

1
0037624



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

**EFFECTO DE LA ROZA, TUMBA Y QUEMA
SOBRE LA DINÁMICA DE LAS RAÍCES FINAS
DE UNA SELVA BAJA CADUCIFOLIA.**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS (ECOLOGÍA Y CIENCIAS AMBIENTALES)**

P R E S E N T A

JORGE CASTELLANOS ALBORES

DIRECTOR DE TESIS: DR. VÍCTOR JOAQUÍN JARAMILLO LUQUE.

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

1998
258570



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está 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.

- Everything is connected to everything else
- Everything must go somewhere
- There is no such thing as a free lunch

The rules of ecology (F.A. Bazzaz)

AGRADECIMIENTOS

Al grupo de asesores Dr. Víctor Jaramillo, Dr. Jorge Meave del Castillo, Dr. Robert L. Sanford Jr. cuyas sugerencias y discusiones críticas a este trabajo permitieron darle el rumbo adecuado para que llegara a su término. Particularmente, le agradezco al Dr. Jaramillo el darme la oportunidad de participar en el proyecto a su cargo, por su permanente amistad y apoyo en los momentos de flaqueza y tribulaciones y por el espacio otorgado donde desarrollé mis estudios y el trabajo de laboratorio.

Al Dr. Felipe García Oliva, Dr. Alejandro Morón, Dr. Javier Alvarez, Dra. Angelina Martínez y Dr. Manuel Maass, quienes con sus revisiones, comentarios y observaciones críticas contribuyeron a mejorar esta tesis.

Con muchos compañeros de laboratorio y cubículo tuve la oportunidad de compartir conocimientos, trabajo, amistad y alegrías y sin sabores. Va por ellos con mis más sinceras disculpas si me olvido de alguno: Felipe García Oliva, Alejandro Morón, Julio Campo, Polo Valiente, Polo Galicia, Mario Royo, Enrique Solís, Pedro Cesar González, Raúl Ahedo, Emerit Meléndez, Armando López, Monica Aguilar, Pilar Islas, Silvia Nuñez, Tere González, Sonia Díaz, Lyliana Rentería, Sonia Alvarez, Georgina García, Alba Zarco

Al Dr. Jochen Kummerow (Joaquín) por haberme iniciado en estas lides.

A la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por dar la oportunidad de que un alumno más se formara en su recinto.

Al ahora Instituto de Ecología de la UNAM por el apoyo brindado en la maestría.

Al personal de la Estación de Biología "Chamela" de la UNAM por las facilidades durante las estancias y experimentos de campo.

Al Sr. Ramiro Peña y familia por proporcionar las parcelas en el Ejido de San Mateo donde se desarrolló el trabajo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el otorgamiento de la beca para estudios de maestría.

Esta investigación fue realizada con el apoyo financiero de la National Science Foundation (NSF), proyecto DEB - 9118854

CONTENIDO

CONTENIDO	i
LISTA DE TABLAS Y FIGURAS	ii
RESUMEN	iv
INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	2
El Ecosistema Tropical Estacional	2
Importancia de la Fracción de Raíces Finas	2
Implicaciones de la Roza, Tumba y Quema	4
OBJETIVOS	6
SITIO DE ESTUDIO	6
MATERIALES Y MÉTODOS	10
Tratamiento de las Parcelas	10
Colecta de Raíces	11
Productividad, Tasa de Recambio y Descomposición de Raíces Finas	12
Observación Directa	14
ANÁLISIS ESTADÍSTICO	16
RESULTADOS	20
Profundidad de 0-2 cm	20
Respuesta de las Raíces Finas a la Quema	20
Dinámica Estacional	20
Profundidad de 2-5 cm	22
Respuesta de las Raíces Finas a la Quema	22
Dinámica Estacional	23
Profundidad de 5-10 cm	25
Respuesta de las Raíces Finas a la Quema	25
Dinámica Estacional	25
Profundidad de 0-10 cm (Todo el perfil)	28
ANDEVAR exploratorio adicional	32
Distribución Vertical de la Biomasa de Raíces Finas	33
Productividad y Mortalidad	36
Ventanas de Observación	37
Raíces Pequeñas	38
DISCUSIÓN	40
Quema	40
Distribución Vertical de las Raíces Finas	41
Dinámica de Raíces Finas	43
Productividad Primaria	45
LITERATURA CITADA	51

LISTA DE TABLAS Y FIGURAS

TABLAS

- 1 Matriz de decisión para estimar la productividad (P), mortalidad (M) y desaparición (D) de las raíces finas vivas (v) y muertas (m) entre **p. 11.**
- 2 Resultados del ANDEVAR al comparar el sistema de las raíces finas vivas (< 1 mm) de la selva y la pradera en la profundidad de 0-2 cm **p. 18.**
- 3 Resultados del ANDEVAR al comparar el sistema de las raíces finas muertas (< 1 mm) de la selva y la pradera en la profundidad de 0-2 cm **p. 19.**
- 4 Resultados del ANDEVAR al comparar el sistema de las raíces finas vivas (< 1 mm) de la selva y la pradera en la profundidad de 2-5 cm **p. 20.**
- 5 Resultados del ANDEVAR al comparar el sistema de las raíces finas muertas (< 1 mm) de la selva y la pradera en la profundidad de 2-5 cm **p. 20.**
- 6 Resultados del ANDEVAR al comparar el sistema de las raíces finas vivas (< 1 mm) de la selva y la pradera en la profundidad de 5-10 cm **p. 23.**
- 7 Resultados del ANDEVAR al comparar el sistema de las raíces finas muertas (< 1 mm) de la selva y la pradera en la profundidad de 5-10 cm **p. 23.**
- 8 Resultados del ANDEVAR al comparar el sistema de las raíces finas vivas (< 1 mm) de la selva y la pradera en todo el perfil de 0-10 cm **p. 25.**
- 9 Resultados del ANDEVAR al comparar el sistema de las raíces finas muertas (< 1 mm) de la selva y la pradera en todo el perfil de 0-10 cm **p. 25.**
- 10 Biomasa promedio por estaciones y anual de raíces finas por tratamiento, profundidad y categoría **p. 26.**
- 11 ANDEVAR adicional para la biomasa de raíces finas vivas y muertas de cada profundidad en la estación seca (n=3) y húmeda (n=7) **p. 27.**
- 12 Promedios estandarizados (por estación y anual) de la biomasa de raíces finas vivas y muertas por tratamiento y profundidad **p. 28.**

13	Promedios relativos anuales de la biomasa de raíces finas vivas y muertas por tratamiento y profundidad	p. 29.
14	Productividad (P), mortalidad (M), desaparición (D) y tasa de recambio (año-1) de raíces finas en la selva y la pradera en cada profundidad del suelo	p. 30.
15	Longitud promedio (cm) de las raíces medidas a través de las ventanas de observación (rizotrones) en la selva baja caducifolia en Chamela (n=6 ± 1 D.E.).....	p. 31.
16	Biomasa de raíces pequeñas con diámetro de 1.1 a 5.0 mm (Vivas+Muertas) por tratamiento, profundidad y estación	p. 32.
17	Valores de productividad de raíces finas de diversos ecosistemas de	p. 42.

FIGURAS

1	Localización del sitio de estudio en la costa del Estado de Jalisco, México	p. 7.
2	Distribución de la precipitación durante 1993 en la Estación de Biología	p. 9.
3	Esquema de las ventanas de observación colocadas en la selva baja	p. 15.
4	Dinámica de las raíces finas y muertas por profundidad del suelo	p. 27.
5	Dinámica de las raíces finas vivas y muertas en la profundidad del suelo de.....	p. 30.
6	Distribución relativa de la biomasa de las raíces finas vivas (a-b) y muertas	p. 35.
7	Dinámica de las raíces pequeñas (vivas+muertas) por profundidad del suelo	p. 39.

RESUMEN

El objetivo del estudio fue determinar el cambio en la productividad y en la dinámica de las raíces finas (< 1 mm de diámetro) de la selva baja caducifolia (SBC) de Chamela, Jalisco cuando es transformada a pradera mediante la roza, tumba y quema (RTQ). Se estimó la biomasa de raíces finas mensualmente con 8 núcleos de suelo en 4 parcelas; dos correspondieron a una selva sin perturbar y dos a una selva a la cual se le aplicó el sistema de RTQ y posteriormente se le sembró maíz (*Zea mays* L.) y pastos forrajeros buffel, guinea y andropogon (*Cenchrus ciliaris* L., *Panicum maximum* Jacq. y *Andropogon gayanus* Kunth, respectivamente).

Cada núcleo de suelo fue subdividido en tres profundidades: 0-2, 2-5 y 5-10 cm, separando las raíces finas en vivas y muertas. El valor máximo de biomasa de raíces finas vivas de 0-2 cm fue en agosto (46.8 y 25.8 g m⁻²; selva y pradera respectivamente), mientras que en las otras dos profundidades fue en julio (38.1 y 28.4 g m⁻² en la selva; 27.5 y 33.4 g m⁻² en la pradera). En contraste, el pico para las raíces muertas de 0-2 cm para la selva se registró entre mayo-julio (22.5 g m⁻²), mientras que en la pradera fue en mayo (19.7 g m⁻²). Para las otras dos profundidades, la cantidad de raíces muertas fue en mayo (27.3 y 29.9 g m⁻² en la selva; 22.4 y 28.7 g m⁻² en la pradera).

Como consecuencia de la quema se observaron efectos puntuales sobre la biomasa de raíces finas vivas y muertas al día siguiente de haber ocurrido ésta, pero únicamente de 0-2 cm. La disminución del 51% de las raíces vivas y muertas en la profundidad de 0-2 cm, sugiere que éstas fueron incineradas por el fuego, consumiendo una biomasa de raíces finas de hasta 121.9 kg ha⁻¹. Se ha estimado que la concentración de carbono total en raíces de 0-4 mm de diámetro, cosechadas en un sitio cercano en la época seca, es de 40%. De esta forma, la quema incineró una cantidad de hasta 48.8 kg C ha⁻¹.

El análisis estadístico, mostró que la biomasa promedio anual de raíces vivas tuvo variaciones significativas entre tratamientos sólo en la profundidad de 0-2 cm. En cambio, la biomasa de raíces muertas no varió significativamente en ninguna profundidad. La producción y la mortalidad de raíces finas no fue constante en el tiempo en las tres profundidades de ambos tratamientos. En términos generales se acoplaron a

la estacionalidad ajustándose a una función cuadrática. La producción tuvo su máximo en la época húmeda y su mínimo en secas. La mortalidad tuvo un comportamiento opuesto, con los máximos de biomasa muerta en secas y los mínimos en lluvias.

La productividad de raíces finas en la SBC fué de 75.8 (0-2 cm), 71.2 (2-5 cm) y 33.5 (5-10 cm) $\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$, y en la pradera fue de 41.6, 41.1 y 34.8 $\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$, respectivamente. El análisis por profundidades mostró una disminución con respecto a la selva de 56.3% en los primeros 5 cm del suelo. De 5-10 cm las productividades fueron prácticamente iguales. La tasa de recambio de las raíces de la SBC fue de 3.8 (0-2 cm), 3.9 (2-5 cm) y 1.7 (5-10 cm). La pradera presentó para las mismas profundidades una tasa de recambio de 3.9, 2.6 y 1.7, respectivamente. Las tasas de recambio, tanto para la selva como para la pradera, indicaron que estos sistemas fueron muy dinámicos reemplazando la biomasa promedio anual subterránea hasta por más de tres veces.

La selva y la pradera tuvieron diferencias significativas en la dinámica de las raíces vivas y las muertas durante la estación seca, producto de la RTQ realizada en esta época. En contraste, ambos tratamientos presentaron dinámicas similares en la temporada de lluvias. Durante la estación húmeda el sistema de raíces finas de la pradera tuvo una respuesta a los pulsos de agua y nutrientes similar a la que ocurrió en la selva. La sincronización con la entrada de agua, permitió a las raíces finas de la pradera amortiguar las perturbaciones provocadas por la RTQ.

El patrón de distribución de las raíces finas de este ecosistema, sugiere que el sistema radical de la selva baja sin perturbar está acoplado a los pulsos de agua y de nutrientes, a la retención de agua en los centímetros superficiales y posiblemente a la materia orgánica del suelo superficial. Al aplicar la RTQ a la selva, el efecto de la quema fue el más evidente incinerando una gran cantidad de raíces finas y muertas del suelo superficial. La transformación de la selva a pradera dió como resultado una disminución de la productividad en los primeros 5 cm del suelo.

