



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

EFFECTOS DEL ENRIQUECIMIENTO CON NITRÓGENO EN LA DINÁMICA DEL CARBONO Y EL  
NITRÓGENO EN SUELOS DE UN BOSQUE TROPICAL ESTACIONALMENTE SECO DE  
YUCATÁN

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:  
BIÓLOGA

Presenta

ADRIANA PATRICIA ORTEGA FERNÁNDEZ

Director de tesis

DR. JULIO CAMPO ALVES

MEXICO D.F, Febrero 2015





Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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



## AGRADECIMIENTOS

Al **Instituto de Ecología** de la UNAM, por brindarme las instalaciones y el renombre de una institución orgullosamente mexicana, que busca el desarrollo científico para el entendimiento y el bienestar de cada organismo que habita el planeta.

Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT 154754)** y al **Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT 204313)**, por el financiamiento brindado para la realización del proyecto.

A la **Facultad de Estudios Superiores Iztacala**, por hacerme integrante de la comunidad universitaria de la UNAM y brindarme los conocimientos y experiencias fundamentales para desarrollarme como miembro de la comunidad profesionista y científica de la UNAM.

A mi director de tesis, el **Dr. Julio Campo Alves** por la aceptación, integración, dirección, paciencia, apoyo, el confort, la confianza, las buenas pláticas, los consejos y la amistad brindados durante todo el proceso de convivencia y durante la elaboración de mi proyecto de investigación. Espero haber aprendido un poquito de su gran calidad humana.

Por sus comentarios, observaciones, bromas, sonrisas y ayuda brindada durante el proceso analítico del proyecto, le agradezco al **M. en C. Enrique Solís** (Laboratorio de Biogeoquímica terrestre y clima, UNAM).

A la **M. en C. Juliana Padilla** (Laboratorio de Fertilidad de suelos, COLPOS) por el apoyo, la coordinación y la paciencia ofrecidos durante el desarrollo de procesos analíticos.

Por el compañerismo y el entrenamiento, que se convirtieron en largos momentos de pláticas, chismes, risas y a veces de estrés, culminando en una gran amistad, fundamental para formar parte del Laboratorio de Biogeoquímica terrestre y clima de la UNAM, agradezco a los estudiantes **Anaitzi Rivero Villar, Alejandra Luévano y Daniel Chávez**.

Por sus sugerencias, observaciones y tiempo invertido en la revisión del proyecto, a mis sinodales:

**Dra. Julieta Rosell García**

**Dr. Salvador Rodríguez Zaragoza**

**Dr. Daniel Muñoz Iniestra**



## CONTENIDO

LISTA DE FIGURAS _____	6
LISTA DE CUADROS _____	7
RESUMEN _____	9
INTRODUCCIÓN _____	10
EL SUELO Y LA ACTIVIDAD MICROBIANA _____	12
EL CICLO DEL CARBONO Y DEL NITRÓGENO _____	15
LOS BOSQUES TROPICALES ESTACIONALMENTE SECOS EN MÉXICO __	23
ANTECEDENTES _____	27
OBJETIVOS _____	29
HIPÓTESIS _____	30
SITIO DE ESTUDIO _____	31
DISEÑO EXPERIMENTAL _____	33
MUESTREO _____	35
ANÁLISIS DE LABORATORIO _____	36
ANÁLISIS DE DATOS _____	41
RESULTADOS _____	42
DISCUSIÓN _____	65
CONCLUSIONES _____	74
LITERATURA CITADA _____	76
ANEXO DE CUADROS _____	87

## LISTA DE FIGURAS

**Figura 1.** Distribución global de la deposición de nitrógeno reactivo en el año 2000 (a), y estimado para el año 2030 (b). La escala de la derecha muestra valores de deposición de nitrógeno ( $\text{Tg N año}^{-1}$ ) (tomado de Dentener *et al.* 2006).

**Figura 2.** Biomasa microbiana (tomado de Carrillo 2003).

**Figura 3.** Ciclo global del carbono (tomado de IPCC 2013).

**Figura 4.** Ciclo global del nitrógeno. Procesos naturales y antropogénicos que promueven la creación de  $\text{N}_2$ , y los procesos correspondientes que convierten el nitrógeno reactivo de vuelta a  $\text{N}_2$  (a). Flujos de nitrógeno reactivo ( $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NH}_4^+$ ) (b) (tomado de IPCC 2013).

**Figura 5.** Estado de conservación del bosque tropical estacionalmente seco (BTES) en relación con su área de distribución potencial acorde con Rzedowski (1990) (modificado de Trejo & Dirzo 1999).

**Figura 6.** Climograma para el sitio de estudio. Los datos en barras son medias de la precipitación mensual, y en línea continua son valores de la temperatura promedio mensual. Estación climatológica automática de la Facultad de Ingeniería de la Universidad Autónoma de Yucatán ( $21^{\circ}02'54''\text{N } 89^{\circ}38'35''\text{O}$ , 6.27 m snm) en la ciudad de Mérida, Yucatán, México.

**Figura 7.** Diseño experimental de las parcelas testigo ( $n=3$ ) y las parcelas fertilizadas con N ( $n=3$ ). LI, Leptosol lítico; Lmc, Leptosol mólico calcárico.

**Figura 8.** Variables biogeoquímicas analizadas en este estudio (en negro, 12) correspondientes a los ciclos biogeoquímicos del carbono y nitrógeno.

**Figura 9.** Concentración de C total (A, B); N total (C, D) y relación C: N (E, F) en estación de lluvias (A, C, E) y en secas (B, D, F); en Leptosoles líticos (LI) y Leptosoles mólicos calcáricos (Lmc) en secas y en lluvias bajo distintos tratamientos (Testigo y +N). Los valores son medias  $\pm 1$  EE.

**Figura 10.** Concentración de C en biomasa microbiana (A, B); N en biomasa microbiana (C, D) y relación C: N en biomasa microbiana (E, F) en estación de lluvias (A, C, E) y en secas (B, D, F); en Leptosoles líticos (LI) y Leptosoles mólicos calcáricos (Lmc) en secas y en lluvias bajo distintos tratamientos (Testigo y +N). Los valores son medias  $\pm 1$  EE.

**Figura 11.** Valores de mineralización en estación de lluvias (A) y en secas (B); en Leptosoles líticos (LI) y Leptosoles mólicos calcáricos (Lmc) en secas y en lluvias bajo distintos tratamientos (Testigo y +N). Los valores son medias  $\pm 1$  EE.

**Figura 12.** Concentración de  $\text{NO}_3^-$  (A, B); concentración de  $\text{NH}_4^+$  (C, D) y relación  $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$  (E, F) en estación de lluvias (A, C, E) y en secas (B, D, F); en Leptosoles líticos (LI) y Leptosoles mólicos calcáricos (Lmc) en secas y en lluvias bajo distintos tratamientos (Testigo y +N). Los valores son medias  $\pm 1$  EE.

**Figura 13.** Actividad de la enzima deshidrogenasa (A, B) y la enzima ureasa (C, D) en estación de lluvias (A, C) y en secas (B, D); en Leptosoles líticos (LI) y Leptosoles mólicos calcáricos (Lmc) en secas y en lluvias bajo distintos tratamientos (Testigo y +N). Los valores son medias  $\pm 1$  EE.

**Figura 14.** Análisis de componentes principales de las 12 variables biogeoquímicas. Varianza explicada por el componente 1 (48.79%) y componente 2 (30.28%).

## LISTA DE CUADROS

**Cuadro 1.** Estados de oxidación de compuestos nitrogenados (tomado de Fuentes & Massol-Deyá 2002).

**Cuadro 2.** Cambios en la extensión que ocupa cada una de las coberturas en el estado de Yucatán, entre los años 1976 y 2000 (tomado Durán & Méndez).

**Cuadro 3.** Resultados del ANOVA de tres vías para los efectos del Suelo (*Leptosol lítico vs. Leptosol mólico calcárico*), del Tiempo (*estación luvias vs secas*) y del Tratamiento (*testigo vs +N*) en la concentración de carbono total en suelos de Yucatán.

**Cuadro 4.** Resultados del ANOVA de tres vías para los efectos del Suelo (*Leptosol lítico vs. Leptosol mólico calcárico*), del Tiempo (*estación luvias vs secas*) y del Tratamiento (*testigo vs +N*) en la concentración de nitrógeno total en suelos de Yucatán.

**Cuadro 5.** Resultados del ANOVA de tres vías para los efectos del Suelo (*Leptosol lítico vs. Leptosol mólico calcárico*), del Tiempo (*estación luvias vs secas*) y del Tratamiento (*testigo vs +N*) en la relación carbono: nitrógeno en suelos de Yucatán.

**Cuadro 6.** Resultados del ANOVA de tres vías para los efectos del Suelo (*Leptosol lítico vs. Leptosol mólico calcárico*), del Tiempo (*estación luvias vs secas*) y del Tratamiento (*testigo vs +N*) en la concentración de carbono microbiano en suelos de Yucatán.

**Cuadro 7.** Resultados del ANOVA de tres vías para los efectos del Suelo (*Leptosol lítico vs. Leptosol mólico calcárico*), del Tiempo (*estación luvias vs secas*) y del Tratamiento (*testigo vs +N*) en la concentración de nitrógeno microbiano en suelos de Yucatán.

**Cuadro 8.** Resultados del ANOVA de tres vías para los efectos del Suelo (*Leptosol lítico vs. Leptosol mólico calcárico*), del Tiempo (*estación luvias vs secas*) y del Tratamiento (*testigo vs +N*) en la relación carbono: nitrógeno biomasa microbiana en suelos de Yucatán.

**Cuadro 9.** Resultados del ANOVA de tres vías para los efectos del Suelo (*Leptosol lítico vs. Leptosol mólico calcárico*), del Tiempo (*estación luvias vs secas*) y del Tratamiento (*testigo vs +N*) en la mineralización neta del nitrógeno en suelos de Yucatán.

**Cuadro 10.** Resultados del ANOVA de tres vías para los efectos del Suelo (*Leptosol lítico vs. Leptosol mólico calcárico*), del Tiempo (*estación luvias vs secas*) y del Tratamiento (*testigo vs +N*) en la concentración de nitrato en suelos de Yucatán.

**Cuadro 11.** Resultados del ANOVA de tres vías para los efectos del Suelo (*Leptosol lítico vs. Leptosol mólico calcárico*), del Tiempo (*estación luvias vs secas*) y del Tratamiento (*testigo vs +N*) en la concentración de amonio en suelos de Yucatán.

**Cuadro 12.** Resultados del ANOVA de tres vías para los efectos del Suelo (*Leptosol lítico vs. Leptosol mólico calcárico*), del Tiempo (*estación luvias vs secas*) y del Tratamiento (*testigo vs +N*) en la relación nitrato: amonio en suelos de Yucatán.

**Cuadro 13.** Resultados del ANOVA de tres vías para los efectos del Suelo (*Leptosol lítico vs. Leptosol mólico calcárico*), del Tiempo (*estación luvias vs secas*) y del Tratamiento (*testigo vs +N*) en la actividad de la enzima deshidrogenasa en suelos de Yucatán.

**Cuadro 14.** Resultados del ANOVA de tres vías para los efectos del Suelo (*Leptosol lítico vs. Leptosol mólico calcárico*), del Tiempo (*estación luvias vs secas*) y del Tratamiento (*testigo vs +N*) en la actividad de la enzima ureasa en suelos de Yucatán.

**Cuadro 15.** Concentración de carbono y nitrógeno total, relación carbono: nitrógeno, concentración de nitrato y amonio en suelos de bosques tropicales estacionalmente secos de México.

**Cuadro 16.** Concentración de carbono y nitrógeno microbiano, y la relación carbono: nitrógeno microbiano en suelos de bosques tropicales estacionalmente secos de México.

**Cuadro 17.** Tasa neta de mineralización de nitrógeno en suelos (Leptosoles) de bosques tropicales estacionalmente secos de Yucatán.

**Cuadro 18.** Actividad Deshidrogenasa y actividad Ureasa en suelos.

**Cuadro 19.** Matriz de coeficientes para el cálculo de las puntuaciones en el análisis de componentes principales

**Cuadro A1.** Concentraciones de carbono y nitrógeno total, carbono y nitrógeno en biomasa microbiana, y relaciones carbono: nitrógeno en suelos de Yucatán bajo diferentes tratamientos de adición de N.

**Cuadro A2.** Mineralización neta de nitrógeno, en suelos de Yucatán bajo diferentes tratamientos de adición de N.

**Cuadro A3.** Concentraciones de nitrato y de amonio, y relación nitrato: amonio en suelos de Yucatán bajo diferentes tratamientos de adición de N.

**Cuadro A4.** Actividad de las enzimas deshidrogenasa y ureasa en suelos de Yucatán bajo diferentes tratamientos de adición de N.

## RESUMEN

Desde el comienzo de la revolución industrial, el ingreso de nitrógeno reactivo (Nr) a la biósfera ha venido incrementándose, duplicando actualmente la deposición de Nr a escala global. Diversos estudios han comprobado que altas tasas de deposición de N en los ecosistemas provocarían una serie de eventos negativos como el incremento en la emisión de gases de efecto invernadero, principalmente de dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>), de metano (CH<sub>4</sub>) y de óxido nitroso (N<sub>2</sub>O), promoviendo el incremento en la temperatura del planeta. Este incremento podría afectar procesos ecosistémicos de suma importancia tales como la producción primaria neta, la actividad de los microorganismos del suelo, entre otros, provocando así una cascada de efectos provenientes del aumento del N.

El objetivo del presente estudio fue explorar el efecto del aumento esperado en la deposición de N para el año 2030, y sus efectos sobre el ciclo del carbono y el N en suelos de un bosque tropical estacionalmente seco (BTES) de la península de Yucatán. Para ello, por medio de un enfoque experimental con fertilización (urea 32 kg N ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>), se exploraron los efectos del incremento en la disponibilidad de N (*Testigo y +N*) en diferentes tipos de suelos (*Leptosol mólico calcárico y Leptosol lítico*), con el efecto de la disponibilidad de agua (*estación de lluvias y secas*).

Los resultados indicaron que la concentración de C y N total en el suelo fue mayor en la estación de secas, respecto a la estación de lluvias. De forma consistente, las concentraciones de C y N, las tasas de mineralización del N, y la actividad de las enzimas Deshidrogenasa y Ureasa fueron mayores en Leptosoles mólicos calcáricos que en Leptosoles líticos. El enriquecimiento con N disminuyó la concentración de C en biomasa microbiana, la relación C: N microbiano y la actividad Ureasa; mientras que aumentó la concentración de NH<sub>4</sub><sup>+</sup> en el suelo.

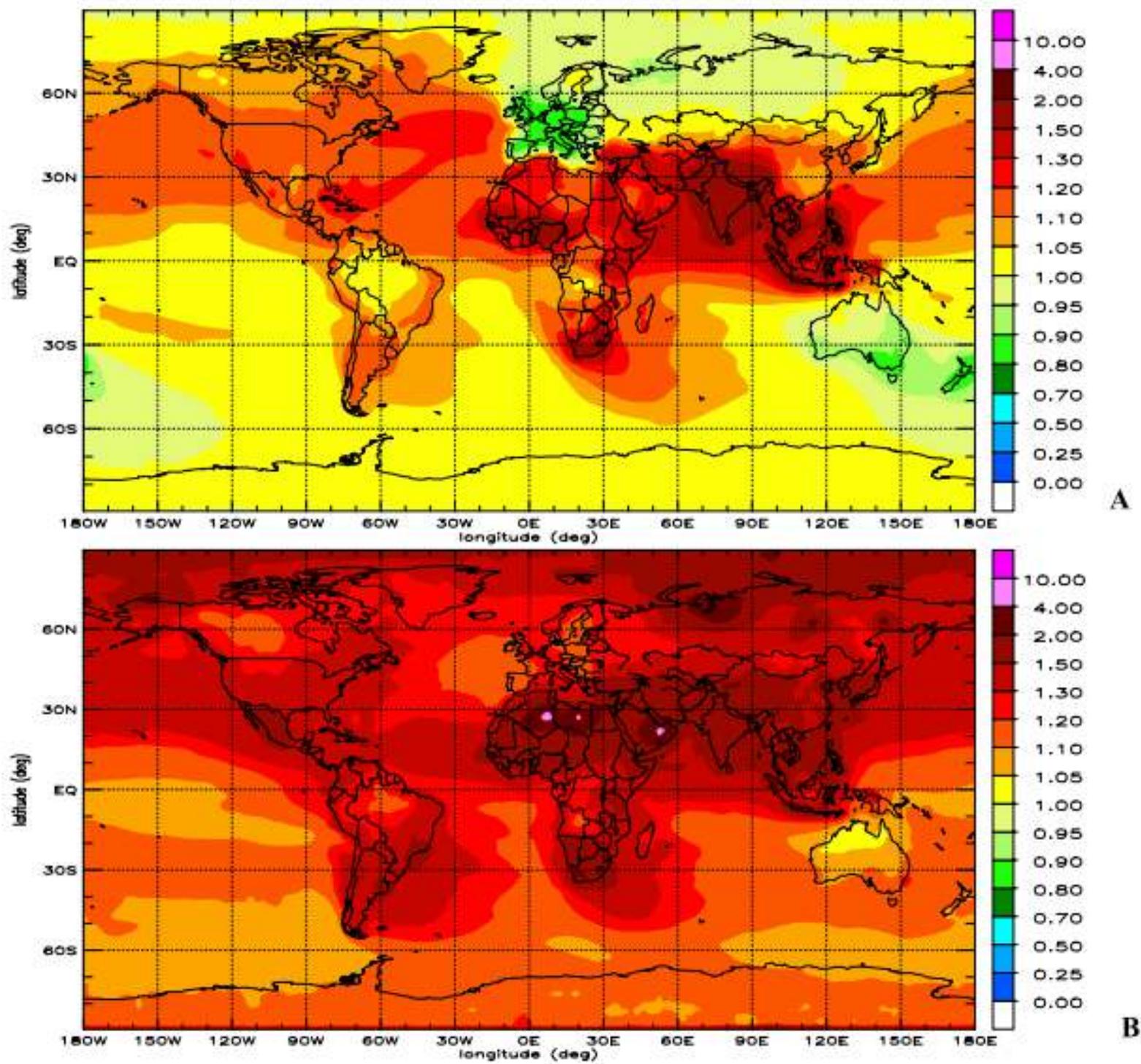
Las principales conclusiones de este trabajo son que (1) los *Leptosoles mólicos calcáricos*, gracias a su composición, generalmente tienen mayor acumulación y transformación de bioelementos (C y N), es decir, su actividad metabólica es mayor que la de *Leptosoles líticos*. (2) La dinámica y funcionamiento de los BTES están conducidas principalmente por disponibilidad de agua, ya que a mayor disponibilidad de agua, existió un aumento en las concentraciones de bioelementos (C y N), en las tasas de transformación de éstos, y en la actividad deshidrogenasa. (3) La adición de N al sistema no tuvo un impacto significativo para la mayoría de las variables, sugiriendo que el aumento esperado en la deposición atmosférica del N tendría un efecto limitado en la dinámica del C y del N a corto plazo (durante los primeros años).

## INTRODUCCIÓN

El ciclo del nitrógeno (N) regula numerosos procesos ecológicos esenciales para el desarrollo y el funcionamiento de los ecosistemas, los cuales se manifiestan a escala local, regional y global (Mosier *et al.* 2002). Debido a que el N es un componente fundamental para la vida de los organismos, su disponibilidad afecta la capacidad de la biosfera terrestre para continuar absorbiendo carbono (C) de la atmósfera (Gruber & Galloway 2008). Las actividades antropogénicas como la producción de fertilizantes nitrogenados, el establecimiento de cultivos de leguminosas y la quema de combustibles (Vitousek & Matson 1984; Galloway *et al.* 1995) promueven la fijación anual de  $1.5 \times 10^{12}$  g N en ecosistemas terrestres, cantidad equivalente a la fijación por procesos biológicos (i.e., no antropogénicos) (Mosier *et al.* 2002). En conjunto, las actividades antropogénicas han duplicado la tasa de transferencia de N desde la atmósfera a la biósfera (Vitousek & Matson 1984, Vitousek *et al.* 1997), provocando la aceleración del ciclo del bioelemento y problemas ambientales como la eutrofización y acidificación acuática continental y costera a escala global (Gruber & Galloway 2008). El incremento en la deposición de N ha sido particularmente acelerado en el trópico (Chen *et al.* 2012). Como consecuencia de ello, se estima que la tasa de deposición de nitrógeno reactivo (Nr) en zonas tropicales podría alcanzar  $32 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  en el año 2030 (Figura 1), valor que supera en ocho veces su valor promedio a comienzos del siglo XIX (Dentener *et al.* 2006; Hietz *et al.* 2011).

Uno de los biomas terrestres más afectados por el incremento en la disponibilidad de N es el bosque tropical. Los bosques tropicales son ecosistemas importantes en el funcionamiento del planeta ya que aunque ocupan el 12% de la superficie terrestre libre de hielos, son responsables del 40% de la producción primaria neta terrestre global, contienen el 25% del C almacenado en la biomasa, y el 40% del C almacenado en suelos, son responsables del 50% de las emisiones del  $\text{N}_2\text{O}$  continental (Sabine *et al.* 2004), e intercambian más agua y energía con la atmósfera que cualquier otro bioma terrestre (Foley *et al.* 2003). Se sabe que los bosques tropicales abarcan una variedad compleja y diversa de tipos de vegetación con distinta fisonomía, entre los que se encuentran los bosques tropicales estacionalmente secos (BTES), los cuales ocupan el 42% de las áreas tropicales forestales del mundo. Su principal característica es la existencia de un periodo de sequía, el cual modula sus procesos ecológicos (Murphy & Lugo 1995). De forma general, el régimen de precipitación regula los ciclos biogeoquímicos terrestres (Chapin *et al.* 2011), y en BTES es el principal factor limitante del funcionamiento del ecosistema (Brown & Lugo 1982; Janzen 1988; Bullock *et al.* 1995; Miles *et al.* 2006).

