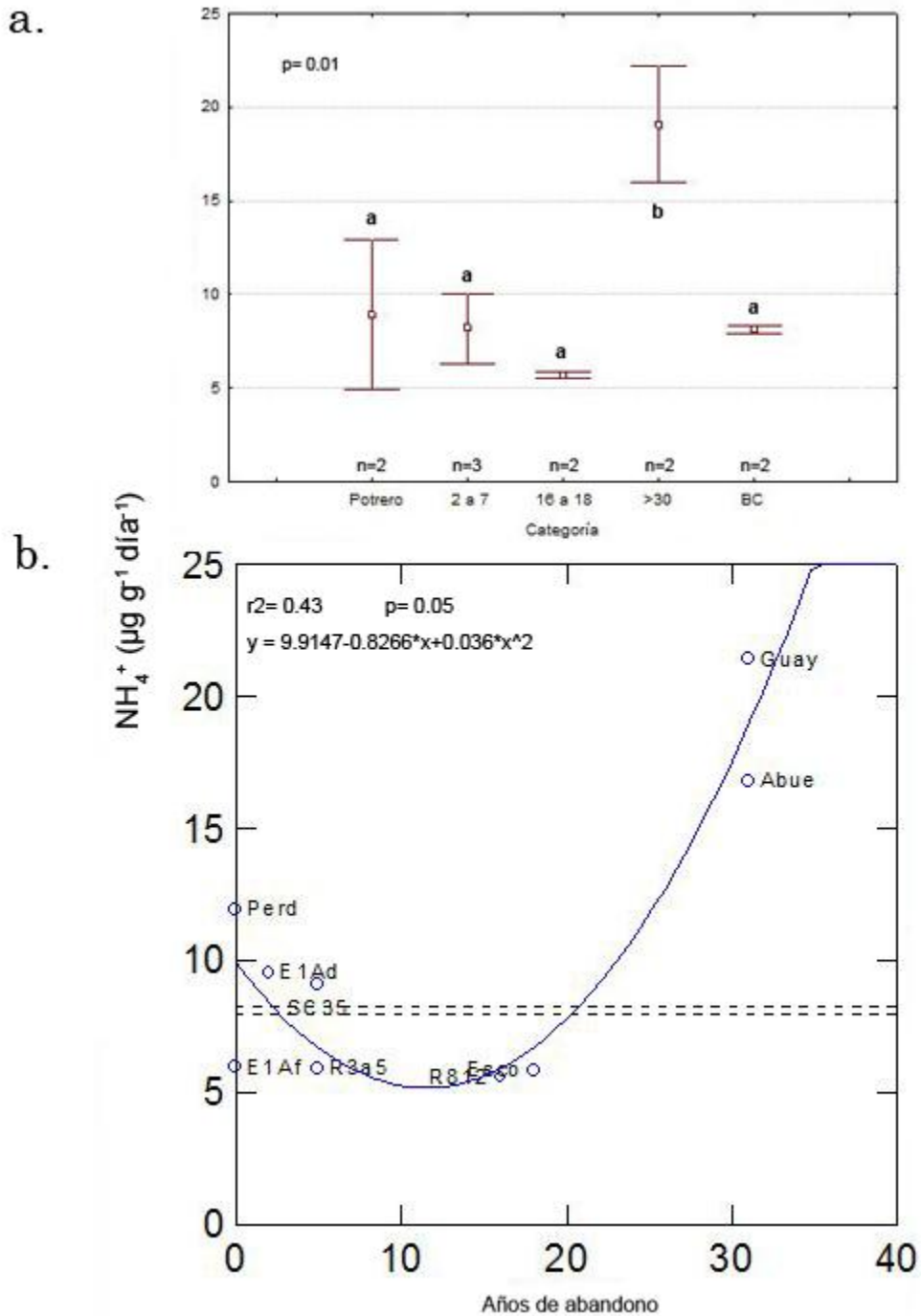


Figura 14. Disponibilidad de amonio durante el primer mes de lluvias en Chamela (a.) por categoría de regeneración, con medias, barras de D.E. y letras indicando diferencias significativas, y (b.) por años de sucesión, mostrando la línea de ajuste y con líneas punteadas el rango de las tasas de la categoría “Bosque Conservado” a manera de referencia.

Durante el segundo mes de lluvias, el amonio se comportó de manera similar a lo reportado durante el mes anterior, aunque la variación registrada en los sitios de bosque conservado aumentó considerablemente (Figura 15a). Se observa la misma tendencia de disminución de la disponibilidad en los potreros a los sitios sucesionales intermedios y un aumento notable en los sitios sucesionales tardíos. Se observa que el rango del bosque conservado es mucho mayor y por lo tanto, varios sitios sucesionales tienen valores representados en dicho rango (Figura 15b). La curva de recuperación sigue un modelo polinómico.

Se encontraron diferencias significativas en la disponibilidad de nitrato por categoría de regeneración únicamente en el primer mes de lluvias (Figura 16a), donde se observó que los potreros tuvieron menor disponibilidad que los sitios con más de 30 años de regeneración; las otras categorías tuvieron valores intermedios. Se observó un incremento rápido en la disponibilidad de nitrato de los potreros a los primeros años de sucesión pero el aumento no continuó en los sucesionales intermedios y volvió a subir en los sitios sucesionales tardíos, superando los valores del bosque conservado (Figura 16b). La curva de recuperación sigue un modelo logístico.

Aunque se observó la misma tendencia de aumento que en el primer mes de lluvias, la disponibilidad de nitrato fue en general más baja y no se encontraron diferencias significativas durante el segundo mes de lluvias (Figura 17a) debido a un incremento considerable de la variación en las categorías. La curva muestra más claramente que las tasas de nitrato más bajas se encuentran en los potreros y en los sitios con pocos años de sucesión, mismas que se estabilizan conforme se incrementan los años de regeneración (Figura 17b). La curva de recuperación sigue un modelo polinómico.



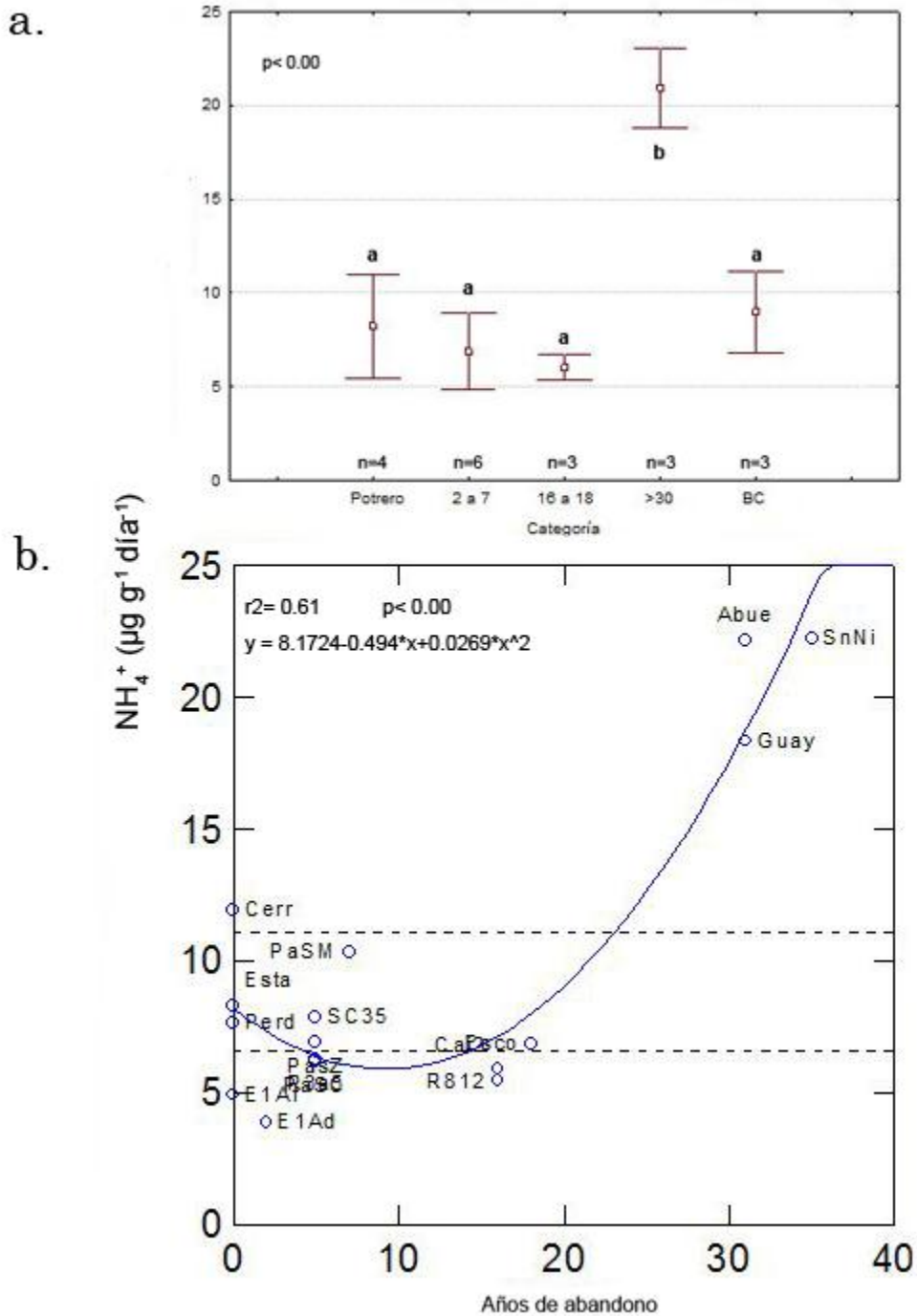


Figura 15. Disponibilidad de amonio durante el segundo mes de lluvias en Chamela (a.) por categoría de regeneración, con medias, barras de D.E. y letras indicando diferencias significativas, y (b.) por años de sucesión, mostrando la línea de ajuste y con líneas punteadas el rango de las tasas de la categoría “Bosque Conservado” a manera de referencia.

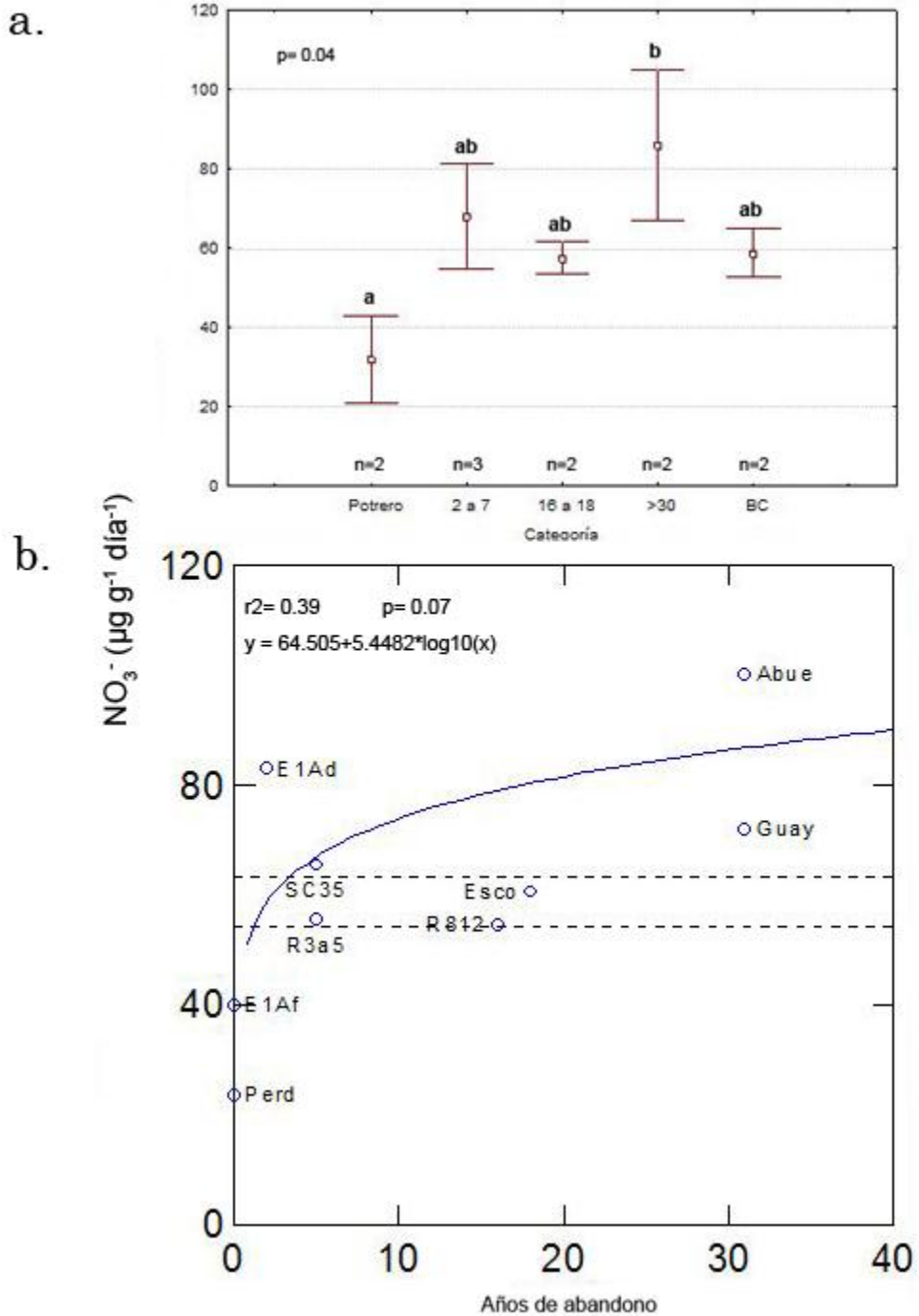
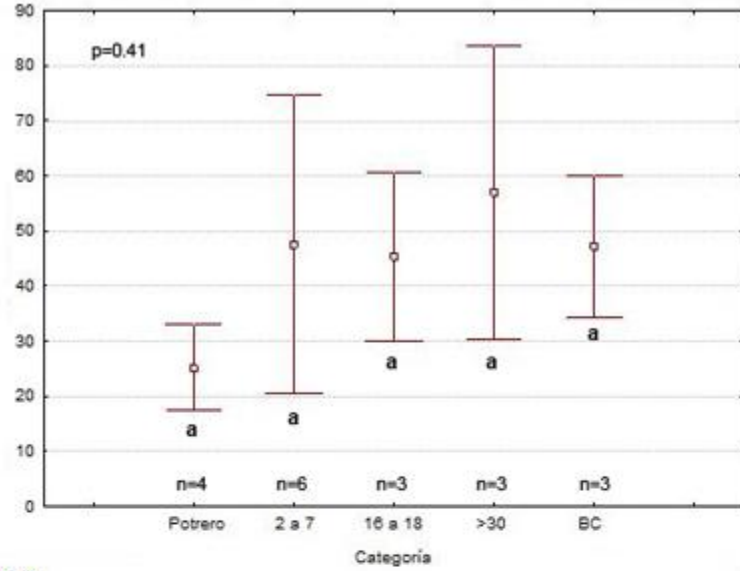


Figura 16. Disponibilidad de nitrato durante el primer mes de lluvias en Chamela (a.) por categoría de regeneración, con medias, barras de D.E. y letras indicando diferencias significativas, y (b.) por años de sucesión, mostrando la línea de ajuste y con líneas punteadas el rango de las tasas de la categoría “Bosque Conservado” a manera de referencia.

a.



b.