INTRODUCCIÓN

Los procesos que se dan en el compartimento subterráneo del ecosistema tropical estacional (ETE), en particular aquellos asociados a la dinámica del sistema de raíces, son poco conocidos (Cuevas 1995; Jaramillo y Sanford 1995; Kummerow *et al.* 1990). En contraste, existen muchos estudios en otros ecosistemas (Vogt *et al.* 1986). Por ejemplo, se sabe que las raíces y sus interacciones con los hongos micorrícicos constituyen del 40 al 85% de la productividad primaria neta en los bosques templados, los matorrales y los pastizales (Fogel 1985).

A pesar de las dificultades que plantea el estudio de las raíces, éste ha adquirido mayor importancia debido a su contribución a la producción primaria neta (Aber *et al.* 1991; Johnson y Lindberg 1992; Raich y Nadelhoffer 1989) y a que las raíces pueden ser más importantes que los tallos en cuanto a su contribución de nutrimentos y materia orgánica al suelo (Arthur y Fahey 1992; Caldwell y Camp 1974; Coleman 1976; Joslin y Henderson 1987; Sims y Singh 1978).

Una característica estructural del ETE es la proporción alta de la biomasa vegetal que se encuentra en las raíces (Castellanos *et al.* 1991 *et al.* 1990; Jaramillo y Sanford 1995). Por ello, la producción de raíces finas, así como sus tasas de recambio y descomposición podrían ser importantes en la dinámica de este ecosistema (Cuevas 1995; Medina y Cuevas 1989; Vogt *et al.* 1986).

En la costa del estado de Jalisco, se localiza una área extensa de ETE dominada por selva baja caducifolia (SBC). Sin embargo, la demanda de tierra para cultivos ha dado como resultado que en los últimos años la zona haya estado sujeta a una intensa transformación mediante la roza, tumba y quema (RTQ).

El presente trabajo es parte de un proyecto sobre los efectos de la RTQ sobre la dinámica de carbono, nitrógeno y fósforo de un ecosistema tropical estacional. En particular, el presente estudio tuvo como objetivo evaluar los efectos e implicaciones de la RTQ en la productividad y en la dinámica de las raíces finas (diámetro < 1 mm) en las fases iniciales de cambio de uso del suelo de ETE a pradera.

ANTECEDENTES

EL ECOSISTEMA TROPICAL ESTACIONAL

El ecosistema tropical estacional (ETE) representan más del 40% del total de la superficie tropical y subtropical del mundo (Murphy y Lugo 1986). Por ejemplo, del área total de Latinoamérica, hasta un 47% está representada por este tipo de ecosistema. Sin embargo, también tiene la tasa más alta de deforestación por su transformación a tierras de cultivo o praderas, mediante prácticas de manejo como la de roza, tumba y quema (RTQ) (Houghton *et al.* 1991). Esto lo convierte en un ecosistema que a nivel mundial se encuentra en peligro de desaparición (Janzen 1988).

El ETE se caracteriza por estar en áreas donde ocurre un clima estacional en cuanto a los períodos de sequía y humedad. Lo anterior da como resultado que la vegetación presente ciclos fenológicos marcadamente estacionales determinados en gran medida por el patrón de lluvias (Holbrook *et al.* 1995). La parte subterránea de esta vegetación (i.e. sistema de raíces) no es la excepción, ya que su producción, mortalidad y descomposición también están determinados en gran medida por dicha estacionalidad (Cuevas 1995; Kummerow *et al.* 1990).

IMPORTANCIA DE LA FRACCIÓN DE RAÍCES FINAS

Cuando se realiza una investigación sobre la productividad de raíces o sobre su contribución en la incorporación de materia orgánica al suelo, las raíces deben ser clasificadas en categorías tanto funcionales como estructurales, para interpretar correctamente el significado que tienen en los procesos de un ecosistema (Vogt *et al.* 1991). Por ejemplo, cuando el objetivo principal es evaluar las tasas de recambio, la descomposición y el aporte de raíces a la materia orgánica, es fundamental que se haga la distinción en clases diamétricas debido a que éstas presentan diferencias en longevidad, recambio y descomposición (Vogt *et al.* 1989). Si se combinan raíces finas con raíces permanentes de mayor

tamaño, éstas últimas enmascararían cualquier cambio significativo en la biomasa de las raíces finas (Kummerow *et al.* 1990).

Diversos estudios realizados en bosques tropicales han mostrado que la concentración de raíces finas en las capas superficiales del suelo es un fenómeno frecuente (Jenik 1971; Ramakrishnan 1992; Sanford 1989; Stark y Sprat 1977). Por ejemplo, en un bosque tropical lluvioso, la mayor parte de la biomasa de raíces con diámetros menores a 5 mm se localizó entre los 0 y 20 cm de profundidad (Jenik 1971). Stark y Sprat (1977) encontraron que la mayoría de las raíces de los árboles tropicales de la selva del Amazonas, se concentraban de 4.5 a 17 cm de profundidad del suelo. Más recientemente, Sanford (1989) reportó que del total de la biomasa de raíces, entre el 95% y 85% se encontró en los 20 cm superiores del suelo mineral formando una alfombra de raíces en los bosques de Tierra Firme, Caatinga y Bana en Brasil.

La biomasa de raíces del ETE de Chamela presenta una distribución similar a la reportada anteriormente, ya que más del 50% de las raíces finas se concentran en los primeros 10 cm del suelo. Se ha sugerido que la disponibilidad de nutrimentos que provienen de la descomposición del mantillo y de la MOS, es mayor en las capas superficiales y determina la distribución vertical de las raíces finas (García-Oliva *et al.* 1996; Kummerow *et al.* 1990). Esta biomasa radical también representa una cantidad importante de carbono que se almacena en el suelo de este ecosistema. Así lo demuestra el cociente raíz:tallo de 0.42, obtenido a partir de los 31 Mg ha⁻¹ de la biomasa de raíces y de los 73.6 Mg ha⁻¹ de la biomasa aérea de árboles, arbustos y lianas (Castellanos *et al.* 1991). Un cociente similar se obtiene al estimar la productividad primaria neta total de esta selva (12.06 Mg ha⁻¹ año⁻¹), de la cual el 56% corresponde a la parte aérea y el 43% restante a las raíces (Martínez-Yrizar *et al.* 1996), donde 4.23 Mg ha⁻¹ año⁻¹ corresponden a las raíces finas (Kummerow *et al.* 1990). El hecho expuesto anteriormente, adquiere mayor importancia cuando se observa que únicamente un 11% de la

biomasa vegetal en los ecosistemas tropicales húmedos se encuentra en la porción subterránea (Jaramillo y Sanford 1995).

IMPLICACIONES DEL USO DE LA ROZA, TUMBA Y QUEMA.

El sistema de raíces sufre efectos inmediatos desde el corte y derribo de la vegetación (Kleinman *et al.* 1995). Por ejemplo, después del derribo de árboles en los bosques templados de madera dura, se observó una liberación de los nutrientes de las raíces finas por la muerte y el inicio inmediato de la descomposición de éstas (Fahey *et al.* 1988). En bosques de *Pinus radiata* después de un aclareo selectivo de los árboles más grandes, se registró una disminución significativa de la biomasa en pie de raíces finas vivas (Santantonio y Santantonio 1987).

Otro de los factores importantes en la conversión de un ecosistema mediante la RTQ es precisamente la quema (Kleinman *et al.* 1995). Entre los efectos inmediatos más reconocidos están el calentamiento superficial del suelo, la destrucción parcial o total del mantillo y de la materia orgánica del suelo (MOS) superficial, y las alteraciones de las condiciones físicas y químicas del suelo y de las poblaciones microbianas (Maass 1995). El impacto de una quema sobre el suelo depende de la intensidad, del comportamiento y de la temperatura del fuego. A su vez, estas características dependen de la cantidad de biomasa vegetal producto de la roza y tumba, de su distribución después del derribo de los árboles, del tiempo de secado de los materiales combustibles, de la heterogeneidad del relieve y de factores climáticos como la velocidad del viento y la humedad del aire (Ramakrishnan 1992; Kauffman 1991; Lal 1987). Una de las consecuencias del uso constante de la práctica de la quema, es que las capas superiores del suelo se pierden, reduciéndose rápidamente la cantidad de materia orgánica del suelo (MOS) y la productividad del sitio (Lal, 1987; Sánchez 1976; Srivastava y Singh 1989). Los nutrientes que se liberan al quemar la biomasa vegetal e incluso del material parental superficial o

expuesto que se fractura por los cambios de temperatura, pueden incorporarse a los cultivos y pastos, escapar por volatilización, lixiviarse con las primeras lluvias, salir fuera del sistema vía escorrentía superficial o permanecer confinados en complejos de cenizas recalitrantes (Ramakrishnan 1992; Lal 1987; Christanty 1986; Fassbender y Bornemisza 1987).

El suelo, sin embargo, es un buen aislante de las temperaturas generadas por el fuego conforme aumenta la profundidad (Kauffman *et al.* 1993; Ewel *et al.* 1981; Zinke *et al.* 1978), de tal manera que gran parte de la biomasa subterránea queda a resguardo de sus efectos. Esta biomasa, junto con el material vegetal aéreo (e.g. tocones, troncos, ramas gruesas) que no se quema y que se incorpora a largo plazo, son la mayor parte de las entradas de materia orgánica hacia el suelo después de la quema (García-Oliva *et al.* 1994). En esta etapa, la biomasa de las raíces finas puede ser hasta de 15 Mg ha^{-1} en bosques húmedos de Venezuela (Vitousek y Sanford 1986), aunque también se han reportado valores de 2.4 Mg ha^{-1} en la conversión de bosques secos de Costa Rica (Veldkamp 1994). Estas raíces finas pueden modificar la productividad subterránea, ya que al descomponerse producen efectos inmediatos sobre la liberación de nutrimentos y las fracciones lábiles de la MOS (Veldkamp 1994).

Gracias a la capacidad protectora del suelo, las raíces representan un almacén de carbono y nutrimentos protegido de los efectos inmediatos y superficiales de la RTQ. Podrían, por ello, jugar un papel muy importante como reserva y suministro de energía y nutrimentos durante y después de la conversión. Sin embargo, a pesar de que se conocen algunas de las implicaciones de la transformación de la SBC (García-Oliva 1992; Maass *et al.* 1988) y del manejo del fuego (González-Flores 1992) en la zona de Chamela, se desconocen los efectos de la RTQ sobre la dinámica y productividad del sistema de raíces. Esta información podría ayudarnos a evaluar el potencial de recuperación del ecosistema sujeto a ese tipo de manejo.

OBJETIVOS

El presente estudio forma parte de un proyecto mayor en el que se evaluó el efecto de diferentes intensidades de RTQ sobre la dinámica de carbono, nitrógeno y fósforo de una selva baja caducifolia.

El objetivo principal de este estudio fue describir y cuantificar la dinámica de las raíces finas (< 1 mm de diámetro) en las capas superficiales del suelo de una selva baja caducifolia transformada a pradera por medio de la roza, tumba y quema.

Los objetivos particulares del estudio fueron: (1) determinar los cambios en la productividad, la mortalidad y la desaparición de raíces finas como consecuencia de la roza, tumba y quema, y (2) comparar la dinámica de las raíces finas entre la selva no perturbada y la pradera establecida a partir de su perturbación.

SITIO DE ESTUDIO

El presente trabajo se llevó a cabo en la región de Chamela, en la costa del estado de Jalisco, México (105°00' y 105°05' Oeste; 19°30' y 19°32' Norte; Fig. 1). El sitio de estudio se encuentra en el ejido San Mateo, municipio de La Huerta aproximadamente 10 Km al N de la Estación de Biología "Chamela" de la UNAM, en terrenos propiedad del Sr. Ramiro Peña.