En el pasado, el BTES era uno de los ecosistemas boscosos de mayor extensión en Mesoamérica, pero en la actualidad es considerado el ecosistema más amenazado del neotrópico (Miles *et al.* 2006). Por su alta productividad y gran extensión, este ecosistema adquiere un papel crítico en la biogeoquímica global y con ello en el cambio climático del planeta (Lewis *et al.* 2004; Chave *et al.* 2008). En esta tesis se analizan variables biogeoquímicas, para ser utilizadas como indicadores de cambios en el funcionamiento de este ecosistema ante el incremento en la deposición de N. Las variables fueron principalmente aquellas relacionadas con las concentraciones y transformaciones del C y N en el suelo, elementos de gran importancia para el futuro del clima global.

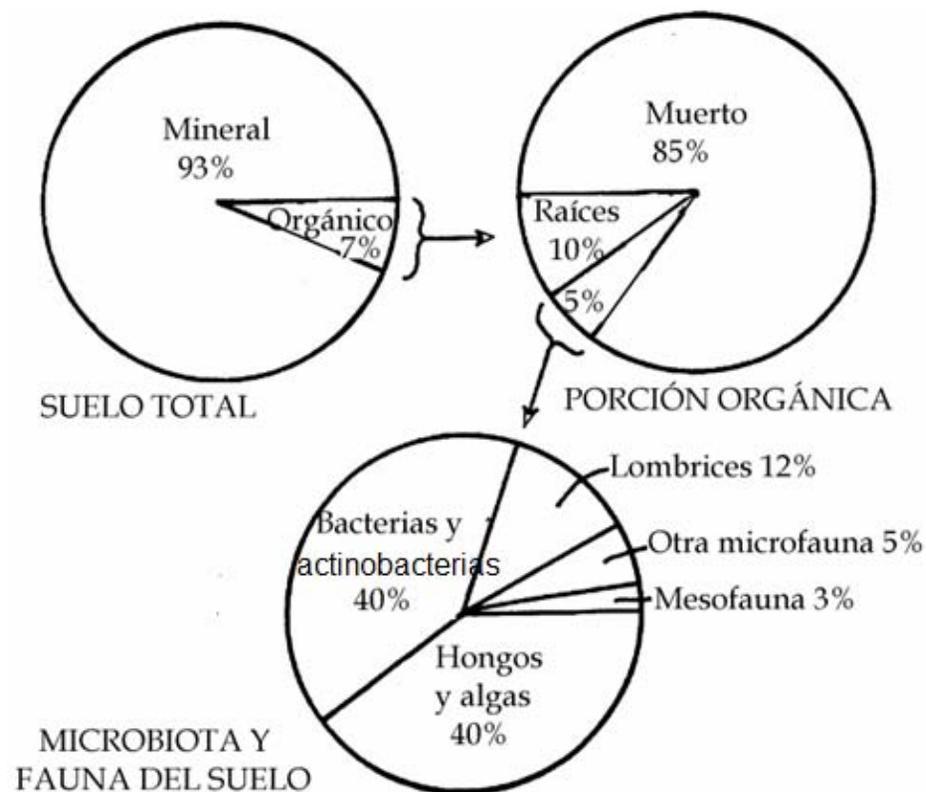


**Figura 1.** Distribución global de la deposición de nitrógeno reactivo en el año 2000 (a), y estimado para el año 2030 (b). La escala de la derecha muestra valores de deposición de nitrógeno (Tg N año<sup>-1</sup>) (tomado de Dentener *et al.* 2006).

## EL SUELO Y LA ACTIVIDAD MICROBIANA

El suelo es un cuerpo natural que brinda servicios ecosistémicos. Está involucrado en interacciones dinámicas con la atmósfera y con la litósfera. Su importancia radica en las diversas funciones que desempeña como soporte físico, producción de alimentos, almacenamiento del agua, disponibilidad de nutrientes para plantas y microorganismos, mantenimiento de la calidad del aire. Además el suelo influye en el clima, en el ciclo hidrológico del planeta y sirve como medio de crecimiento para diversos organismos. Se sabe que todas las funciones que se llevan a cabo en el suelo se efectúan mediante procesos físicos, químicos y biológicos, siendo los componentes biológicos los más susceptibles a cambios, debido a que responden de forma más rápida y sensible (Nannipieri *et al.* 1990; García *et al.* 2003).

La biomasa microbiana (bacterias, hongos, actinomicetos, algas), la cual representa entre el 1 y el 3% de la materia orgánica del suelo (MOS). La MOS es en su mayor parte carbono orgánico (COT), pero contiene también una cantidad importante de nutrientes esenciales para plantas y microorganismos (Figura 2) (Jenkinson & Ladd 1981; Insam 1990). Los microorganismos del suelo desempeñan un papel clave en el flujo y almacenamiento de C y en el ciclo de otros bioelementos en ecosistemas terrestres (Jenkinson & Ladd 1981). El C orgánico es uno de los bioelementos esenciales para la actividad biológica del suelo (Aguilera 1999), proporcionando recursos energéticos, mayoritariamente para heterótrofos, en forma de C lábil (hidratos de C o compuestos orgánicos de bajo peso molecular) (Borie *et al.* 1999). Los organismos del suelo descomponen los residuos orgánicos participando activamente en los ciclos de muchos elementos utilizados por las plantas (Singer & Munns 1996; Krull *et al.* 2002). Los microorganismos son agentes clave en las transformaciones de los nutrientes de los ciclos biogeoquímicos (Stevenson & Cole 1999).



**Figura 2.** Biomasa microbiana (tomado de Carrillo 2003).

La degradación del material vegetal y animal en el suelo es un proceso biológico fundamental, ya que el C es recirculado a la atmósfera como dióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ ), el N es hecho disponible como amonio ( $\text{NH}_4^+$ ) y nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ), y otros bioelementos asociados aparecen en formas inorgánicas requeridas por plantas. En estos procesos, parte de los nutrientes son asimilados por los microorganismos e incorporados en la biomasa microbiana (Stevenson & Cole 1999). La descomposición de los residuos orgánicos ocurre en cuatro fases (1) lixiviación, efectuada por la precipitación, donde ocurre un lavado y arrastre de materiales y bioelementos; (2) fragmentación y mezcla con el suelo mineral efectuada por la macro y mega fauna (tamaño 2-20 mm); (3) ruptura de grandes moléculas mediante la acción de enzimas liberadas por hongos y bacterias; (4) asimilación y transformación de los productos solubles generados en la etapa anterior a través de la micro flora y la micro fauna ( $< 100 \mu\text{m}$ ) (Singer & Munns 1996; Paul *et al.* 1999). De esta forma, la actividad biológica actúa en la solubilización, movilización y

disponibilidad de nutrientes para las plantas (Borie *et al.* 1999), Esta actividad es indicadora de cambios tempranos que modifican la dinámica de nutrientes, por lo que podría ser de gran utilidad en el escenario del cambio climático (Powlson *et al.* 1987).

En el suelo, la actividad metabólica de los microorganismos es la responsable de procesos en los cuales intervienen algunos bioelementos fundamentales para la vida como el C, N, y P (García & Hernández 2000). Parámetros bioquímicos como la biomasa microbiana y la actividad enzimática son indicadores de la actividad metabólica, actividad esencial para que el suelo realice procesos vitales. Estos parámetros bioquímicos sirven como indicadores de la calidad y sostenibilidad del suelo, por lo que resultan de gran relevancia para entender su funcionalidad (Burns 1982; Tabatabai 1994).

Para monitorear los cambios en la actividad microbiana, las enzimas del suelo constituyen un parámetro útil (Sinsabaugh 1994). Estas enzimas ofrecen información sobre la capacidad potencial del suelo para llevar a cabo reacciones específicas, de importancia en los ciclos de los nutrientes (García & Hernández 2000; Leiros *et al.* 2000; Ros 2000).

La actividad enzimática es determinada por factores abióticos del suelo como son la mineralogía, pH y contenido de agua, y por factores bióticos, como la composición de la comunidad microbiana y la capacidad enzimática. La suma de estos factores establece la magnitud, naturaleza y distribución de la actividad enzimática en el suelo, e influye en la disponibilidad de nutrientes y en la cantidad, composición y consumo de la MOS (Allison, 2006; Wallenstein & Weintraub 2008; Sinsabaugh 2010). La temperatura y el pH del suelo son los controles dominantes en la actividad enzimática, ya que afectan tanto la unión y la estabilidad de la enzima con el sustrato, como a la cinética de la reacción. Además, la disponibilidad de agua y su tiempo de residencia también influyen en la tasa y magnitud de cambios espaciales y temporales de la actividad enzimática en el suelo (Amosti *et al.* 2014). También la temporalidad es un factor importante a considerar cuando se calcula la actividad enzimática, ya que cambia la disponibilidad de nutrientes y sustratos, afectando así la actividad enzimática del suelo (McGroddy *et al.* 2004). De esta manera, el estado nutrimental de la comunidad microbiana puede ser inferido por mediciones en las enzimas extracelulares (aquellas liberadas durante el metabolismo ó durante la muerte celular), puesto que la inversión en la síntesis de enzimas refleja la disponibilidad y demanda biológica nutrimental, aspecto fundamental para conocer el estado biogeoquímico de un ecosistema (Richardson *et al.* 2009; Allison *et al.* 2011; Marklein & Houlton, 2012).

## EL CICLO DEL CARBONO Y DEL NITRÓGENO

Los ciclos biogeoquímicos del C y del N están acoplados, porque ambos elementos forman parte de las principales necesidades metabólicas de los organismos y por su tipo de unión en las moléculas orgánicas. Cambios en la disponibilidad de uno de estos elementos influenciaría no sólo la productividad biológica, sino también la disponibilidad y requerimientos del otro elemento para mantener una relación estequiométrica C:N que favorezca a los organismos, y a largo plazo, la estructura y funcionalidad de los ecosistemas (Gruber & Galloway 2008). La importancia del acoplamiento de nutrientes en ecosistemas terrestres, radica en que la productividad de plantas y la actividad de organismos del suelo dependen fuertemente del C y del N, ya que la relación que exista entre estos elementos, determinará en gran medida las actividades metabólicas que los organismos efectúen. Estos hechos demuestran un acoplamiento entre el ciclo del N y el ciclo del C, a través de la competencia de plantas y organismos por N. El N juega un papel esencial en el crecimiento vegetal por ser constituyente de proteínas y enzimas. Además, el N es esencial en muchos procesos metabólicos, como por ejemplo, en la utilización de los carbohidratos (Perdomo & Barbazan 2003). El C también es un elemento esencial para la actividad biológica (Aguilera 1999), ya que proporciona recursos energéticos a los organismos, principalmente heterótrofos, en forma de C lábil (hidratos de carbono o compuestos orgánicos de bajo peso molecular). Además, la presencia del C es fundamental para la utilización de otros elementos como el N (Borie *et al.* 1999).

El ciclo del C está compuesto por una serie de depósitos en la Tierra, conectados mediante flujos. Conceptualmente, se pueden distinguir dos dominios en el ciclo: (1) el dominio rápido, con grandes flujos de intercambio y reemplazos relativamente rápidos de los depósitos, que incluyen la atmósfera, el océano, sedimentos en la superficie del océano y en la vegetación terrestre, en suelos y en cuerpos de agua continentales, (2) el dominio lento, que consiste en grandes depósitos en rocas y sedimentos, los cuales intercambian C con el dominio rápido, a través de emisiones volcánicas de CO<sub>2</sub>, la erosión y la formación de sedimentos en el fondo oceánico (Sundquist 1986). El tiempo de intercambio de los depósitos del dominio lento es de 10,000 años o más. El flujo de intercambio natural entre el dominio lento y el rápido es relativamente bajo (< 0.3 Pg C año<sup>-1</sup>, 1 Pg C = 10<sup>15</sup> g C) y puede suponerse que ha sido constante en el tiempo durante los últimos siglos (Raymond & Cole 2003).

El control sobre el ciclo del C depende de la escala de tiempo, que puede ir desde segundos, cuando el ciclo es controlado por la fotosíntesis, hasta millones de años, cuando el ciclo es controlado por movimientos de la corteza terrestre. La distribución del C se basa en cuatro principales depósitos: la atmósfera, el océano, la tierra (suelos y vegetación), y las rocas (sedimentos) (Sarmiento & Gruber 2006; IPCC 2007). El C atmosférico, compuesto principalmente por CO<sub>2</sub>, es el depósito más pequeño (589 Pg C), pero el más dinámico. Tiene un tiempo aproximado de recambio de 5 años, y es dirigido principalmente por los procesos de fotosíntesis y de respiración. Por lo tanto, el metabolismo de los organismos es el responsable del movimiento de estos flujos (IPCC 2013). El C presente en el océano está constituido por C orgánico disuelto (COD) y C inorgánico disuelto (CID). La mayor parte de este depósito se encuentra en forma inorgánica (98%), principalmente como bicarbonato y/o carbonato, y en menor medida (1%) como CO<sub>2</sub> libre, la cual se sabe que es la forma de C usada directamente por los productores primarios marinos. El C en la biosfera terrestre (vegetación 650 Pg C, suelos 1500 Pg C), es el depósito de C biológico más grande y se renueva cada 11 años. En el caso de los suelos, el contenido de C se renueva cada 25 años. Este promedio de tiempo tiene variantes, principalmente por la diversificación de los componentes terrestres, es decir, el tiempo de recambio de C en cloroplastos es en escala de segundos (fotorespiración), las hojas son sustituidas en periodos de semanas o años y la madera es reemplazada en décadas o siglos. La cantidad de C en rocas y sedimentos constituye el 99% del C total en la Tierra (10<sup>7</sup> Pg C) (Reeburgh 1997). Este almacén de C circula extremadamente lento, con tiempos de millones de años. Los factores que gobiernan el recambio de estos depósitos son procesos geológicos asociados al ciclo de las rocas (movimiento de placas tectónicas y vulcanismo) (Chapin *et al.* 2011).

Las actividades humanas (quema de combustibles fósiles y cambio de uso de suelo principalmente) son un componente importante del ciclo global del C. Estos flujos antropogénicos (10.2 Pg C) remueven cerca del 15% del C terrestre total, convirtiéndolo, en el tercer flujo más grande de C emitido hacia la atmósfera (Canadell *et al.* 2007; IPCC 2013). Las emisiones antropogénicas de CO<sub>2</sub> fueron de 555 ± 85 Pg C entre los años de 1750 al 2011. De esta cantidad, la quema de combustibles fósiles y la producción de cemento contribuyeron con 375 ± 30 Pg C y el cambio de uso de suelo (incluyendo deforestación, aforestación y reforestación) contribuyó con 180 ± 80 Pg C (Figura 3) (IPCC 2013).

Al igual que el C, el N es un elemento que se encuentra incorporado en moléculas orgánicas que desempeñan funciones vitales para la célula. Este elemento es un constituyente básico de aminoácidos, ácidos nucleicos, azúcares aminadas y los polímeros que estas moléculas forman. De todos los nutrientes, el N es el que posee el ciclo más complejo, en gran parte, porque puede existir en estado gaseoso (amoníaco y diferentes especies de N en forma gaseosa), a diferencia de otros nutrientes. El N disponible es generalmente considerado como la suma de amonio ( $\text{NH}_4^+$ ) más nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ), aunque la urea puede estar disponible para las plantas (Cuadro 1) (Jones & Jacobsen 2005).

**Cuadro 1.** Estados de oxidación de compuestos nitrogenados (tomado de Fuentes & Massol-Deyá 2002).

COMPUESTO	ESTADO DE OXIDACION
Nitrógeno orgánico ----- (R-NH <sub>2</sub> )	-3
Amoniaco ----- (NH <sub>3</sub> )	-3
Nitrógeno gaseoso ----- (N <sub>2</sub> )	0
Oxido nitroso ----- (N <sub>2</sub> O)	+1
Oxido de nitrógeno ----- (NO)	+2
Nitrito ----- (NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> )	+3
Dióxido de nitrógeno ----- (NO <sub>2</sub> )	+4
Nitrato ----- (NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> )	+5

El ciclo del N a escala del ecosistema consiste en ocho procesos principales: (1) fijación, (2) mineralización o nitrificación, (3) asimilación, (4) amonificación, (5) inmovilización, (6) desnitrificación y (7) lixiviación (Jones & Jacobsen 2005).

Bajo condiciones naturales, la fijación de N (1) es la vía principal por la cual nuevos flujos de N entran al ecosistema. El 78% del volumen total de la atmósfera de la Tierra, está compuesto por dinitrógeno ( $N_2$ ). El  $N_2$  no está en forma disponible para la mayoría de los organismos, solamente ciertos tipos de bacterias, conocidas como fijadoras de N, tienen la capacidad de romper el triple enlace del  $N_2$  y transformarlo en  $NH_4^+$ . Esta última forma es usada para el crecimiento de los organismos no fijadores de N (Chapin *et al.* 2011). Posteriormente, los microorganismos transforman el N orgánico ( $NH_4^+$ ) en formas inorgánicas ( $NO_2$  y  $NO_3^-$ ) durante la mineralización (2). Los dos principales grupos de microorganismos capaces de llevar a cabo este proceso son las bacterias *Nitrosomas* y *Nitrobacter*. *Nitrosomas* oxidan el  $NH_4^+$  en  $NO_2$  y *Nitrobacter* oxida  $NO_2$  a  $NO_3^-$ . La asimilación (3) ocurre con la adquisición de  $NO_3^-$  por las plantas. Dado que los organismos heterotróficos no pueden absorber el N directamente como las plantas por lo que lo adquieren de su dieta. Posteriormente, con la (4) amonificación los residuos de plantas y animales senescentes son procesados por organismos descomponedores (bacterias y hongos), convirtiéndolos a  $NH_4^+$  nuevamente para su posterior reutilización. La inmovilización (5) es el proceso contrario a la mineralización, por medio del cual las formas inorgánicas ( $NO_2$  y  $NO_3^-$ ) son convertidas a formas orgánicas ( $NH_4^+$ ) y, por tanto no son asimilables. Por último, existen otros procesos por los que el elemento se pierde: (6) la desnitrificación, proceso por el cual el  $NO_3^-$  se transforma a  $N_2$ , y el  $NH_4^+$  a  $NH_3$ , regresando a la atmósfera (condiciones anaeróbicas), y la lixiviación (7), donde por la acción del agua, el N es lavado hacia horizontes inferiores (Perdomo & Barbazan 2003; Jones & Jacobsen 2005).

La habilidad de algunos sistemas para retener N atmosférico, se asocia con el tipo de vegetación, el estado sucesional, la historia del uso de la tierra, la topografía y las condiciones edáficas (Small & McCarthy 2005). Sin embargo, hay actividades antrópicas que han modificado el paisaje a gran escala, entre las cuales se encuentra la agricultura y la ganadería. Éstas actividades han aumentado el N al interior de los ecosistemas, generando procesos de acidificación e incremento en la salida de N a sistemas acuáticos (Baer *et al.* 2006).

Antes de la época industrial, la creación de nitrógeno reactivo (Nr) (todos los tipos de N, menos  $N_2$ ) a partir de nitrógeno molecular ( $N_2$ ) ocurría principalmente a través de dos procesos naturales: descargas eléctricas y la fijación biológica de N (FBN). Esta contribución de Nr a la biósfera en la tierra y en los océanos se encontraba en balance con las pérdidas de Nr a través de la desnitrificación, proceso que regresa el  $N_2$  de vuelta a la atmósfera (Ayres *et al.* 1994). Este equilibrio se ha roto desde inicios de la época industrial, ya que el Nr producido por actividades humanas es incorporado en los ecosistemas. Existen tres principales fuentes antropogénicas de Nr: (1) el proceso industrial Haber-Bosch utilizado para producir fertilizantes nitrogenados (2) el cultivo de leguminosas y otras cosechas, el cual incrementa la FBN; y (3) la quema de combustibles fósiles, la cual convierte el  $N_2$  atmosférico y los combustibles fósiles nitrogenados en óxidos de nitrógeno ( $NO_x$ ). Además existe un pequeño flujo proveniente de la movilización del Nr secuestrado en las rocas sedimentarias ricas en N (Figura 4) (Morford *et al.* 2011).