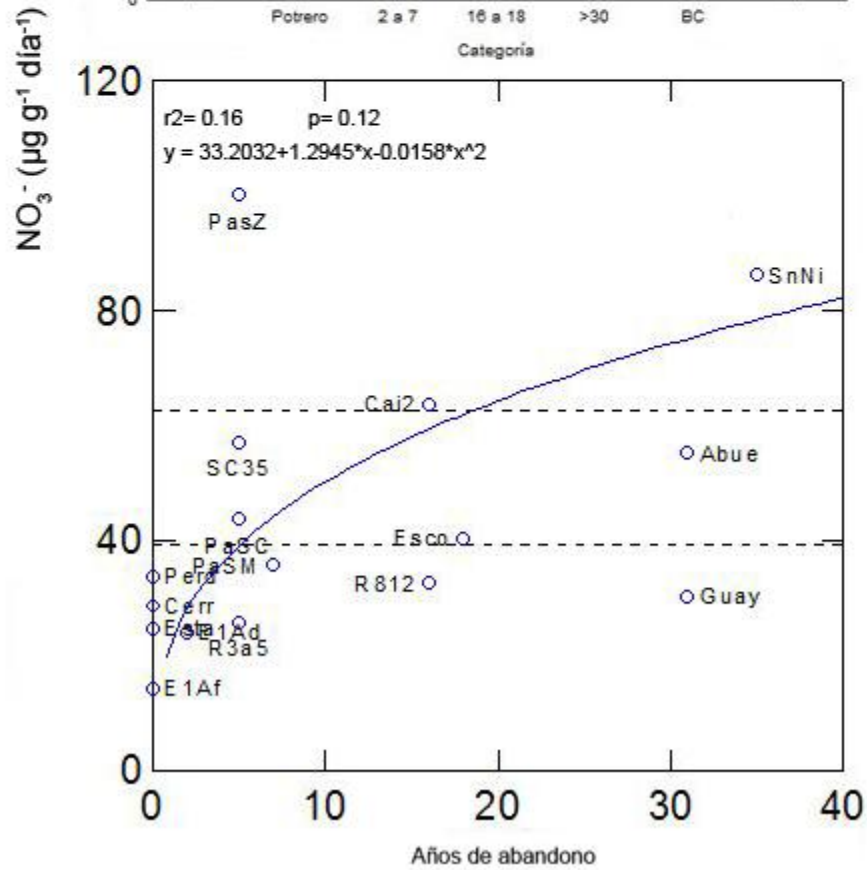
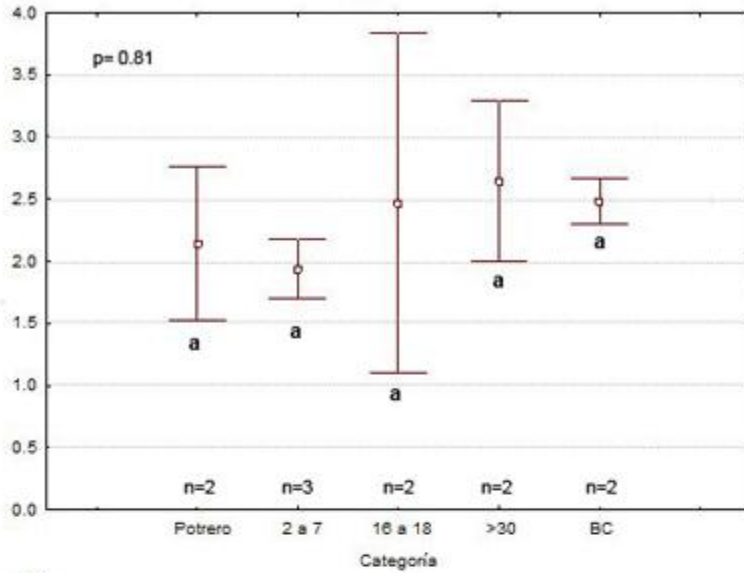


Figura 17. Disponibilidad de nitrato durante el segundo mes de lluvias en Chamela (a.) por categoría de regeneración, con medias, barras de D.E. y letras indicando diferencias significativas, y (b.) por años de sucesión, mostrando la línea de ajuste y con líneas punteadas el rango de las tasas de la categoría “Bosque Conservado” a manera de referencia.

La disponibilidad de fosfato durante el primer mes de lluvias no mostró diferencias significativas entre los estados sucesionales (Figura 18a), sobre todo por la alta variación de las tasas en los sitios con 16 a 18 años de sucesión. La tasa de recuperación de ortofosfato mostró una leve tendencia de aumento, pero no se aprecia una trayectoria clara (Figura 18b). La curva de recuperación sigue un modelo exponencial.

Durante el segundo mes de lluvias el comportamiento de los valores cambió y se observó un aumento progresivo aparente con la edad sucesional (Figura 19a). No obstante, debido a la variación registrada, solamente los sitios con 16 a 18 años de recuperación y el bosque conservado tuvieron valores significativamente más altos que los potreros mientras que las categorías de sucesión temprana y tardía tuvieron valores intermedios. La curva indica un incremento de ortofosfato en el tiempo sucesional, recuperándose de manera constante durante los primeros diez años y después a un ritmo menor (Figura 19b). Además, se observa una mayor variación de las tasas registradas en los sitios de bosque conservado. La curva de recuperación sigue un modelo logístico.

a.



b.

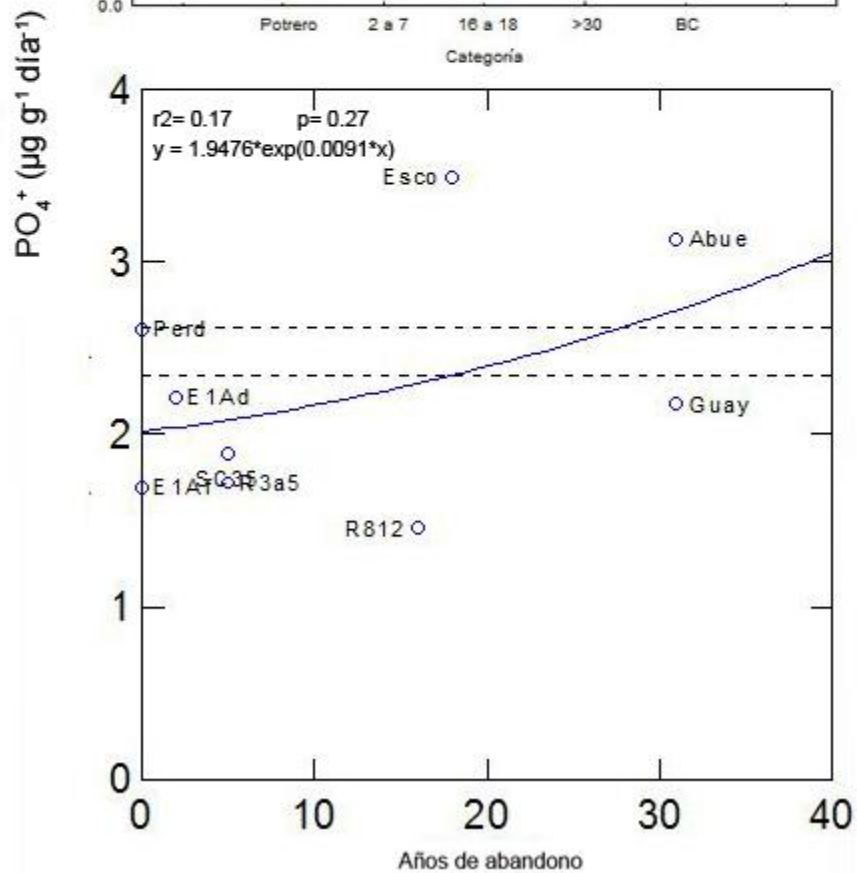
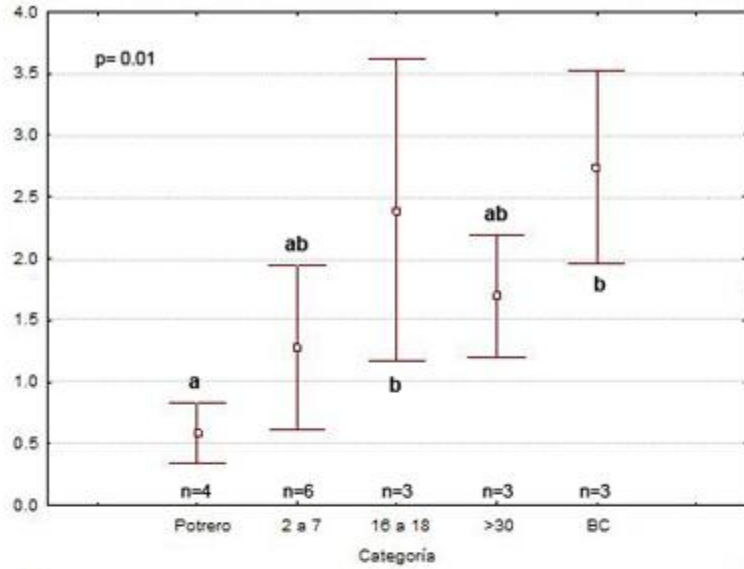


Figura 18. Disponibilidad de ortofosfato durante el primer mes de lluvias en Chamela (a.) por categoría de regeneración, con medias, barras de D.E. y letras indicando diferencias significativas, y (b.) por años de sucesión, mostrando la línea de ajuste y con líneas punteadas el rango de las tasas de la categoría “Bosque Conservado” a manera de referencia.

a.



b.

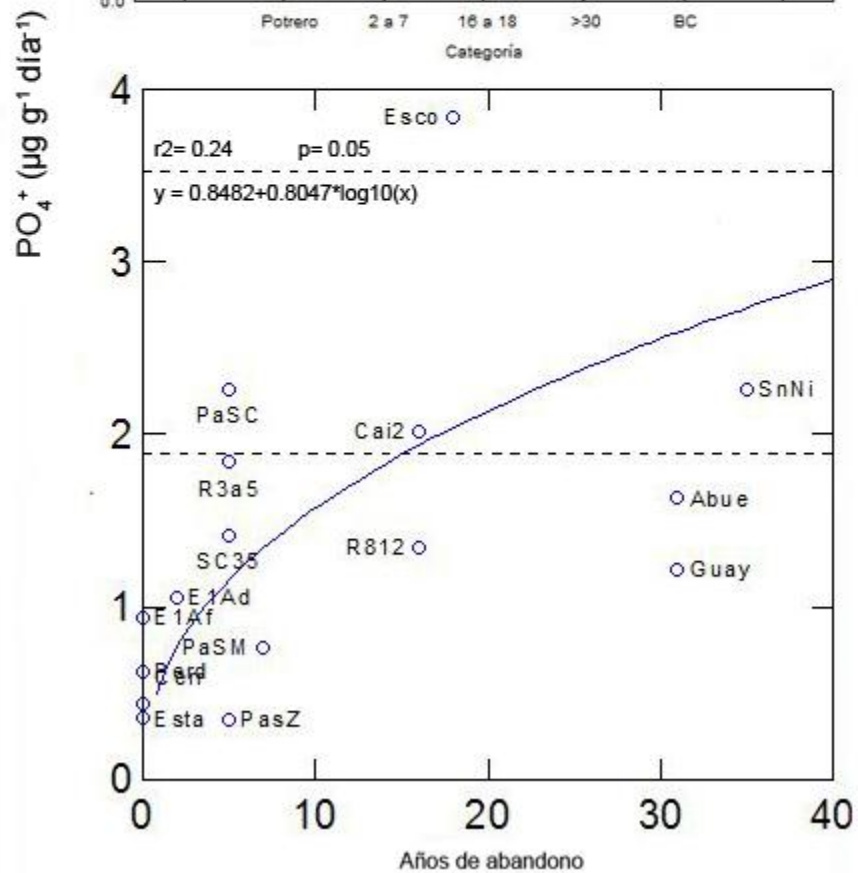


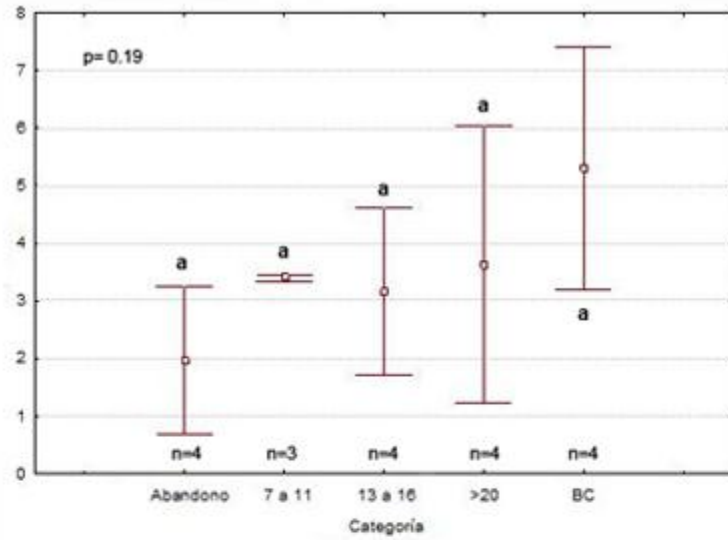
Figura 19. Disponibilidad de ortofosfato durante el segundo mes de lluvias en Chamela (a.) por categoría de regeneración, con medias, barras de D.E. y letras indicando diferencias significativas, y (b.) por años de sucesión, mostrando la línea de ajuste y con líneas punteadas el rango de las tasas de la categoría “Bosque Conservado” a manera de referencia.