En el ETE de la región de Chamela predomina vegetación de selva baja caducifolia (SBC) (Lott 1985, 1993; Miranda y Hernández X. 1963), clasificada como bosque tropical caducifolio por Rzedowski (1978), con manchones de selva mediana en las partes bajas y planas y en las orillas de los ríos y arroyos. Estudios realizados en la estación de biología "Chamela" y la Reserva Cuitzmala (área aproximada de 350 km²) indican que existen 1120 especies de

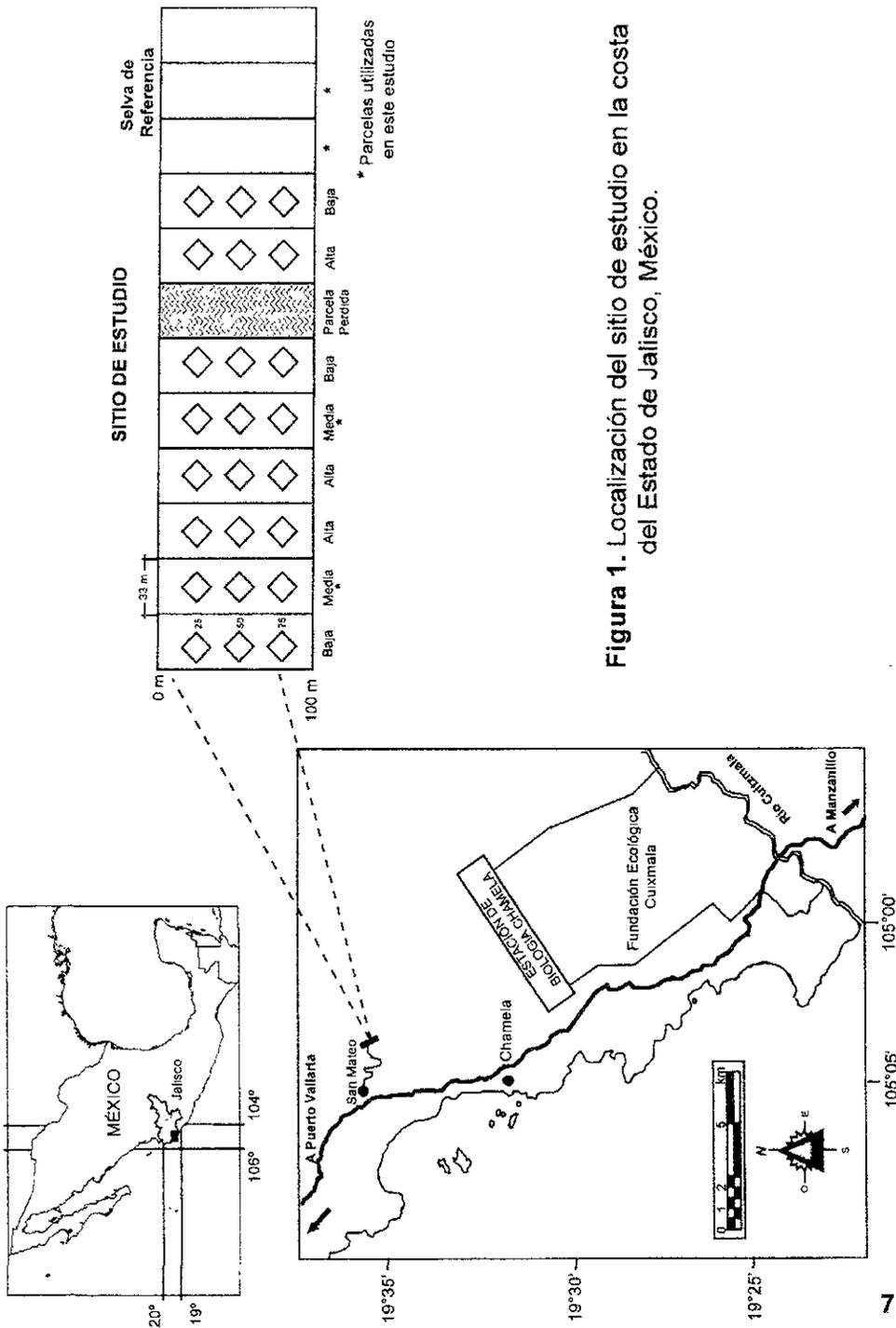


Figura 1. Localización del sitio de estudio en la costa del Estado de Jalisco, México.

árboles, arbustos y hierbas en 544 géneros y 124 familias, donde las familias Leguminosae, Euphorbiaceae y Compositae son las predominantes (Lott, 1993). Un muestreo previo a la perturbación de la selva del ejido San Mateo registró un total de 55 especies leñosas con un DAP > 2.5 cm, pertenecientes a 25 familias de las cuales la Leguminosae, Euphorbiaceae y Rubiaceae resultaron las más importantes (Roth 1996). Asimismo, el número de tallos con un DAP > 2.5 cm fue de 3100 (en 4 ha). La biomasa aérea de la vegetación antes del corte se estimó en 100 Mg ha⁻¹ con una dominancia de los árboles en la categoría diamétrica entre los 7.5 y 20 cm (P. González-Flores *com. pers.*).

La temperatura en la región fluctúa muy poco a lo largo del año con una media anual de 24.9 °C. El período de lluvias es normalmente de junio a noviembre con un promedio anual de 679 mm (García-Oliva *et al.* 1995) y existe un período seco de 5 a 8 meses (entre diciembre y mayo), lo que le da una estacionalidad marcada. Durante el año de estudio (1993), la precipitación registrada en la Estación de Biología "Chamela" fue de 959 mm (Fig. 2).

La composición textural del suelo en el sitio experimental antes del disturbio fue 48 ± 5% de arena, 19 ± 3% de limo, y 34 ± 4% de arcillas (media y desviación estándar, n=14), lo que determina que este suelo tengan una textura areno-arcillo-limoso (V. Jaramillo *com. pers.*). El suelo en otros sitios de la misma área y tipo de selva, han sido descrito como areno-limoso (alto contenido de arena y poca arcilla) y también como areno-arcillo-limoso (Solís 1993), comúnmente con rocas en los horizontes superficiales y un material parental formado principalmente por riolitas (Campo-Alves 1995). La concentración de materia orgánica fue de 2.5% con una cantidad de 21 Mg ha⁻¹, la cual es comparable con los 27 Mg ha⁻¹ obtenidos en suelos del mismo ejido por García-Oliva (1992). El área experimental presentó un pH de 6.5 (V. Jaramillo *com. pers.*), similar al pH reportado por Solís (1993) y García-Oliva (1992), respectivamente para otros sitios de la selva.

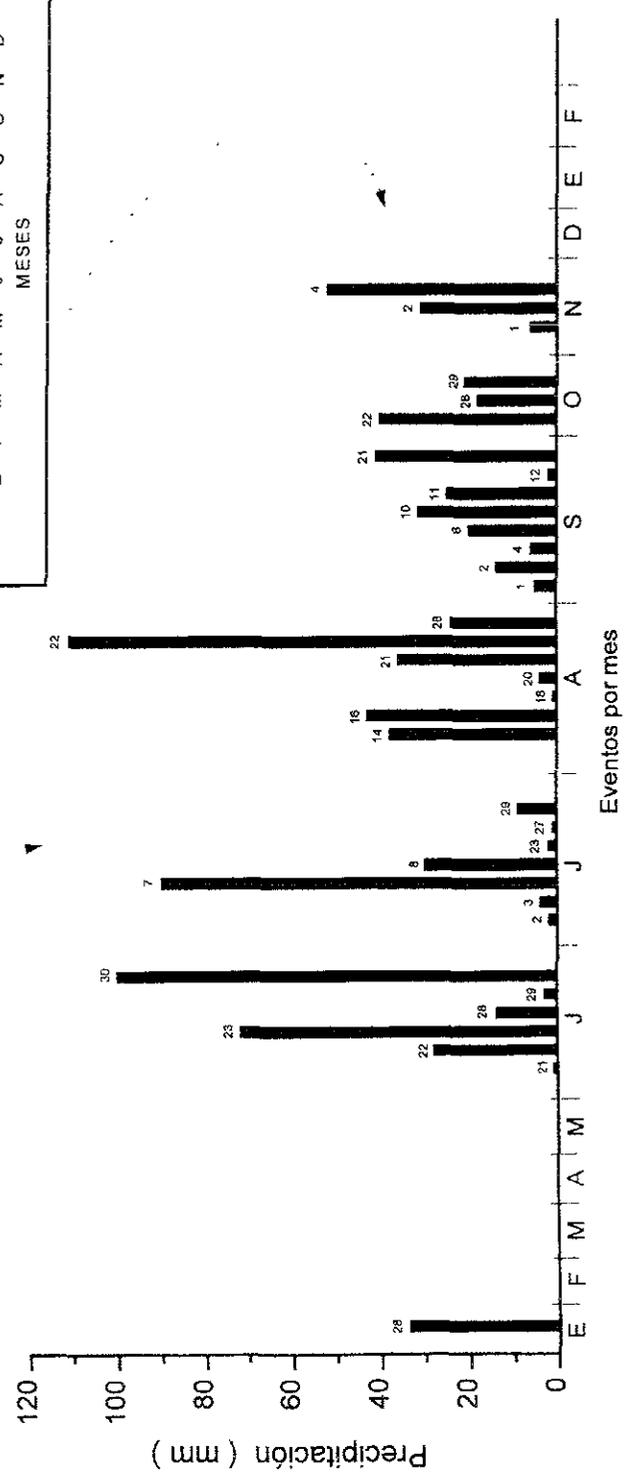
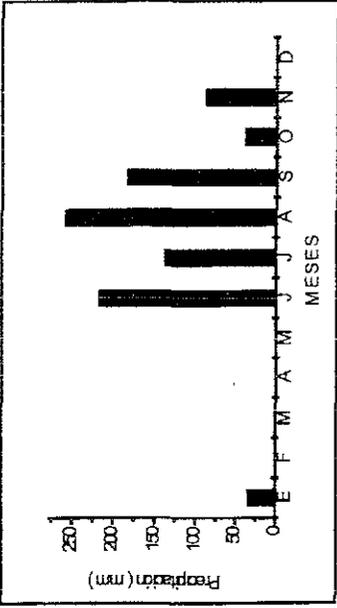


Figura 2. Distribución de la precipitación durante 1993 en la Estación de Biología "Chamela" de la UNAM. Los números sobre las barras representan la fecha del evento. En el recuadro superior aparece la distribución mensual de la precipitación.

El ETE de la zona de Chamela ha estado sujeto recientemente a su transformación en áreas de cultivo y praderas mediante la roza, tumba y quema (RTQ) (García-Oliva 1992; González-Flores 1992). Esto se debe a la demanda creciente de tierras para cultivos, incluyendo aquéllas de baja calidad que se encuentran en pendientes pronunciadas (Maass *et al.* 1988). En la actualidad, durante la conversión del ETE de Chamela, la vegetación original se roza y se tumba y después de un período de secado de los restos vegetales, éstos se queman. En la segunda fase, se introducen desde el inicio cultivos de maíz (*Zea mays* L.) por uno o dos años junto con los pastos guinea (*Panicum maximum* Jacq.) y buffel (*Cenchrus ciliaris* L.), con el fin de crear potreros para la ganadería extensiva una vez que se abandona el cultivo (González-Flores 1992). Cerca del 85% del área ejidal son potreros que se encuentran en las laderas (De Ita-Martínez 1983), por lo que se puede acelerar la degradación de los suelos una vez que han sido sometidos a la RTQ (García-Oliva 1992).

MATERIALES Y MÉTODOS

TRATAMIENTO DE LAS PARCELAS

En una área de 4.5 ha situada en la ladera de un cerro con una altitud de 200 msnm, exposición oeste y 30% de pendiente en promedio, se marcaron nueve parcelas de 33×100 m de características similares. A las parcelas se les aplicaron tres tratamientos de intensidad de quema con un diseño experimental de bloques incompletos al azar. Los tratamientos de RTQ se basaron en diferentes tiempos de derribo y secado de la vegetación del sitio para su posterior quema, éste último procedimiento se aplicó dependiendo del tiempo en que se efectuó la roza y tumba para producir los tratamientos "Alta", "Media" y "Baja" intensidad. De esta manera, las fases de roza-tumba se efectuaron del 19 al 26 de enero de 1993 (intensidad "Alta"), del 2 al 6 de febrero de 1993 (intensidad "Media") y del 8 al 12 de febrero (intensidad "Baja"). Las fechas de

El ETE de la zona de Chamela ha estado sujeto recientemente a su transformación en áreas de cultivo y praderas mediante la roza, tumba y quema (RTQ) (García-Oliva 1992; González-Flores 1992). Esto se debe a la demanda creciente de tierras para cultivos, incluyendo aquéllas de baja calidad que se encuentran en pendientes pronunciadas (Maass *et al.* 1988). En la actualidad, durante la conversión del ETE de Chamela, la vegetación original se roza y se tumba y después de un período de secado de los restos vegetales, éstos se queman. En la segunda fase, se introducen desde el inicio cultivos de maíz (*Zea mays* L.) por uno o dos años junto con los pastos guinea (*Panicum maximum* Jacq.) y buffel (*Cenchrus ciliaris* L.), con el fin de crear potreros para la ganadería extensiva una vez que se abandona el cultivo (González-Flores 1992). Cerca del 85% del área ejidal son potreros que se encuentran en las laderas (De Ita-Martínez 1983), por lo que se puede acelerar la degradación de los suelos una vez que han sido sometidos a la RTQ (García-Oliva 1992).