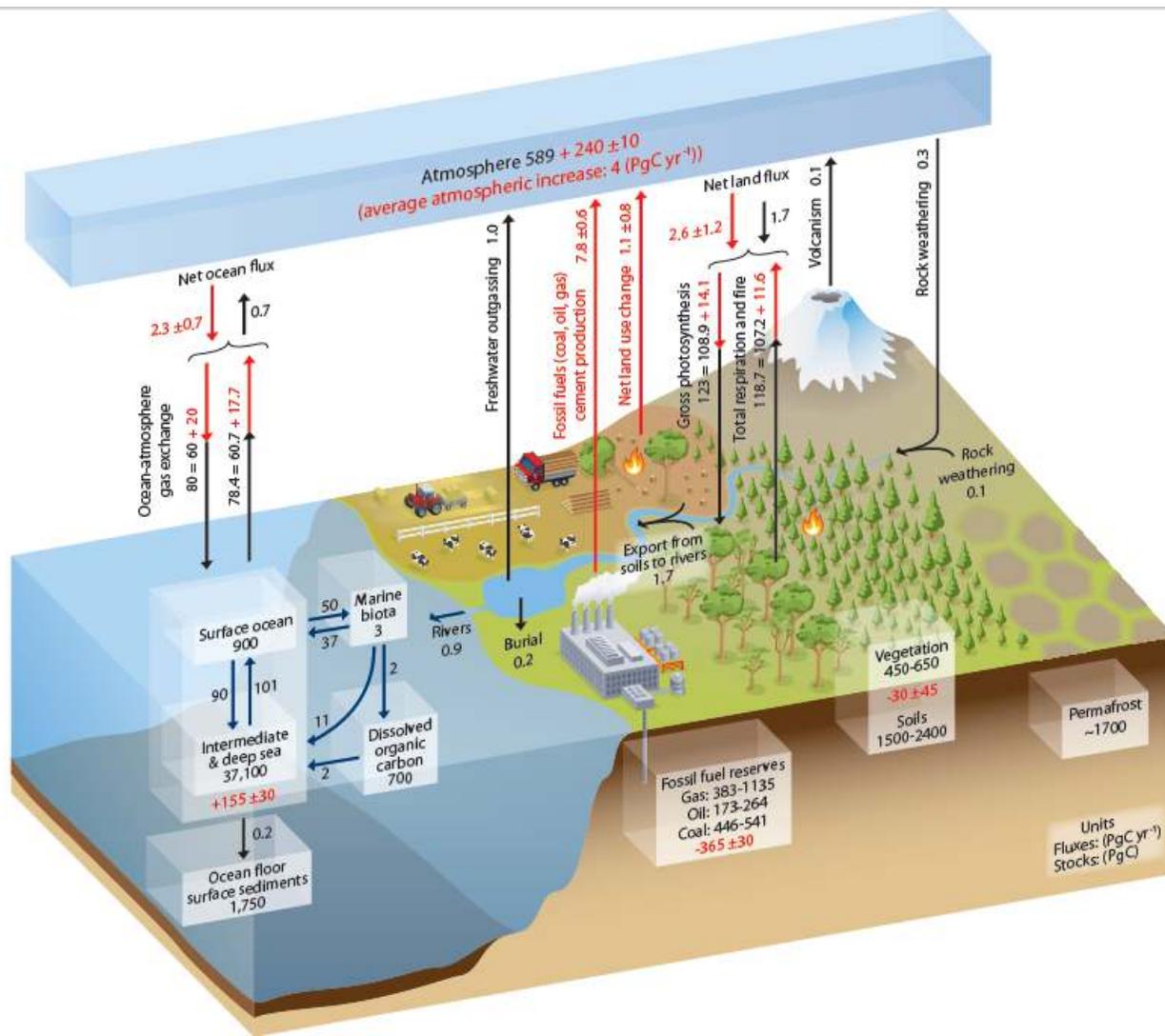
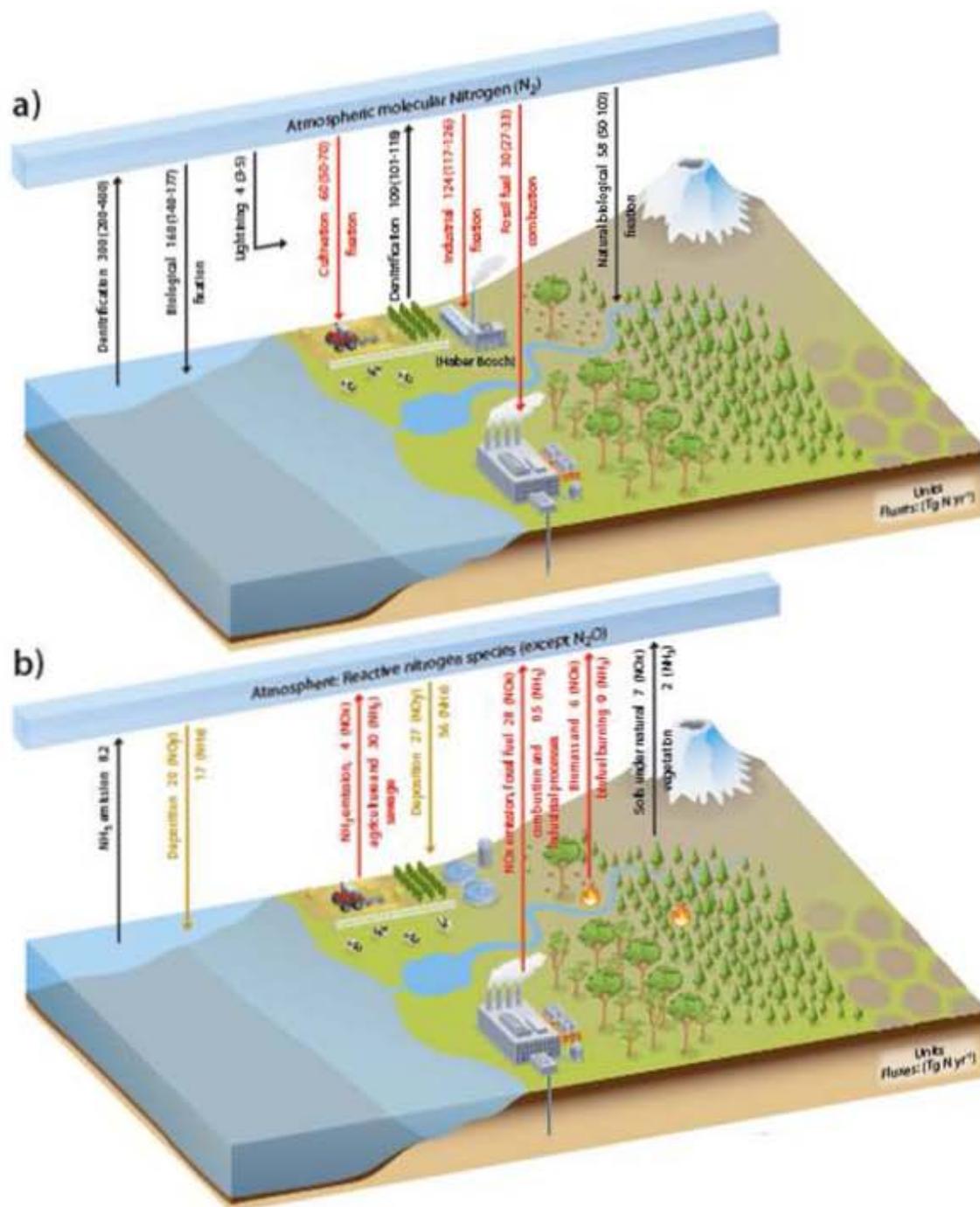


Figura 3. Ciclo global del carbono (tomado de IPCC 2013).



**Figura 4.** Ciclo global del nitrógeno. Procesos naturales y antropogénicos que promueven la creación de  $N_2$ , y los procesos correspondientes que convierten el nitrógeno reactivo de vuelta a  $N_2$  **(a)**. Flujos de nitrógeno reactivo ( $NO_3^-$  y  $NH_4^+$ ) **(b)** (tomado de IPCC 2013).

## LOS BOSQUES TROPICALES ESTACIONALMENTE SECOS EN MÉXICO

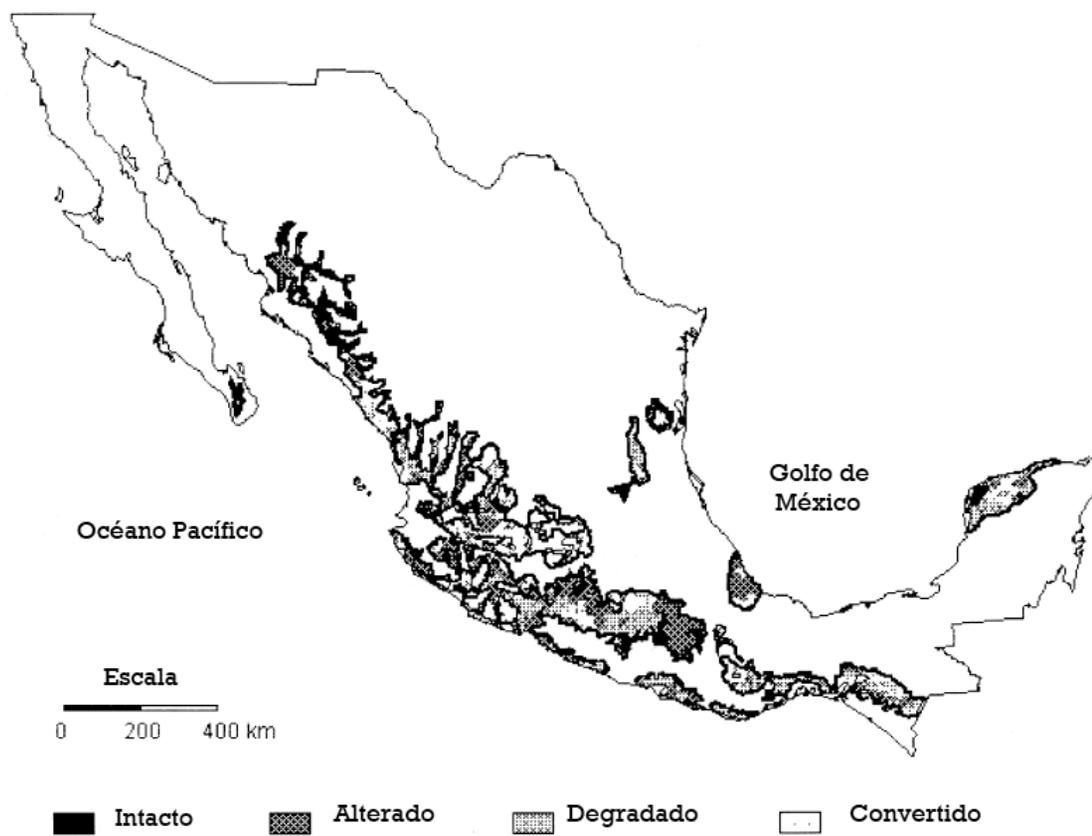
Los bosques tropicales estacionalmente secos (BTES), también referidos en la literatura como selva baja caducifolia, bosque tropical caducifolio, bosque tropical seco o subhúmedo, bosque estacional seco, bosque tropical caduco o semicaduco, se desarrollan en climas del trópico seco y subhúmedo (Murphy & Lugo 1995; Pennington & Sarukhán 1998). Estos bosques se presentan en zonas con promedios de temperaturas anuales superiores a 20 °C y precipitaciones anuales de 500 a 1 200 mm (usualmente 800 mm), con una temporada seca que puede durar hasta 7 u 8 meses (Challenger & Soberon 2008). Se caracterizan por ser comunidades vegetales arbóreas en donde la mayoría de las especies pierden sus hojas durante los meses secos del año. Los BTES se encuentran en suelos fértiles poco profundos (Murphy & Lugo 1986; Bullock *et al.* 1995; Mooney *et al.* 1995; Pennington & Sarukhán 2005). Los BTES representan ~ 42% de la superficie de bosques tropicales del mundo (Murphy & Lugo 1986), y en América Latina cubren el 47% de la superficie forestal tropical (García-Oliva 2008).

En México, los BTES constituyen la principal formación boscosa tropical (SEMARNAT 2008). La distribución actual de los BTES abarca aproximadamente 11.26% de la superficie nacional ( $79.3 \times 10^3 \text{ km}^2$  en condición primaria y  $141.9 \times 10^3 \text{ km}^2$  en condición secundaria) y contribuyen con alrededor de 6 000 especies, es decir, 20% de la flora de México (Rzedowski 1998). Se presentan a lo largo de la costa del Pacífico (hasta el sur de Sonora en su límite norte), a lo largo de las faldas bajas y los cañones de la vertiente del Pacífico de la Sierra Madre Occidental, en las planicies, llanuras y otras zonas bajas e inundables de la Península de Yucatán y el sur de Veracruz y Tabasco (Figura 5).

En el estado de Yucatán, los BTES constituyen la comunidad más extensa, abarcando una superficie aproximada de  $20\,000 \text{ km}^2$  (Durán & Méndez 2010). Las condiciones de los BTES de la Península de Yucatán se han visto modificadas, principalmente por el desarrollo de actividades humanas. Las principales actividades que han provocado este cambio en la cobertura vegetal estatal son: 1) el cultivo de henequén, que por más de un siglo constituyó la primera actividad productiva, 2) la ganadería extensiva, que a partir de la década de los 70 se extendió ampliamente en el estado, y 3) la agricultura de temporal, que practican desde hace siglos los campesinos mayas (Durán & Méndez 2010). En consecuencia, la extensión que ocupan los cultivos y las tierras destinadas a la ganadería

se duplicaron, en tanto que disminuyó más de un 30% la extensión ocupada por las selvas (Cuadro 2) (Durán & Méndez 2010). Actualmente las comunidades vegetales nativas ocupan una extensión muy reducida a nivel estatal: selva mediana subcaducifolia (8.58%), selva baja caducifolia (4.6%) y la selva mediana subperennifolia (1.7%). Lo que significa que la vegetación natural del estado solo cubre el 18% de su territorio, es decir, más del 80% de la vegetación original ha sido perturbada (Durán & Méndez 2010).

Dentro de las particularidades de los BTES en el estado, se ha observado que existe gran heterogeneidad espacial en los suelos, como resultado de variaciones en el microrelieve. El color del suelo resulta ser una propiedad distintiva que puede ser de utilidad para diferenciar entre diferentes grupos de suelo (Bautista-Zúñiga *et al.* 2003). Esta diferenciación del suelo por color está asociada a la concentración de MOS, nutrientes, textura, pedregosidad y tipos de minerales contenidos (Bautista-Zúñiga *et al.* 2003; Shang & Tiessen 2003). Los BTES presentan cambios debidos a la estacionalidad de las lluvias, misma que afecta la acumulación de bioelementos (C, N y P) en la biomasa microbiana y el suelo y modifica las tasas de mineralización de éstos, así como la concentración de  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NH}_4^+$  en el suelo (Solís & Campo 2004). Los suelos de Yucatán contienen concentraciones altas de carbonatos de calcio. Esto, aunado a la deforestación, vuelve al suelo de Yucatán una zona con alta potencialidad para la liberación de  $\text{CO}_2$  a la atmósfera, contribuyendo en gran medida al cambio climático (Solís & Campo 2004; Balbontín *et al.* 2009; Cuevas *et al.* 2013; Bejarano *et al.* 2014a).



**Figura 5.** Estado de conservación del bosque tropical estacionalmente seco (BTES) en relación con su área de distribución potencial acorde con Rzedowski (1990) (modificado por Trejo & Dirzo 1999).

**Cuadro 2.** Cambios en la extensión que ocupa cada una de las coberturas en el estado de Yucatán, entre los años 1976 y 2000 (Durán & Méndez 2010).

Coberturas	1976		2000		Diferencia	Diferencia (%)
	km	%	km	%		
Cultivos	4663.76	11.88	9174.71	23.37	4510.95	96.72
Terrenos Pecuarios	4464.16	11.37	8585.13	21.87	4120.98	92.31
Selvas	28 304.82	72.11	19 320.30	49.22	-8984.52	-31.74
Pastizales	228.28	0.58	340.44	0.87	112.16	49.13
Vegetación hidrófila	1195.97	3.05	992.34	2.53	-203.62	-17.03
Otros tipos de vegetación	79.75	0.20	77.71	0.20	-2.04	-2.56
Otras coberturas	315.73	0.80	761.75	1.94	446.02	141.27

## ANTECEDENTES

Se han realizado algunos estudios sobre la dinámica de nutrientes (C, N y P) en BTES de Yucatán. Campo y Vázquez-Yáñez (2004) estudiaron parámetros de crecimiento en BTES de Yucatán bajo diferentes tratamientos de adición de nutrientes (N, P y N+P). El estudio se enfocó en saber de que forma las variaciones en la disponibilidad de estos nutrientes afectan la producción primaria neta y la acumulación de C en el suelo en diferentes etapas sucesionales. Después de 3 años de fertilización, la limitación de nutrientes disminuyó, resultando en un aumento de la producción primaria. Estos resultados apoyan la hipótesis de limitación por nutrientes en BTES en regeneración en esta región. En los mismos sitios, un estudio realizado por Solís y Campo (2004) demostró que tras la adición de nutrientes (N y P) al suelo de un BTES de Yucatán, éstos se incorporaron a la biomasa microbiana (entre 15 y 30% de la adición total fue inmovilizada). Por ello concluyeron que la biomasa microbiana es un factor importante que contribuye a la conservación de nutrientes en sitios con limitación de N y P. Gamboa *et al.* (2010) estudiaron la posible limitación del proceso de descomposición de la MOS por baja disponibilidad de N y P. Concluyeron que la acumulación de C en el suelo está relacionada con el lento procesamiento de la MOS. También se observó que la aplicación de P al suelo disminuyó la relación C:N. En consecuencia, aceleró el proceso de descomposición de la MOS y aumentó la disponibilidad de nutrientes en el suelo.

Más recientemente, Cuevas *et al.* (2013) estudiaron la fracción activa y lábil de la MOS para entender la potencialidad del suelo de BTES para liberar CO<sub>2</sub> a la atmósfera a lo largo de un gradiente de precipitación. Reportaron que la fracción activa de la MOS se acumula durante el periodo seco y se reduce durante las lluvias. Además, se registró una mayor tasa de mineralización y coeficiente metabólico en sitios con mayor precipitación. Similarmente, Maldonado (2013) estudiando la respuesta de la fracción activa de la MOS en cronosecuencias de BTES en un gradiente de humedad, concluyó que la fracción activa de la MOS responde al gradiente de precipitación y que distintos tipos de suelo (Leptosol lítico y Leptosol mólico calcárico) presentan diferencias en la composición y respuesta de la MOS. En este estudio, también se registró un patrón de acumulación de C y N en la estación seca y mayores concentraciones de C en la etapa sucesional tardía.

Bejarano y colaboradores (2014a; 2014b), exploraron el efecto del incremento en la disponibilidad de N en la descomposición del mantillo y en las emisiones de CO<sub>2</sub> y N<sub>2</sub>O desde el suelo. Estos autores documentaron que la sensibilidad de los microorganismos del suelo al incremento del N es dependiente del régimen de precipitación.

En el presente estudio se indagó sobre los efectos del aumento de N en suelos de un BTES de Yucatán. Con un experimento de fertilización de N, en dos diferentes tipos de suelo y bajo condiciones de precipitación distintas. Se investigó que efectos en relación a la acumulación de C y N, a las transformaciones de N y a la actividad enzimática tendrían Leptosoles líticos y Leptosoles mólicos calcáricos en temporada de lluvias y de secas, en zonas tropicales ante el creciente aumento de N en suelos.

### **OBJETIVO GENERAL**

Determinar los efectos del enriquecimiento con N en la dinámica del C y del N en suelos de un bosque tropical estacionalmente seco del estado de Yucatán.

### **OBJETIVOS PARTICULARES**

1. Determinar la heterogeneidad biogeoquímica en suelos de un bosque tropical estacionalmente seco de Yucatán, mediante el análisis de los ciclos del C y N.
2. Determinar los patrones de variación estacional en la concentración de C y N total, de C y N en biomasa microbiana, N inorgánico, en las tasas de transformación del N, y en la actividad de las enzimas deshidrogenasa y ureasa en suelos de un bosque tropical estacionalmente seco en Yucatán.
3. Determinar la vulnerabilidad a los cambios en las concentraciones de los almacenes (C y N total, C y N microbiano,  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NH}_4^+$ ) y sus potenciales flujos (mineralización y actividad enzimática deshidrogenasa y ureasa) de los ciclos del C y N del suelo al incremento en la concentración de N suelos de un bosque tropical estacionalmente seco en Yucatán.

## HIPÓTESIS

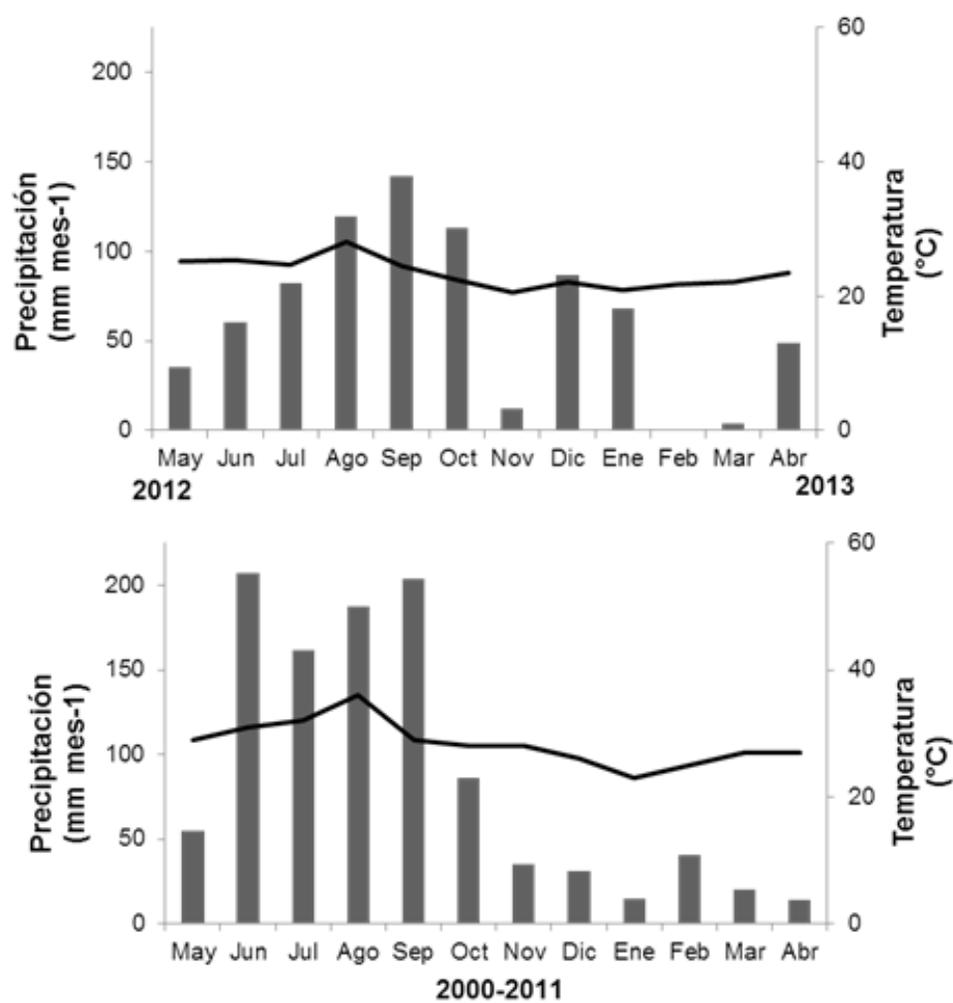
1. Debido a la presencia de abundante materia orgánica del suelo poco procesada, la concentración de C y N total, de C y N en biomasa microbiana, N inorgánico, las tasas de mineralización del N, y la actividad de las enzimas deshidrogenasa y ureasa, serán mayores en *Leptosoles mólicos calcáricos* que en *Leptosoles líticos*.
2. Debido a que en la estación seca la lixiviación de elementos del suelo es menor consecuente a la disminución de la precipitación, se espera que las concentraciones de N y C total, de C y N en biomasa microbiana sean mayores en esta estación que en la estación lluviosa.
3. Consecuente con el aumento en la disponibilidad de agua en la estación de lluvias, lo cual favorece la actividad de la biomasa microbiana en el suelo, se espera que las tasas de mineralización de N y la actividad enzimática aumentarán, en comparación con la estación seca.
4. Consecuente con el aumento en la disponibilidad de N debido a la fertilización con N. La concentración de C y N total y la concentración de C y N en biomasa microbiana aumentarán durante la estación seca, mientras que las tasas de transformación del C y N, y la actividad deshidrogenasa y ureasa disminuirán.