Al examinar los sitios en Chajúl, se encontró una tendencia a la recuperación del amonio con los años de sucesión. Sin embargo, la variación fue alta y no existieron diferencias significativas entre las diferentes categorías sucesionales (Figura 20a). Se observó una leve tendencia al aumento de la disponibilidad con los años de regeneración de las parcelas, pero no es alta (Figura 20b). Las tasas encontradas en los sitios de bosque conservado mostraron una gran variación, por lo que la mayoría de los valores quedaron dentro del intervalo del bosque conservado. La curva de recuperación sigue un modelo logístico.

De la misma manera, no se encontraron diferencias significativas de la disponibilidad de nitrato entre los estados de regeneración (Figura 21a). Se observó una leve disminución de las tasas con la edad sucesional, pero la alta variación entre sitios y el amplio rango de las tasas del bosque conservado no permitieron definir una trayectoria de recuperación (Figura 21b). La curva de recuperación sigue un modelo logarítmico.

Se observaron diferencias en la disponibilidad de ortofosfato pero sin relación con el incremento de la edad sucesional (Figura 22a). Los sitios con 7 a 11 años de abandono tuvieron los valores más bajos y los sitios con más de 20 años de abandono los más altos, mientras que las demás categorías tuvieron valores intermedios. La curva de regresión mostró que aunque los valores tendieron a aumentar, éstos se concentraron dentro del rango encontrado en el bosque conservado (Figura 22b). La curva de recuperación sigue un modelo polinómico.

a.



b.

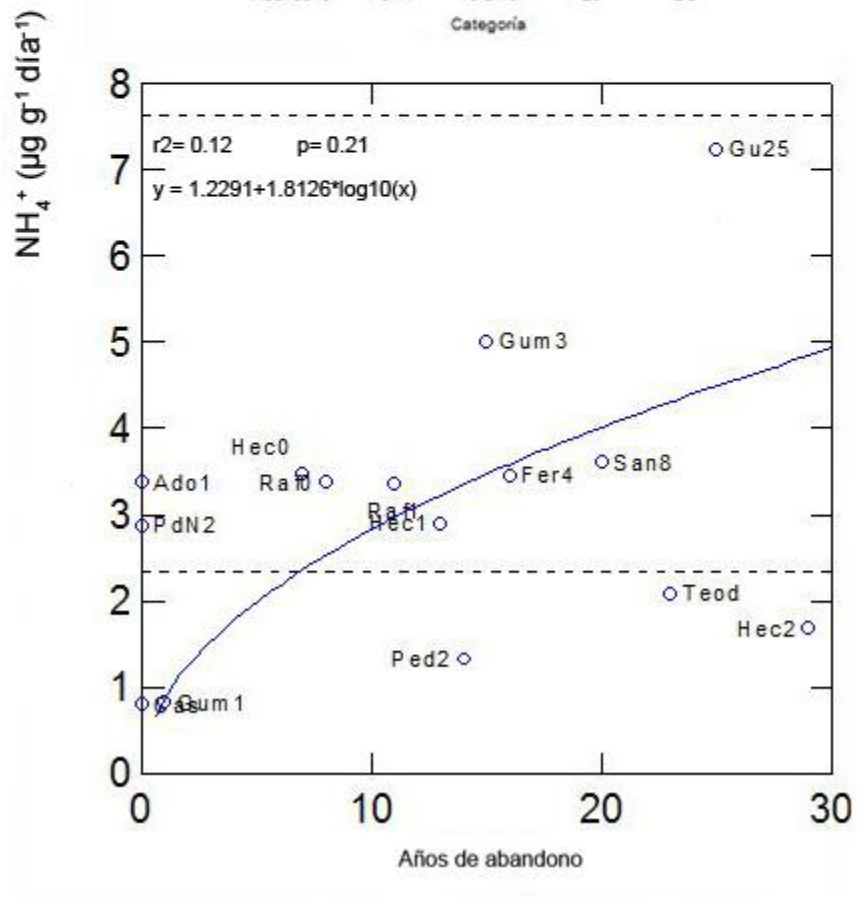
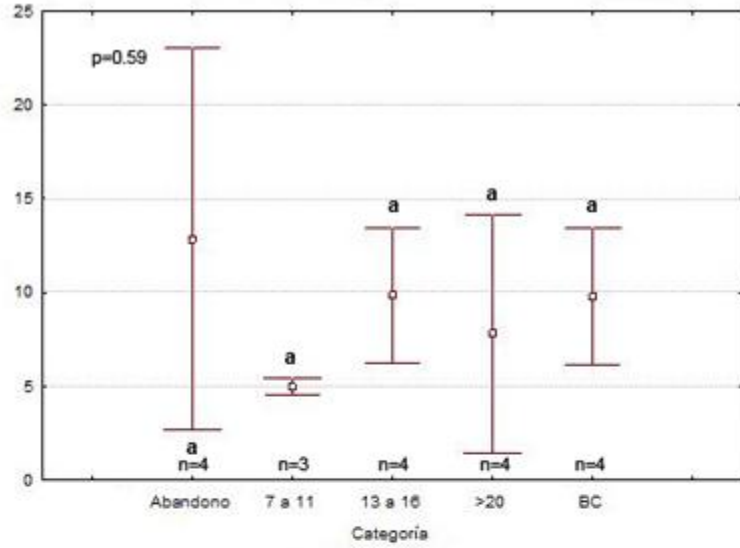


Figura 20. Disponibilidad de amonio en Chajúl (a.) por categoría de regeneración, con medias, barras de D.E. y letras indicando diferencias significativas, y (b.) por años de sucesión, mostrando la línea de ajuste y con líneas punteadas el rango de las tasas de la categoría “Bosque Conservado” a manera de referencia.



a.



b.

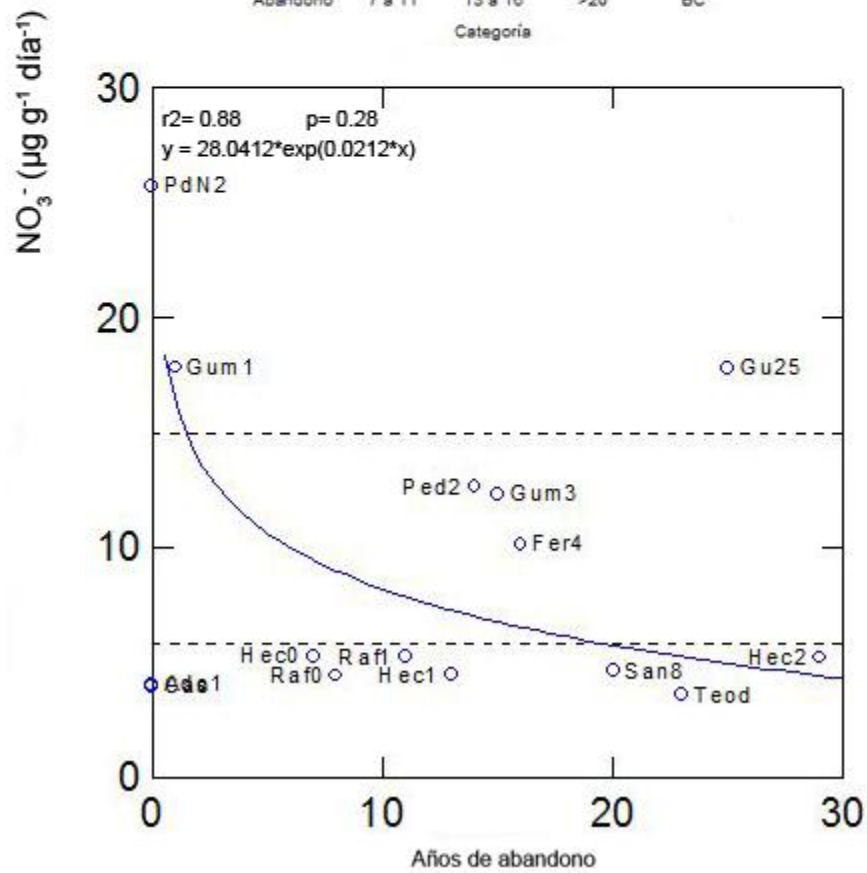
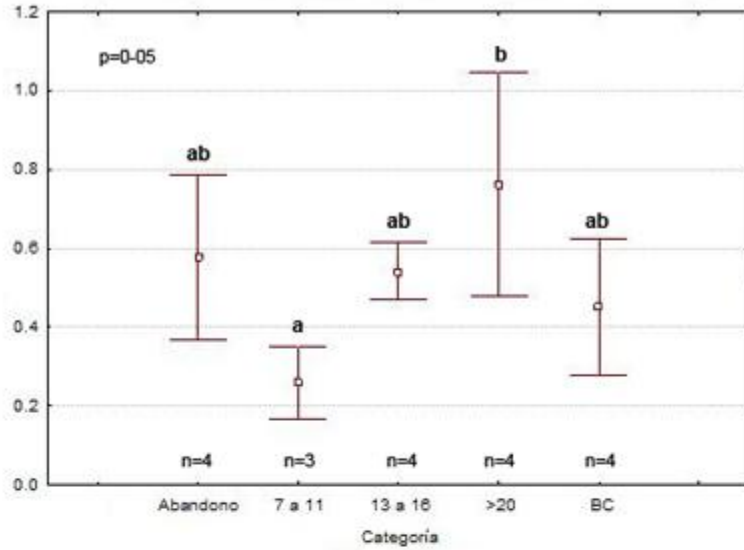


Figura 21. Disponibilidad de nitrato en Chajúl (a.) por categoría de regeneración, con medias, barras de D.E. y letras indicando diferencias significativas, y (b.) por años de sucesión, mostrando la línea de ajuste y con líneas punteadas el rango de las tasas de la categoría “Bosque Conservado” a manera de referencia.

a.



b.

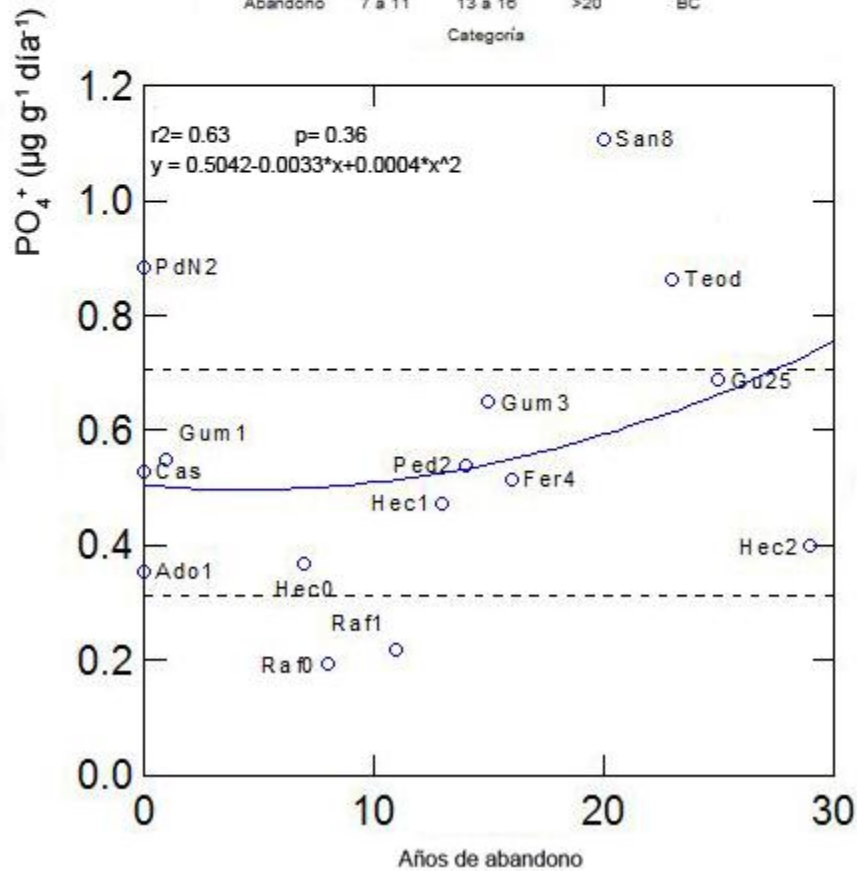


Figura 22. Disponibilidad de ortofosfato en Chajúl (a.) por categoría de regeneración, con medias, barras de D.E. y letras indicando diferencias significativas, y (b.) por años de sucesión, mostrando la línea de ajuste y con líneas punteadas el rango de las tasas de la categoría “Bosque Conservado” a manera de referencia.