MATERIALES Y MÉTODOS

TRATAMIENTO DE LAS PARCELAS

En una área de 4.5 ha situada en la ladera de un cerro con una altitud de 200 msnm, exposición oeste y 30% de pendiente en promedio, se marcaron nueve parcelas de 33x100 m de características similares. A las parcelas se les aplicaron tres tratamientos de intensidad de quema con un diseño experimental de bloques incompletos al azar. Los tratamientos de RTQ se basaron en diferentes tiempos de derribo y secado de la vegetación del sitio para su posterior quema, éste último procedimiento se aplicó dependiendo del tiempo en que se efectuó la roza y tumba para producir los tratamientos "Alta", "Media" y "Baja" intensidad. De esta manera, las fases de roza-tumba se efectuaron del 19 al 26 de enero de 1993 (intensidad "Alta"), del 2 al 6 de febrero de 1993 (intensidad "Media") y del 8 al 12 de febrero (intensidad "Baja"). Las fechas de

quema de la vegetación fueron el 9 de abril (Baja), el 23 de abril (Media) y el 3 y 9 de mayo (Alta). El tratamiento de RTQ clasificado como "Media", fue considerado el más representativo de las prácticas de manejo que se dan en la zona (González-Flores 1992), y fue el que se utilizó para llevar a cabo el presente estudio (en lo subsecuente se le llamará *pradera* a este tratamiento). La quema de las parcelas de este tratamiento se realizó aproximadamente 75 días después de la roza-tumba. Debido a la pérdida de una de las réplicas durante la quema, se decidió utilizar únicamente dos réplicas. Además de los tratamientos, en una área contigua de SBC sin perturbar, se consideraron dos sitios más como las parcelas de referencia (tratamiento *selva*; ver Fig. 1).

Para completar la transformación de selva a pradera, las parcelas con tratamientos de RTQ fueron sembradas con pastos buffel, guinea y andropogon (*Cenchrus ciliates* L., *Panicum maximum* Jacq. y *Andropogon gayanus* Kunth) y con maíz (*Zea mays* L.) en los primeros 15 días del mes de junio. Después de cosechar el maíz a finales de octubre y principios de noviembre de 1993, se dió inicio a la etapa de pastoreo permitiendo la entrada de ganado bovino. Todo el proceso de transformación, desde la roza, tumba, quema, la siembra de maíz y pastos y la fase de pastoreo fue realizado por el ejidatario y campesinos contratados por él.

COLECTA DE RAÍCES

En cada una de las cuatro parcelas (2 de selva y 2 transformadas) se colectaron al azar 8 muestras de suelo con un nucleador de 4.2 cm de diámetro interno hasta una profundidad de 10 cm. El nucleador fue afilado regularmente para facilitar el corte de las raíces y la extracción de los núcleos. Cada núcleo de suelo fue dividido en tres profundidades: 0-2, 2.1-5 y 5.1-10 cm. El muestreo inició en marzo de 1993 y se colectaron raíces mensualmente (excepto en junio y septiembre) hasta febrero de 1994.

Las muestras se trasladaron al laboratorio y fueron almacenadas en refrigeración a $-2\text{ }^{\circ}\text{C}$ hasta su procesamiento. El tiempo mínimo para el procesamiento fue de un mes y en ninguno de los casos se rebazó los cuatro meses. Las raíces se separaron de los núcleos de suelo a través de tamices, con la ayuda de una lente de aumento y pinzas de relojero, y se depositaron en cajas de Petri. La naturaleza arenosa de los suelos facilitó la separación en seco. Únicamente durante la época de lluvias se separaron en húmedo. Una vez separadas, las raíces se clasificaron en dos categorías diamétricas: 1) raíces finas (diámetro $< 1.0\text{ mm}$), y 2) raíces pequeñas (1.1 a 5.0 mm). Únicamente en las raíces finas se distinguieron las vivas y las muertas con la ayuda de un microscopio estereoscópico. Para esto se utilizó su color (las raíces vivas son de color claro), su turgencia, su dureza y su flexibilidad al someterlas a ruptura y plegamiento. Las raíces fueron secadas en un horno a $70\text{ }^{\circ}\text{C}$ hasta peso constante, y se estimó la biomasa de raíces finas vivas y muertas y la de las raíces pequeñas en cada intervalo de profundidad, expresando el peso seco en g m^{-2} .

PRODUCTIVIDAD, TASA DE RECAMBIO Y DESCOMPOSICIÓN DE RAÍCES FINAS

Utilizando los valores de biomasa de las raíces finas, se realizaron comparaciones parciales a través de contrastes ortogonales por tratamiento y por raíces vivas y muertas (descomposición ortogonal, Fry 1993; $P < 0.10$). De esta forma, se establecieron cuales de las fechas de colecta para cada tratamiento tenían diferencias estadísticas en la biomasa de raíces vivas y muertas. Con los datos de las fechas y de acuerdo con la matriz de decisión propuesta por Fairley y Alexander (1985; Tabla 1), se procedió a estimar la productividad, la mortalidad y la desaparición de raíces finas de la selva sin perturbar y de la pradera para cada profundidad. La tasa de recambio de la biomasa de raíces finas, se estimó como el cociente entre la producción anual

de raíces finas y el promedio anual de biomasa de raíces finas vivas del intervalo de estudio (Frisel 1981).

Tabla 1. Matriz de decisión para estimar la productividad (P), mortalidad (M) y desaparición (D) de las raíces finas vivas (v) y muertas (m) entre cada intervalo de muestreo a través de la biomasa (B); (Tomado de Fairley y Alexander 1985).

		V I V A S	
		AUMENTA	DISMINUYE
		$\Delta(m) > \Delta(v)$	$\Delta(v) > \Delta(m)$
AUMENTA	MUERTAS	$P = \Delta B(v) + \Delta B(m)$	$P = 0$
		$M = \Delta B(m)$	$M = -\Delta B(v)$
		$D = 0$	$D = -\Delta B(v) - \Delta B(m)$
DISMINUYE	MUERTAS	$P = \Delta B(v)$	$P = 0$
		$M = 0$	$M = -\Delta B(v)$
		$D = -\Delta B(m)$	$D = -\Delta B(v) - \Delta B(m)$

La elección del cuadrante apropiado y de las ecuaciones respectivas de la matriz de decisión, depende de la dirección de los cambios en la biomasa de las raíces vivas y muertas entre dos fechas de muestreo estadísticamente diferentes. Por ejemplo, si en un intervalo de muestreo particular tanto las raíces vivas como las muertas aumentan, las ecuaciones del cuadrante superior izquierdo serían usadas. Si por el contrario las raíces vivas disminuyen y las muertas aumentan, se utilizan las ecuaciones del cuadrante superior derecho; la subdivisión apropiada depende de si el cambio en la cantidad de raíces vivas es mayor o menor que el de las muertas para esas fechas. Este procedimiento se utiliza únicamente cuando el cambio en biomasa de una fecha a la siguiente es estadísticamente significativo, y son estos valores los únicos incluidos en la sumatoria para estimar la productividad, la mortalidad y la desaparición de las raíces finas.

OBSERVACIÓN DIRECTA

Para tener una idea del promedio de vida funcional de las raíces finas y de su tendencia al engrosamiento para formar raíces de diámetros mayores, se realizaron observaciones directas en las parcelas del bosque de referencia. En cada una de éstas se colocaron al azar tres ventanas de observación en el suelo (rizotrones; Fig. 3), con una área de observación real de 150 cm^2 ($15 \times 10 \text{ cm}$) a partir del nivel superficial del suelo y considerando una profundidad visual de 3 mm a partir de la superficie exterior de la ventana (Atkinson 1985). Estas ventanas consistieron de dos placas de cloruro de polivinil (PVC) de $20 \times 25 \text{ cm}$, unidas con silicón en uno de sus bordes formando un ángulo de 90° y enterradas en los primeros 25 cm del suelo. Para enterrar los rizotrones se excavaron bloques de suelo de $20 \times 20 \text{ cm}$ de lado por 25 cm de profundidad. Se colocaron las placas de PVC en uno de los vértices del bloque excavado, y se les sujetó al suelo por medio de dos varillas de alambre rígido enterradas. Las placas se cubrieron con una hoja de plástico negro de $50 \times 50 \text{ cm}$ para

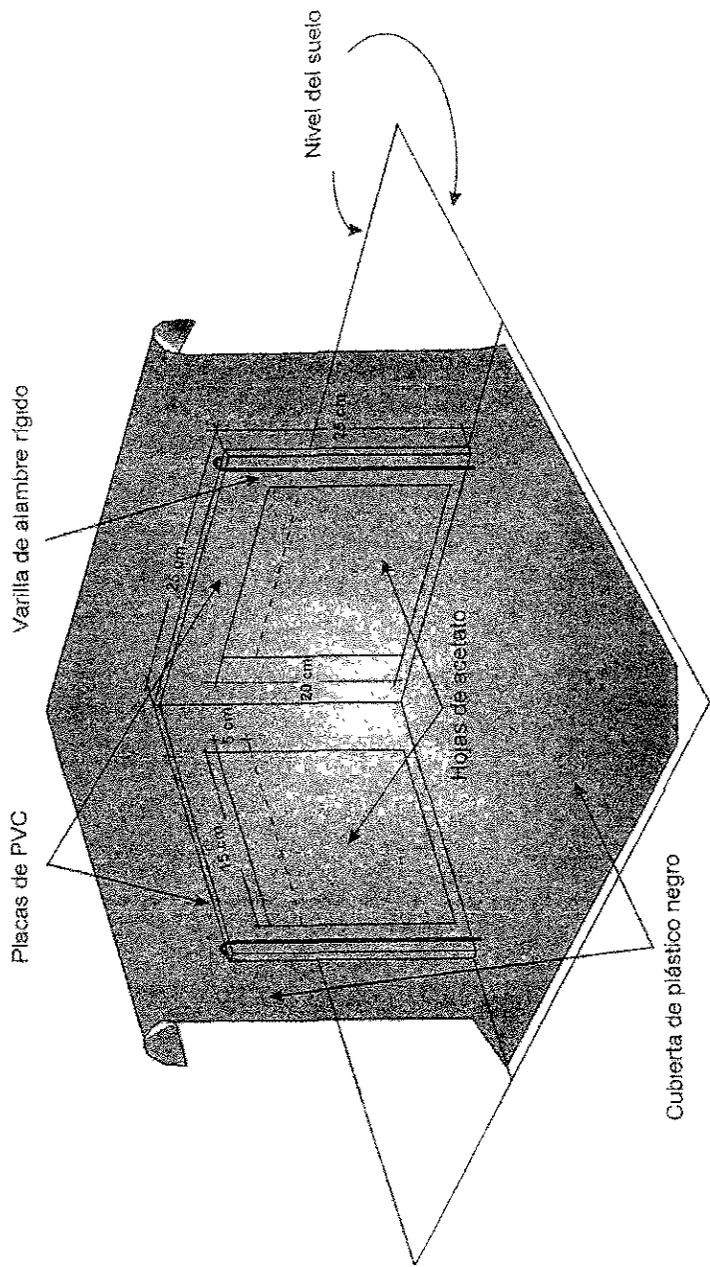


Figura 3. Esquema de las ventanas de observación colocadas en la selva baja de referencia.

evitar el paso de la luz y se rellenaron con el suelo sobrante para evitar desecación del suelo y simular las condiciones originales. Las ventanas se colocaron en la segunda semana de julio de 1993 y a los 5 días de su colocación se realizó una observación exploratoria. Las observaciones se realizaron en agosto, octubre y noviembre del mismo año.

En cada observación se dibujaron las raíces finas vivas y muertas sobre una hoja de acetato transparente, utilizándose plumones de colores diferentes para cada fecha. Se consideraron como raíces vivas aquellas que estuvieron turgentes y con un color claro. Cualquier raíz que se había registrado como viva y que posteriormente había adquirido un color negro, perdido turgencia o desaparecido se registró como muerta en la fecha correspondiente. No se distinguieron estados intermedios entre las raíces vivas y muertas. Con base en los acetatos se estimó el incremento o decremento en longitud de las raíces con el método de Newman (1966) modificado por Tennant (1975).

ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Al realizar mediciones en diferentes tiempos en un mismo individuo, unidad experimental o en un mismo sitio de muestreo, es común que una característica o factor sea medido repetidas veces (Crowder y Hand 1990; von Ende 1993). El problema que surge en estos casos al aplicar un análisis de varianza univariado (ANDEVA), es que a menudo existen correlaciones entre las fechas y éstas hacen que una medición no sea independiente de la otra (Gurevitch y Chester 1986; von Ende 1993; Winer *et al.* 1992), violando un supuesto básico de los análisis paramétricos como el análisis de varianza o de regresión.

El énfasis del presente estudio fue determinar si la dinámica de las raíces finas y su productividad diferían entre la selva perturbada y las parcelas sujetas

a transformación. Por ello, se utilizó un análisis de varianza de medidas repetidas (de aquí en adelante ANDEVAR cf. Potvin *et al.* 1990; $P < 0.10$) con factores fijos y un diseño similar al de parcelas divididas, donde las parcelas son los sujetos, el tiempo el factor dentro de los sujetos y el factor entre-sujetos fueron los tratamientos. Este análisis tomó en cuenta la correlación entre fechas, permitió analizar los patrones de respuesta (formas de las curvas) del o de los factores dentro de los tratamientos y la tendencia de cada dinámica simultáneamente. En diseños con medidas repetidas un supuesto adicional es el de simetría. Este supuesto raramente se cumple en diseños univariados (Gurevich y Chester 1986) y existen factores de corrección como el de Greenhouse-Geisser (Greenhouse y Geisser 1959) y el de Huynh-Feldt (Huynh y Feldt 1970) que permiten realizar este tipo de análisis. En este estudio, por el bajo número de réplicas, sólo se obtuvo la probabilidad de significancia corregida de Huynh-Feldt (ϵ , ver tablas ANDEVAR) para decidir un rechazo o aceptación de las diferencias ($P < 0.10$) en el tiempo y de las dinámicas (ver las probabilidades H-F en las tablas de ANDEVAR). Esta corrección es una medida de la intensidad de la violación del supuesto de simetría (si ϵ tiende a 1, el supuesto se cumple; si ϵ tiende a 0, la violación es más fuerte).

Previo al ANDEVAR, los datos se analizaron para determinar si cumplían los supuestos de normalidad de residuales (prueba de Shapiro-Wilk y gráficas de probabilidad normal) y homoscedasticidad (pruebas univariadas de: C^2 de Bartlett, F_{\max} de Hartley y C de Cochran; prueba de Levene de desviaciones totales). En varias de las fechas de muestreo los datos no presentaron normalidad de residuales e igualdad de varianzas. Por tal motivo, los datos fueron transformados a $\log(X + 1)$.

El ANDEVAR se realizó por separado para todo el perfil de 0 a 10 cm, para cada profundidad y en cada categoría de diámetro, ya que al combinar las diferentes categorías diamétricas de las raíces o utilizar un mayor intervalo de

profundidad del suelo, se puede dar origen a un artificio matemático y no detectar los cambios significativos en las fluctuaciones de la biomasa radical, lo que en términos estadísticos significa enmascarar los datos. Los análisis estadísticos se efectuaron con los programas SYSTAT (Wilkinson 1990) y Statistica (StatSoft 1992). Los resultados de cada análisis se presentan en una tabla ANDEVAR con dos secciones, una para la fuente de variación debida a los efectos *entre-sujetos*; que nos indica si existen o no diferencias en la biomasa promedio entre tratamientos al término de la transformación, y otra para los efectos *dentro-sujetos*. Esta última incluye los efectos principales dentro-sujetos del tiempo, que es relevante interpretar su significado únicamente si su interacción con el factor entre-sujetos (tratamiento x tiempo), es decir la dinámica, no resulta significativamente diferente (Tabachnick y Fidell 1989).

Debido a que la sustitución de especies vegetales de la selva por pastos en las parcelas experimentales se dió hasta la llegada de las lluvias, también se realizó un análisis exploratorio a través de un ANDEVAR adicional para la estación de secas y otro para el período de lluvias (n=3 y n=7 meses, respectivamente), en cada una de las tres profundidades y por categoría de raíces vivas y muertas. Este análisis sirvió para determinar si el efecto de la RTQ sobre la biomasa promedio de raíces finas de la época de secas fue transferido a la de lluvias (acarreo de efecto; Zolman 1993).

Posteriormente, se utilizaron contrastes polinomiales por profundidad para comparar los patrones de respuesta en el tiempo (análisis de tendencias) entre los tratamientos (Winer *et al.* 1992).

El modelo propuesto para el análisis fue:

$$Y_{ijklm} = \mu + Tr_i + Pc_{k(i)} + Sb_{j(k)} + Tp_t + Tr*Tp_{it} + Pc*Tp_{k(i)} + E_{m(ijkl)}$$

Donde: μ es el efecto general, Tr_i es el efecto de Tratamiento ($i = 1,2$; selva y pradera) sobre la biomasa promedio anual de raíces finas vivas o muertas, $Pc_{k(i)}$ es el efecto de Parcelas ($k = 1,2$; unidad experimental) anidado en los respectivos niveles de Tratamiento, $Sb_{j(k)}$ son Submuestras dentro de Parcelas ($j = 1..8$; unidad de muestreo), Tp_t es el efecto Tiempo ($t = 1..10$), $Tr*Tp_{it}$ es la interacción Tratamiento×Tiempo (diferencias en dinámica), $Pc*Tp_{k(i)}$ es la interacción Parcela×Tiempo y, $E_{m(ijkl)}$ es el término de Error; el subíndice m indica que el error experimental está anidado dentro de las observaciones individuales.

El modelo tiene dos fuentes de variación que contribuyen a la varianza aplicable a las comparaciones entre tratamientos; el *error de muestreo* y *error experimental* (Steel y Torrie 1980). Por lo que se incluyó el término $Sb_{j(k)}$ para separar estos errores y evitar la pseudoreplicación estadística (Crawley 1993). Dado que los efectos de los tratamientos se miden en diferentes sujetos (parcelas), entonces $Pc_{k(i)}$ es el término de error apropiado para Tr_i (efectos entre-sujetos) y $Pc*Tp_{k(i)}$ es el apropiado para Tp_t y $Tr*Tp_{it}$ (efectos dentro-sujetos) (Winer *et al.* 1992).

RESULTADOS

PROFUNDIDAD DE 0-2 cm

RESPUESTA DE LAS RAÍCES FINAS A LA QUEMA

Un día después de la quema (abril), la biomasa de raíces finas vivas disminuyó de 12.02 g m^{-2} (marzo) a 5.42 g m^{-2} (Abril, $F_{1,2}=18.2$; $P=0.05$) en las *parcelas transformadas*. Cuando se comparó este valor con la biomasa de raíces vivas de la *selva* (10.75 g m^{-2}) también hubo diferencias ($F_{1,2}=8.94$; $P=0.09$). Este mismo comportamiento se presentó en mayo inclusive ($F_{1,2}=8.8$; $P=0.09$). Las raíces muertas también disminuyeron de 17.4 a 11.8 g m^{-2} ($F_{1,2}=203.1$; $P=0.005$) aunque la mortalidad aumentó posteriormente ($F_{1,2}=21.9$; $P=0.04$) (Fig. 4b). Lo anterior sugiere un efecto puntual de la quema en la biomasa de las raíces vivas y muertas.

DINÁMICA ESTACIONAL

Después de la época seca, la biomasa de raíces vivas en la *selva* aumentó ($F_{1,2}=9.1$; $P=0.09$) hasta un valor máximo de 46.8 g m^{-2} en agosto (lluvias), para luego disminuir ($F_{1,2}=44.3$; $P=0.02$) a 6.9 g m^{-2} en enero (Fig. 4a). Las raíces muertas llegaron a su máximo entre mayo y julio (22.5 g m^{-2}) y disminuyeron con ligeras fluctuaciones por el resto del año. En la *pradera* (Fig. 4b), la biomasa de raíces vivas aumentó significativamente ($F_{1,2}=8.94$; $P=0.096$) después de iniciadas las lluvias hasta 25.8 g m^{-2} en agosto, para luego disminuir al mínimo de 6.2 g m^{-2} en enero ($F_{1,2}=14.0$; $P=0.06$), valor similar al registrado en la *selva*. Las raíces muertas disminuyeron durante las lluvias a un mínimo de 8.4 g m^{-2} en agosto ($F_{1,2}=93.6$; $P=0.01$) y mostraron variaciones similares a la *selva* el resto del período de muestreo.

El ANDEVAR global mostró una mayor biomasa promedio de raíces vivas en la *selva* que en la *pradera* aunque la dinámica en ambas fue similar (Tabla 2). La biomasa promedio anual de las raíces muertas no difirió entre la *selva* y

la *pradera* y la dinámica temporal de ambos tratamientos también fue similar (Tabla 3) Dado que las dinámicas no fueron diferentes entre *selva* y *pradera*, el análisis con respecto al tiempo (análisis de tendencias) sugiere que existió una variación significativa y similar de ambos tratamientos, tanto en las raíces vivas como las muertas, con una producción y mortalidad que no fueron constantes sino que se ajustaron a una tendencia cuadrática probablemente debida a la estacionalidad

Tabla. 2. Resultados del ANDEVAR al comparar el sistema de las raíces finas vivas (< 1 mm) de la *selva* y la *pradera* en la profundidad de 0-2 cm

FUENTE	gl	Cuadrados Medios	F	P	H-F
Tratamiento (Biomasa promedio)	1	6 076	58 65	0.017	---
Error	2	0 104			
Mes (Tiempo)	9	1 286	5 292	0 001	0.001
Trat*Mes (Dinámica)	9	0 261	1 075	0 425	0 425
Error	18	0 243			
Huynh-Feldt (ϵ):		1.0000			
POLINOMIALES.					
Primer orden					
Mes	1	0 079	3 586	0 394	---
Trat*Mes	1	0 030	1 347	0.377	---
Error	2	0 022			
Segundo Orden					
Mes	1	6 460	809 01	0.001	---
Trat*Mes	1	1 173	134 39	0 007	---
Error	2	0.008			

Tabla. 3. Resultados del ANDE'VAR al comparar el sistema de las raíces finas muertas (< 1 mm) de la selva y la pradera en la profundidad de 0-2 cm

FUENTE	gl	Cuadrados Medios	F	P	H-F
Tratamiento (Biomasa promedio)	1	0.283	1.78	0.314	---
Error	2	0.159			
Mes (Tiempo)	9	0.232	2.586	0.041	0.041
Trat*Mes (Dinámica)	9	0.172	1.908	0.116	0.116
Error	18	0.090			
Huynh-Feldt (ϵ):		1.0000			
POLINOMIALES:					
Primer orden					
Mes	1	0.008	0.824	0.542	---
Trat*Mes	1	0.001	0.051	0.909	---
Error	2	0.010			
Segundo Orden					
Mes	1	0.105	5.940	0.135	---
Trat*Mes	1	1.066	60.177	0.016	---
Error	2	0.018			

PROFUNDIDAD DE 2-5 cm

RESPUESTA DE LAS RAÍCES FINAS A LA QUEMA

Un día después de la quema de las *parcelas experimentales*, las raíces vivas no presentaron diferencias estadísticas con respecto al mes anterior (marzo) ni con respecto a la *selva*. Sin embargo, la disminución posterior sugiere que sí la hubo un mes después (mayo) ($F_{1,2}=8.84$, $P=0.096$) (Fig. 4d). Por su parte, las raíces muertas no presentaron diferencias ni en el momento de la quema ni un mes después ($P > 0.1$)

DINAMICA ESTACIONAL

Una vez iniciada la época de lluvias, la biomasa de raíces vivas de la *selva* aumentó significativamente a su máximo (38.1 g m^{-2}) en julio ($F_{1,2}=23.2$; $P=0.04$) (Fig. 4c). Posteriormente, disminuyó gradualmente hasta un mínimo de 7.9 g m^{-2} en enero ($F_{1,2}=102.5$; $P=0.01$). Nuevamente, las raíces muertas en esta profundidad disminuyeron hasta alcanzar un mínimo en agosto (8.4 g m^{-2}) diferente ($F_{1,2}=37.2$; $P=0.03$) del valor registrado en mayo.