## SITIO DE ESTUDIO

El estudio se realizó al sur de la Ciudad de Mérida, en el estado de Yucatán, en la localidad de X'matkuil ("*Lugar donde se pide a Dios*", 20°52'3.60"N 89°37'12.00"O, 22 msnm), ubicada en los terrenos del Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad Autónoma de Yucatán.

La zona presenta un clima cálido subhúmedo, el más seco de los subhúmedos, con lluvias en verano y sequía intraestival, lo que quiere decir que tiene una marcada estacionalidad en la distribución de lluvias (Aw0) (clasificación Köppen, modificada por García 2004) (Figura 6). La distribución de la precipitación tiene una estación de secas (de Diciembre a Mayo) y una de lluvias (de Junio a Noviembre). Se registra una temperatura media anual de 26.6 °C y una precipitación anual de 1035 ± 23.5 mm (Estación meteorológica Mérida Observatorio, 21°02'54"N 89°38'35"O, 6.27 msnm, período 2000-2011). La vegetación en esta zona se clasifica como Bosque Tropical Caducifolio (Rzedowski 1998), en la cual predomina la familia Leguminosae (Ceccon *et al.* 2002). Los cambios de uso de suelo tradicionales son el cultivo de henequén (*Agave fourcroydes*) y pastizal (*Pennisetum purpureum*) (Durán & Méndez 2010).

El estado de Yucatán geológicamente es la parte más joven de la Península de Yucatán. El sustrato geológico en el estado es relativamente uniforme y está compuesto de carbonato de calcio o de magnesio en un 90% (López-Ramos E 1975). La constitución geológica en su totalidad es de rocas sedimentarias marinas calizas y sus derivados (López-Ramos 1975). La Península de Yucatán se desarrolló sobre roca caliza, la cual data del periodo terciario (Plioceno-Mioceno) y Cuaternario (Holoceno). Como consecuencia, el estado se caracteriza por tener una gran diversidad de suelos en extensiones pequeñas de superficie (Duch 1988; Bautista *et al.* 2005b). El sitio de estudio presenta alta heterogeneidad espacial en suelos, dominando los Leptosoles líticos (LI) (suelo de aspecto pardo-rojizo con menor cantidad de materia orgánica) y los Leptosoles mólicos calcáricos (Lmc) (suelo de coloración negra debido a su alto contenido de materia orgánica). La composición de estos suelos se combinan con un 23.3% de arcillas, 1% de limos y 73.3% de arenas. Presentan pH de 7.5, capacidad de campo de 43% y su punto de marchitez permanente es de 35.6% (Cuevas *et al.* 2013; Maldonado 2013).

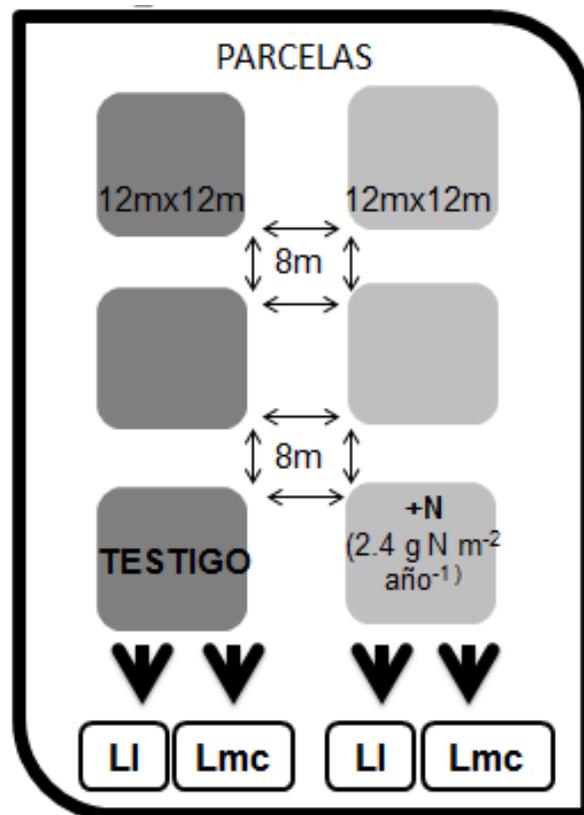


**Figura 6.** Climograma para el sitio de estudio. Los datos en barras son medias de la precipitación mensual, y en línea continua son valores de la temperatura promedio mensual. Estación climatológica automática de la Facultad de Ingeniería de la Universidad Autónoma de Yucatán (21°02'54"N 89°38'35"O, 6.27 m snm) en la ciudad de Mérida, Yucatán, México.

## **DISEÑO EXPERIMENTAL**

En el año 2010 se establecieron seis parcelas (12mx12m; con 8 m de separación entre ellas); tres de ellas fueron fertilizadas (consideradas como tratamiento +N). La tasa de enriquecimiento con N para el tratamiento +N ( $2.4 \text{ g N m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) fue determinada con base en los valores esperados en el incremento de la deposición de N desde la atmósfera para el año 2030 en la región tropical (Dentener *et al.* 2006). Las restantes tres no fueron fertilizadas (consideradas como tratamiento Testigo) (Fig.7).

Una de las características de las parcelas es su heterogeneidad edáfica; en donde dentro de cada parcela existen dos tipos de suelo, Leptosol lítico (LI) y Leptosol mólico calcárico (Lmc). Se tomaron muestras compuestas (cada una formada por cinco submuestras) de cada tipo de suelo (i.e. LI y Lmc) en cada una de las seis parcelas. El suelo fue muestreado de 0-10 cm de profundidad en octubre de 2012 (estación de lluvias) y abril de 2013 (estación seca).



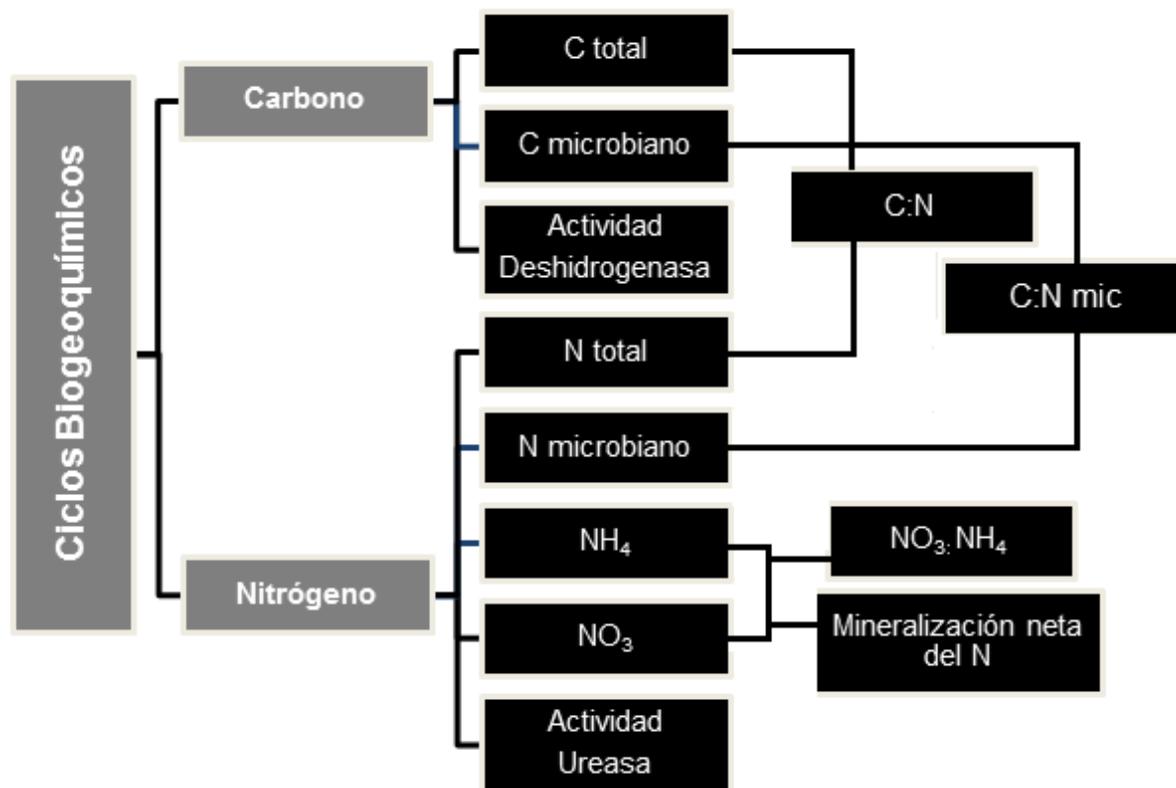
**Figura 7.** Diseño experimental de las parcelas testigo (n=3) y las parcelas fertilizadas con N (n=3). LI, Leptosol lítico; Lmc, Leptosol mólico calcárico

## **MUESTREO**

El primer paso fue ubicar cada una de las parcelas en el sitio de estudio. Posteriormente se identificó por su coloración el tipo de suelo (Leptosol lítico, con una coloración pardorrojizo; Leptosol mólico calcárico, de coloración negra). Se obtuvieron cinco muestras por tipo de suelo en cada parcela, las cuales fueron mezcladas en el campo para generar una muestra compuesta. Las muestras de suelo fueron colectadas de manera manual (con pala de jardinero) y depositadas en bolsas etiquetadas y con cierre hermético. Cabe destacar que, en este proceso se utilizaron dos palas para evitar la contaminación de las muestras testigo y +N. Se obtuvieron así dos muestras compuestas por cada parcela, una de Leptosol lítico y otra de Leptosol mólico calcárico, dando un total de 12 muestras.

## ANÁLISIS DE LABORATORIO

Para el cumplimiento de los objetivos de este trabajo se analizaron 12 variables indicadoras de los ciclos del C y del N en el suelo (Fig. 8). Todas las muestras de suelo fueron tamizadas (malla 2mm) y refrigeradas para su posterior análisis. Mediante el análisis de los almacenes (C y N total, C y N microbiano,  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NH}_4^+$ ) se determinará el tamaño del reservorio de nutriente acumulado y potencialmente disponible para la posterior utilización de los organismos. Y con la determinación de los potenciales flujos (mineralización y actividad enzimática deshidrogenasa y ureasa) se estimará la velocidad y la cantidad de nutriente que esta siendo transformado y utilizado por los organismos.



**Figura 8.** Variables biogeoquímicas analizadas en este estudio (en negro, 12) correspondientes a los ciclos biogeoquímicos del carbono y nitrógeno.

### Carbono total

La concentración de C total en suelo se determinó en el Colegio de Posgraduados, en el laboratorio de Fertilidad de Suelos, con un Total Organic Carbon Analyzer (TOC-5050A). El método para determinar C total se basa en la oxidación total de los compuestos orgánicos no volátiles a CO<sub>2</sub> a través de una combustión catalítica. La muestra de suelo (1g) se colocó dentro de una cámara de combustión (900 °C), proceso que provocó la liberación de CO<sub>2</sub> proveniente del C presente en el suelo. Posteriormente el CO<sub>2</sub> se cuantificó con un detector de infrarrojo que se encuentra integrado al analizador de C.

### Nitrógeno total

La concentración de N total en suelo fue determinada mediante digestión ácida (Anderson & Ingram 1993). La cual consistió en digerir 0.5 g de suelo en tubos digestores de 250 mL, a los que se les añadió 1 g de catalizador (Sulfato de Potasio: Sulfato Cúprico, 10:1) y 20 mL de H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> concentrado. Los tubos fueron colocados en un bloque digestor a 360°C durante 180 minutos. Posteriormente, a temperatura ambiente, los tubos fueron aforados con agua destilada y su contenido fue filtrado (Whatman No.1), recuperando la solución filtrada en viales, para su posterior análisis mediante un Technicon Autoanalyzer II (Technicon Industrial Systems 1977).

### C y N en biomasa microbiana

Las concentraciones de C y N en biomasa microbiana del suelo se calculó mediante el procedimiento de fumigación-extracción con cloroformo (Vance *et al.* 1987). El C y el N microbiano fueron extraídos de muestras de suelo (25 g) fumigadas y no fumigadas, humedecidas al 60% de su capacidad de campo. Para ello, las muestras se mezclaron con 100 mL de solución 0.5 M K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> y se agitaron por 30 minutos. Posteriormente el contenido se filtró (Whatman No.41) y finalmente los extractos para el análisis de C, se determinaron en un Total Organic Carbon Analyzer (TOC-5050A), mientras que para la determinación de N en biomasa microbiana, los extractos se analizaron mediante colorimetría (600 nm).

### N inorgánico y mineralización neta de N

Se determinó la concentración de N inorgánico (nitrato y amonio) mediante el método de Robertson *et al.* (1999). Las muestras de suelo (10 g) se incubaron durante 15 días en

oscuridad (25°C), cada 3 días se restauró el peso con agua destilada en caso de que hubieran perdido humedad. Al término de las dos semanas, se agregó a cada muestra 50 mL de KCl 2M y se agitó durante 30 minutos, para posteriormente filtrar (Whatman No.1) y recuperar en viales. La concentración de  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NH}_4^+$  se cuantificó mediante un Technicon Autoanalyzer II (Technicon Industrial Systems 1977). La mineralización neta del N (MNN;  $\mu\text{g N g}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ) fue determinada como la diferencia en las concentraciones de N inorgánico ( $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NH}_4^+$ ) del suelo entre el tiempo final y el tiempo inicial, de acuerdo con la ecuación (1).

$$\text{MNN} = [\text{NO}_3^- \text{ y } \text{NH}_4^+]_{t_{15}} - [\text{NO}_3^- \text{ y } \text{NH}_4^+]_{t_0} \quad (1)$$

En donde:

$t_{15}$ : concentración de  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NH}_4^+$  a los 15 días

$t_0$ : concentración inicial de  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NH}_4^+$

#### Enzima Deshidrogenasa

La actividad deshidrogenasa fue determinada por el método espectrofotométrico de Trevors *et al.* (1982), modificado por García *et al.* (1993). En tubos Falcón (15 mL) con 1 g de suelo húmedo (mantenido previamente en refrigeración a 4°C), se añadió 1 mL de 2-*p*-iodofenil-3-*p*-nitrofenil-5-feniltetrazolio (INT) 0.4% a las muestras, para después incubarlas en oscuridad durante 20 h a 20°C; sin tapar. Al término de la incubación, se le agregó a las muestras 10 mL de tetrahidrofurano (THF) y se agitaron manualmente (10 segundos). Posteriormente se colocaron en el agitador mecánico (SEV 6090) a 270 oscilaciones por minuto, durante 2 h. Finalmente el contenido de los tubos se filtró (Whatman No.2V) dentro de la campana de extracción (Labconco 4880400). La lectura se realizó en un espectrofotómetro (CARY-50BIO) a 490 nm. La curva de calibración se realizó a partir de una solución estándar de INTFormazan (INTF) de 100 ppm y se prepararon las soluciones a diferentes concentraciones (20, 15, 10, 5, 2.5, 2, 1 y 0.5 ppm).

La prueba para la determinación de la actividad Deshidrogenasa (AD,  $\mu\text{m de INTF g}^{-1}$  suelo seco  $\text{h}^{-1}$ ), se calculó mediante la cantidad de INTF formado por acción de la

Deshidrogenasa y provocada por sustancias coloreadas que pueden medirse espectrofotométricamente, de acuerdo a la ecuación (2).

$$AD = C.V.d/Pm.Dwt.t \text{ (2)}$$

Dónde:

AD: Actividad de la Deshidrogenasa (ss: suelo seco)

C: Concentración de INTF ( $\mu\text{g}$  por mL) obtenida a partir de la curva de calibración.

V: Volumen de la solución agregada a las muestras (10 ml de THF + 1mL de solución de sustrato INT).

d: Dilución efectuada antes de la lectura espectrofotométrica (en caso de que se realizara)

Pm: peso molecular del INTF (471.3 g)

Dwt: Factor de corrección de humedad

t: Tiempo de incubación (20 h)

### Enzima Ureasa

La actividad Ureasa ( $\mu\text{mol NH}_3 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) se realizó mediante el método espectrofotométrico (Tabatabai & Bremner, 1972). En tubos Falcón (15 mL) se incubaron las muestras con 1 g de suelo, 0.5 mL de Urea (0.48%) y 4 mL de tampón de borato, durante 120 minutos a  $37^\circ\text{C}$ ; agitando manualmente los tubos cada 20 minutos. Después de la incubación se añadieron 6 mL de KCl (7.4%) y se agitaron a temperatura ambiente durante 30 minutos (agitador SEV 6090) a 270 oscilaciones por minuto. Posteriormente las muestras se centrifugaron a 4000 rpm, durante 10 minutos (centrífuga Rotina 35R) y se extrajo 0.5 mL del extracto claro en viales. Se agregó 2.5 mL de salicilato-Na/NaOH, 1mL de dicloisocianurato de sodio y se completó el volumen a 10 mL con agua destilada. La curva patrón se determinó con una solución madre de  $\text{NH}_4^+\text{Cl}$  de 1000 ppm en distintas concentraciones (0.05, 0.1, 0.4, 0.6, 1, 1.5 ppm). Finalmente las muestras se leyeron en un espectrofotómetro (CARY 50-BIO) a longitud de onda de 690 nm.

La determinación del amonio producido por la hidrólisis enzimática de la urea se calculó con la ecuación (3).

$$\mu\text{g NH}_4^+/\text{gss}^{-1}\text{h}^{-1} = \text{conc. } d \cdot \frac{V_f}{P_e} \cdot \frac{V_e}{g \cdot h} \quad (3)$$

Dónde:

*g*: gramos de suelo pesado

*h*: horas de incubación

*conc*: concentración de la muestra, obtenida a partir de la curva de calibración

*d*: dilución efectuada antes de la lectura espectrofotométrica (en caso de que se realizara)

*V<sub>f</sub>*: volumen final de la solución antes de la lectura espectrofotométrica (10 mL)

*P<sub>e</sub>*: mL de extracto recogido después de la incubación (0.5 mL)

*V<sub>e</sub>*: volumen de la solución después del periodo de incubación (10.5 mL)

## **ANÁLISIS DE DATOS**

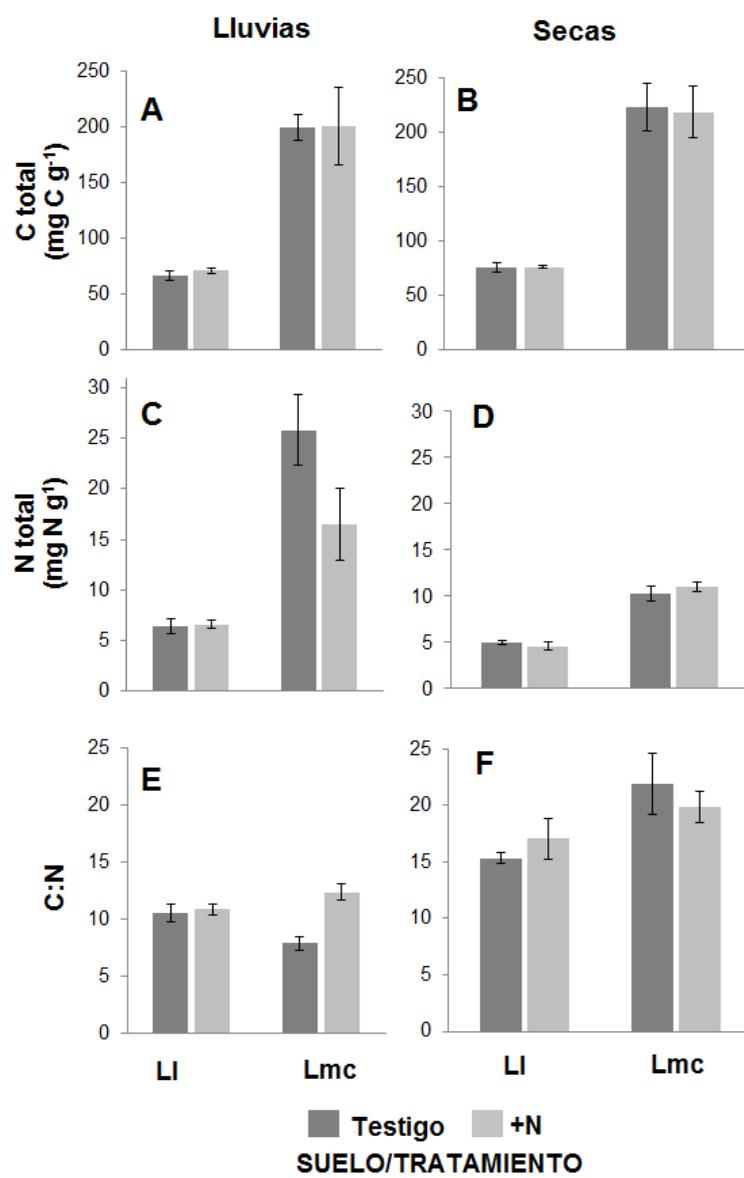
Se utilizó un ANOVA de tres vías (*Suelo, Tiempo, Tratamiento*) para evaluar los efectos del tipo de suelo (dos niveles), la estacionalidad de las lluvias (dos niveles) y del enriquecimiento con N (dos niveles) en cada una de las variables medidas. Algunas variables (C total, N total, C microbiano, mineralización,  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$  y ureasa) presentaron heterocedasticidad. En los casos que los datos no cumplieron con los requerimientos de normalidad y/o homocedasticidad, estos fueron transformados logarotmicamente (base 10). Finalmente se incluyeron todas las variables en un Análisis de Componentes Principales para observar de forma gráfica la relación entre cada una de las variables. Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el programa SPSS Statistics 21 (2012).