*Comparación de la disponibilidad relativa de N y P en ambos ecosistemas*

Los cocientes  $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$  (Anexo 4) durante el primer mes de lluvias en Chamela fueron mayores en la mayoría de los sitios, con un rango entre 1.972 y 10.346. Durante el segundo mes, los cocientes oscilaron entre 1.643 y 14.397. Sin embargo, se observó una gran variación entre los sitios que no parece estar relacionada con su edad sucesional. Los cocientes N:P fueron mayores en la mayoría de los sitios en el primer mes de lluvias, mostrando un mayor contenido de P durante el segundo mes de lluvias en Chamela. Durante el primer mes de lluvias los cocientes se encontraron entre 13.631 y 42.999 y durante el segundo mes entre 12.3 y 308.9.

Aunque tanto los valores de amonio como de nitrato en Chajúl fueron menores que los encontrados en Chamela, los valores de los cocientes  $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$  fueron más extremos, entre 0.763 y 21.802 (Anexo 5). Al igual que con el nitrógeno, los valores de P en Chajúl fueron bajos y los cocientes N:P fueron en general menores, reportados entre 6.568 y 55.301. Nuevamente, los cocientes mostraron que hay sitios con valores contrastantes y no se aprecia una relación con la edad sucesional.

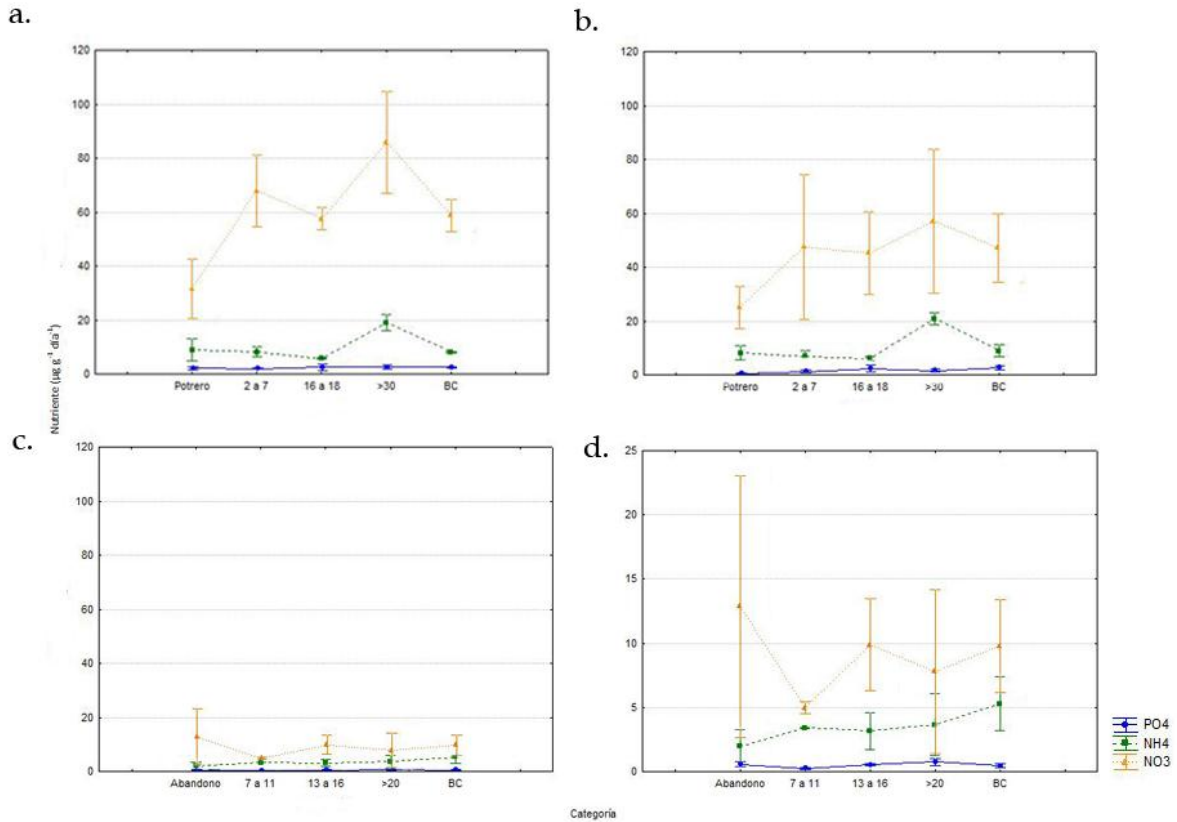
El ANDEVA realizado (Cuadro 5) permitió distinguir, una vez más, el efecto de la fecha de muestreo en los bosques tropicales secos sobre las dinámicas de nutrientes en el suelo.

**Cuadro 5. Resumen de ANDEVA de los nutrientes disponibles en cada zona. Se muestran \* en los valores significativos ( $\alpha < 0.05$ )**

	$\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$			N:P		
	GL	F	p	GL	F	p
Chamela Junio	4	4.244	0.057	4	2.412	0.161
Chamela Julio	4	<b>4.339</b>	<b>0.019*</b>	4	<b>3.226</b>	<b>0.048*</b>
Chajúl	4	1.745	0.196	4	2.005	0.149

En Chamela, el nitrato tuvo una tendencia al aumento y una alta disponibilidad en proporción con el amonio y el ortofosfato (Figura 23a, b). Durante los primeros años de sucesión se observó una relación inversa entre amonio y nitrato. Los sitios sucesionales tardíos tuvieron los niveles más altos de disponibilidad de las dos formas disponibles de nitrógeno. El bosque conservado mostró tasas más bajas, indicando un mayor balance entre N y P, aunque es notable la muy baja variación que mostró en el primer mes comparada con el segundo. Los cambios en la disponibilidad de ortofosfatos fueron casi imperceptibles a esta escala pero la tendencia es de aumento.

En Chajúl, la disponibilidad de las tres formas de nutrientes fue mucho menor que en Chamela (Figura 23c). El amonio tendió a incrementar, mientras que el nitrato y el ortofosfato no cambiaron con la edad sucesional. Los valores de la disponibilidad de los tres nutrientes tuvieron una alta variación y se traslaparon en algunas categorías (Figura 23d).



**Figura 23.** Disponibilidad de nutrientes por categoría de regeneración, con medias y barras de D.E. en Chamela durante (a.) el primer y (b.) el segundo mes de lluvias, y en (c.) Chajúl. En las primeras tres gráficas se utiliza la misma escala, mientras que la última gráfica (d.) muestra las tasas reportadas en Chajúl a una escala pertinente.

Ciertos sitios mostraron valores atípicos durante algunos pasos de los análisis estadísticos. Aunque algunos pudieron ser causados por inconsistencias en el muestreo o por errores en el procesamiento en laboratorio, otros fueron indicio de dinámicas diferentes en algunos de los sitios que no corresponden a lo encontrado en sitios similares. Las alteraciones en las tasas encontradas en diferentes sitios sólo en algunos análisis, y no en todos, demostraron que estos valores atípicos se deben a características de los sitios y no a errores durante el trabajo en campo o laboratorio. La frecuencia de aparecer como un valor atípico en los diferentes análisis estadísticos, indicó que Eloy1 Afuera (II) en Chamela y Gumersindo25 (IV) en Chajúl son sitios con características

particulares que difieren notablemente de los demás, sin que resulte evidente una razón para la divergencia.

## **Discusión**

Las tasas de disponibilidad encontradas en Chamela durante ambos meses sugieren que la disponibilidad de N en parcelas de regeneración alcanza valores similares a los del bosque conservado; las parcelas de mayor tiempo sucesional incluso presentaron concentraciones de N mayores, lo cual puede deberse a que estas parcelas no han sido cercadas y tienen pastoreo irregular, mientras que en las dos primeras categorías no había existido algún tipo de manejo durante siete años continuos. Las tasas encontradas en este estudio son similares a los valores reportados por Siddique *et al.* (2008). Las tasas de disponibilidad de P en Chamela sugieren una mayor relación con la edad de regeneración que la disponibilidad de N. La cantidad de ortofosfato en parcelas de regeneración aumenta gradualmente hasta alcanzar valores similares a los del bosque conservado y no los rebasa.

Las tasas encontradas, tanto de N como de P, en Chajúl no muestran relación con los años de sucesión, lo que sugiere una mayor importancia de las características sitio-específicas. Además, es posible que de existir cambios en la disponibilidad en relación con los años de abandono de las parcelas, no sea posible detectarlos a la escala espacio-temporal del muestreo de este estudio. Los valores medidos en Chajúl están por debajo del rango reportado por Siddique *et al.* (2008), pero por encima de los valores de N obtenidos de resinas reportados por Mo *et al.* (2003) y de los valores de P reportados por McGrath *et al.* (2001) y Vandecar *et al.* (2011).

Durante el primer mes de lluvias en Chamela, únicamente fueron significativas las diferencias estadísticas por edad de regeneración para el nitrato y el amonio, mientras que para el segundo mes lo fueron para el amonio y el fosfato. Esto puede deberse a: 1) que el número de sitios estudiados se duplicó del primer al segundo mes de lluvias, 2) que la acumulación de nutrientes en el suelo durante la época seca no permite evaluar claramente las diferencias de disponibilidad de nutrientes, pues los procesos suceden de manera acelerada al iniciarse las lluvias, después de estar inactivos durante el estiaje, 3) que existe sensibilidad diferencial de los nutrientes a la disponibilidad de agua y 4) que existen cambios en la actividad de la comunidad microbiana del suelo (Fierer et al., 2010).

Las diferencias encontradas responden posiblemente a que en los bosques estacionales con baja precipitación, la hojarasca es la principal vía de retorno de nutrientes al suelo (Campo et al., 2001). La calidad y cantidad de hojarasca disponible para su descomposición, que cambia de acuerdo a la vegetación encontrada en cada parcela, juega un papel clave en la tasa de recuperación de los nutrientes en el suelo. La acumulación de hojarasca en la parcela durante la época seca definirá la cantidad de nutrientes disponibles durante la posterior época de lluvias (Giardina et al., 2000). La vegetación influye en la disponibilidad de nutrientes en el suelo, principalmente por la incorporación de éstos a su biomasa y en menor medida por las interacciones de ciertas especies que pueden alterar el contenido de nutrientes en el suelo. Tal es el caso de las leguminosas que pueden aumentar la cantidad de nutrientes disponibles fijando nitrógeno o produciendo enzimas fosfatasas (Wang et al., 2007), o que pueden disminuirla al tener una alta eficiencia de reabsorción (Rentería et al., 2005). En el bosque conservado, la gran mayoría de los árboles pierden sus hojas durante la época seca, lo que permite que después se incorpore una gran cantidad de nutrientes al suelo al comenzar la temporada de lluvias; además, la hojarasca brinda protección al suelo, impidiendo su pérdida por erosión (García-Oliva, 1992). La pérdida de

nutrientes por erosión depende tanto de la cantidad de suelo perdido como de la concentración de nutrientes en el suelo. En muchos casos, la precipitación y escorrentía, más allá de su capacidad de disolver y transportar nutrientes al suelo, son fuerzas erosivas que llevan a la pérdida de los nutrientes. La mayoría de los nutrientes perdidos son absorbidos por partículas del suelo que salen de las parcelas por el flujo de agua superficial. Generalmente, las pérdidas son más altas al comienzo de la temporada de lluvias, seguidas por una reducción gradual hacia el final de la temporada (Maass et al., 1988). Al contrario de lo ocurrido en el bosque conservado, en el potrero, además de otros factores como la exposición al sol, los cambios en la regulación del microclima y la compactación (Navarrete y Halffer, 2008), la menor proporción de árboles que produzcan hojas grandes y las tiren, así como el pastoreo, reducen notablemente la acumulación de mantillo y su calidad (Gavito et al. datos no publicados), lo que limita la disponibilidad de nutrientes en estos sitios.

Las curvas de regresión, en específico de N, muestran trayectorias indicando que durante la regeneración temprana existe un mayor movimiento de nutrientes en el suelo, mismo que puede deberse al desequilibrio entre los componentes consuntivos (hojas) y los de absorción (raíces) de la vegetación. Así como la presencia de vegetación oportunista de raíces finas con tasas de descomposición más rápidas y la descomposición de raíces remanentes que pueden contribuir significativamente a la materia orgánica del suelo (García-Oliva, 1992). Una vez que aumenta la biomasa aérea y disminuye la proporción de raíces finas, la vegetación de sucesión se comporta más como los árboles maduros, alterando la recuperación de nutrientes (Lugo y Murphy, 1986). El manejo utilizado en la zona altera la distribución de las fracciones de P del suelo en fracciones menos lábiles (Chirino Valle, 2008) y la producción de fosfatasa (Sandoval-Pérez et al., 2009), lo que puede explicar la variación en las tasas disponibles de P en Chamela.



Al examinar los modelos de regresión de Chajúl, se observó que aun cuando existen tendencias de aumento para el amonio y el ortofosfato, el nitrato disminuye con el paso de los años. Estos valores se encuentran dentro del rango de lo encontrado en los sitios de bosque conservado, por lo que no existen diferencias significativas entre categorías de sucesión. Esto implica que otros factores, además de los años de regeneración, determinan la de disponibilidad de nutrientes en el suelo de esta zona. No obstante, las tendencias de aumento para  $\text{NH}_4^+$  y  $\text{PO}_4^+$  sugieren que en las parcelas manejadas ciertas prácticas disminuyen la disponibilidad de nutrientes, que se recuperan una vez que éstas se suspenden. Los datos de nitrato dibujan una pérdida en su disponibilidad: la alta erosión mecánica, humedad e infiltración en los bosques tropicales húmedos (Campo et al., 2001; Johnson et al., 1994), permiten suponer que la salida de este nutriente de la matriz del suelo se debe al proceso de lixiviación que aumenta con la perturbación del bosques para su manejo.