Las raíces vivas en la *pradera* también aumentaron significativamente con las lluvias a un máximo de 27.5 g m^{-2} en julio ($F_{1,2}=45.3$; $P=0.02$) y disminuyeron a 7.6 g m^{-2} en febrero ($F_{1,2}=49.6$; $P=0.02$). Las raíces muertas, al igual que en la *selva*, llegaron a su valor mínimo en agosto (8.4 g m^{-2} ; $F_{1,2}=19.1$; $P=0.05$) (Fig. 4d).

Los resultados del análisis estadístico global, mostraron que la biomasa promedio de las raíces vivas y la dinámica no difirieron entre la *selva* y la *pradera*. Sin embargo, ambos sistemas presentaron variaciones significativas, aunque similares, con el tiempo ajustándose de nuevo a una tendencia cuadrática (Tabla 4). La biomasa promedio de las raíces muertas tampoco difirió entre la *selva* y la *pradera*, pero aparentemente la RTQ indujo una dinámica temporal diferente en la *pradera* (Tabla 5). El análisis de tendencias de las dinámicas no mostró evidencias de ajustes lineales ni cuadráticos. Sin embargo, el valor significativo del polinomio de segundo orden para el factor mes sugiere una posible tendencia cuadrática (Tabla 5).

Tabla 4. Resultados del ANDEVAR al comparar el sistema de las raíces finas vivas (< 1 mm) de la selva y la pradera en la profundidad de 2-5 cm

FUENTE	gl	Cuadrados Medios	F	P	H-F
Tratamiento (Biomasa promedio)	1	0.342	0.965	0.429	---
Error	2	0.354			
Mes (Tiempo)	9	1.017	9.231	0.000	0.000
Trat*Mes (Dinámica)	9	0.178	1.613	0.185	0.185
Error	18	0.110			
Huynh-Feldt (ε):		1.0000			
POLINOMIALES:					
Primer orden					
Mes	1	1.650	76.629	0.013	---
Trat*Mes	1	0.025	1.152	0.395	---
Error	2	0.022			
Segundo Orden					
Mes	1	4.816	225.18	0.004	---
Trat*Mes	1	0.006	0.290	0.644	---
Error	2	0.021			

Tabla 5. Resultados del ANDEVAR al comparar el sistema de las raíces finas muertas (< 1 mm) de la selva y la pradera en la profundidad de 2-5 cm

FUENTE	gl	Cuadrados Medios	F	P	H-F
Tratamiento (Biomasa promedio)	1	0.054	0.243	0.671	---
Error	2	0.221			
Mes (Tiempo)	9	0.582	9.987	0.000	0.000
Trat*Mes (Dinámica)	9	0.120	2.067	0.091	0.091
Error	18	0.058			
Huynh-Feldt (ε):		1.0000			
POLINOMIALES:					
Primer orden					
Mes	1	0.034	1.330	0.686	---
Trat*Mes	1	0.019	0.754	0.384	---
Error	2	0.025			
Segundo Orden					
Mes	1	1.094	40.495	0.024	---
Trat*Mes	1	0.070	2.586	0.249	---
Error	2	0.027			

PROFUNDIDAD DE 5-10 cm

RESPUESTA DE LAS RAÍCES FINAS A LA QUEMA

La biomasa de raíces finas vivas, aunque disminuyó, no fue diferente estadísticamente ($P > 0.1$) antes y después de la quema (Fig. 4f). Las raíces muertas, aunque tuvieron una disminución en abril y un aumento en mayo tampoco sufrieron un efecto puntual de la quema ($P > 0.1$) (Fig. 4f).

DINÁMICA ESTACIONAL

En esta profundidad, las raíces finas vivas de la *selva* tuvieron una dinámica contrastante con las otras dos profundidades. A pesar de la llegada de las lluvias, la biomasa en julio (28.4 g m^{-2}) no fue diferente ($P > 0.1$) a la de mayo y únicamente al final del período de estudio (febrero) hubo una disminución significativa ($F_{1,2}=336.3$; $P=0.003$). En cambio, las raíces finas muertas se comportaron de manera similar a las otras dos profundidades, registrando un mínimo de biomasa (9.1 g m^{-2}) en agosto ($F_{1,2}=428.4$; $P=0.002$). En la *pradera*, al igual que en las otras profundidades, las raíces finas vivas aumentaron a su máximo de 33.4 g m^{-2} en julio ($F_{1,2}=44.7$; $P=0.02$) y disminuyeron hasta un mínimo de 12.3 g m^{-2} en febrero ($F_{1,2}=463.5$; $P=0.002$) (Fig. 4f). Las raíces muertas, de forma similar, disminuyeron hasta un valor mínimo en agosto (6.16 g m^{-2}) ($F_{1,2}=700.9$; $P=0.001$). El ANDEVAR no mostró diferencia en la biomasa promedio anual de raíces finas vivas entre la *selva* y la *pradera*. En ambos tratamientos la biomasa varió con el tiempo pero de forma similar (Tabla 6). La biomasa promedio de raíces muertas tampoco difirió entre la *selva* y la *pradera*; sin embargo, la dinámica fue diferente en los tratamientos (Tabla 7).

Tabla. 6. Resultados del ANDEVAR al comparar el sistema de las raíces finas vivas (< 1 mm) de la selva y la pradera en la profundidad de 5-10 cm

FUENTE	gl	Cuadrados Medios	F	P	H-F
Tratamiento (Biomasa promedio)	1	0.008	0.034	0.871	---
Error	2	0.224			
Mes (Tiempo)	9	0.066	8.712	0.000	0.000
Trat*Mes (Dinámica)	9	0.014	1.746	0.150	0.150
Error	18	0.006			
Huynh-Feldt (ϵ):		1.0000			
POLINOMIALES					
Primer orden					
Mes	1	2.221	48.171	0.020	---
Trat*Mes	1	0.011	0.239	0.673	---
Error	2	0.046			
Segundo Orden					
Mes	1	1.930	31.723	0.030	---
Trat*Mes	1	0.000	0.008	0.937	---
Error	2	0.061			

Tabla. 7. Resultados del ANDEVAR al comparar el sistema de las raíces finas muertas (< 1 mm) de la selva y la pradera en la profundidad de 5-10 cm

FUENTE	gl	Cuadrados Medios	F	P	H-F
Tratamiento (Biomasa promedio)	1	0.018	1.496	0.346	---
Error	2	0.012			
Mes (Tiempo)	9	0.828	14.188	0.000	0.000
Trat*Mes (Dinámica)	9	0.164	2.818	0.029	0.029
Error	18	0.058			
Huynh-Feldt (ϵ):		1.0000			
POLINOMIALES:					
Primer orden					
Mes	1	0.207	14.727	0.062	---
Trat*Mes	1	0.147	10.436	0.084	---
Error	2	0.014			
Segundo Orden					
Mes	1	2.827	98.231	0.010	---
Trat*Mes	1	0.068	2.379	0.263	---
Error	2	0.029			

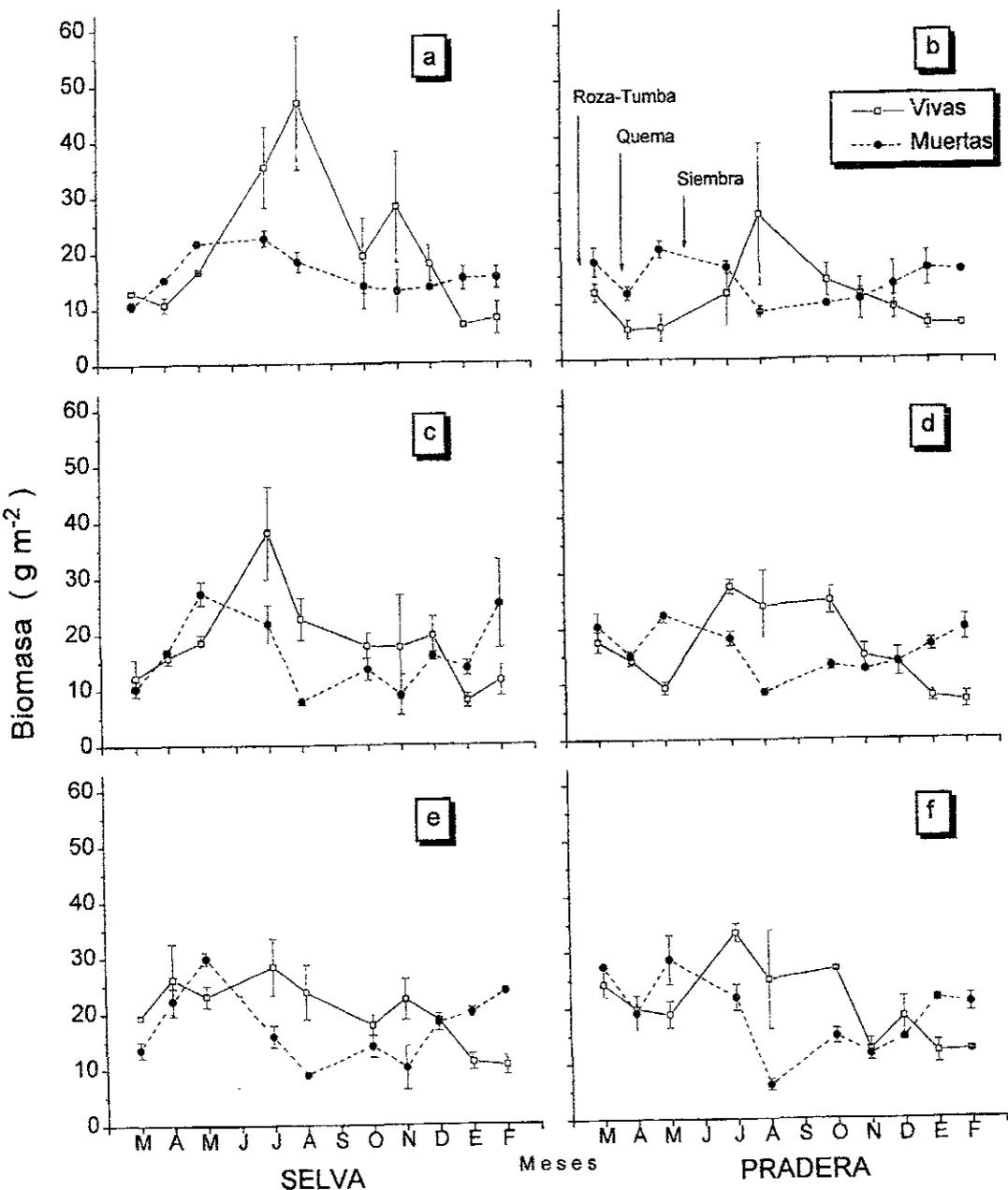


Figura 4. Dinámica de las raíces finas vivas y muertas por profundidad del suelo, donde (a-b) = 0-2 cm; (c-d) = 2-5 cm y (e-f) = 5-10 cm. Los valores de los meses son las medias combinadas de las parcelas (n=2) por tratamiento con n=8 submuestras por parcela. Las líneas verticales representan \pm un error estándar.

PROFUNDIDAD DE 0-10 cm (Todo el perfil)

En la *selva*, la biomasa de raíces vivas se incrementó sucesivamente en la época seca de 44.5 g m⁻² en marzo a 58.2 g m⁻² en mayo, aumento que fue estadísticamente significativo ($F_{1,2}=23.6$; $P=0.04$) (Fig. 5a). Las raíces muertas también aumentaron de 34.6 a 78.9 g m⁻² en los mismos meses ($F_{1,2}=20.0$; $P=0.046$). Ya iniciada la temporada de lluvias, la producción de raíces finas llegó a su máximo en julio (101.8 g m⁻²), cantidad que difirió de la registrada en el último mes de la época seca (mayo; $F_{1,2}=38.4$; $P=0.025$). La biomasa de raíces muertas disminuyó significativamente a un mínimo de 35.3 g m⁻² en agosto y también fue diferente ($F_{1,2}=175.1$; $P=0.006$) a la biomasa del último mes de la época seca (mayo)

En las *parcelas transformadas* después de la quema la respuesta de las raíces finas vivas fue distinta a la selva. Existió un efecto inmediato al mes siguiente (abril) y la biomasa disminuyó de 53.3 g m⁻² a 39.4 g m⁻² ($F_{1,2}=74.0$; $P=0.013$). La disminución de biomasa continuó hasta llegar a 33.9 g m⁻² en mayo ($F_{1,2}=23.7$; $P=0.04$) (Fig. 5b). Las raíces muertas también disminuyeron por los efectos de la quema ($F_{1,2}=68.5$; $P=0.014$) y aumentaron posterior a ésta a 70.8 g m⁻² ($F_{1,2}=18.0$; $P=0.05$). Durante la temporada de lluvias, las raíces finas vivas aumentaron hasta llegar al valor máximo de 74.8 g m⁻² entre julio-agosto ($F_{1,2}=18.7$; $P=0.05$), meses durante los cuales las raíces muertas disminuyeron ($F_{1,2}=96.7$; $P=0.01$) a su valor mínimo de 23.0 g m⁻². Tanto en la pradera como en la selva la biomasa de raíces finas vivas disminuyó y avanzada la sequía (enero) y la de las muertas aumentó (Fig. 5a,b).