## RESULTADOS

La concentración de C total varió significativamente entre suelos (Figura 9 A y B; cuadro 3 y cuadro A1, ver Anexo) (Efecto Suelo,  $P < 0.001$ ). Se observaron concentraciones de C total mayores en los Lmc que en los LI, patrón consistente en las dos estaciones.

Las concentraciones de N total variaron significativamente en función del tipo de Suelo, el Tiempo y el Tratamiento (Figura 9 C y D; Cuadros 4 y A1) (Efecto Suelo\*Tiempo\*Tratamiento  $P = < 0.022$ ). Existió una mayor concentración de N total en la estación de lluvias. En las dos estaciones las concentraciones de N total fueron mayores en suelos Lmc que en LI.

La relación C:N tuvo diferencias significativas en el Suelo, el Tiempo y el Tratamiento (Figura 9 E y F; Cuadros 5 y A1) (Efecto Suelo\*Tiempo\*Tratamiento  $P = 0.022$ ). La relación C:N fue mayor en secas que en la estación de lluvias, siendo particularmente para esa estación mayor en suelos Lmc que en LI. En la estación de lluvias el efecto del Tratamiento Testigo únicamente en Lmc disminuyó la relación C:N.



**Figura 9.** Concentración de C total (A, B); N total (C, D) y relación C:N (E, F) en estación de lluvias (A, C, E) y en secas (B, D, F); en Leptosoles líticos (LI) y Leptosoles mólicos calcáricos (Lmc) en secas y en lluvias bajo distintos tratamientos (Testigo y +N). Los valores son medias  $\pm 1$  EE.

**Cuadro 3.** Resultados del ANOVA de tres vías para los efectos del Suelo (*Leptosol lítico* vs. *Leptosol mólico calcárico*), del Tiempo (*estación lluvias vs secas*) y del Tratamiento (*testigo vs +N*) en la concentración de carbono total en suelos de Yucatán

<b>Factor</b>	<b>g.l</b>	<b>MC</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<b>Suelo (S)</b>	1	1.269	187.8	<b>&lt; 0.001</b>
<b>Tiempo (T)</b>	1	0.012	1.95	0.068
<b>Tratamiento (N)</b>	1	9,828	0.00	0.861
<b>S*T</b>	1	9.409	0.45	0.986
<b>S*N</b>	1	0.001	0.04	0.619
<b>T*N</b>	1	0.000	0.07	0.732
<b>S*T*N</b>	1	0.000	0.00	0.799
<b>(Error) 0.050</b>				
<b>(Total)105.95</b>				

**Cuadro 4.** Resultados del ANOVA de tres vías para los efectos del Suelo (*Leptosol lítico* vs. *Leptosol mólico calcárico*), del Tiempo (*estación lluvias vs secas*) y del Tratamiento (*testigo vs +N*) en la concentración de nitrógeno total en suelos de Yucatán

<b>Factor</b>	<b>g.l</b>	<b>MC</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<b>Suelo (S)</b>	1	1.073	93.44	<b>&lt; 0.001</b>
<b>Tiempo (T)</b>	1	0.260	33.44	<b>&lt; 0.001</b>
<b>Tratamiento (N)</b>	1	0.015	4.38	0.100
<b>S*T</b>	1	0.031	17.05	<b>0.023</b>
<b>S*N</b>	1	0.008	3.92	0.215
<b>T*N</b>	1	0.011	4.91	0.147
<b>S*T*N</b>	1	0.032	6.30	<b>0.022</b>
<hr/>				
<b>(Error)</b>	<b>0.078</b>			
<b>(Total)</b>	<b>23.290</b>			

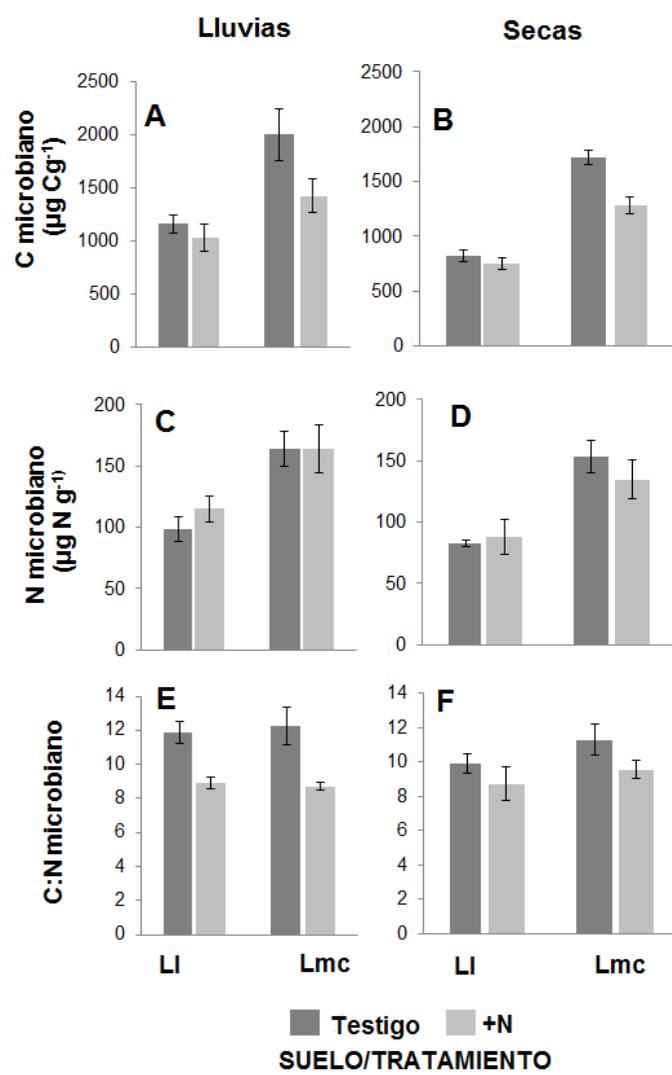
**Cuadro 5.** Resultados del ANOVA de tres vías para los efectos del Suelo (*Leptosol lítico* vs. *Leptosol mólico calcárico*), del Tiempo (*estación lluvias vs secas*) y del Tratamiento (*testigo vs +N*) en la relación carbono: nitrógeno en suelos de Yucatán

<b>Factor</b>	<b><i>g.l</i></b>	<b><i>MC</i></b>	<b><i>F</i></b>	<b><i>P</i></b>
<b>Suelo (S)</b>	1	2.190	6.93	<b>0.018</b>
<b>Tiempo (T)</b>	1	1.862	108.8	<b>&lt; 0.001</b>
<b>Tratamiento (N)</b>	1	33.081	2.07	0.169
<b>S*T</b>	1	1.583	11.32	<b>0.004</b>
<b>S*N</b>	1	0.504	0.02	0.895
<b>T*N</b>	1	4.862	2.64	0.123
<b>S*T*N</b>	1	6.460	6.44	<b>0.022</b>
<hr/>				
<b>(Error) 16.849</b>				
<b>(Total) 2536.353</b>				

La concentración de C microbiano varió significativamente en función del Suelo, el Tiempo y el Tratamiento (Figura 10 A y B; Cuadros 6 y A1) (Efecto Suelo  $P = < 0.001$ , Efecto Tiempo  $P = < 0.001$ , Efecto Tratamiento  $P = 0.001$ ). Para las dos estaciones, las concentraciones de C microbiano fueron constantemente mayores en Lmc que en LI. La concentración de C microbiano en ambos tipos de suelo fué mayor en el tratamiento Testigo que en el +N. Se observó, que en la temporada de lluvias la concentración de C microbiano fue mayor que en secas.

La concentración de N microbiano tuvo diferencias significativas respecto al Suelo y al Tiempo (Figura 10 C y D; Cuadros 7 y A1) (Efecto Suelo  $P = < 0.001$ ; Efecto Tiempo  $P = 0.015$ ,). Los Lmc consistentemente tuvieron concentraciones mayores que los LI para ambas estaciones. La temporada de secas tuvo una menor concentración de N microbiano que la temporada de lluvias.

En la relación C:N microbiano existieron diferencias significativas en el Tiempo y el Tratamiento (Figura 10 E y F; Cuadros 8 y A1) (Efecto Tiempo\*Tratamiento  $P = 0.047$ ). Los valores del tratamiento Testigo fueron mayores que los del tratamiento +N, en ambos tipos de suelo para ambas estaciones.



**Figura 10.** Concentración de C en biomasa microbiana (**A, B**); N en biomasa microbiana (**C, D**) y relación C: N en biomasa microbiana (**E, F**) en estación de lluvias (**A, C, E**) y en secas (**B, D, F**); en Leptosoles litorales (LI) y Leptosoles mólicos calcáricos (Lmc) en secas y en lluvias bajo distintos tratamientos (Testigo y +N). Los valores son medias  $\pm 1$  EE.

**Cuadro 6.** Resultados del ANOVA de tres vías para los efectos del Suelo (*Leptosol lítico* vs. *Leptosol mólico calcárico*), del Tiempo (*estación lluvias vs secas*) y del Tratamiento (*testigo vs +N*) en la concentración de carbono microbiano en suelos de Yucatán

<b>Factor</b>	<b>g.l</b>	<b>MC</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<b>Suelo (S)</b>	1	0.325	85.52	<b>&lt; 0.001</b>
<b>Tiempo (T)</b>	1	0.059	13.59	<b>&lt; 0.001</b>
<b>Tratamiento (N)</b>	1	0.052	17.94	<b>0.001</b>
<b>S*T</b>	1	0.012	0.400	0.062
<b>S*N</b>	1	0.012	8.070	0.054
<b>T*N</b>	1	0.000	0.490	0.703
<b>S*T*N</b>	1	3.996	0.080	0.971
<hr/>				
<b>(Error)</b>	<b>0.046</b>			
<b>(Total)</b>	<b>228.287</b>			

**Cuadro 7.** Resultados del ANOVA de tres vías para los efectos del Suelo (*Leptosol lítico* vs. *Leptosol mólico calcárico*), del Tiempo (*estación lluvias vs secas*) y del Tratamiento (*testigo vs +N*) en la concentración de nitrógeno microbiano en suelos de Yucatán

<b>Factor</b>	<b>g.l</b>	<b>MC</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<b>Suelo (S)</b>	1	20077.33	57.29	<b>&lt; 0.001</b>
<b>Tiempo (T)</b>	1	2601.45	7.420	<b>0.015</b>
<b>Tratamiento (N)</b>	1	3.84	0.010	0.918
<b>S*T</b>	1	2.31	0.010	0.936
<b>S*N</b>	1	601.67	1.720	0.209
<b>T*N</b>	1	341.11	0.970	0.339
<b>S*T*N</b>	1	16.25	0.050	0.832
<hr/>				
(Error)	23643.96			
(Total)	29250.92			

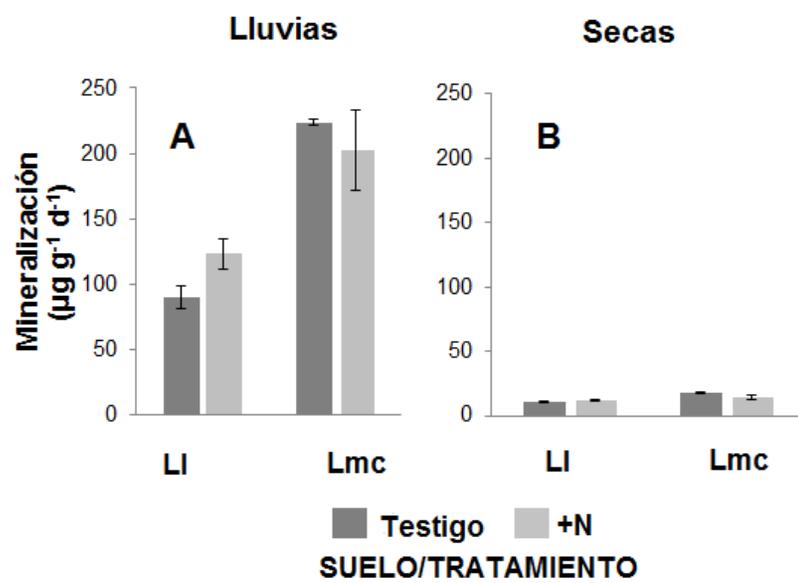
**Cuadro 8.** Resultados del ANOVA de tres vías para los efectos del Suelo (*Leptosol lítico* vs. *Leptosol mólico calcárico*), del Tiempo (*estación lluvias vs secas*) y del Tratamiento (*testigo vs +N*) en la relación carbono: nitrógeno biomasa microbiana en suelos de Yucatán

<b>Factor</b>	<b>g.l</b>	<b>MC</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<b>Suelo (S)</b>	1	2.19	2.080	0.169
<b>Tiempo (T)</b>	1	1.86	1.770	0.202
<b>Tratamiento (N)</b>	1	33.08	31.41	<b>&lt; 0.001</b>
<b>S*T</b>	1	1.58	1.500	0.238
<b>S*N</b>	1	0.50	0.480	0.499
<b>T*N</b>	1	4.86	4.620	<b>0.047</b>
<b>S*T*N</b>	1	0.00	0.000	0.994
<hr/>				
<b>(Error)</b>	<b>44.08</b>			
<b>(Total)</b>	<b>60.93</b>			

En la tasa de mineralización y en la concentración de  $\text{NO}_3^-$ , se observó una interacción significativa (Efecto Suelo\*Tiempo  $P = < 0.001$ , mineralización, Efecto Suelo\*Tiempo  $P = 0.004$ ,  $\text{NO}_3^-$ ) (Figuras 11 y 12 A y B; Cuadros 9, 10, A2 y A3). Observándose en ambas variables valores constantemente mayores en la estación de lluvias. Dentro de la estación lluviosa, los Lmc tuvieron valores mayores que LI.

En cuanto a la concentración de  $\text{NH}_4^+$  existe un cambio significativo con respecto al Tiempo (Figura 12; Cuadros 11 y A3) (Efecto Tiempo  $P = < 0.001$ ). Hubo un aumento importante en la concentración de  $\text{NH}_4^+$  para la estación de lluvias, en comparación con secas.

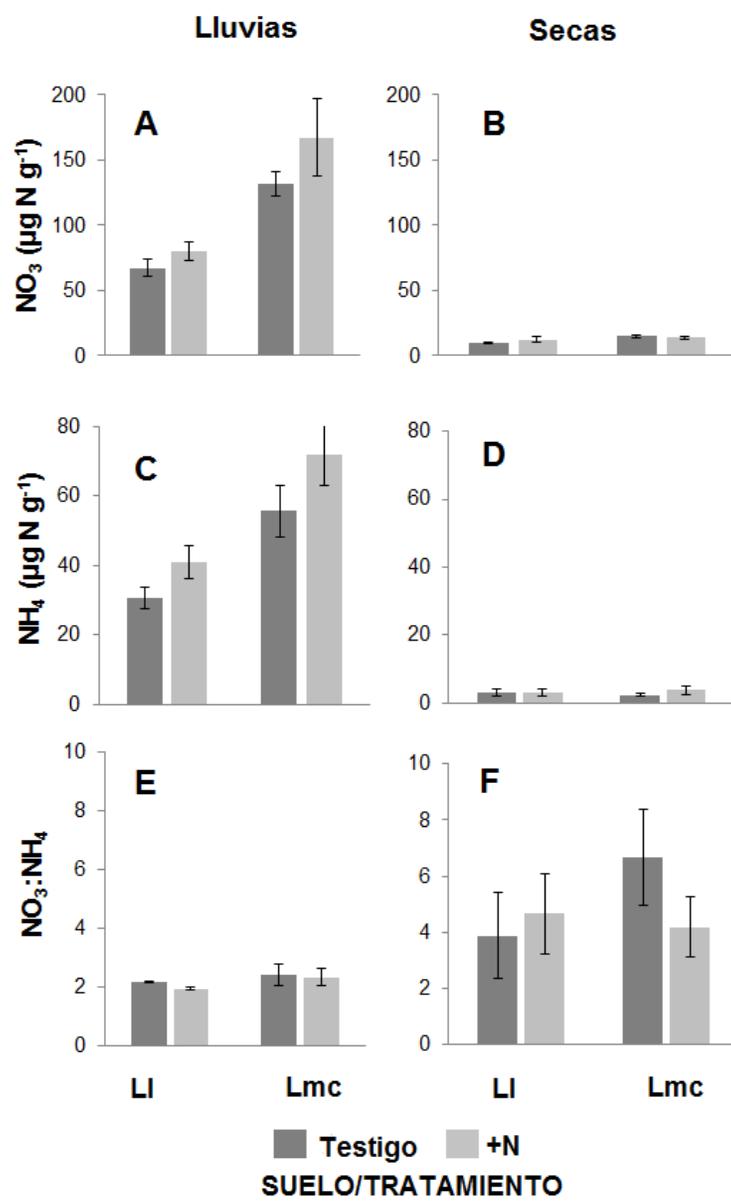
La relación  $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$  solo tuvo significancia en cuanto a Tiempo (Figura 12; Cuadros 12 y A3) (Efecto Tiempo  $P = < 0.001$ ). Los valores disminuyeron consistentemente en la estación de lluvias.



**Figura 11.** Valores de mineralización en estación de lluvias (**A**) y en secas (**B**); en Leptosoles líticos (LI) y Leptosoles mólicos calcáricos (Lmc) en secas y en lluvias bajo distintos tratamientos (Testigo y +N). Los valores son medias  $\pm 1$  EE.

**Cuadro 9.** Resultados del ANOVA de tres vías para los efectos del Suelo (*Leptosol lítico* vs. *Leptosol mólico calcárico*), del Tiempo (*estación lluvias vs secas*) y del Tratamiento (*testigo vs +N*) en la mineralización neta del nitrógeno en suelos de Yucatán

<b>Factor</b>	<b>g.l</b>	<b>MC</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<b>Suelo (S)</b>	1	0.296	63.37	<b>&lt; 0.001</b>
<b>Tiempo (T)</b>	1	6.592	441.5	<b>&lt; 0.001</b>
<b>Tratamiento (N)</b>	1	0.000	0.120	0.730
<b>S*T</b>	1	0.041	53.49	<b>&lt; 0.001</b>
<b>S*N</b>	1	0.036	4.260	0.056
<b>T*N</b>	1	0.009	0.290	0.600
<b>S*T*N</b>	1	0.001	3.160	0.094
<hr/>				
(Error)	0.056			
(Total)	72.256			



**Figura 12.** Concentración de  $\text{NO}_3^-$  (A, B); concentración de  $\text{NH}_4^+$  (C, D) y relación  $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$  (E, F) en estación de lluvias (A, C, E) y en secas (B, D, F); en Leptosoles líticos (LI) y Leptosoles mólicos calcáricos (Lmc) en secas y en lluvias bajo distintos tratamientos (Testigo y +N). Los valores son medias  $\pm 1$  EE.