Las tasas encontradas de  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{PO}_4^+$  en Chamela, durante ambos muestreos, fueron mayores que los encontrados en Chajúl. Esto no implica necesariamente una fertilidad mayor en Chamela, porque no se hizo un estudio completo que muestre la variación intra e interanual para asegurarlo. En Chamela, la liberación de nutrientes se concentra en los meses de lluvia, ya que posteriormente la falta de continuidad en la solución del suelo y eventualmente la ausencia de agua limitarán fuertemente el movimiento de los iones. Esto sucede aún durante la época de lluvias porque no es un régimen continuo. Si la liberación de nutrientes es constante en Chajúl, que no tiene un periodo completamente seco como Chamela, la liberación de nutrientes total de un año podría ser equivalente a la de Chamela. Sin embargo, como se mencionó, para demostrarlo habría que medir todo el año en ambas regiones.

Los cocientes  $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$  y N:P indican que los procesos de nitrificación, amonificación y solubilización en Chamela captados por las resinas fueron mayores durante el primer mes de lluvias que durante el segundo mes de lluvias; corroborando la influencia de la estacionalidad en los procesos biogeoquímicos de este ecosistema ya reportada en otros estudios (Campo et al., 1998; García-Oliva et al., 2003; Lodge et al., 1994; Rentería y Jaramillo, 2011). La alta sensibilidad de las transformaciones del N a la disponibilidad de agua (Montaño et al., 2007; Sandoval-Pérez et al., 2009) se reflejó en un menor contenido de nitrato, estrechamente relacionada con la proporción de aire y agua en la matriz del suelo. La variación de las tasas encontradas entre los meses de lluvias puede explicarse por la escasez de aire en la matriz del suelo durante el segundo mes de lluvias al estar más saturada por agua y por el avance de la actividad biológica al irse produciendo más biomasa y continuar con la descomposición. En Chajúl no se exploró el papel de la temporalidad, pero Vandecar *et al.* (2011) observaron que incluso en lugares con alta precipitación todo el año hay una relación positiva de la lluvia acumulada y las tasas de recuperación de nutrientes.

Los resultados obtenidos dan paso a suponer que más allá de los años de regeneración, los factores que regulan la disponibilidad de nutrientes en el suelo son variables y dependen en gran medida de diversos procesos bióticos y abióticos, como la vegetación, el tipo de suelo y el microclima en cada una de las parcelas, así como el manejo que se les ha dado. El efecto del sitio es muy fuerte, tanto en la región de Chamela como en la región de Chajúl, y algunos son claramente discordantes dentro de la misma categoría sucesional.

El manejo de la parcela influye en gran medida sobre las tasas de recuperación de los nutrientes. La intensidad y frecuencia de los disturbios tienen efectos sobre la vegetación que afectan los procesos biogeoquímicos que determinan la disponibilidad de nutrientes en el suelo.

Las prácticas que afectan de mayor manera estos procesos son la roza-tumba-quema, el pastoreo, las quemas de limpieza y sus efectos sobre las tasas de erosión. La compactación de suelo por el pastoreo (o máquinas) destruye muchas de las grietas y macro-poros en el suelo, lo que reduce la difusión de oxígeno en el mismo y la infiltración de agua de lluvia, lo que aumenta la probabilidad de flujo superficial y la erosión (Chapin III et al., 2011; Noguez et al., 2008). Dentro de las zonas de estudio, los métodos de clareo, el pastoreo, las quemas, el chaponeo y la extracción selectiva de varas son elementos que pueden tener mucha influencia en los procesos biogeoquímicos. En este sentido, hay una gran diversidad de historias de manejo y de repercusiones de éste sobre las parcelas (Trilleras Motha, 2008).

Un elemento fundamental que no se pudo controlar fue el tipo de suelo. Es altamente probable que las parcelas tengan diferente tipo de suelo, factor que no puede ser considerado dentro de la variación por sitio debido a la falta de estudios y referencias en ambas regiones. De igual manera, no fue factible encontrar un grupo de parcelas con las mismas características naturales y de manejo que solamente difirieran en la edad sucesional. Por ello, este estudio incluyó la heterogeneidad presente en el paisaje y buscó detectar patrones de cambio sólidos y consistentes dentro de esta variabilidad, más que discutir diferencias puntuales y aisladas.

Esta diversidad de factores es imposible de controlar en estudios que abarcan grandes áreas, como éste. Los resultados obtenidos señalan la gran heterogeneidad que existe en los contextos naturales y la dificultad para detectar patrones de cambio que se puedan utilizar de manera general. Más bien, refuerzan el concepto de que las acciones de conservación y manejo deben ser basadas en un diagnóstico previo del sitio en particular, ya que no parece viable inferir su condición por su edad sucesional.

## Conclusiones

La fuerte presión que ejerce la sociedad sobre los recursos naturales ha llevado al uso inadecuado de los mismos, logrando la perturbación de los ecosistemas y sus funciones. Dado que el uso de los recursos naturales es vital para satisfacer las necesidades de los seres humanos, la interrupción de esto es improbable. Sin embargo, se han hecho esfuerzos para cambiar las prácticas de explotación irracional de los ecosistemas, para así continuar con el aprovechamiento de los recursos naturales sin llevarlos a su deterioro. Para poder lograr esto, es necesario el estudio detallado de los ecosistemas y sus respuestas a las perturbaciones humanas, que permita proponer el manejo adecuado de los mismos.

Este trabajo, englobado dentro de un proyecto interdisciplinario, permitió explorar la disponibilidad de nutrientes en el suelo de dos ecosistemas contrastantes. La información obtenida es vital para entender el impacto del manejo sobre los distintos ecosistemas, que da paso a poder entender los mecanismos de respuesta de los sistemas naturales.

Para la zona de Chamela se pudo observar que la edad de regeneración determina en cierta medida la disponibilidad de nutrientes en el suelo y que ésta también puede estar determinada por el tipo de manejo en las parcelas. Para la zona de Chajúl no se encontró relación entre las edades de sucesión y la disponibilidad de nutrientes, lo que indica que son otros factores los que determinan la fertilidad de los suelos en la zona.

Un resultado positivo de este trabajo es que, a pesar de las perturbaciones recurrentes a las que están sometidos, los sitios estudiados que han tenido manejo no muestran una disminución seria de su fertilidad y presentan una rápida capacidad de recuperación a través de la regeneración natural. Esto sugiere que el manejo que tienen, que en general es de bajo impacto y bajos insumos, no altera en gran medida la disponibilidad de nutrientes en las parcelas y que debe

promoverse este tipo de manejo sobre otros que impacten de manera más intensa. Esto no excluye el que se propongan otras acciones y mejoras. Los resultados obtenidos dan pie a nuevos estudios que permitan establecer de manera concreta sugerencias sobre el manejo en ambas zonas; específicamente que exploren las bondades de combinar periodos de uso con periodos de regeneración, considerando en todo momento las demás repercusiones que tiene el tipo de manejo seleccionado sobre los componentes y funciones ecosistémicos.

Si bien este estudio no puede dar una propuesta de manejo en específico debido a la complejidad de definir, estudiar y unir los factores que intervienen, la información obtenida es de gran importancia para identificar un plan de manejo adecuado para ambos bosques tropicales. El trabajo realizado da pie a entender en mayor medida los ecosistemas y sus respuestas a las perturbaciones humanas.

## Referencias

- Agbenin, J. O., de Abreu, C. A., Abreu, M. F., & van Raij, B. (2002). Evaluation of mixed cation-anion exchange resins as extractants for potentially available micronutrients in tropical soils. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, *64*, 293–299.
- Alchin, D. (1998). Ion Exchange Resins. In J. E. Packer (Ed.), *Chemical Processes in New Zealand*. New Zealand Institute of Chemistry.
- Amundson, R., & Jenny, H. (1997). On a State Factor Model of Ecosystems. *BioScience*, *47*(8), 536–543.
- Amundson, R., Richter, D. D., Humphreys, G. S., Jobbágy, E. G., & Gaillardet, J. (2007). Coupling between Biota and Earth Materials in the Critical Zone. *Elements*, *3*(5), 327–332.
- Barboza, P. S., Parker, K. L., & Hume, I. D. (2009). *Integrative Wildlife Nutrition*. Springer.
- Barrios, E. (2007). Soil biota, ecosystem services and land productivity. *Ecological Economics*, *64*, 269–285. doi:10.1016/j.ecolecon.2007.03.004
- Bazzaz, F. A., & Pickett, S. T. A. (1980). Physiological Ecology of Tropical Succession: A Comparative Review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *11*, 287–310.
- Bernal, S., Hedin, L. O., Likens, G. E., Gerber, S., & Buso, D. C. (2012). Complex response of the forest nitrogen cycle to climate change. *PNAS*, *109*(9), 3406–3411. doi:10.1073/pnas.1121448109/-/DCSupplemental.www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1121448109
- Binkley, D. (1984). Ion Exchange Resin Bags: Factors Affecting Estimates of Nitrogen Availability. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, *48*, 1181–1184.
- Binkley, D., & Matson, P. A. (1983). Ion exchange resin bag method for assessing forest soil nitrogen availability. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, *47*, 1050–1052.
- Boege, K., & Dirzo, R. (2004). Intraspecific variation in growth, defense and herbivory in *Dialium guianense* (Caesalpinaceae) mediated by edaphic heterogeneity. *Plant Ecology*, *175*, 59–69.
- Brown, S., & Lugo, A. E. (1990). Effects of forest clearing and succession on the carbon and nitrogen content of soils in Puerto Rico and US Virgin Islands. *Plant and Soil*, *124*, 53–64.
- Bullock, S. H., & Solis-Magallanes, J. A. (1990). Phenology of Canopy Trees of a Tropical Deciduous Forest in Mexico. *Biotropica*, *22*(1), 22–35.
- Burgos, A., & Maass, J. M. (2004). Vegetation change associated with land-use in tropical dry forest areas of Western Mexico. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *104*, 475–481. doi:10.1016/j.agee.2004.01.038

- Campo, J. (1995). *Ciclo del Fósforo en un Ecosistema Tropical Estacional*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Campo, J., Jaramillo, V. J., & Maass, J. M. (1998). Pulses of soil phosphorus availability in a Mexican tropical dry forest: effects of seasonality and level of wetting. *Oecologia*, *115*, 167–172. doi:10.1007/s004420050504
- Campo, J., Maass, J. M., Jaramillo, V. J., Martínez-Yrizar, A., & Sarukhán, J. (2001). Phosphorus cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem. *Biogeochemistry*, *53*, 161–179.
- Castellanos, J., Jaramillo, V. J., Sanford Jr., R. L., & Kauffman, J. B. (2001). Slash-and-burn effects on fine root biomass and productivity in a tropical dry forest ecosystem in México. *Forest Ecology and Management*, *148*, 41–50.
- Castellanos, J., Maass, J. M., & Kummerow, J. (1991). Root biomass of a dry deciduous tropical forest in Mexico. *Plant and Soil*, *131*, 225–228.
- Castillo-Campos, G., & Narváez-Flores, H. (1992). Contribución al conocimiento de la vegetación de la Reserva de la Biósfera Montes Azules, Selva Lacandona, Chiapas, México. In M. A. Vásquez Sánchez & M. A. Ramos Olmos (Eds.), *Reserva de la Biósfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación*. México: Publicaciones Especiales Ecósfera.
- Cayuela, L., Benayas, J. M. R., & Echeverría, C. (2006). Clearance and fragmentation of tropical montane forests in the Highlands of Chiapas, Mexico (1975–2000). *Forest Ecology and Management*, *226*, 208–218. doi:10.1016/j.foreco.2006.01.047
- Celedón-Muñiz, H. (2006). *Impacto del sistema agrícola de roza, tumba y quema sobre las características de tres unidades de suelo en la selva Lacandona de Chiapas*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Cervantes, L., Maass, J. M., & Domínguez, R. (1988). Relación lluvia-escurrimiento en un sistema pequeño de cuencas de selva baja caducifolia. *Ing. Hidrául.*, *3*, 30–42.
- Chapin III, F. S. (1991). Effects of multiple environmental stresses on nutrient availability and use by plants. In E. J. Pell (Ed.), *Response of plants to multiple stresses* (pp. 67–88). San Diego, California: Academic Press.
- Chapin III, F. S., Matson, P. A., & Vitousek, P. M. (2011). *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology* (II.). New York: Springer. doi:10.1007/978-1-4419-9504-9
- Chaves, Ó. M., Stoner, K. E., Arroyo-Rodríguez, V., & Estrada, A. (2011). Effectiveness of Spider Monkeys (*Ateles geoffroyi vellerosus*) as Seed Dispersers in Continuous and Fragmented Rain Forests in Southern Mexico. *Int J Primatol*, *32*, 177–192. doi:10.1007/s10764-010-9460-0
- Chazdon, R. L., Letcher, S. G., van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., & Finegan, B. (2007). Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Phil. Trans. R. Soc. B*, *362*, 273–289. doi:10.1098/rstb.2006.1990