Los resultados del ANDEVAR mostraron que tanto la biomasa promedio anual como la dinámica de las raíces vivas finas no difirió entre la *selva* y la *pradera* (Tabla 8). El tiempo afectó significativamente las tendencias de la producción de raíces; éstas no fueron constantes y presentaron tendencias cuadráticas en el tiempo de estudio. En contraste, las raíces muertas tuvieron dinámicas temporales diferentes en ambos tratamientos. Cada curva mostró una mortalidad que no fue constante sino que se ajustó a una función con tendencia cuadrática de manera independiente (Tabla 9; Fig. 5b).

Tabla. 8. Resultados del ANDEVAR al comparar el sistema de las raíces finas vivas (< 1 mm) de la selva y la pradera en todo el perfil de 0-10 cm

FUENTE	gl	Cuadrados Medios	F	P	H-F
Tratamiento (Biomasa promedio)	1	0.754	2.928	0.229	---
Error	2	0.257			
Mes (Tiempo)	9	0.883	10.703	0.000	0.000
Trat*Mes (Dinámica)	9	0.095	1.150	0.381	0.381
Error	18	0.083			
Huynh-Feldt (ε):		1.0000			
POLINOMIALES:					
Primer orden					
Mes	1	1.684	118.91	0.008	---
Trat*Mes	1	0.004	0.250	0.667	---
Error	2	0.014			
Segundo Orden					
Mes	1	4.728	1137.9	0.001	---
Trat*Mes	1	0.086	20.785	0.045	---
Error	2	0.014			

Tabla. 9. Resultados del ANDEVAR al comparar el sistema de las raíces finas muertas (< 1 mm) de la selva y la pradera en todo el perfil de 0-10 cm

FUENTE	gl	Cuadrados Medios	F	P	H-F
Tratamiento (Biomasa promedio)	1	0.000	0.001	0.973	---
Error	2	0.102			
Mes (Tiempo)	9	0.518	8.747	0.000	0.000
Trat*Mes (Dinámica)	9	0.122	2.051	0.093	0.093
Error	18	0.059			
Huynh-Feldt (ε):		1.0000			
POLINOMIALES:					
Primer orden					
Mes	1	0.107	3.115	0.220	---
Trat*Mes	1	0.048	1.385	0.360	---
Error	2	0.034			
Segundo Orden					
Mes	1	1.115	73.866	0.013	---
Trat*Mes	1	0.302	19.998	0.047	---
Error	2	0.015			

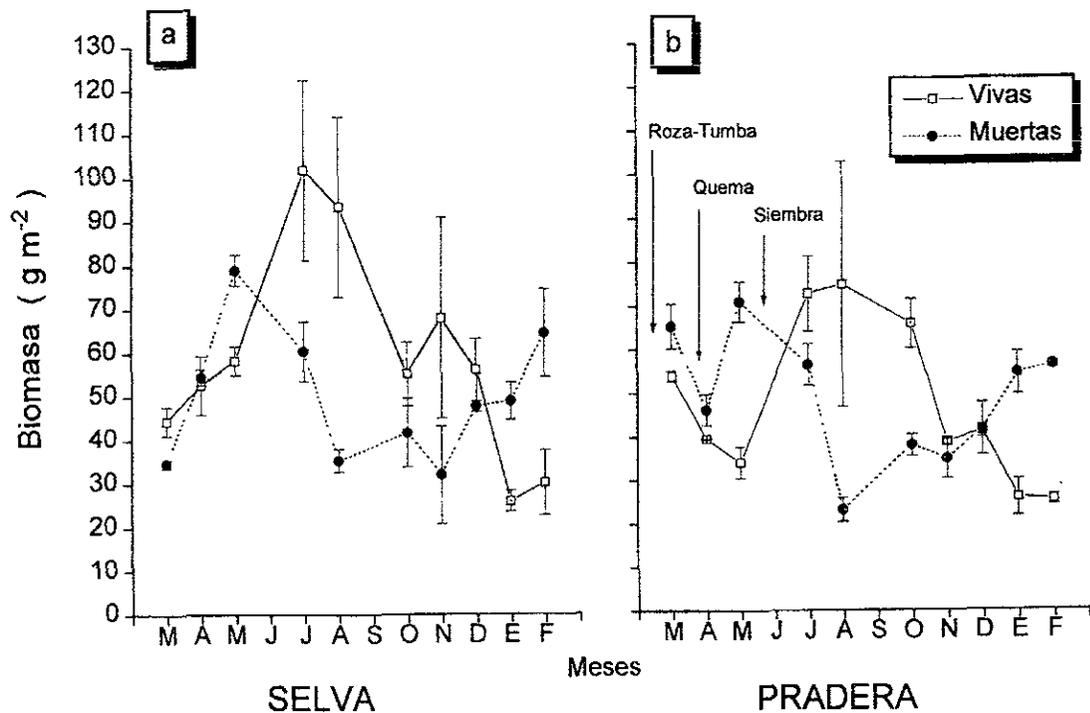


Figura 5. Dinámica de las raíces finas vivas y muertas en la profundidad del suelo de 0 - 10 cm. Los valores de los meses son las medias combinadas de las parcelas (n = 2) por tratamiento, con n = 8 submuestras por parcela. Las líneas verticales representan \pm un error estándar.

Los valores de biomasa anual promedio para cada profundidad y de 0 a 10 cm (media y desviación estándar, secas n=3; lluvias n=7; anual n=10) se presentan en la Tabla 10. Como se observa, de 0-2 cm de profundidad la biomasa de raíces finas vivas de la *selva* mostró un 72% de incremento durante el cambio de la temporada seca a húmeda, mientras que en la *pradera* el aumento fue de 57%. De 2-5 cm también hubo un aumento pero fue similar en ambos sistemas (24% y 25%; *selva* y *pradera*, respectivamente). En contraste, de 5-10 cm la biomasa de raíces vivas disminuyó tanto en la *selva* (17%) como la *pradera* (5%). Respecto a la biomasa de raíces finas muertas, en la profundidad de 0-2 cm mientras la *selva* se mantuvo sin cambios en la *pradera* la biomasa de raíces disminuyó un 21% durante el cambio de estación. De 2-5 y de 5-10 cm la biomasa disminuyó en ambos tratamientos, aunque fue ligeramente mayor en la *pradera*.

Tabla. 10. Biomasa promedio por estaciones y anual de raíces finas por tratamiento, profundidad y categoría

Profundidad y Categoría	BIOMASA PROMEDIO DE RAÍCES FINAS (g m ⁻² ± DE)					
	SELVA			PRADERA		
	Secas	Lluvias	Anual	Secas*	Lluvias	Anual
0-2 cm						
Vivas	13.4 ± 2.9	23.1 ± 14.5	20.2 ± 12.8	7.7 ± 3.7	12.1 ± 6.7	10.8 ± 6.1
Muertas	15.8 ± 5.5	15.9 ± 3.4	15.9 ± 3.8	16.3 ± 4.1	12.9 ± 3.3	13.9 ± 3.7
2-5 cm						
Vivas	15.5 ± 3.2	19.3 ± 9.7	18.1 ± 8.2	13.7 ± 4.2	17.1 ± 8.5	16.1 ± 7.4
Muertas	18.2 ± 8.6	15.3 ± 6.4	16.2 ± 6.7	19.3 ± 3.8	14.7 ± 3.9	16.1 ± 4.3
5-10 cm						
Vivas	22.9 ± 3.4	19.0 ± 6.5	20.2 ± 5.9	21.0 ± 2.9	20.0 ± 8.5	20.3 ± 7.1
Muertas	22.0 ± 8.1	15.9 ± 5.3	17.8 ± 6.5	25.1 ± 5.2	15.9 ± 5.9	18.6 ± 7.0
0-10 cm						
Vivas	51.8 ± 6.9	61.4 ± 28.8	58.5 ± 24.2	42.4 ± 10.3	49.2 ± 21.5	47.2 ± 18.5
Muertas	56.0 ± 22.1	47.2 ± 12.1	49.8 ± 15.0	60.7 ± 13.0	43.5 ± 12.8	48.6 ± 14.7

* En este período ocurrió la RTQ

ANDEVAR EXPLORATORIO ADICIONAL

Los resultados (Tabla 11), muestran que fue únicamente en la profundidad de 0-2 cm donde hubo una disminución significativa de la biomasa promedio de las raíces finas, tanto en la temporada seca ($P=0.068$, $n=3$) como en la húmeda ($P=0.024$, $n=7$). De esta manera, la transferencia del efecto de la RTQ sobre la biomasa promedio de raíces finas de una estación a otra, fue significativa y real sólo en los primeros 2 cm del suelo

La dinámica de las raíces finas de la época seca se vio afectada por la RTQ, presentando cambios significativos en las raíces vivas y muertas casi para todas las profundidades (excepto raíces vivas de 5-10 cm; Tabla 11). En contraste, la dinámica de las raíces durante las lluvias no presentó cambio significativo alguno. Esto sugiere que el efecto de la RTQ sobre la dinámica no fue transferido de una estación a otra

Tabla. 11. ANDEVAR adicional para la biomasa de raíces finas vivas y muertas de cada profundidad en la estación seca ($n=3$) y húmeda ($n=7$) Únicamente se presentan los resultados para la biomasa promedio (**tratamientos**) y la dinámica (**trat*tiempo**) de raíces finas

Profundidad	Categoría	Fuente de variación	P ^{SECAS}	P ^{LLUVIAS}
0-2 cm	vivas	Tratamiento	0.068	0.025
		Trat*Mes	0.091	0.547
	Muertas	Tratamiento	0.463	0.267
		Trat*Mes	0.019	0.349
2-5 cm	Vivas	Tratamiento	0.222	0.517
		Trat*Mes	0.023	0.506
	Muertas	Tratamiento	0.421	0.791
		Trat*Mes	0.052	0.420
5-10 cm	Vivas	Tratamiento	0.469	0.871
		Trat*Mes	0.228	0.180
	Muertas	Tratamiento	0.088	0.889
		Trat*Mes	0.069	0.158
0-10 cm	vivas	Tratamiento	0.125	0.301
		Trat*Mes	0.005	0.684
	Muertas	Tratamiento	0.182	0.626
		Trat*Mes	0.004	0.596

* Probabilidad corregida por Huynh-Feldt

DISTRIBUCIÓN VERTICAL DE LA BIOMASA DE RAÍCES FINAS

El promedio de biomasa estandarizada por cm de profundidad (índice indirecto de densidad) mostró que, en la selva, las raíces finas tienen una "densidad" mayor en los primeros 2 cm del suelo que en el resto del perfil (Tabla 12). La diferencia más notable en la "densidad" de raíces finas vivas entre la selva y la pradera, tanto en la época seca como en la de lluvias, también ocurrió de 0-2 cm de profundidad.