**Cuadro 10.** Resultados del ANOVA de tres vías para los efectos del Suelo (*Leptosol lítico* vs. *Leptosol mólico calcárico*), del Tiempo (*estación lluvias vs secas*) y del Tratamiento (*testigo vs +N*) en la concentración de nitrato en suelos de Yucatán

<b>Factor</b>	<b><i>g.l</i></b>	<b><i>MC</i></b>	<b><i>F</i></b>	<b><i>P</i></b>
<b>Suelo (S)</b>	1	0.267	34.59	<b>&lt; 0.001</b>
<b>Tiempo (T)</b>	1	5.031	215.3	<b>&lt; 0.001</b>
<b>Tratamiento (N)</b>	1	0.017	3.350	0.072
<b>S*T</b>	1	0.051	29.05	<b>0.004</b>
<b>S*N</b>	1	0.003	0.550	0.418
<b>T*N</b>	1	0.007	3.100	0.242
<b>S*T*N</b>	1	0.007	1.000	0.226
<hr/>				
(Error) 0.072				
(Total) 63.548				

**Cuadro 11.** Resultados del ANOVA de tres vías para los efectos del Suelo (*Leptosol lítico* vs. *Leptosol mólico calcárico*), del Tiempo (*estación lluvias vs secas*) y del Tratamiento (*testigo vs +N*) en la concentración de amonio en suelos de Yucatán

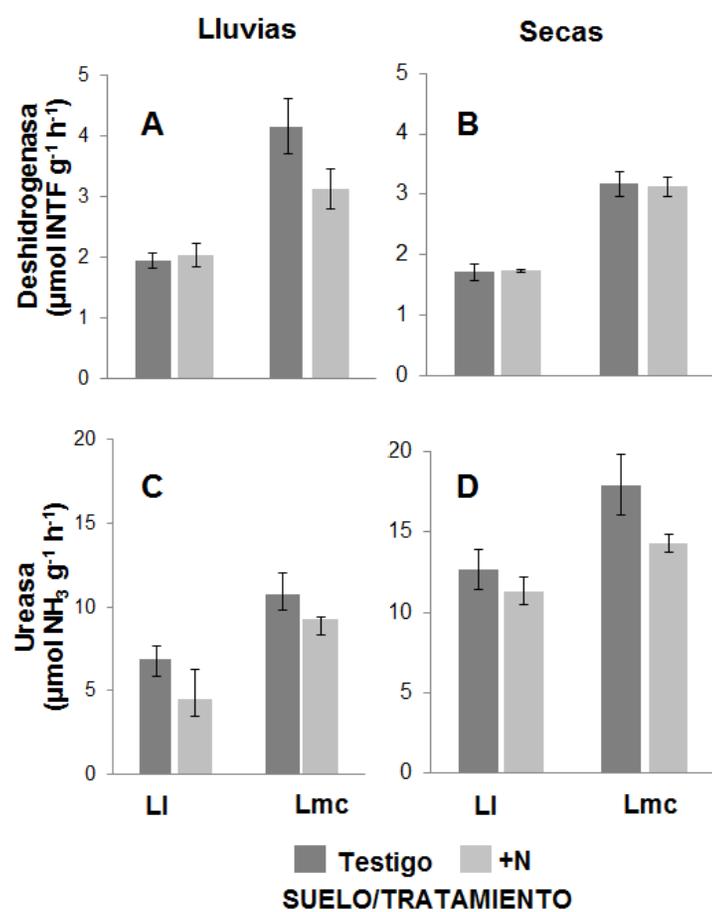
<b>Factor</b>	<b>g.l</b>	<b>MC</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<b>Suelo (S)</b>	1	0.099	27.97	0.055
<b>Tiempo (T)</b>	1	8.905	314.2	<b>&lt; 0.001</b>
<b>Tratamiento (N)</b>	1	0.057	6.850	0.136
<b>S*T</b>	1	0.087	27.79	0.070
<b>S*N</b>	1	0.010	0.460	0.518
<b>T*N</b>	1	0.002	5.610	0.758
<b>S*T*N</b>	1	0.014	0.180	0.456
<hr/>				
(Error) 0.371				
(Total) 36.609				

**Cuadro 12.** Resultados del ANOVA de tres vías para los efectos del Suelo (*Leptosol lítico* vs. *Leptosol mólico calcárico*), del Tiempo (*estación lluvias vs secas*) y del Tratamiento (*testigo vs +N*) en la relación nitrato: amonio en suelos de Yucatán

<b>Factor</b>	<b><i>g.l</i></b>	<b><i>MC</i></b>	<b><i>F</i></b>	<b><i>P</i></b>
<b>Suelo (S)</b>	1	0.041	1.470	0.243
<b>Tiempo (T)</b>	1	0.549	18.92	<b>&lt; 0.001</b>
<b>Tratamiento (N)</b>	1	0.012	0.710	0.413
<b>S*T</b>	1	0.005	0.500	0.489
<b>S*N</b>	1	0.024	1.670	0.214
<b>T*N</b>	1	0.001	0.340	0.570
<b>S*T*N</b>	1	0.040	2.020	0.175
<hr/>				
(Error) 0.354				
(Total) 6.878				

La actividad de la enzima deshidrogenasa mostró cambios significativos en cuanto al Suelo y al Tiempo (Figura 13 A y B; Cuadros 13 y A4) (Efecto Suelo  $P = < 0.001$ ; Efecto Tiempo  $P = 0.014$ ). La actividad enzimática fué mayor en Lmc que en LI consistentemente para ambas estaciones. Los valores de ambos suelos fueron mayores en la estación de lluvias en comparación con la de secas.

La actividad de la enzima ureasa tuvo significancia en cuanto a Suelo, Tiempo y Tratamiento (Figura 13 C y D; Cuadros 14 y A4) (Efecto Suelo  $P = < 0.001$ ; Efecto Tiempo  $P = < 0.001$ , Efecto Tratamiento  $P = 0.005$ ). La mayor actividad enzimática se determinó en Lmc para ambas estaciones. La actividad fue consistentemente mayor en temporada de secas y, en cuanto al Tratamiento, la adición de N tuvo efecto solo en la temporada de secas, haciendo que la actividad tendiera a la disminución.



**Figura 13** .Actividad de la enzima deshidrogenasa (A, B) y la enzima ureasa (C, D) en estación de lluvias (A, C) y en secas (B, D); en Leptosoles líticos (LI) y Leptosoles mólicos calcáricos (Lmc) en secas y en lluvias bajo distintos tratamientos (Testigo y +N). Los valores son medias ±1 EE.

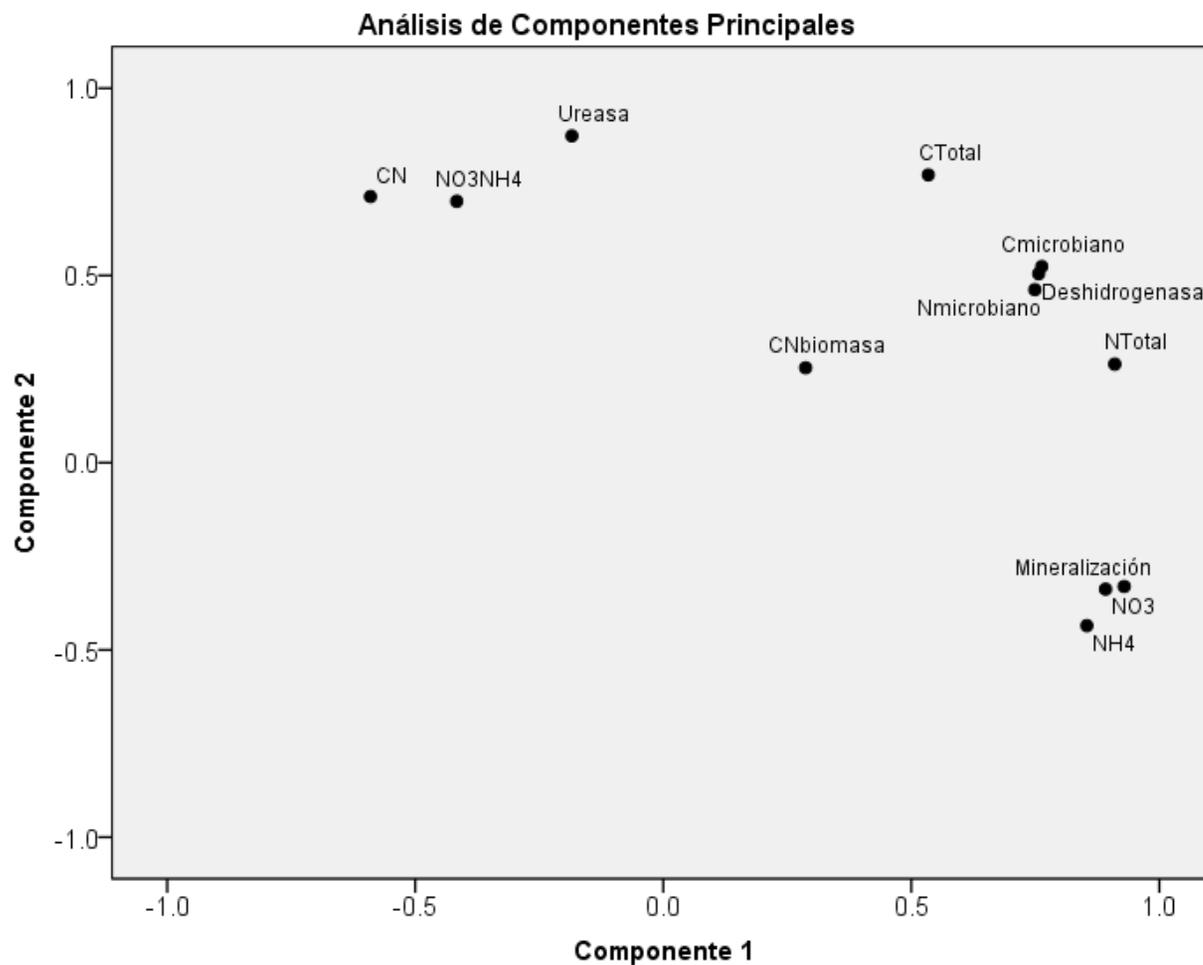
**Cuadro 13.** Resultados del ANOVA de tres vías para los efectos del Suelo (*Leptosol lítico* vs. *Leptosol mólico calcárico*), del Tiempo (*estación lluvias vs secas*) y del Tratamiento (*testigo vs +N*) en la actividad de la enzima deshidrogenasa en suelos de Yucatán

<b>Factor</b>	<b>g.l</b>	<b>MC</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<b>Suelo (S)</b>	1	14.25	123.1	<b>&lt; 0.001</b>
<b>Tiempo (T)</b>	1	0.89	7.680	<b>0.014</b>
<b>Tratamiento (N)</b>	1	0.33	2.850	0.111
<b>S*T</b>	1	0.08	0.730	0.404
<b>S*N</b>	1	0.53	4.580	<b>0.048</b>
<b>T*N</b>	1	0.33	2.810	0.113
<b>S*T*N</b>	1	0.40	3.420	0.083
<hr/>				
(Error)	16.80			
(Total)	18.65			

**Cuadro 14.** Resultados del ANOVA de tres vías para los efectos del Suelo (*Leptosol lítico* vs. *Leptosol mólico calcárico*), del Tiempo (*estación lluvias vs secas*) y del Tratamiento (*testigo vs +N*) en la actividad de la enzima ureasa en suelos de Yucatán

<b>Factor</b>	<b>g.l</b>	<b>MC</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<b>Suelo (S)</b>	1	0.246	37.32	<b>&lt; 0.001</b>
<b>Tiempo (T)</b>	1	0.474	80.45	<b>&lt; 0.001</b>
<b>Tratamiento (N)</b>	1	0.070	10.31	<b>0.005</b>
<b>S*T</b>	1	0.036	0.040	0.841
<b>S*N</b>	1	0.005	0.250	0.626
<b>T*N</b>	1	0.007	0.190	0.671
<b>S*T*N</b>	1	0.017	1.300	0.272
<hr/>				
(Error)	0.154			
(Total)	24.974			

El Análisis de Componentes Principales muestra que las variables biogeoquímicas se agruparon en cuatro grupos principales (Figura 14). La mineralización de N,  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NH}_4^+$  formaron un grupo. Mientras que el C total, N total, C microbiano, N microbiano y la enzima Deshidrogenasa formaron otro grupo. El tercer grupo lo constituyen la ureasa, C:N y  $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$ . Por último C:N microbiano fue la variable que se encontró separada de todas las demás. Las variables que contribuyeron con más peso al análisis fueron la mineralización neta de N y la calidad de la materia orgánica del suelo (indicada por la relación C:N) al *componente 1*, y la actividad de la ureasa y la concentración de  $\text{NH}_4^+$  al *componente 2* (Cuadro 19). En conjunto, ambos *componentes* explicaron aproximadamente el 80% de la variabilidad



**Figura 14.** Análisis de componentes principales de las 12 variables biogeoquímicas. Varianza explicada por el componente 1 (48.79%) y componente 2 (30.28%).

**Cuadro 19.** Matriz de coeficientes para el cálculo de las puntuaciones en el análisis de componentes principales

	<b>Componente</b>	
	<b>1</b>	<b>2</b>
CTotal	0.091	0.212
NTotal	0.155	0.072
CN	-0.101	0.196
Cmicrobiano	0.130	0.144
Nmicrobiano	0.128	0.127
CNbiomasa	0.049	0.070
Mineralización	0.159	-0.091
NO3	0.152	-0.093
NH4	0.146	-0.120
NO3NH4	-0.071	0.192
Deshidrogenasa	0.129	0.139
Ureasa	-0.031	0.240

## DISCUSIÓN

Las concentraciones de C total, N total,  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NH}_4^+$  para el presente estudio, fueron altas en comparación con otros estudios de BTES relacionados con concentraciones de C total, N total,  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NH}_4^+$  (Cuadro 15). A pesar de ello, la relación C:N se encuentra dentro del rango reportado para otros sitios. Para las concentraciones de C y N microbiano los valores se encuentran por debajo del rango de los estudios revisados, mientras que la relación C:N microbiano se muestra por encima del promedio (Cuadro 16).

A pesar de las altas concentraciones de N total, la tasa de mineralización neta de N fue baja en comparación de otros trabajos revisados en los suelos de Yucatán (Cuadro 17).

Por último, la actividad de la Deshidrogenasa fue baja en comparación con otros trabajos (Cuadro 18). En cambio, la actividad de la Ureasa fue alta.

**Cuadro 15.** Concentración de carbono y nitrógeno total, relación carbono:nitrógeno, concentración de nitrato y amonio en suelos de bosques tropicales estacionalmente secos de México.

Lugar	Lluvia (mm año <sup>-1</sup> )	Estación	Suelo	C total (mg C g <sup>-1</sup> )	N total (mg N g <sup>-1</sup> )	C:N	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> (µg N g <sup>-1</sup> )	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> (µg N g <sup>-1</sup> )	Ref.
YUCATAN	531	Lluvias	Leptosol	278.9 ± 18	14.1 ± 1.4	19.4 ± 5.9	52.4 ± 4.7	21.0 ± 2.2	(1)
YUCATAN	687	Lluvias	Leptosol	187.98 ± 61.6	8.03 ± 0.61	22.81 ± 6.4	43.55 ± 3.4	100.4 ± 8.0	(2)
YUCATAN	687	Lluvias	Leptosol	261.41 ± 46.5	15.06 ± 0.7	17.04 ± 2.2	145 ± 31.5	162 ± 10.8	(2)
YUCATAN	687	Secas	Leptosol	243.27 ± 23.9	18.54 ± 1.4	13.03 ± 0.4	35.81 ± 7.2	24.22 ± 4.2	(2)
YUCATAN	687	Secas	Leptosol	138.38 ± 6.8	8.80 ± 0.8	16.17 ± 1.3	10.01 ± 1.5	10.95 ± 1.4	(2)
JALISCO	788		Regosol	8.61 ± 2.09					(4)
OAXACA	807	Secas	Acrisol	152.9 ± 7.81	7.8 ± 1.4	19.61			(3)
OAXACA	807	Lluvias	Acrisol	215.7 ± 20.8	7.8 ± 1.4	27.65			(3)
YUCATAN	993	Lluvias	Leptosol	235.7 ± 17	9.7 ± 1.1	23.5 ± 3.0	39.9 ± 2.5	32.5 ± 3.5	(1)
YUCATAN	993	Lluvias	Leptosol	66 ± 4.2	6.3 ± 0.76	10 ± 0.7	67.2 ± 6.82	30.75 ± 3.1	(9)
YUCATAN	993	Lluvias	Leptosol	199 ± 11.7	25.8 ± 3.51	8 ± 0.6	131.2 ± 9.3	55.65 ± 7.4	(9)
YUCATAN	993	Secas	Leptosol	76 ± 4.2	4.9 ± 0.21	15 ± 0.5	10.0 ± 0.45	10.0 ± 0.45	(9)
YUCATAN	993	Secas	Leptosol	223 ± 21.8	10.3 ± 0.78	22 ± 2.7	15.0 ± 0.96	2.45 ± 0.55	(9)
YUCATAN	1035	Lluvias	Leptosol	11.3 ± 7	8.7 ± 0.9	10.4 ± 1.8	35.2 ± 2.1	26.8 ± 3.3	(1)
YUCATAN	1050	Secas	Leptosol	218.23 ± 28.8	12.64 ± 1.0	17.03 ± 0.9	36.24 ± 3.8	23.23 ± 3.4	(2)
YUCATAN	1050	Lluvias	Leptosol	157.83 ± 19.5	13.24 ± 1.7	11.96 ± 0.3	32.94 ± 4.9	80.01 ± 9.9	(2)
YUCATAN	1050	Secas	Leptosol	88.75 ± 4.38	5.64 ± 0.43	15.98 ± 1.1	10.14 ± 1.5	9.23 ± 0.75	(2)
YUCATAN	1050	Lluvias	Leptosol	74.41 ± 5.07	3.23 ± 0.28	23.42 ± 1.5	16.80 ± 2.2	29.57 ± 4.4	(2)
VERACRUZ	1079		Andosol	113 ± 7.3	6.0 ± 0.3	18.7 ± 0.6	3.3 ± 0.8	3.6 ± 0.8	(6)
YUCATAN	1193	Lluvias	Leptosol	98.16 ± 9.12	5.14 ± 0.42	19.07 ± 0.8	49.46 ± 2.8	81.56 ± 5.5	(2)
YUCATAN	1193	Secas	Leptosol	60.10 ± 4.21	3.45 ± 0.26	17.47 0.41	13.75 ± 2.3	21.82 ± 2.7	(2)
YUCATAN	1193	Lluvias	Leptosol	66.81 ± 5.52	3.40 ± 0.27	19.67 ± 0.4	34.56 ± 3.5	37.58 ± 8.2	(2)
YUCATAN	1193	Secas	Leptosol	80.94 ± 3.81	5.76 ± 0.29	14.12 ± 0.5	18.23 ± 1.1	14.92 ± 3.3	(2)

Referencias (1) Bejarano *et al.* 2014; (2) Maldonado 2013; (3) Saynes *et al.* 2012; (4) Cotler & Ortega-Larrocea; 2006; (6) Gamboa *et al.* 2010; (9) Presente estudio.

**Cuadro 16.** Concentración de carbono y nitrógeno microbiano, y la relación carbono: nitrógeno microbiano en suelos de bosques tropicales estacionalmente secos de México.

Lugar	Lluvia (mm año <sup>-1</sup> )	Estación	Suelo	C microbiano ( $\mu\text{g C g}^{-1}$ )	N microbiano ( $\mu\text{g N g}^{-1}$ )	C:N microbiano	Ref.
YUCATAN	531	Lluvias	Leptosol	1899 ± 332	168 ± 21	11.3 ± 1.1	(1)
YUCATAN	687	Lluvias	Leptosol	1451 ± 0.24			(2)
YUCATAN	687	Lluvias	Leptosol	4354 ± 0.63			(2)
YUCATAN	687	Secas	Leptosol	3085 ± 0.38			(2)
YUCATAN	687	Secas	Leptosol	5482 ± 1.09			(2)
OAXACA	807	Secas	Acrisol	1400 ± 151			(3)
OAXACA	807	Lluvias	Acrisol	1637 ± 528			(3)
YUCATAN	993	Lluvias	Leptosol	1161 ± 81	98 ± 10.0	12 ± 0.6	(9)
YUCATAN	993	Lluvias	Leptosol	2007 ± 247	164 ± 14.1	12 ± 1.1	(9)
YUCATAN	993	Secas	Leptosol	820 ± 49	83 ± 2.3	10 ± 0.6	(9)
YUCATAN	993	Secas	Leptosol	1716 ± 64	153 ± 13.1	11 ± 0.9	(9)
YUCATAN	993	Lluvias	Leptosol	4551 ± 309	440 ± 28	10.3 ± 0.5	(1)
YUCATAN	1035	Lluvias	Leptosol	925 ± 108	110 ± 7	8.4 ± 0.5	(1)
YUCATAN	1050	Lluvias	Leptosol	1409 ± 0.22			(2)
YUCATAN	1050	Lluvias	Leptosol	471 ± 0.10			(2)
YUCATAN	1050	Secas	Leptosol	1437 ± 0.22			(2)
YUCATAN	1050	Secas	Leptosol	2653 ± 0.83			(2)
VERACRUZ	1079	Secas	Andosol	2706 ± 194.2			(6)
YUCATAN	1193	Lluvias	Leptosol	520 ± 0.05			(2)
YUCATAN	1193	Lluvias	Leptosol	495 ± 0.15			(2)
YUCATAN	1193	Secas	Leptosol	1137 ± 0.17			(2)
YUCATAN	1193	Secas	Leptosol	1352 ± 0.08			(2)

Referencias (1) Bejarano *et al.* 2014; (2) Maldonado 2013; (3) Saynes *et al.* 2012; (6) Gamboa *et al.* 2010; (9) Presente estudio.

**Cuadro 17.** Tasa neta de mineralización de nitrógeno en suelos (Leptosoles) de bosques tropicales estacionalmente secos de Yucatán.

Lluvia (mm año <sup>-1</sup> )	Estación	Mineralización ( $\mu\text{g N g}^{-1} \text{d}^{-1}$ )	Ref.
531	Secas	650 $\pm$ 0.24	(5)
993	Lluvias	90.3 $\pm$ 8.96	(9)
993	Lluvias	223.4 $\pm$ 2.15	(9)
993	Secas	11.0 $\pm$ 0.41	(9)
993	Secas	17.5 $\pm$ 0.26	(9)
993	Secas	900 $\pm$ 0.01	(5)
1035	Secas	1350 $\pm$ 0.036	(5)

Referencias (5) Roa *et al* 2012; (9) Presente estudio.

**Cuadro 18.** Actividad Deshidrogenasa y actividad Ureasa en suelos.

Lugar y Vegetación	Lluvia (mm año <sup>-1</sup> )	Estación	Suelo	Deshidrogenasa ( $\mu\text{mol INTF g}^{-1} \text{h}^{-1}$ )	Ureasa ( $\mu\text{mol NH}_3 \text{g}^{-1} \text{h}^{-1}$ )	Ref.
EL ARRAYAN, CHILE BOSQUE ESCLERÓFILO	79		Andosol	83		(8)
OLIVO, CHILE, BOSQUE ESCLERÓFILO	132		Andosol	3		(8)
STARGARD, POLONIA, BOSQUE DE CONÍFERAS	600			11.6	14.7	(7)
YUCATAN, MÉXICO, BOSQUE TROPICAL ESTACIONALMENTE SECO	993	Lluvias	Leptosol	1.95 ± 0.13	6.84 ± 0.83	(9)
YUCATAN, MÉXICO, BOSQUE TROPICAL ESTACIONALMENTE SECO	993	Lluvias	Leptosol	4.16 ± 0.46	10.78 ± 1.21	(9)
YUCATAN, MÉXICO, BOSQUE TROPICAL ESTACIONALMENTE SECO	993	Secas	Leptosol	1.71 ± 0.14	12.7 ± 1.24	(9)
YUCATAN, MÉXICO, BOSQUE TROPICAL ESTACIONALMENTE SECO	993	Secas	Leptosol	3.17 ± 0.21	17.9 ± 1.93	(9)
OSORNO, CHILE, BOSQUE ESCLERÓFILO	1346		Andosol	335		(8)
			Aridisol		2.35	(10)

Referencias (7) Krzywy-Gawronska 2012; (8) Aguilera *et al* 1999; (9) Presente estudio; (10) Nannipieri *et al* 1978.