- Childers, D. L., Corman, J., Edwards, M., & Elser, J. J. (2011). Sustainability challenges of Phosphorus and Food: Solutions from Closing the Human Phosphorus Cycle. *BioScience*, 61(2), 117–124.
- Chirino Valle, I. (2008). *Almacenes y fracciones de fósforo en el suelo de tres ecosistemas en la región de Chamela, Jalisco*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Collins, S. L., Carpenter, S. R., Swinton, S. M., Orenstein, D. E., Childers, D. L., Gragson, T. L., ... Whitmer, A. C. (2010). An integrated conceptual framework for long-term social–ecological research. *Frontiers in Ecology and the Environment*. doi:10.1890/100068
- Corlett, R. T. (1994). What is secondary forest? *Journal of Tropical Ecology*, 10(3), 445–447. doi:10.1017/S0266467400008129
- Cotler, H., Durán, E., & Siebe, C. (2002). Caracterización morfo-edafológica y calidad de sitio de un bosque tropical caducifolio. In F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. N. García Alderete, & M. Quesada Avendaño (Eds.), *Historia Natural de Chamela* (pp. 17–79). México: Instituto de Biología, UNAM.
- Cotler, H., & Ortega-Larrocea, M. P. (2006). Effects of land use on soil erosion in a tropical dry forest ecosystem, Chamela watershed, Mexico. *Catena*, 65, 107–117. doi:10.1016/j.catena.2005.11.004
- Cuevas, E., & Lugo, A. E. (1998). Dynamics of organic matter and nutrient return from litterfall in stands of ten tropical tree plantation species. *Forest Ecology and Management*, 112, 263–279. doi:10.1016/S0378-1127(98)00410-1
- Cuevas-Reyes, P., Siebe, C., Martínez-Ramos, M., & Oyama, K. (2003). Species richness of gall-forming insects in a tropical rain forest: correlations with plant diversity and soil fertility. *Biodiversity and Conservation*, 12, 411–422.
- Currie, W. S., & Nadelhoffer, K. J. (2002). The Imprint of Land-use History: Patterns of Carbon and Nitrogen in Downed Woody Debris at the Harvard Forest. *Ecosystems*, 5, 446–460. doi:10.1007/s10021-002-1153-x
- De Ita-Martínez, C. (1983). *Patrones de producción agrícola en un ecosistema tropical estacional en la Costa de Jalisco*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- De Jong, B. H. J., Ochoa-Gaona, S., Castillo-Santiago, M. A., Ramírez-Marcial, N., & Cairns, M. A. (2000). Carbon Flux and Patterns of Land-Use/Land-Cover Change in the Selva Lacandona, Mexico. *Ambio*, 29(8), 504–5011. doi:10.1639/0044-7447(2000)029[0504:CFAPOL]2.0.CO;2
- Ditt, E. H., Mourato, S., Ghazoul, J., & Knight, J. (2010). Forest conversion and provision of ecosystem services in the Brazilian Atlantic Forest. *Land Degradation & Development*, 21, 591–603. doi:10.1002/ldr.1010



- Dominati, E., Patterson, M., & Mackay, A. (2010). A framework for classifying and quantifying the natural capital and ecosystem services of soils. *Ecological Economics*, *69*, 1858–1868. doi:10.1016/j.ecolecon.2010.05.002
- Durán, J., Rodríguez, A., Fernández-Palacios, J. M., & Gallardo, A. (2008). Changes in soil N and P availability in a *Pinus canariensis* fire chronosequence. *Forest Ecology and Management*, *256*, 384–387. doi:10.1016/j.foreco.2008.04.033
- Ellingson, L. J., Kauffman, J. B., Cummings, D. L., Sanford Jr., R. L., & Jaramillo, V. J. (2000). Soil N dynamics associated with deforestation, biomass burning, and pasture conversion in a Mexican tropical dry forest. *Forest Ecology and Management*, *137*, 41–51. doi:10.1016/S0378-1127(99)00311-4
- Elser, J. J., Bracken, M. E. S., Cleland, E. E., Gruner, D. S., Harpole, W. S., Hillebrand, H., ... Smith, J. E. (2007). Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology letters*, *10*, 1135–1142. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01113.x
- Ewel, J. (1980). Tropical Succession: Manifold Routes to Maturity. *Biotropica*, *12*(2), 2–7.
- Fenn, M. E., Poth, M. A., Aber, J. D., Baron, J. S., Bormann, B. T., Johnson, D. W., ... Stottlemyer, R. (1998). Nitrogen excess in north american ecosystems: predisposing factors, ecosystem responses, and management strategies. *Ecological Applications*, *8*(3), 706–733.
- Fierer, N., Nemergut, D., Knight, R., & Craine, J. M. (2010). Changes through time: integrating microorganisms into the study of succession. *Research in Microbiology*, *161*, 635–42. doi:10.1016/j.resmic.2010.06.002
- Finegan, B. (1996). Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *TREE*, *11*(3), 119–124. doi:10.1016/0169-5347(96)81090-1
- Fisher, B., Turner, R. K., & Morling, P. (2008). Defining and classifying ecosystem services for decision making. *Ecological Economics*, *68*, 643–653. doi:10.1016/j.ecolecon.2008.09.014
- Fragoso, C., & Rojas-Fernández, P. (2009). Earthworms inhabiting bromeliads in Mexican tropical rainforests: ecological and historical determinants. *Journal of Tropical Ecology*, *12*(5), 729–734. doi:10.1017/S0266467400009925
- Frank, D. A., & Evans, R. D. (1997). Effects of native grazers on grassland N cycling in Yellowstone National Park. *Ecology*, *78*(7), 2238–2248.
- Frank, D. A., Kuns, M. M., & Guido, D. R. (2002). Consumer Control of Grassland Plant Production. *Ecology*, *83*(3), 602–606. doi:10.2307/3071865
- García del Valle, Y., Estrada, A., Lorenzo, C., & Naranjo, E. J. (2005). Genética de poblaciones de monos aulladores (*Alouatta pigra*) en hábitat continuo y fragmentado en la Selva Lacandona, México: un estudio preliminar. *Universidad y Ciencia*, (II), 55–60.

- García-Oliva, F. (1992). *Erosión y pérdida de nutrientes del suelo en una cronosecuencia de uso agropecuario en un ecosistema tropical estacional mexicano*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- García-Oliva, F., Ezcurra, E., & Galicia, L. (1991). Pattern of Rainfall Distribution in the Central Pacific Coast of Mexico. *Geografiska Annaler*, 73(3), 179–186.
- García-Oliva, F., & Maass, J. M. (1998). Efecto de la transformación de la selva a pradera sobre la dinámica de los nutrientes en un ecosistema tropical estacional en México. *Bol. Soc. Bot. México*, 62, 39–48.
- García-Oliva, F., Maass, J. M., & Galicia, L. (1995). Rainstorm analysis and Rainfall Erosivity of a Seasonal Tropical Region with a Strong Cyclonic Influence on the Pacific Coast of Mexico. *Journal of Applied Meteorology*, 34, 2491–2498.
- García-Oliva, F., Sanford Jr., R. L., & Kelly, E. (1999). Effects of slash-and-burn management on soil aggregate organic C and N in a tropical deciduous forest. *Geoderma*, 88, 1–12.
- García-Oliva, F., Sveshtarova, B., & Oliva, M. (2003). Seasonal effects on soil organic carbon dynamics in a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 19, 179–188. doi:10.1017/S0266467403003201
- Gerhardt, K. (1993). Tree seedling development in tropical dry abandoned pasture and secondary forest in Costa Rica. *Journal of Vegetation Science*, 4, 95–102. doi:10.2307/3235736
- Giardina, C. P., Sanford Jr., R. L., & Døckersmith, I. C. (2000). Changes in Soil Phosphorus and Nitrogen During Slash-and-Burn Clearing of a Dry Tropical Forest. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 405, 399–405.
- Gibson, D. J. (1986). Spatial and temporal heterogeneity in soil nutrient supply measured using in situ ion-exchange resin bags. *Plant and Soil*, 96, 445–450.
- Gomes, A. C. S., & Luizão, F. J. (2012). Leaf and Soil Nutrients in a Chronosequence of Second-Growth Forest in Central Amazonia : Implications for Restoration of Abandoned Lands. *Restoration Ecology*, 20(3), 339–345. doi:10.1111/j.1526-100X.2011.00773.x
- Gómez-Pompa, A., & Dirzo, R. (1995). *Reservas de la Biósfera y otras Áreas Naturales Protegidas de México*. México: INE-CONABIO.
- Göransson, H., Venterink, H. O., & Bååth, E. (2011). Soil bacterial growth and nutrient limitation along a chronosequence from a glacier forefield. *Soil Biology and Biochemistry*, 43, 1333–1340. doi:10.1016/j.soilbio.2011.03.006
- Guariguata, M. R., & Ostertag, R. (2001). Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148, 185–206. doi:10.1016/S0378-1127(00)00535-1

- Hedin, L. O., Brookshire, E. N. J., Menge, D. N. L., & Barron, A. R. (2009). The Nitrogen Paradox in Tropical Forest Ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *40*, 613–635. doi:10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110246
- Herrera-MacBryde, O., & Medellín, R. A. (1997). Lacandon rain-forest region, Mexico. In WWF & IUCN (Eds.), *Centres of Plant Diversity* (pp. 125–129). Cambridge, UK: IUCN Publications Unit.
- Holling, C. S. (1973). Resilience and Stability of Ecological Systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *4*, 1–23.
- Hübner, C., Redl, G., & Wurst, F. (1991). In Situ methodology for studying N-mineralization in soils using anion exchange resins. *Soil Biol. Biochem.*, *23*(7), 701–702.
- Hughes, R. F., Kauffman, J. B., & Jaramillo, V. J. (2000). Ecosystem-scale impacts of deforestation and land use in a humid tropical region of Mexico. *Ecological Applications*, *10*(2), 515–527.
- Imai, N., Kitayama, K., & Titin, J. (2010). Distribution of phosphorus in an above-to-below-ground profile in a Bornean tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, *26*(06), 627–636. doi:10.1017/S0266467410000350
- INEGI. (2010). Banco de información sociodemográfica y económica.
- Jaramillo, V. J., Kauffman, J. B., Rentería, L. Y., Cummings, D. L., & Ellingson, L. J. (2003). Biomass, Carbon, and Nitrogen Pools in Mexican Tropical Dry Forest Landscapes. *Ecosystems*, *6*, 609–629. doi:10.1007/s10021-002-0195-4
- Jim, C. Y. (1998). Soil Characteristics and Management in an Urban Park in Hong Kong. *Environmental Management*, *22*(5), 683–695.
- Jin, V. L., West, L. T., Haines, B. L., & Peterson, C. J. (2000). P retention in tropical pre-montane soils across forest-pasture interfaces. *Soil Science*, *165*(11), 881–889.
- Johnson, C. E., Litaor, M. I., Billett, M. F., & Bricker, O. P. (1994). Chemical Weathering in Small Catchments: Climatic and Anthropogenic Influences. In B. Moldan & J. Černý (Eds.), *Biogeochemistry of Small Catchment: A Tool for Environmental Research* (pp. 323–341). John Wiley & Sons Ltd.
- Jonasson, S., Michelsen, A., Schmidt, I. K., & Nielsen, E. V. (1999). Responses in Microbes and Plants to Changed Temperature, Nutrient, and Light Regimes in the Arctic. *Ecology*, *80*(6), 1828–1843. doi:10.2307/176661
- Kennard, D. K., Gould, K., Putz, F. E., Fredericksen, T. S., & Morales, F. (2002). Effect of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management*, *162*, 197–208. doi:10.1016/S0378-1127(01)00506-0
- Kibblewhite, M. G., Ritz, K., & Swift, M. J. (2008). Soil health in agricultural systems. *Phil. Trans. R. Soc. B*, *363*, 685–701. doi:10.1098/rstb.2007.2178

- Lagerdröm, A., Esberg, C., Wardle, D. A., & Giesler, R. (2009). Soil phosphorus and microbial response to a long-term wildfire chronosequence in northern Sweden. *Biogeochemistry*, *95*, 199–213. doi:10.1007/s10533-009-9331-y
- Lamb, D. (1980). Soil nitrogen mineralisation in a secondary rainforest succession. *Oecologia*, *47*, 257–263. doi:10.1007/BF00346829
- Lodge, D. J., McDowell, W. H., & McSwiney, C. P. (1994). The importance of nutrient pulses in tropical forests. *Tree*, *9*(10), 384–387. doi:10.1016/0169-5347(94)90060-4
- Lohbeck, M., Poorter, L., Paz, H., Pla, L., van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., & Bongers, F. (2011). Functional diversity changes during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. doi:10.1016/j.ppees.2011.10.002
- López-Guerrero, A. (1992). *Escorrentía en pequeñas cuencas hidrológicas con selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Lott, E. J. (1985). La Estación de Biología Chamela, Jalisco. In *Listados Florísticos de México*. México: IBUNAM.
- Lott, E. J. (1993). Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela bay region, Jalisco, México. *Occasional papers of the California Academy of Sciences*, *148*.
- Lott, E. J., & Atkinson, T. H. (2002). Biodiversidad y fitogeografía de Chamela-Cuixmala, Jalisco. In F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. N. García Alderete, & M. Quesada Avendaño (Eds.), *Historia Natural de Chamela* (pp. 84–97). México: Instituto de Biología, UNAM.
- Lott, E. J., Bullock, S. H., & Solis-Magallanes, J. A. (1987). Floristic Diversity and Structure of Upland and Arroyo Forests of Coastal Jalisco. *Biotropica*, *19*(3), 228–235.
- Lugo, A. E., & Murphy, P. G. (1986). Nutrient dynamics of a Puerto Rican subtropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology*, *2*(01), 55–72. doi:10.1017/S0266467400000602
- Maass, J. M. (1985). *Soil Erosion and Nutrient Losses in Seasonal Tropical Agroecosystems Under Various Management Techniques*. University of Georgia, Athens.
- Maass, J. M. (1995). Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. In S. H. Bullock, H. A. Mooney, & E. Medina (Eds.), *Seasonally dry tropical forests* (pp. 399–422). Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press.
- Maass, J. M., Balvanera, P., Castillo, A., Daily, G. C., Mooney, H. A., Ehrlich, P., ... Sarukhán, J. (2005). Ecosystem Services of Tropical Dry Forests: Insights from Long-term Ecological and Social Research on the Pacific Coast of Mexico. *Ecology and Society*, *10*(1), 17.
- Maass, J. M., Díaz-Delgado, R., Balvanera, P., Castillo, A., & Martínez-Yrizar, A. (2010). Redes de Investigación Ecológica y Socio-Ecológica a Largo Plazo (LTER y LTSER) en Iberoamérica: Los casos de México y España. *Revista Chilena de Historia Natural*, *83*, 171–184.