### Heterogeneidad espacial

Los Leptosoles líticos se diferencian de los Leptosoles mólicos calcáricos, por ser más arcillosos, presentar mayor cantidad de minerales como óxidos de manganeso (Mn) y aluminio (Al) y tener menor proporción de agregados ricos en C (Bautista-Zúñiga *et al.* 2003). Por ser más arcillosos, los suelos líticos tienen mayor capacidad de retención de agua. Por el contrario, los Leptosoles mólicos calcáricos presentan menor contenido de arcillas y alto contenido de carbonato de calcio ( $\text{CaCO}_3$ ) debido a que se desarrollan sobre roca caliza (Bautista- Zúñiga *et al.* 2003; Shang & Tiessen 2003). El  $\text{CaCO}_3$  es un compuesto que ayuda a la estabilización de la MOS, ya que promueve la formación de agregados, protegiendo la MOS de la acción microbiana. Estas condiciones pueden explicar por qué en Leptosoles mólicos calcáricos existe mayor acumulación de nutrientes. Los resultados de este trabajo de tesis mostraron que efectivamente las concentraciones de C y N total, C y N microbiano, la mineralización neta del N, la concentración de  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NH}_4^+$ , y la actividad de la deshidrogenasa y ureasa, fueron generalmente mayores en Leptosoles mólicos calcáricos que en Leptosoles líticos.

### Variación estacional

La disponibilidad de agua es un factor clave en la dinámica de los BTES (Murphy & Lugo 1986; Martínez-Yrizar 1995). Los resultados reportados en este estudio, mostraron que las concentraciones de N total, C y N microbiano,  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NH}_4^+$  aumentaron en la estación húmeda y disminuyeron en la estación seca, difiriendo de los documentados por Campo *et al.* (1998) y Saynes (2004). Estos autores reportaron la acumulación de formas solubles de elementos en suelos de BTES durante la estación seca. Solamente en la concentración de C total, no se identificó ningún cambio en la concentración, respecto a la estacionalidad. Estos resultados donde las concentraciones de N total, C y N microbiano,  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NH}_4^+$  son mayores en la estación húmeda en comparación a la seca podrían explicarse por la estabilización en microagregados, reduciendo de esta manera la probabilidad de pérdida de las formas lábiles de nutrientes por descomposición o por lixiviación durante la estación de lluvias. Una explicación interesante sobre el aumento de la mineralización en temporada de lluvias, es el hecho de que gracias a un aumento en la disponibilidad de agua la actividad fisiológica de los microorganismos del suelo aumentó.

En consecuencia, las tasas de transformación del N y la densidad de comunidades microbianas también aumentaron (Chen *et al* 2012).

La estimación de la concentración de N inorgánico y de la transformación neta de N son indicadores de la disponibilidad de N, y por lo tanto de la fertilidad de suelos (Piccolo *et al.* 1994). Investigaciones en bosques tropicales reportan que la estacionalidad tiene un efecto sobre la dinámica del N inorgánico, así como en sus tasas de transformación, es decir, las concentraciones mayores de  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NH}_4^+$  se presentan durante la estación de secas (Singh *et al.* 1989; García-Méndez *et al.* 1991). En contraste, para esta investigación las concentraciones de  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NH}_4^+$  señalan mayores valores en la estación lluviosa. Este efecto se puede atribuir a la composición vegetal del sitio. Erickson *et al.* (2002), Gentry (1995) y Saynes (2004) reportan un aumento en la concentración de  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NH}_4^+$  en estación lluviosa, para zonas cuyo grupo dominante de plantas son las leguminosas, situación observada en X'matkuil. Esto ocurre debido a asociaciones simbióticas de leguminosas. Este tipo de vegetación produce mantillo con alto contenido de N disponible, lo que favorece al aumento en las concentraciones de  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NH}_4^+$  en el suelo en la época de lluvias, periodo de crecimiento foliar. Aunado a esto, en los resultados de este proyecto, la concentración de  $\text{NO}_3^-$  fue mayor que la de  $\text{NH}_4^+$  en ambas estaciones, indicando que el  $\text{NO}_3^-$  es la forma dominante del N inorgánico en el suelo. Respecto a la relación  $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$  obtenida (de 2 a 6), el valor fue bajo comparado con otros autores (de 15 a 30) (Saynes 2004). Donde una relación alta indica un exceso en la disponibilidad de  $\text{NO}_3^-$  en relación a la demanda por parte de las plantas. De este modo, podríamos inferir que no existe un exceso de  $\text{NO}_3^-$  en los suelos de X'matkuil.

Por otro lado, la biomasa microbiana es participante importante en la conservación de nutrientes disponibles durante la estación de secas (Singh *et al.* 1989), aunque el efecto de las lluvias sobre la biomasa microbiana podría tener efecto en su aumento o en su disminución. Por ejemplo, el cambio rápido en el potencial hídrico del suelo causado por la presencia de las primeras lluvias de la temporada húmeda después de un periodo prolongado de sequía, puede provocar un choque osmótico a los microorganismos, induciendo la lisis celular y así la liberación de nutrientes (Halverson *et al.* 2000). Sin embargo, Fierer y Schimel (2002) mencionan que la comunidad microbiana del suelo podría ajustarse al choque osmótico, disminuyendo la mortalidad de las poblaciones microbianas a la largo del resto de la temporada. Este proceso podría favorecer la recuperación de la biomasa microbiana. Por ello, es importante tener en cuenta si el

muestreo se realizó a principios o a finales de la estación lluviosa, ya que los datos podrían tener variaciones importantes, aun dentro de la misma estación. En este estudio, el muestreo se realizó a finales de la temporada de lluvias (Octubre 2012). Esto puede explicar que la demanda de nutrientes por parte de los organismos disminuye, al no disponer de altas cantidades de agua. Aunado a esto, la senescencia de algunas hojas se empieza a presentar a finales de estación, dando lugar a la liberación y acumulación de nutrientes. Así, la ubicación temporal en el muestreo podría explicar el aumento en las concentraciones de C y N microbianos y C:N microbiano, ya que fueron mayores en la temporada húmeda que en la seca (Solís & Campo 2004).

Para monitorear cambios en la actividad microbiana, las enzimas del suelo son un parámetro útil (Sinsabaugh 1994), debido a que ofrecen información de la capacidad potencial del suelo para llevar a cabo reacciones importantes en los ciclos de los nutrientes (García & Hernández 2000; Leiros *et al.* 2000; Ros 2000). Respecto a la enzima deshidrogenasa, se registró una mayor actividad enzimática en la estación húmeda, lo que concuerda con que la actividad enzimática es determinada por factores abióticos, como el pH y el contenido de agua (Allison 2006; Wallenstein & Weintraub 2008; Sinsabaugh 2010). Es por ello que en suelos con mayor disponibilidad de agua, la actividad enzimática por unidad de MOS es generalmente mayor que en suelos secos, principalmente porque no existe estrés hídrico y la disponibilidad de nutrientes aumenta. Además de la cantidad de agua y su tiempo de residencia, también influye la tasa y magnitud de cambios espaciales y temporales (Arnosti *et al.* 2014).

Si bien, la actividad de la deshidrogenasa fue acorde con lo esperado, en la ureasa, se registró una disminución en la actividad de los suelos en lluvias, respecto a la estación seca. Estos resultados difieren de la hipótesis formulada. Y entran en conflicto, ya que la concentración de N total y N microbiano, que están relacionados con la actividad de esta enzima, son mayores en la estación húmeda que en la estación seca. Es aquí donde se puede explicar, cómo el estado nutrimental de las comunidades microbianas puede ser inferido por mediciones en las enzimas, puesto que la inversión en la síntesis de enzimas refleja la disponibilidad y demanda biológica nutrimental, es decir, si existe un aumento en concentración de N en el sistema, a los microorganismos no les conviene gastar energía en producir la enzima que se encarga de proveerles el mismo nutriente del que ya hay suficiente. (Allison *et al.* 2011). Otra explicación podría ser el estado nutrimental de las comunidades microbianas, puesto que la inversión en la síntesis de enzimas, es un reflejo

de la disponibilidad y demanda biológica nutrimental. Esto se podría sustentar con los resultados obtenidos para la misma estación respecto a la relación C: N, que también disminuyó, lo que podría tener relación en cómo y con qué eficiencia las comunidades microbianas están obteniendo sus recursos (Richardson *et al.* 2009; Allison *et al.* 2011; Marklein & Houlton 2012).

#### Efectos de la fertilización con N

La alteración de los ciclos biogeoquímicos por el incremento de algún nutriente, se fundamenta en el hecho de que los bioelementos conservan relaciones estequiométricas en la biota de los ecosistemas (Stener & Elser 2002). La adición de N en suelos de Yucatán, afectó la concentración de C microbiano, en la relación C: N microbiano, la concentración de  $\text{NH}_4^+$  y en la actividad de la ureasa.

Por último la actividad ureasa, tuvo un decremento consecuente a la adición de N. Esto es esperable, ya que al existir en el sistema N de forma disponible para plantas y microorganismos, estos no invierten recursos en la transformación de este elemento. De esta manera, la abundancia de las enzimas involucradas en los ciclos del C y N, refleja el equilibrio biogeoquímico entre la composición de la biomasa microbiana y de la MO, es decir, las proporciones que hay entre las diferentes enzimas en un ambiente, pueden ser utilizadas como indicadores en la asignación de recursos por microorganismos para la adquisición de estos elementos (Walker & Syers 1976; Sinsabaugh *et al.* 2009). La variación en las proporciones de enzimas entre sitios, enfatiza limitantes comunes, sobre la estequiometría de la biomasa microbiana, en relación a la disponibilidad de nutrientes en un ambiente (Sinsabaugh *et al.* 2008).

## CONCLUSIONES

**Hipótesis 1** Debido a la presencia de abundante materia orgánica del suelo poco procesada, la concentración de C y N total, de C y N en biomasa microbiana, N inorgánico, las tasas de mineralización del N, y la actividad de las enzimas deshidrogenasa y ureasa, serán mayores en Leptosoles mólicos calcáricos que en Leptosoles líticos.

- **Conclusión 1.** Todas las variables analizadas, tuvieron resultados mayores en concentración, transformación en *Leptosoles mólicos calcáricos*, que en *Leptosoles líticos*. Esto respalda la hipótesis de por su composición los Leptosoles mólicos calcáricos (abundante MOS), la actividad de estos suelos es mayor que en *Leptosoles líticos*.

**Hipótesis 2:** Debido a que en la estación seca la lixiviación de elementos del suelo es menor consecuenta a la disminución de la precipitación, se espera que las concentraciones de N y C total, de C y N en biomasa microbiana sean mayores en esta estación que en la estación lluviosa.

- **Conclusión 2.** Las concentraciones de N total, C y N en biomasa microbiana fueron mayores en la estación húmeda. Esto implica que los procesos de acumulación y transformación de nutrientes son conducidos por la temporalidad y en mayor medida por el régimen de precipitación.

**Hipótesis 3:** Consecuenta con el aumento en la disponibilidad de agua en la estación de lluvias, lo cual favorece la actividad de la biomasa microbiana en el suelo, se espera que las tasas de mineralización de N y la actividad enzimática aumentarán, en comparación con la estación seca.

- **Conclusión 3.** Consistentemente, las tasas de mineralización y la actividad enzimática fueron mayores durante la época húmeda. Esto se debe a que el proceso de mineralización y la estructura de la comunidad microbiana son factores dependientes principalmente de la disponibilidad de agua y de la temperatura.

**Hipótesis 4:** Consecuenta con el aumento en la disponibilidad de N debido a la fertilización con N. La concentración de C y N total y la concentración de C y N en

*biomasa microbiana aumentarán durante la estación seca, mientras que las tasas de transformación del C y N, y la actividad deshidrogenasa y ureasa disminuirán.*

- **Conclusión 4.** La mayoría de las variables no tuvieron un efecto significativo por parte de la fertilización con N. Las únicas variables que registraron un incremento fueron la concentración de  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NH}_4^+$ . Este resultado era esperado, ya que con la adición de N hay más sustrato para que la biomasa microbiana convierta a formas inorgánicas el N.

## LITERATURA CITADA

- Aguilera LE, Gutierrez JR, Meserve PL. 1999. Variation in soil microorganisms and nutrients underneath and outside the canopy of *Adesmia bedwellii* (Papilionaceae) shrubs in arid coastal Chile following drought and above average rainfall. *Journal of Arid Environments*. 42: 61-70.
- Aguilera SM. 1999. Importancia de la protección de la materia orgánica en suelos. Simposio Proyecto Ley Protección de Suelo. Boletín. Valdivia, Chile.14: 77-85.
- Allison SD, Weintraub TB, Gartner TB, Waldrop MP. 2011. Evolutionary economic principles as regulators of soil enzyme production and ecosystem function. In: Shukla & Varma. Eds. *Soil Enzymology* p 229-243.
- Allison SD. 2006. Soil minerals and humic acids alter enzyme stability: implications for ecosystem processes. *Biogeochemistry*. 81: 361-373.
- Amin BAZ, Chabbert B, Moorhead D, Bertrand I. 2013. Impact of fine litter chemistry on lignocellulolytic enzyme efficiency during decomposition of maize leaf and root in soil. *Biogeochemistry*. 117:169-183.
- Anderson J, Ingram J. 1993. *Tropical soil biology and fertility a hand book of methods*. CAB international. Wallingford, UK.
- Arnosti C, Bell C, Moorhead DL, Sinsabaugh RL, Steen AD, Stromberger M, Wallenstein M, Weintraub MN. 2014. Extracellular enzymes in terrestrial, freshwater, and marine environments: perspectives on system variability and common research needs. *Biogeochemistry* 117: 5-21.
- Ayres RU, Schlesinger WH, Socolow RH. 1994: Human impacts on the carbon and nitrogen cycles. In: Socolow RH, Andrews C, Berkhout F, Thomas V. Eds. Cambridge University Press, Cambridge (UK), and New York (NY) p 121–155.
- Baer SG, Church JM, Williard KWJ, Groninger JW. 2006. Changes in intrasystem N cycling from N<sub>2</sub>-fixing shrub encroachment in grassland: multiple positive feedbacks. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 115:174-182.
- Balbontín-Claudio C, Cruz CO, Paz F, Etchevers JD. 2009. Soil carbon sequestration. In: Rattan L & Follet RF. Eds. *Soil carbon sequestration and the greenhouse effect*. 2<sup>o</sup> edition. Special Publication 57. Madison, WI, USA.
- Bautista F, Batllori E, Ortiz M, Palacio G, Castillo M. 2005. Integración del conocimiento actual sobre los paisajes geomorfológicos de la península de Yucatán. In: Bautista F & Palacio G. Eds. *Caracterización y manejo de suelos en la*

Península de Yucatán: Implicaciones agropecuarias, forestales y ambientales. uacaMuay-ine. México D. F, México. p 33-58.

- Bautista-Zúñiga F, Batllori-Sampedro E, Ortiz-Pérez MA, Palacio-Aponte G, Castillo-González M. 2003. Geo formas, agua y suelo de la Península de Yucatán. In: Colunga-García MP & Larqué-Saavedra A. Eds. Naturaleza y Sociedad en el Área Maya. Academia Mexicana de Ciencias-CICY. p 21-36.
- Bejarano M, Etchevers JD, Ruiz-Suarez G, Campo J. 2014. The effects of increased N input on soil C and N dynamics in seasonally dry tropical forest: an experimental approach. *Applied Soil Ecology*. 73:105-115.
- Borie G, Aguilera SM, Peirano P. 1999. Actividad biológica en suelos. *Frontera Agrícola*. 5: 29-32.
- Brown S, Lugo A. 1982. The storage and production of organic matter in tropical forest and their role in the global carbon cycle. *Biotropica*. 14 (13): 161-187.
- Bullock S, Mooney H, Medina E. 1995. In: Bullock S, Mooney H, Medina E. Eds. Cambridge University Press, New York. p 1-16.
- Burns RG. 1982. Enzyme activity in soil: Location and possible role in microbial ecology. *Soil Biology & Biochemistry*. 14: 423-427.
- Campo J, Vázquez-Yañez C. 2004. Effects of nutrient limitation on aboveground carbon dynamics during tropical dry forest regeneration in Yucatan, Mexico. *Ecosystems*. 7 (3): 311-319.
- Campo J, Jaramillo VJ, Mass JM. 1998. Pulses of soil Phosphorous availability in a Mexican tropical dry forest: effect on seasonality and levels of wetting. *Oecología*. 115:167-172.
- Canadell JG, Pataki DE, Gifford R, Houghton RA, Luo Y, Raupach MR, Smith P, Steffen W. 2007a. Saturation of the terrestrial carbon sink. In: *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Canadell JG, Pataki D & Pitelka L. Eds. The IGBP Series. Springer-Verlag, Berlin and Heidelberg, Germany. p. 59-78.
- Carrillo L. 2003. *Microbiología Agrícola*. Universidad Nacional de Salta. Capítulo 5: 987-9381.
- Ceccon E, Omstead I, Vázquez-Yañez, C, Campo-Alves J. 2002. Vegetation and soil properties in two tropical dry forests of differing regeneration status in Yucatán. *Agrociencia*. 36: 621-631.
- Capital natural de México, Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO, México. 1: 87-108.

- Chapin SF, Matson PA, Mooney HA. 2011. Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. Springer Press, USA. p 436.
- Chave J, Condit R, Muller-Landou HC, Thomas SC, Ashton PS. 2008. Assessing evidence for pervasive alteration in tropical tree communities. PLoS Biol.6:e45.
- Chen QH, Feng Y, Zhang YP, Zhang QC, Shamsi IH, Zhang YS, Lin XY. 2012. Short-term responses of nitrogen mineralization and microbial community to moisture regimes in greenhouse vegetable soils. Pedosphere. 22(2):263–272.
- Cuevas RM, Hidalgo C, Payan F, Etchevers JD, Campo J. 2013. Precipitation influences on active fractions of soil organic matter in seasonally dry tropical forest on the Yucatan: regional and seasonal patterns. European Journal of Forest Research. 5:667-677.
- Cotler H, Ortega-Larrocea MP. 2006. Effects of land use on soil erosion in a Mexican tropical dry forest ecosystem. Catena. 65: 107-117.
- Dentener FD, Stevenson K, Ellingsen T, van Noije M, Schultz M, Amann C, Atherton N, Bell D, Bergmann I, Bey L, Bouwman T, Butler J, Cofala B, Collins J, Drevet R, Doherty B, Eickhout H, Eskes A, Fiore M, Gauss D, Hauglustaine L, Horowitz ISA, Isaksen B, Josse M, Lawrence M, Krol JF, Lamarque V, Montanaro JF, Müller VH, Peuch G, Pitari J, Pyle S, Rast J, Rodriguez M, Sanderson NH, Savage D, Shindell S, Strahan S, Szopa K, Sudo R, Van Dingenen O, Wild G, Zeng. 2006. The global atmospheric environment for the next generation. Environ. Sci. Technol.40:3586-3594.
- Dentener F, Drevet J, Lamarque JF, Bey I, Eickhout B, Fiore AM, Hauglustaine D, Horowitz LW, Krol M, Kulshrestha UC, Lawrence M, Galy-Lacaux C, Rast S, Shindell D, Stevenson D, Van Noije T, Atherton C, Bell N, Bergman D, Butler T, Cofala J, Collins B, Doherty R, Ellingsen K, Galloway J, Gauss M, Montanaro V, Müller JF, Pitari G, Rodriguez J, Sanderson M, Solomon F, Strahan S, Schultz M, Sudo K, Szopa S, Wild O. 2006. Nitrogen and sulfur deposition on regional and global scales: A multimodel evaluation. Global Biogeochem. Cycles 20.
- Duch J. 1988. La conformación territorial del estado de Yucatán: los componentes del medio físico. Universidad Autónoma de Chapingo Centro Regional de la Península de Yucatán. México.
- Durán GR, Méndez G. 2010. Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán. CICY, PPD-FMAM, CONABIO, Seduma. Mérida, Yuc. p 496.

- Eastmond A. 1999. Agricultura y ganadería, en Atlas de procesos territoriales de Yucatán, Facultad de Arquitectura, Universidad Autónoma de Yucatán, México. p 81-82.
- Erickson H, Davidson EA, Keller M. 2002. Former land-use and tree species affect nitrogen oxide emissions from a tropical dry forest. *Oecología* 130:297–308.
- Estación climatológica automática FIUADY en la ciudad de Mérida, Yucatán, México. <http://www.estacionclimatologica.ingenieria.uady.mx/evolucion/2012.php>; <http://www.estacionclimatologica.ingenieria.uady.mx/evolucion/2013.php>.
- Estación meteorológica Mérida Observatorio, período 2001-2010.
- Fierer N, Schimel JP. 2002. Effects of drying-rewetting frequency on soil carbon and nitrogen transformations. *Soil Biology & Biochemistry* 34:777-787.
- Foley JA, Coe MT, Scheffer A, Wang G. 2003. Regime shifts in the Sahara and Sahel: interactions between ecological and climatic systems in Northern Africa. *Ecosystems* 6:524–539.
- Fuentes F, Massol-Deyá A. 2002. Manual de laboratorios. Ecología de Microorganismos. Tercera Parte. Universidad de Puerto Rico.
- Galloway J, Schlesinger W, Levy II, Michaels A, Schnoor J. 1995. Nitrogen fixation. Anthropogenic enhancement environmental response. *Global Biogeochemical Cycles*. 9:235-252.
- Galloway JN, Dentener FJ, Capone DG, Boyer EW, Howarth RW, Seitzinger SP, Asner GP, Cleveland C, Green PA, Holland E, Karl DM, Michaels A, Porter JH, Townsend A, Vorosmarty C. 2004. Nitrogen cycles: past, present, and future. *Biogeochemistry*. 70:153–226.
- Gamboa AM, Hidalgo C, De León F, Etchevers JD, Gallardo JF, Campo J. 2010. Nutrient addition differentially affects soil carbon sequestration in secondary tropical dry forests: early- vs late-succession stages. *Restoration Ecology*. 18: 252-260.
- García C, Hernández T. 2000. Investigación y perspectivas de la enzimología de suelos en España. CEBAS-CSIC, Murcia. p 352.
- García IC, Gil SF, Hernández FT, Trasar CC. 2003. Técnicas de Análisis de Parámetros Bioquímicos en Suelos: Medida de Actividades Enzimáticas y Biomasa Microbiana. Mundi-Prensa. España. p 371.