- Maass, J. M., Jordan, C. F., & Sarukhan, J. (1988). Soil Erosion and Nutrient Losses in Seasonal Tropical Agroecosystems Under Various Management Techniques. *Journal of Applied Ecology*, 25(2), 595–607.
- Martínez-Sánchez, J. L. (2006). Leaf and soil nitrogen and phosphorus availability in a neotropical rain forest of nutrient-rich soil. *Rev. Biol. Trop.*, 54(2), 357–61.
- Martínez-Yrizar, A. (1995). Biomass distribution and primary productivity of tropical dry forests. In S. H. Bullock, H. Mooney, & E. Medina (Eds.), *Seasonally dry tropical forests* (pp. 326–345). Cambridge Univ. Press.
- Martínez-Yrizar, A., & Sarukhán, J. (1990). Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in Mexico over a five-year period. *Journal of Tropical Ecology*, 6(04), 433–444. doi:10.1017/S0266467400004831
- Martínez-Yrizar, A., & Sarukhán, J. (1993). Cambios estacionales del mantillo en el suelo de un bosque tropical caducifolio y uno subcaducifolio en Chamela, Jalisco, México. *Acta Botánica Mexicana*, 21, 1–6.
- Martínez-Yrizar, A., Sarukhán, J., Pérez-Jiménez, A., Rincón, E., Maass, J. M., Solis-Magallanes, J. A., & Cervantes, L. (1992). Above-ground phytomass of a tropical deciduous forest on the coast of Jalisco, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 8(1), 87–96.
- McDonald, M. A., & Healey, J. R. (2000). Nutrient cycling in secondary forests in the Blue Mountains of Jamaica. *Forest Ecology and Management*, 139, 257–278.
- McGrath, D. A., Smith, C. K., Gholz, H. L., & Oliveira, F. D. A. (2001). Effects of Land-Use Change on Soil Nutrient Dynamics in Amazonia. *Ecosystems*, 4, 625–645. doi:10.1007/s10021-001-0033-0
- MEA. (2003). *Millennium Ecosystem Assessment*. Washington, DC.
- Medellín, R. A., & Equihua, M. (1998). Mammal species richness and habitat use in rainforest and abandoned agricultural fields in Chiapas, Mexico. *Journal of Applied Ecology*, 35, 13–23.
- Mendoza, E., & Dirzo, R. (1999). Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot. *Biodiversity and Conservation*, 8, 1621–1641.
- Miller, P. M., & Kauffman, J. B. (1998). Seedling and Sprout Response to Slash-and-Burn Agriculture in a Tropical Deciduous Forest. *Biotropica*, 30(4), 538–546.
- Mo, J., Brown, S., Peng, S., & Kong, G. (2003). Nitrogen availability in disturbed, rehabilitated and mature forests of tropical China. *Forest Ecology and Management*, 175, 573–583. doi:10.1016/S0378-1127(02)00220-7

- Molina Colón, S., & Lugo, A. E. (2006). Recovery of a Subtropical Dry Forest After Abandonment of Different Land Uses. *Biotropica*, 38(3), 354–364.
- Montaño, N. M., García-Oliva, F., & Jaramillo, V. J. (2007). Dissolved organic carbon affects soil microbial activity and nitrogen dynamics in a Mexican tropical deciduous forest. *Plant and Soil*, 295, 265–277. doi:10.1007/s11104-007-9281-x
- Naranjo, E. J., Bolaños, J. E., Guerra, M. M., & Bodmer, R. E. (2004). Hunting sustainability of ungulate populations in the Lacandon forest Mexico. In K. M. Silvius, R. E. Bodmer, & J. M. V. Fragoso (Eds.), *People in Nature: wildlife conservation in South and Central America* (pp. 324–343). New York: Columbia University Press.
- Navarrete, D., & Halfpeter, G. (2008). Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) diversity in continuous forest, forest fragments and cattle pastures in a landscape of Chiapas, Mexico: the effects of anthropogenic changes. *Biodiversity and Conservation*, 17(12), 2869–2898. doi:10.1007/s10531-008-9402-8
- Noguez, A. M., Escalante, A. E., Forney, L. J., Nava-Mendoza, M., Rosas, I., Souza, V., & García-Oliva, F. (2008). Soil aggregates in a tropical deciduous forest: effects on C and N dynamics, and microbial communities as determined by t-RFLPs. *Biogeochemistry*, 89, 209–220. doi:10.1007/s10533-008-9214-7
- Nye, P. H., & Greenland, D. J. (1960). *The soil under shifting cultivation*. England: Commonwealth Agricultural Bureaux.
- Ochoa-Gaona, S. (2001). Traditional Land-Use Systems and Patterns of Forest Fragmentation in the Highlands of Chiapas, Mexico. *Environmental Management*, 27(4), 571–586. doi:10.1007/s002670010171
- Ortiz Ávila, T. (2001). *Estructura arbórea en sitios perturbados y caracterizados por la presencia de Mimosa arenosa (Wild.) Poir. var leiocarpa (D.C.) Barneby, en el bosque tropical seco de la costa de Jalisco, México*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Oziegbe, M. B., Muoghalu, J. I., & Oke, S. O. (2011). Litterfall, precipitation and nutrient fluxes in a secondary lowland rain forest in Ile-Ife, Nigeria. *Acta Botanica Brasiliensis*, 25(3), 664–671.
- Parsons, S. A., & Congdon, R. A. (2008). Plant litter decomposition and nutrient cycling in north Queensland tropical rain-forest communities of differing successional status. *Journal of Tropical Ecology*, 24(03), 317–327. doi:10.1017/S0266467408004963
- Pastor, J., Cohen, Y., & Hobbs, N. T. (2006). The roles of large herbivores in ecosystem nutrient cycles. In K. Danell, R. Bergstrom, P. Duncan, & J. Pastor (Eds.), *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation* (pp. 289–325). Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press.
- Peña-Claros, M., Poorter, L., Alarcón, A., Blate, G., Choque, U., Fredericksen, T. S., ... Toledo, M. (2012). Soil Effects on Forest Structure and Diversity in a Moist and a Dry Tropical Forest. *Biotropica*, 44(3), 276–283. doi:10.1111/j.1744-7429.2011.00813.x

- Pickett, S. T. A., Collins, S. L., & Armesto, J. J. (1987). Models, Mechanisms and Pathways of Succession. *The Botanical Review*, 53(3), 335–371.
- Pulleman, M., Creamer, R., Hamer, U., Helder, J., Pelosi, C., Pérès, G., & Rutgers, M. (2012). Soil biodiversity, biological indicators and soil ecosystem services - an overview of European approaches. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 4, 529–538. doi:10.1016/j.cosust.2012.10.009
- Raharimalala, O., Buttler, A., Ramohavelo, C. D., Razanaka, S., Sorg, J.-P., & Gobat, J.-M. (2010). Soil-vegetation patterns in secondary slash and burn successions in Central Manabe, Madagascar. *"Agriculture, Ecosystems and Environment"*, 139, 150–158. doi:10.1016/j.agee.2010.07.013
- Redman, C. L., Grove, J. M., & Kuby, L. H. (2004). Integrating Social Science into the Long-Term Ecological Research (LTER) Network: Social Dimensions of Ecological Change and Ecological Dimensions of Social Change. *Ecosystems*, 7, 161–171. doi:10.1007/s10021-003-0215-z
- Rentería, L. Y., & Jaramillo, V. J. (2011). Rainfall drives leaf traits and leaf nutrient resorption in a tropical dry forest in Mexico. *Oecologia*, 165, 201–211. doi:10.1007/s00442-010-1704-3
- Rentería, L. Y., Jaramillo, V. J., Martínez-Yrizar, A., & Pérez-Jiménez, A. (2005). Nitrogen and phosphorus resorption in trees of a Mexican tropical dry forest. *Trees*, 19(4), 431–441. doi:10.1007/s00468-004-0402-3
- Rico-Gray, V., & García-Franco, J. G. (1992). Vegetation and soil seed bank of successional stages in tropical lowland deciduous forest. *Journal of Vegetation Science*, 3, 617–624.
- Risch, A. C., Jurgensen, M. F., & Frank, D. A. (2007). Effects of grazing and soil micro-climate on decomposition rates in a spatio-temporally heterogeneous grassland. *Plant and Soil*, 298, 191–201. doi:10.1007/s11104-007-9354-x
- Romero-Duque, L. P. (2008). *Diversidad y almacenes de carbono y nitrógeno en bosques tropicales caducifolios secundarios de la región de Chamela, Jalisco, con diferentes historias de uso*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Romero-Duque, L. P., Jaramillo, V. J., & Pérez-Jiménez, A. (2007). Structure and diversity of secondary tropical dry forests in Mexico, differing in their prior land-use history. *Forest Ecology and Management*, 253, 38–47. doi:10.1016/j.foreco.2007.07.002
- Rütting, T., Boeckx, P., Müller, C., & Klemedtsson, L. (2011). Assessment of the importance of dissimilatory nitrate reduction to ammonium for the terrestrial nitrogen cycle. *Biogeosciences*, 8, 1779–1791. doi:10.5194/bg-8-1779-2011
- Sandoval-Pérez, A. L., Gavito, M. E., García-Oliva, F., & Jaramillo, V. J. (2009). Carbon, nitrogen, phosphorus and enzymatic activity under different land uses in a tropical, dry ecosystem. *Soil Use and Management*, 25, 419–426. doi:10.1111/j.1475-2743.2009.00234.x

- Schedlbauer, J. L., & Kavanagh, K. L. (2008). Soil carbon dynamics in a chronosequence of secondary forests in northeastern Costa Rica. *Forest Ecology and Management*, 255, 1326–1335. doi:10.1016/j.foreco.2007.10.039
- SEMARNAT. Programa de Ordenamiento Ecológico Local del municipio de La Huerta, Jalisco (2009). México.
- Sharma, G., Sharma, R., & Sharma, E. (2009). Impact of stand age on soil C, N and P dynamics in a 40-year chronosequence of alder-cardamom agroforestry stands of the Sikkim Himalaya. *Pedobiologia*, 52, 401–414. doi:10.1016/j.pedobi.2009.01.003
- Sheil, D. (2001). Long-term observations of rain forest succession, tree diversity and responses to disturbance. *Plant Ecology*, 155, 183–199.
- Siddique, I., Engel, V. L., Parrotta, J. A., Lamb, D., Nardoto, G. B., Ometto, J. P. H. B., ... Schmidt, S. (2008). Dominance of legume trees alters nutrient relations in mixed species forest restoration plantings within seven years. *Biogeochemistry*, 88, 89–101. doi:10.1007/s10533-008-9196-5
- Siebe, C., Martínez-Ramos, M., Segura-Warnholtz, G., Rodríguez-Velázquez, J., & Sánchez-Beltrán, S. (1996). Soil and vegetation patterns in the tropical rainforest at Chajul, southeast Mexico. In *Proceedings of the International Congress on Soils of Tropical Forest Ecosystems* (pp. 40–68).
- Smith, J. L., & Paul, E. A. (1990). The significance of soil microbial biomass estimations. In J. M. Bollag & G. Strotzky (Eds.), *Soil biochemistry 6* (pp. 357–396). MARCEL DEKKER Incorporated.
- Smith, J., Sabogal, C., De Jong, W., & Kaimowitz, D. (1997). *Bosques secundarios como recurso para el desarrollo rural y la conservación ambiental en los trópicos de América Latina*. Center for International Forestry Research (CIFOR).
- Smith, M. D., Knapp, A. K., & Collins, S. L. (2009). A framework for assessing ecosystem dynamics in response to chronic resource alterations induced by global change. *Ecology*, 90(12), 3279–3289.
- Subler, S., Blair, J. M., & Edwards, C. A. (1995). Using anion-exchange membranes to measure soil nitrate availability and net nitrification. *Soil Biol. Biochem.*, 27(7), 911–917.
- Tansley, A. G. (1935). The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms. *Ecology*, 16(3), 284–307.
- Tiessen, H. (2008). Phosphorus in the global environment. In P. J. White & J. P. Hammond (Eds.), *The Ecophysiology of Plant-Phosphorus Interactions* (pp. 1–7). Springer Netherlands.
- Toledo, V. M., & Ordoñez, M. D. (1993). Biodiversity scenario of México: A review of terrestrial habitats. In T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot, & J. Fa (Eds.), *Biological diversity of Mexico: Origins and distribution* (pp. 757–777). New York: Oxford Univ. Press.



- Trilleras Motha, J. M. (2008). *Análisis socio-ecológico del manejo, degradación y restauración del bosque tropical seco de la región de Chamela-Cuixmala, México*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Uhl, C. (1987). Factors Controlling Succession Following Slash-and-Burn Agriculture in Amazonia. *Journal of Ecology*, 75(2), 377–407.
- Van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., & Bongers, F. (2006). Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *Journal of Tropical Ecology*, 22, 663–674. doi:10.1017/S0266467406003452
- Vandecar, K. L., Lawrence, D., & Clark, D. (2011). Phosphorus Sorption Dynamics of Anion Exchange Resin Membranes in Tropical Rain Forest Soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 75(4), 1520–1529. doi:10.2136/sssaj2010.0390
- Vitousek, P. M. (1984). Litterfall, Nutrient Cycling, and Nutrient Limitation in Tropical Forests. *Ecology*, 65(1), 285–298.
- Vitousek, P. M., & Matson, P. A. (1988). Nitrogen transformations in a range of tropical forest soils. *Soil Biol. Biochem.*, 20(3), 361–367.
- Vitousek, P. M., Matson, P. A., & van Cleve, K. (1989). Nitrogen availability and nitrification during succession: Primary, secondary, and old-field seres. *Plant and Soil*, 115, 229–239.
- Walker, T. W., & Syers, J. K. (1976). The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma*, 15, 1–19. doi:10.1016/0016-7061(76)90066-5
- Wang, Y.-P., Houlton, B. Z., & Field, C. B. (2007). A model of biogeochemical cycles of carbon, nitrogen, and phosphorus including symbiotic nitrogen fixation and phosphatase production. *Global Biogeochemical Cycles*, 21. doi:10.1029/2006GB002797
- Werner, P. (1984). Changes in Soil Properties During Tropical Wet Forest Succession in Costa Rica. *Biotropica*, 16(1), 43–50.
- West, D. C., Shugart, H. H., & Botkin, D. B. (1981). *Forest Succession: Concepts and Application*. New York: Springer.
- Williams-Linera, G. (1983). Biomass and Nutrient Content in Two Successional Stages of Tropical Wet Forest in Uxpanapa, Mexico. *Biotropica*, 15(4), 275–284.
- Willis, A. J. (1997). The ecosystem: an evolving concept viewed historically. *Functional Ecology*, 11, 268–271.
- Yang, X., & Post, W. M. (2011). Phosphorus transformations as a function of pedogenesis: A synthesis of soil phosphorus data using Hedley fractionation method. *Biogeosciences*, 8, 2907–2916. doi:10.5194/bg-8-2907-2011

Zou, X., Valentine, D. W., Sanford Jr., R. L., & Binkley, D. (1992). Resin-core and buried-bag estimates of nitrogen transformations in Costa Rican lowland rainforests. *Plant and Soil*, 139, 275–283.