- García-Méndez G, Mass JM, Matson PA, Vitousek PM. 1991. Nitrogen-transformations and nitrous oxide flux in a tropical deciduous forest in Mexico. *Oecología*. 88:362–366.
- García C, Hernández T, Costa F, Ceccanti C, Ganni A. 1993. Hydrolases in organic matter fractions of sewage sludge: changes in composting. *Bioresource Technology*. 44:17–23.
- García E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Publications of Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México City, México.
- García-Oliva F, Galicia L. 2008. Remnant tree effects on soil microbial carbon and nitrogen in tropical seasonal pasture in western Mexico. *European Journal of Soil Biology*. 44:290-297.
- García-Oliva F, Sveshtarova B, Oliva M. 2003. Seasonal effect on soil organic carbon dynamic in a Tropical Deciduous Forest ecosystem in western Mexico. *J Trop Ecol*. 19 (2):179-188.
- Gentry AH. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E. Eds. *Seasonally Dry Tropical Forests*. p. 146-194.
- Gruber N, Galloway JN. 2008. An Earth system perspective of the global nitrogen cycle. *Nature*. 451:293-296
- Halverson LJ, Jones TM, Firestone MK. 2000. Release of intracellular solutes by four soil bacteria exposed to dilution stress. *Soil Sci. Soc. Am*. 64(5):1630–1637.
- Hietz P, Turner BL, Wanek W, Richter A, Nock CA, Wright SJ. 2011. Long-term change in the nitrogen cycle of tropical forests. *Science*. 334:664-666.
- Insam H. 1990. Are the soil microbial biomass and basal respiration governed by the climatic regime? *Soil Biology & Biochemistry*. 22: 525-532.
- IPCC. 2007. The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). In: Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, Miller HL. Eds. Cambridge University Press, p 996.
- IPCC. 2013. Ciais P, Sabine C, Bala G, Bopp L, Brovkin V, Canadell J, Chhabra A, DeFries R, Galloway J, Heimann M, Jones C, Le Quéré C, Myneni RB, Piao S, Thornton P. 2013: Carbon and Other Biogeochemical Cycles. In: *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth*

Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Stocker TF, Qin D, Plattner GK, Tignor M, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley PM. Eds. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

- Janzen DH. 1988. Tropical dry forests, the most endangered major tropical ecosystems. In: Wilson EO, Peter FM. Eds. Biodiversity. Washington, D.C National Academy Press. p. 130-37.
- Jenkinson DS, Ladd JN. 1981. Microbial biomass in soil: Measurement and turnover. In: Paul EA, Ladd JN. Eds. Soil Biochemistry. Marcel Dekker, New York, Basel. 5:415-471.
- Jones C, Jacobsen J. 2005. Nitrogen in soil and fertilizers. Nitrogen Cycling, Testing and Fertilizer Recommendations. Nutrient Management Module No. 3. Montana State University.
- Krull ES, Skjemstad JO, Baldock JA. 2002. Functions of soil organic matter and the effect on soil properties. Grains Research & Development Corporation report Project. 30: 207-222.
- Krzywy-Gawronska E. 2012. Enzimatic activity of urease and dehydrogenase in soil fertilized with GWDA compost with or without a PRPSOL addition. Pol. J. Environ. Stud. 21(4): 949-955.
- Ladd JN. 1978. Origin and range of enzyme in soil. In: Burns RG. Ed. Soil Enzymes. Academic Press, London. p. 51-96
- Leiros MC, Trasar-Cepeda C, Seoane S, Gil-Sotres F. 2000. Biochemical properties of acid soils under climax vegetation (Atlantic oakwood) in an area of the European temperature-humid zone (Galicia NW, Spain): general parameters. Soil Biology & Biochemistry. 32:747-755.
- Lewis SL, Phillips OL, Baker TR, Lloyd J, Malhi Y, Almeida S, Higuchi N, Laurance WF, Neill DA, Silva JNM, Terborgh J, Torres A, Lezama, Vasquez R, Martinez, Brown S, Chave J, Kuebler C, Nunez P, Vargas B, Vinceti B. Concerted changes in tropical forest structure and dynamics: evidence from 50 South American long-term plots. Phil. Trans. R. Soc. 359: 421-436.
- López-Ramos E. 1975. Geological summary of the Yucatán Península. Plenum press. Nueva York. p 257-282.
- Maldonado MV. 2013. Fracción Activa de la Materia Orgánica del suelo en Bosques Tropicales Estacionalmente Secos: Variación Sucesional y

Edafoclimática. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Ecología.  
Tesis de Maestría.

- Marklein AR, Houlton BZ. 2012. Nitrogen inputs accelerate phosphorus cycling rates across a wide variety of terrestrial ecosystems. *New Phytologist*,. 193:696-704.
- Martínez-Yrizar A, Mass JM, Pérez-Jiménez LA, Sarukhán J. 1995. Net primary productivity of a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *J Trop Ecol* 12:169-175.
- McGroddy ME, Daufresne T, Hedin LO. 2004. Scaling of C:N:P stoichiometry in forest ecosystems worldwide: Implications of terrestrial Redfield-type ratios, *Ecology*. 85:2390-2401.
- Miles L, Newton A, Defries R, Ravilious C, Mayl I, Blyth S, Kapos V, Gordon JE. 2006. A global over view of the conservations status of tropical dry forest. *Ecology*. 74:140-151.
- Mooney HA, Bullock SH, Medina E. 1995, Introduction. In: Bullock SH, Mooney HA & Medina E. Eds. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge: Cambridge University Press. p 1-8.
- Morford SL, Houlton BZ, Dahlgren RA. 2011. Increased forest ecosystem carbon and nitrogen storage from nitrogen rich bedrock. *Nature*. 477:78-81
- Mosier AR, Bleken MA, Chiawanakup P, Ellis EC, Freney JR, Howarth B, Matson PA, Minami K, Naylor R, Weeks K, Zhu ZL. 2002. Policy implications of human accelerated nitrogen cycling. *Biochem*. 57(58): 477-516.
- Murphy PG, Lugo A. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annu Rev Ecol Syst*. 17:67-88.
- Murphy PG, Lugo A. 1995. Dry forest of Central America and Caribbean islands. In: Bullock SH, Mooney HA & Medina E. Eds. *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press, New York. p 9-34.
- Nannipieri P, Johanson RL, Paul EA. 1978. Criteria for measurement of microbial growth and activity in soil. *Soil Biol Biochem*. 10:223–229
- Nannipieri P, Ceccanti B, Griego S. 1990. Ecological significance of the biological activity in soils. In: Bollag JM, Stotzky G. Eds. *Soil Biochemistry*. Marcel Dekker, New York, 6:293-355.

- Overbeck J. 1991. Early studies on ecto- and extracellular enzymes in aquatic environments. In: Chróst RJ. Eds. *Microbial enzymes in aquatic environments*. Springer, New York. p 1-5.
- Paul EA, Harris D, Klug MJ, Ruess RW. 1999. The determination of microbial biomass. In: Robertson GP, Coleman DC, Bledsoe CS, Sollins P. *Standard soil methods for long-term ecological research*. Oxford University Press. New York. p 291-317.
- Pennington TD, Sarukhán J. 1998. *Arboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies*, 2º ed. Universidad Nacional Autónoma de México-Fondo de Cultura Económica, México.
- Pennington TD, Sarukhán J. 2005. *Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies*, 3º ed. Universidad Nacional Autónoma de México-Fondo de Cultura Económica, México.
- Perdomo C, Barbazán M. 2003. *Área de suelos y aguas cátedra de fertilidad. Nitrógeno*. Facultad de Agronomía. Universidad de la República. Uruguay.
- Piccolo MC, Neill C, Cerri CC. 1994. Net nitrogen mineralization and net nitrification along a tropical forest to pasture chronosequence. *Plant and Soil*. 162:61-70.
- Powlson DS, Brookes PC, Christensen BT. 1987. Measurements of soil microbial biomass provide an early indication of changes in soil total organic matter due to straw incorporation. *Soil Biol. Biochem*. 19:159-164.
- Raymond PA, Cole JJ. 2003. Increase in the export of alkalinity from North America's largest river. *Science*. 301:88-91.
- Reeburgh WS. 1997. Figures summarizing the global cycles of bio geochemically important elements. *Bulletin of the Ecological Society of America*. 78(4):260-267.
- Richardson AE, Hocking PJ, Simpson RJ, George TS. 2009b. Plant mechanisms to optimize access to soil phosphorus. *Crop Pasture Sci*. 60:124–143.
- Roa-Fuentes L, Campo J, Parra-Tabla V. 2012. Plant biomass allocation across a precipitation gradient: an approach to seasonally dry tropical forest at Yucatan, Mexico. *Ecosystems*. 8:1234–44.
- Robertson GP, Coleman DC, Bledsoe CS, Sollins P. 1999. *Standard soil methods for long-term ecological research*. New York: Oxford Univ. Press. p 258-271.

- Ros M. 2000. Recuperación de suelos agrícolas abandonados mediante el reciclaje en los mismos de residuos orgánicos de origen urbano. Tesis Doctoral. Universidad de Murcia.
- Rzedowski J. 1998. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. In: Ramamoorthy TP, Bye R, Lot A, J. Eds. Diversidad biológica de México: orígenes y distribución, Instituto de Biología, UNAM, México. p 129-145.
- Rzedowski J. 1990. Vegetación Potencial. 1: 4000000, IV.8.2. Atlas Nacional de México. Vol. II. Instituto de Geografía, UNAM. México.
- Sabine CL, Feely RA, Gruber N, Key RM, Lee K, Bullister JL, Wanninkhof R, Wong CS, Wallace DWR, Tilbrook B, Millero FJ, Tsung-Hung, Kozyr A, Ono T, Rios AF. 2004. The ocean sink for anthropogenic CO<sub>2</sub>. *Science*. 305(5682):367-371.
- Sarmiento JL, Gruber N. 2006. *Ocean Biogeochemical Dynamics*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- Saynes V, Hidalgo C, Etchevers JD, Campo J. 2004. Soil C and N dynamics in primary and secondary seasonally dry tropical forests in Mexico. *Applied Soil Ecology*. 29:282-289.
- Saynes V, Etchevers JD, Galicia L, Hidalgo C, Campo J. 2012. Soil carbon dynamics in high-elevation temperate forests of Oaxaca (Mexico): Thinning and rainfall effects. *Bosque (Valdivia)*. 33: 01–02.
- SEMARNAT. 2008. Inventario Nacional Forestal y de Suelos 2004-2009. Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Comisión Nacional Forestal, Instituto Nacional de Ecología, Instituto Nacional de investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, Instituto Nacional de Estadística y Geografía, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Shang C, Tiessen H. 2003. Soil organic C sequestration and stabilization in Karstic soils of Yucatan. *Biogeochemistry*. 62:177-196.
- Singer MJ, Munns DN. 1996. *Soils. An introduction*. 3<sup>o</sup> edition. Prentice Hall, Inc. New Jersey. p 480.
- Singh JS, Raghubanshi AS, Singh RS, Srivastava SC. 1989. Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. *Nature*. 338:499-500.
- Sinsabaugh RL. 1994. Enzymic analysis of microbial pattern and process. *Biology and Fertility of Soils*. 17:69-74.

- Sinsabaugh RL, Lauber CL, Weintraub MN, Ahmed B, Allison SD. 2008. Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale. *Ecol. Lett.* 11:1252-64.
- Sinsabaugh RL, Hill BH, Follstad, Shah JJ. 2009. Eco enzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment. *Nature.* 462:795-98.
- Sinsabaugh RL. 2010. Phenol oxidase, peroxidase and organic matter dynamics of soil. *Soil Biology & Biochemistry.* 42:391-404.
- Small CJ, McCarthy BC. 2005. Relationship of understory diversity to soil nitrogen, topographic variation, and stand age in an eastern oak forest, USA. *Forest Ecology and Management.* 217:229-243.
- Solís E, Campo J. 2004. Soil N and P dynamics in two secondary tropical dry forests after fertilization. *Forest Ecology and Management.* 195:409-418.
- Sterner RW, Elser JJ. 2002. *Ecological stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere.* Princeton Univ. Press.
- Stevenson FJ, Cole MA. 1999. *Cycles of soil.* 2<sup>o</sup> Edition. John Wiley & Sons, London. p 428.
- Sundquist ET. 1986: Geologic analogs: Their value and limitations in carbon dioxide research. In: *The Changing Carbon Cycle.* Trabalka JR, Reichle DE. Eds. Springer-Verlag, New York. p 371-402.
- Tabatabai MA, Bremner JM. 1972. Assay of urease activity in soils. *Soil Biol Biochem.* 4:479-487.
- Tabatabai MG. 1994. Soil enzymes. In: *Methods of Soil Analysis, Part 2. Microbiological and Biochemical Properties.* Klute. Ed. 2<sup>o</sup> Edition. SSSA, Madison. p 788-826.
- Technicon Industrial Systems. 1977. Technicon Industrial Method No. 329-74 W/B. Individual simultaneous determinations of nitrogen in BD acid digest. Technicon Industrial Systems, Tarrytown. N. Y.
- Trejo I, Dirzo R. 1999. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biol. Conserv.* 94:133-142.
- Trevors J, Mayfield C, Inniss W. 1982. Measurement of electron transport system (ETS) activity in Soil. *Microbial Ecology.* 8:163-168.
- Vance ED, Brookcs PC, Jenkinson DS. 1987. Microbial biomass measurements in forest soils: determination of values and tests of hypotheses to explain the failure of the chloroform fumigation-incubation method in acid soils. *Soil Biology & Biochemistry.* 19:689-696.

- Vitousek PM, Matson PA. 1984. Mechanisms of nitrogen retention in forested ecosystems: a field experiment. *Science*. 225:51-52.
- Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo JM. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science*. 277:494-499.
- Walker TW, Syers JK. 1976. The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma* 15:1-19.
- Wallenstein MD, Weintraub MN. 2008. Emerging tools for measuring and modeling the *in situ* activity of soil extracellular enzymes. *Soil Biol. Biochem.* 40:2098-210

## ANEXO DE CUADROS

**Cuadro A1.** Concentraciones de carbono y nitrógeno total, carbono y nitrógeno en biomasa microbiana, y relaciones carbono: nitrógeno en suelos de Yucatán bajo diferentes tratamientos de adición de N

	Leptosol lítico (LI)		Leptosol mólico calcárico (Lmc)		Suelo (S)		Tratamiento (N)		S*N	
	Testigo	+N	Testigo	+N	F	P	F	P	F	P
<i>Estación de lluvias</i>										
C total (mg C g <sup>-1</sup> )	66 ± 4.2	71 ± 2.3	199 ± 11.7	200 ± 49.3	74.97	< 0.001	0.036	0.854	0.012	0.917
N total (mg N g <sup>-1</sup> )	6.3 ± 0.76	6.6 ± 0.42	25.8 ± 3.51	16.4 ± 3.58	49.55	< 0.001	4.835	0.059	5.253	0.051
C:N	10 ± 0.7	11 ± 0.5	8 ± 0.6	12 ± 0.7	1.132	0.318	19.88	0.002	15.11	0.005
C-microbiano (µg C g <sup>-1</sup> )	1161 ± 81	1030 ± 130	2007 ± 247	1426 ± 157	21.19	0.002	6.944	0.030	2.783	0.134
N-microbiano (µg N g <sup>-1</sup> )	98 ± 10.0	115 ± 10.2	164 ± 14.1	164 ± 19.3	25.29	0.001	0.537	0.484	0.541	0.483
C:N microbiano	12 ± 0.6	9 ± 0.3	12 ± 1.1	9 ± 0.2	0.028	0.872	35.87	< 0.001	0.292	0.604
<i>Estación de secas</i>										
C total (mg C g <sup>-1</sup> )	76 ± 4.2	76 ± 0.76	223 ± 21.8	218 ± 23.6	119.2	< 0.001	0.029	0.869	0.033	0.861
N total (mg N g <sup>-1</sup> )	4.9 ± 0.21	4.5 ± 0.44	10.3 ± 0.78	10.9 ± 0.48	192.7	< 0.001	0.093	0.768	1.761	0.221
C:N	15 ± 0.5	17 ± 1.8	22 ± 2.7	20 ± 1.4	10.19	0.013	0.010	0.923	1.637	0.237
C-microbiano (µg C g <sup>-1</sup> )	820 ± 49	749 ± 54	1716 ± 64	1277 ± 77	197.4	< 0.001	25.34	0.001	13.24	0.007
N-microbiano (µg N g <sup>-1</sup> )	83 ± 2.3	88 ± 14.1	153 ± 13.1	135 ± 15.8	32.82	< 0.001	0.436	0.528	1.305	0.286
C:N microbiano	10 ± 0.6	9 ± 1.0	11 ± 0.9	10 ± 0.6	3.063	0.118	5.139	0.053	0.201	0.666

Los valores son media ± 1 EE (n = 3)

**Cuadro A2.** Mineralización neta de nitrógeno, en suelos de Yucatán bajo diferentes tratamientos de adición de N

	Leptosol lítico (LI)		Leptosol mólico calcárico (Lmc)		Suelo (S)		Tratamiento (N)		S*N		
	Testigo	+N	Testigo	+N	F	P	F	P	F	P	
<i>Estación de lluvias</i>											
Mineralización ( $\mu\text{g N g}^{-1} \text{d}^{-1}$ )	90.3 ± 8.96	123.2 ± 11.33	223.4 ± 2.15	202.8 ± 30.73	58.62	< 0.001	0.197	0.669	3.710	0.090	
<i>Estación de secas</i>											
Mineralización ( $\mu\text{g g}^{-1} \text{d}^{-1}$ )	11.0 ± 0.41	11.7 ± 0.77	17.5 ± 0.26	14.2 ± 2.23	20.9	7	0.002	1.67	0.23	4.09	0.07

Los valores son media ± 1 EE (n = 3)

**Cuadro A3.** Concentraciones de nitrato y de amonio, y relación nitrato: amonio en suelos de Yucatán bajo diferentes tratamientos de adición de N

	Leptosol lítico (LI)		Leptosol mólico calcárico (Lmc)		Suelo (S)		Tratamiento (N)		S*N	
	Testigo	+N	Testigo	+N	F	P	F	P	F	P
<i>Estación de lluvias</i>										
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> (μg N g <sup>-1</sup> )	67.2 ± 6.82	79.7 ± 7.16	131.2 ± 9.33	167.0 ± 29.84	31.9 7	<0.001	3.24 5	0.10 9	0.76 5	0.407
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> (μg N g <sup>-1</sup> )	30.75 ± 3.10	40.96 ± 4.85	55.65 ± 7.45	71.68 ± 8.56	28.6 6	0.001	6.38 6	0.03 5	0.31 4	0.590
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> :NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	2.2 ± 0.03	1.9 ± 0.07	2.4 ± 0.35	2.3 ± 0.30	2.54 8	0.149	0.67 8	0.43 4	0.16 3	0.697
<i>Estación de secas</i>										
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> (μg N g <sup>-1</sup> )	10.0 ± 0.45	12.2 ± 2.23	15.0 ± 0.96	13.8 ± 0.95	9.35 2	0.016	0.18 8	0.67 6	2.53 1	0.150
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> (μg N g <sup>-1</sup> )	3.07 ± 0.93	3.05 ± 0.37	2.45 ± 0.55	3.77 ± 1.41	0.00 3	0.959	0.56 4	0.47 4	0.60 5	0.459
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> :NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	3.9 ± 1.55	4.6 ± 1.42	6.7 ± 1.71	4.17 ± 1.07	0.94 6	0.359	0.51 7	0.49 3	1.88 8	0.207

Los valores son media ± 1 EE (n = 3)

**Cuadro A4.** Actividad de las enzimas deshidrogenasa y ureasa en suelos de Yucatán bajo diferentes tratamientos de adición de N

	Leptosol lítico (Ll)		Leptosol mólico calcárico (Lmc)		Suelo (S)		Tratamiento (N)		S*N	
	Testigo	+N	Testigo	+N	F	P	F	P	F	P
<i>Estación de lluvias</i>										
Deshidrogenasa ( $\mu\text{mol INTF g}^{-1} \text{h}^{-1}$ )	1.95 ± 0.13	2.03 ± 0.19	4.16 ± 0.46	3.14 ± 0.33	44.2	<0.001	3.50	0.09	4.92	0.05
Ureasa ( $\mu\text{mol NH}_3^- \text{g}^{-1} \text{h}^{-1}$ )	6.84 ± 0.83	4.47 ± 1.77	10.78 ± 1.21	9.30 ± 0.06	21.7	0.002	4.21	0.07	0.22	0.64
<i>Estación de secas</i>										
Deshidrogenasa ( $\mu\text{mol INTF g}^{-1} \text{h}^{-1}$ )	1.71 ± 0.14	1.74 ± 0.02	3.17 ± 0.21	3.13 ± 0.16	136.	<0.001	0.00	0.99	0.11	0.74
Ureasa ( $\mu\text{mol NH}_3^- \text{g}^{-1} \text{h}^{-1}$ )	12.7 ± 1.24	11.3 ± 0.84	17.9 ± 1.93	14.3 ± 0.57	16.0	0.004	6.11	0.03	1.23	0.29

Los valores son media ± 1 EE (n = 3)