## Anexos

### Anexo 1. Valores promedio (con D.E.) de amonio, nitrato y ortofosfato obtenidos para Chamela

Sitio	Primer mes de lluvias ( $\mu\text{g g}^{-1} \text{día}^{-1}$ )			Segundo mes de lluvias ( $\mu\text{g g}^{-1} \text{día}^{-1}$ )		
	$\text{NH}_4^+$	$\text{NO}_3^-$	$\text{PO}_4^+$	$\text{NH}_4^+$	$\text{NO}_3^-$	$\text{PO}_4^+$
E1Af (I)	5.96 ± 0.86	39.96 ± 7.99	1.69 ± 0.52	4.92 ± 1.32	14.12 ± 3.02	0.93 ± 0.39
Perd (I)	11.93 ± 3.52	23.53 ± 10.00	2.60 ± 0.34	7.65 ± 0.34	33.57 ± 17.71	0.62 ± 0.22
Esta (I)	NA	NA	NA	8.27 ± 2.73	24.54 ± 2.41	0.35 ± 0.07
Cerr (I)	NA	NA	NA	11.94 ± 3.69	28.50 ± 0.16	0.44 ± 0.05
E1Ad (II)	9.54 ± 3.95	82.86 ± 19.30	2.21 ± 1.37	3.87 ± 0.65	23.80 ± 0.96	1.05 ± 0.65
PaSC (II)	NA	NA	NA	6.20 ± 1.14	43.62 ± 6.64	2.26 ± 2.04
PasZ (II)	NA	NA	NA	6.94 ± 0.40	99.88 ± 12.37	0.35 ± 0.02
SC35 (II)	9.11 ± 1.73	65.41 ± 18.53	1.89 ± 0.15	7.85 ± 4.28	56.93 ± 16.75	1.41 ± 0.40
R3a5 (II)	5.93 ± 0.20	55.36 ± 13.43	1.72 ± 1.01	6.27 ± 1.54	25.59 ± 16.70	1.83 ± 0.79
PaSM (II)	NA	NA	NA	10.35 ± 6.59	35.52 ± 10.54	0.76 ± 0.02
Cai2 (III)	NA	NA	NA	5.88 ± 2.76	63.51 ± 12.46	2.01 ± 0.97
R812 (III)	5.57 ± 1.03	54.41 ± 2.86	1.45 ± 0.37	5.44 ± 2.07	32.43 ± 11.06	1.34 ± 0.33
Esco (III)	5.85 ± 2.20	60.53 ± 6.16	3.49 ± 2.16	6.87 ± 0.57	40.31 ± 12.35	3.83 ± 0.38
Guay (IV)	21.40 ± 4.34	71.90 ± 35.40	2.17 ± 0.30	18.33 ± 6.24	30.12 ± 4.99	1.21 ± 0.54
Abue (IV)	16.78 ± 9.26	99.96 ± 2.62	3.13 ± 1.69	22.16 ± 1.06	55.06 ± 27.13	1.62 ± 0.52
SnNi (IV)	NA	NA	NA	22.21 ± 5.68	86.02 ± 11.32	2.25 ± 1.15
Buho (V)	7.97 ± 1.97	54.25 ± 5.38	2.35 ± 0.58	11.11 ± 3.54	39.42 ± 9.46	1.89 ± 0.35
Tejo (V)	8.26 ± 1.13	63.30 ± 22.51	2.62 ± 0.11	9.25 ± 4.86	62.68 ± 4.68	3.53 ± 0.51
Garg (V)	NA	NA	NA	6.60 ± 0.03	39.44 ± 0.12	2.80 ± 0.34

## Anexo 2. Valores promedio (con D.E.) de amonio, nitrato y ortofosfato obtenidos para Chajúl

Chajúl ( $\mu\text{g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ )			
Sitio	$\text{NH}_4^+$	$\text{NO}_3^-$	$\text{PO}_4^+$
Ado1 (I)	3.37 ± 1.552	4.05 ± 0.87	0.35 ± 0.26
PdN2 (I)	2.81 ± 0.882	25.65 ± 14.46	0.88 ± 0.22
Cas (I)	0.79 ± 0.616	3.95 ± 1.36	0.53 ± 0.30
Gum1 (I)	0.82 ± 0.427	17.82 ± 3.89	0.55 ± 0.11
Hec0 (II)	3.47 ± 0.583	5.28 ± 1.79	0.37 ± 0.26
Raf0 (II)	3.36 ± 1.125	4.43 ± 1.12	0.19 ± 0.04
Raf1 (II)	3.35 ± 1.598	5.23 ± 0.63	0.22 ± 0.10
Hec1 (III)	2.89 ± 0.175	4.45 ± 1.66	0.47 ± 0.28
Ped2 (III)	1.32 ± 0.262	12.61 ± 3.30	0.54 ± 0.44
Gum3 (III)	5.00 ± 1.625	12.32 ± 4.28	0.65 ± 0.47
Fer4 (III)	3.45 ± 0.284	10.12 ± 5.78	0.51 ± 0.43
San8 (VI)	3.60 ± 0.939	4.61 ± 2.12	1.11 ± 0.62
Teod (VI)	2.08 ± 0.850	3.59 ± 1.05	0.86 ± 0.56
Gu25 (VI)	7.22 ± 4.308	17.81 ± 2.64	0.69 ± 0.15
Hec2 (VI)	1.67 ± 1.469	5.22 ± 0.98	0.400 ± 0.27
SuRo (V)	2.35 ± 0.924	14.98 ± 4.14	0.31 ± 0.18
Peta (V)	6.11 ± 5.902	9.32 ± 3.88	0.46 ± 0.28
EnSa (V)	5.10 ± 1.925	9.07 ± 2.75	0.33 ± 0.15
LoMi (V)	7.64 ± 2.063	5.83 ± 0.97	0.71 ± 0.59

## Anexo 3. Matrices de análisis Tukey HSD para $\text{NH}_4^+$ , $\text{NO}_3^-$ y $\text{PO}_4^+$

Tukey HSD test Chamela - Primer mes de lluvias Error: Between MS = 6.0624, df = 6.0000						
NH4	Categoría	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
		8.9445	8.1934	5.7124	19.089	8.1188
1	Potrerc		0.99659	0.69493	<b>0.03368</b>	0.99654
2	2 a 7	0.99659		0.79992	<b>0.01610</b>	1.00000
3	16 a 18	0.69493	0.79992		<b>0.00932</b>	0.85654
4	>30	<b>0.03368</b>	<b>0.01610</b>	<b>0.00932</b>		<b>0.02378</b>
5	BC	0.99654	1.00000	0.85654	<b>0.02378</b>	

Tukey HSD test Chamela - Segundo mes de lluvias Error: Between MS = 4.9414, df = 14.000						
NH4	Categoría	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
		8.1969	6.9143	6.0613	20.899	8.9869
1	Potrerc		0.89455	0.71949	<b>0.00017</b>	0.98936
2	2 a 7	0.89455		0.98114	<b>0.00015</b>	0.68491
3	16 a 18	0.71949	0.98114		<b>0.00015</b>	0.51403
4	>30	<b>0.00017</b>	<b>0.00015</b>	<b>0.00015</b>		<b>0.00023</b>
5	BC	0.98936	0.68491	0.51403	<b>0.00023</b>	

Tukey HSD test Chamela - Primer mes de lluvias Error: Between MS = 162.55, df = 6.0000						
NO3	Categoría	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
		31.745	67.878	57.471	85.932	58.775
1	Potrerc		0.10379	0.35850	<b>0.02937</b>	0.32067
2	2 a 7	0.10379		0.88940	0.57072	0.92700
3	16 a 18	0.35850	0.88940		0.28314	0.99996
4	>30	<b>0.02937</b>	0.57072	0.28314		0.31721
5	BC	0.32067	0.92700	0.99996	0.31721	

Tukey HSD test Chamela - Segundo mes de lluvias Error: Between MS = 477.68, df = 14.000						
NO3	Categoría	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
		25.184	47.558	45.417	57.068	47.182
1	Potrerc		0.52890	0.74491	0.35642	0.68535
2	2 a 7	0.52890		0.99991	0.97026	1.00000
3	16 a 18	0.74491	0.99991		0.96329	0.99997
4	>30	0.35642	0.97026	0.96329		0.97967
5	BC	0.68535	1.00000	0.99997	0.97967	

Tukey HSD test Chamela - Primer mes de lluvias Error: Between MS = .51926, df = 6.0000						
PO4	Categoría	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
		2.1436	1.9380	2.4682	2.6483	2.4864
1	Potrerc		0.99736	0.98937	0.94914	0.98700
2	2 a 7	0.99736		0.91965	0.81123	0.91069
3	16 a 18	0.98937	0.91965		0.99891	1.00000
4	>30	0.94914	0.81123	0.99891		0.99928
5	BC	0.98700	0.91069	1.00000	0.99928	

Tukey HSD test Chamela - Primer mes de lluvias Error: Between MS = .56538, df = 14.000						
PO4	Categoría	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
		.58578	1.2774	2.3945	1.6978	2.7420
1	Potrer		0.62292	<b>0.04713</b>	0.34404	<b>0.01544</b>
2	2 a 7	0.62292		0.27283	0.92916	0.09512
3	16 a 18	<b>0.04713</b>	0.27283		0.78611	0.97802
4	>30	0.34404	0.92916	0.78611		0.46426
5	BC	<b>0.01544</b>	0.09512	0.97802	0.46426	

Tukey HSD test Chajúl Error: Between MS = 3.3177, df = 14.000						
NH4	Categoría	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
		1.9607	3.3948	3.1645	3.6420	5.2998
1	Abandon		0.83714	0.87876	0.69248	0.12551
2	7 a 11	0.83714		0.99982	0.99976	0.65545
3	13 a 16	0.87876	0.99982		0.99553	0.48803
4	>20	0.69248	0.99976	0.99553		0.70293
5	BC	0.12551	0.65545	0.48803	0.70293	

Tukey HSD test Chajúl Error: Between MS = 40.550, df = 14.000						
NO3	Categoría	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
		12.878	4.9794	9.8746	7.8071	9.8016
1	Abandon		0.50716	0.96043	0.79058	0.95697
2	7 a 11	0.50716		0.84822	0.97575	0.85487
3	13 a 16	0.96043	0.84822		0.98988	1.00000
4	>20	0.79058	0.97575	0.98988		0.99117
5	BC	0.95697	0.85487	1.00000	0.99117	

Tukey HSD test Chajúl Error: Between MS = .03918, df = 14.000						
PO4	Categoría	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
		.57730	.25905	.54260	.76302	.45220
1	Abandon		0.27125	0.99910	0.68013	0.89457
2	7 a 11	0.27125		0.37313	<b>0.03368</b>	0.70838
3	13 a 16	0.99910	0.37313		0.53534	0.96467
4	>20	0.68013	<b>0.03368</b>	0.53534		0.22821
5	BC	0.89457	0.70838	0.96467	0.22821	

Anexo 4. Cocientes  $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$  y N:P por sitio en Chamela

Sitio	Primer mes de lluvias ( $\mu\text{g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ )		Segundo mes de lluvias ( $\mu\text{g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ )	
	$\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$	N:P	$\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$	N:P
E1Af (I)	6.707	27.240	2.867	20.361
Perd (I)	1.972	13.631	4.390	66.307
Esta (I)	NA	NA	2.966	93.721
Cerr (I)	NA	NA	2.387	92.766
E1Ad (II)	8.682	41.825	6.151	26.272
PaSC (II)	NA	NA	7.029	22.045
PasZ (II)	NA	NA	14.397	308.984
SC35 (II)	7.180	39.450	7.250	45.992
R3a5 (II)	9.341	35.722	4.081	17.369
PaSM (II)	NA	NA	3.433	60.200
Cai2 (III)	NA	NA	10.810	34.510
R812 (III)	9.761	41.372	5.963	28.311
Esco (III)	10.346	19.040	5.868	12.302
Guay (IV)	3.361	42.999	1.643	39.939
Abue (IV)	5.956	37.337	2.485	47.513
SnNi (IV)	NA	NA	3.873	47.996
Buho (V)	6.804	26.502	3.547	26.678
Tejo (V)	7.659	27.263	6.777	20.370
Garg (V)	NA	NA	5.979	16.440

Anexo 5. Cocientes  $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$  y N:P por sitio en Chajúl

Chajúl ( $\mu\text{g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ )		
Sitio	$\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$	N:P
Ado1 (I)	1.203	21.019
PdN2 (I)	8.952	32.353
Cas (I)	5.015	9.010
Gum1 (I)	21.802	34.064
Hec0 (II)	1.519	23.769
Raf0 (II)	1.317	40.679
Raf1 (II)	1.563	39.460
Hec1 (III)	1.541	15.563
Ped2 (III)	9.558	25.902
Gum3 (III)	2.463	26.739
Fer4 (III)	2.932	26.425
San8 (VI)	1.280	7.421
Teod (VI)	1.727	6.568
Gu25 (VI)	2.467	36.471
Hec2 (VI)	3.121	17.338
SuRo (V)	6.379	55.301
Peta (V)	1.526	33.324
EnSa (V)	1.778	43.365
LoMi (V)	0.763	19.092