Tabla. 12. Promedios estandarizados (por estación y anual) de la biomasa de raíces finas vivas y muertas por tratamiento y profundidad. Los valores son la media anual ($n=10$) secas ($n=3$) y lluvias ($n=7$)

CATEGORIA / PROFUNDIDAD	BIOMASA PROMEDIO ($\text{g m}^{-2} \text{cm}^{-1} \pm \text{DE}$)					
	Secas *		Lluvias		Anual	
	Selva	Pradera *	Selva	Pradera	Selva	Pradera
Vivas						
0-2 cm	6.7 \pm 1.5	3.9 \pm 1.9	11.6 \pm 7.3	6.0 \pm 3.4	10.1 \pm 6.4	5.4 \pm 3.1
2-5 cm	5.2 \pm 1.1	4.6 \pm 1.4	6.4 \pm 3.2	5.7 \pm 2.8	6.0 \pm 2.7	5.4 \pm 2.5
5-10 cm	4.6 \pm 0.7	4.2 \pm 0.6	3.8 \pm 1.3	4.0 \pm 1.7	4.0 \pm 1.2	4.1 \pm 1.4
Muertas						
0-2 cm	7.9 \pm 2.8	8.2 \pm 2.0	8.0 \pm 1.7	6.4 \pm 1.6	8.0 \pm 1.9	7.0 \pm 1.8
2-5 cm	6.1 \pm 2.9	6.4 \pm 1.3	5.1 \pm 2.1	4.9 \pm 1.3	5.4 \pm 2.2	5.4 \pm 1.4
5-10 cm	4.4 \pm 1.6	5.0 \pm 1.0	3.2 \pm 1.1	3.2 \pm 1.2	3.6 \pm 1.3	3.7 \pm 1.4

* En este período ocurrió la RTQ

La distribución relativa (%) promedio por centímetro de profundidad de las raíces finas vivas mostró un mayor porcentaje en la profundidad de 0-2 cm en la selva con una marcada estratificación (Tabla 13) mientras que la pradera presentó

una distribución relativa más homogénea con la profundidad. La biomasa de las raíces finas muertas mostró una distribución relativa estratificada y con valores similares en la selva y la pradera (Tabla 13).

Tabla. 13. Promedios relativos anuales de la biomasa de raíces finas vivas y muertas por tratamiento y profundidad.

PROFUNDIDAD	BIOMASA PROMEDIO (% cm ³ ± DE)			
	Vivas		Muertas	
	Selva	Pradera	Selva	Pradera
0-2 cm	47 ± 9.1	36 ± 7.8	48 ± 8.6	44 ± 4.7
2-5 cm	31 ± 5.2	35 ± 4.7	31 ± 5.7	34 ± 1.6
5-10 cm	22 ± 5.8	29 ± 6.2	21 ± 4.1	22 ± 3.4

Durante casi todo el año la mayor proporción de raíces finas vivas en la selva se presentó en los primeros 2 cm del suelo conservando una estratificación marcada (Fig. 6a). En agosto cuando se alcanzó el pico de biomasa de raíces finas vivas, el 65% estuvo concentrada en los 2 cm superiores del suelo. En contraste, después de la quema y en los siguientes 4 meses, la proporción de raíces finas vivas en la pradera en la profundidad de 0-2 cm disminuyó considerablemente (Fig. 6b). Asimismo, la distribución relativa de la biomasa no fue tan estratificada como en la selva a través del año. La distribución relativa de raíces finas muertas fue estratificada tanto en la selva como en la pradera (Fig. 6c y 6d). Al igual que en el caso de las raíces vivas, el mayor porcentaje de las

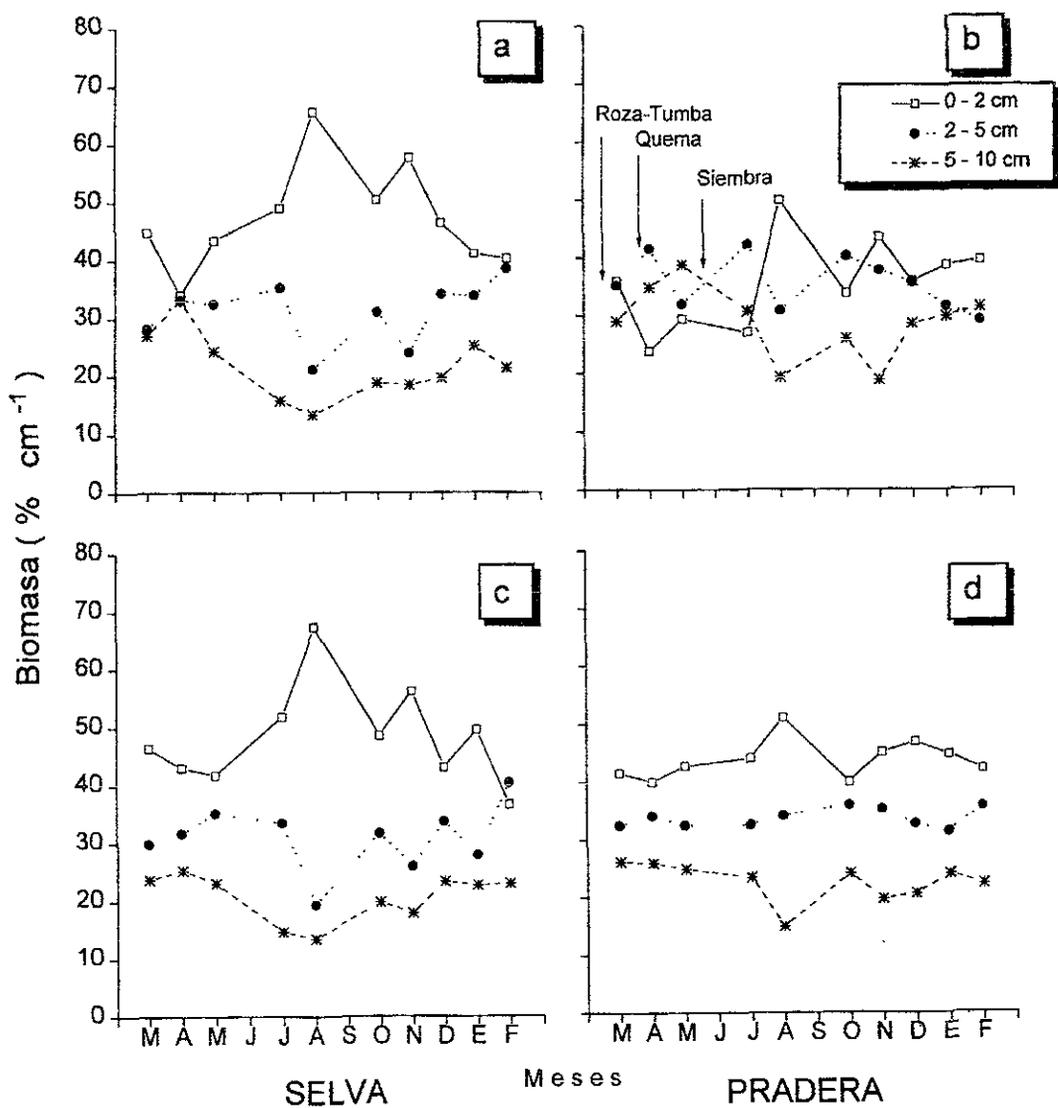


Figura 6. Distribución relativa de la biomasa de las raíces finas vivas (a-b) y muertas (c-d) por centímetro lineal en los dos tratamientos y las tres profundidades del suelo.

raíces muertas se presentó en agosto con un valor mayor al 65% en los primeros 2 cm del suelo. En contraste con las raíces finas vivas, la RTQ no afectó la distribución relativa de las raíces muertas (Fig 6d)

PRODUCTIVIDAD Y MORTALIDAD

La productividad total de raíces finas fue sustancialmente más alta en la selva que en la pradera y en particular en los primeros 5 cm del suelo (Tabla 14). Del total de la productividad estimada de 0 a 10 cm de profundidad, aproximadamente el 86% en la *selva* y el 76% en la *pradera* estuvo comprendida de 0 a 5 cm. La mortalidad de raíces también fue mayor en la selva que en la pradera pero la desaparición no. Las tasas de recambio fueron similares en ambos ecosistemas excepto en la profundidad de 2-5 cm, en donde la *selva* presentó un 33% más que la *pradera* (Tabla 14)

Tabla. 14. Productividad (P), mortalidad (M), desaparición (D) y tasa de recambio (año⁻¹) de raíces finas en la selva y la pradera en cada profundidad del suelo (g m⁻² año⁻¹)

Profundidad (cm)	SELVA				PRADERA			
	P	M*	D	Tasa de Recambio	P	M*	D	Tasa de Recambio
0-2	75.8	66.7	90%	3.8	41.6	39.3	95%	3.9
2-5	71.2	72.5	59%	3.9	41.1	46.4	92%	2.6
5-10	33.5	48.9	69%	1.7	34.8	41.3	100%	1.7
TOTALES	180.5	188.1	73%		116.5	126	96%	

* Pueden dar valores mayores a la productividad debido a un artificio en los cálculos. Si la mortalidad es mayor que la productividad significa que el total de biomasa viva murió

VENTANAS DE OBSERVACIÓN

La primera exploración de las ventanas de observación se realizó a los 5 días de haber sido colocadas en el campo. Se observó la emergencia de los primeros puntos de contacto de las raíces con la pared de las ventanas. Basados en el supuesto de una visibilidad de 0.3 cm de profundidad (ver métodos) se estimó una longitud promedio de 9 cm por ventana (Tabla 15). A los 41 días (agosto) la longitud de las raíces finas aumentó a 145 cm por ventana y posteriormente tuvo un comportamiento errático. Así, en el intervalo entre el 21 de julio y el 31 de agosto se desarrollaron en promedio 145 cm de raíces finas nuevas. Para octubre la longitud de raíces nuevas disminuyó y en noviembre tuvo un pequeño aumento. La longitud de raíces muertas registró su máximo en octubre. Al término de las observaciones 14 cm de raíces (aprox. 10 %) permanecieron en la categoría de raíces finas vivas. Esto significa que algunas raíces finas pueden permanecer vivas al menos 9.5 semanas. Asimismo, los resultados mostraron que aproximadamente el 20% de las raíces finas cambiaron de categoría diamétrica durante el período de observación (Tabla 15)

Tabla 15. Longitud promedio (cm) de las raíces medidas a través de las ventanas de observación (rizotrones) en la selva baja caducifolia en Chamela ($n=6 \pm 1$ D.E.)

LONGITUD DE RAÍCES FINAS	FECHA (Días)				
	Colocación 16 jul/93 0 días	Emergencia 21 jul/93 5 días	Tiempo 1 31 ago/93 46 días	Tiempo 2 16 oct/93 92 días	Tiempo 3 15 nov/93 122 días
Longitud	0	9 ±4	145 ±52	57 ±9	71 ±27
Nuevas	0	9 ±4	145 ±52	35 ±6	43 ±17
Muertas	0	0	3 ±4	87 ±37	40 ±5
Proviene de la Fecha Anterior	0	0	9 ±4 (100%)	21 ±9 (14%)	14 ±10 (9.7%) ^a 15 ±6 (26%) ^b
Aumentaron su Diámetro > 1mm	0	0	0	15 ±9 (10%)	5 ±3 (8.8%),

^a Proviene de agosto

^b Proviene de octubre

RAÍCES PEQUEÑAS

De 0 a 10 cm de profundidad, en la *pradera* se observó una aparente disminución de la cantidad de biomasa de raíces pequeñas (1-5.0 mm de diámetro) hacia el final del periodo de estudio (Fig. 7a). Una tendencia similar se observó, sobre todo, en las profundidades de 2-5 y 5-10 cm (Fig. 7c y d). Al realizar el ANDEVAR utilizando los datos de la profundidad total (0-10 cm) y para cada una de las profundidades, no se encontró diferencias estadísticas ($P > 0.1$) en la biomasa promedio anual, estacionalidad y dinámica entre los tratamientos de *selva* y *pradera*. La tabla 16 resume los valores de biomasa promedio anuales y por estación.

Tabla 16. Biomasa de raíces pequeñas con diámetro de 1 a 5.0 mm (Vivas+Muertas) por tratamiento, profundidad y estación. Los valores son la media anual ($n=10$) secas ($n=3$) y lluvias ($n=7$), ($\pm 1 D.E.$)

Profundidad y Estación	BIOMASA PROMEDIO (g m ⁻² \pm D.E.)	
	SELVA	PRADERA
0-10 cm		
ANUAL	115.5 \pm 25.0	101.9 \pm 28.7
Secas	126.9 \pm 30.6	127.2 \pm 35.6
Lluvias	110.6 \pm 23.1	90.9 \pm 18.8
0-2 cm		
ANUAL	18.3 \pm 4.1	21.3 \pm 8.3
Secas	20.7 \pm 4.3	27.3 \pm 9.7
Lluvias	17.3 \pm 3.9	18.7 \pm 6.8
2-5 cm		
ANUAL	32.6 \pm 13.4	30.8 \pm 7.8
Secas	28.7 \pm 7.8	32.5 \pm 8.2
Lluvias	34.3 \pm 15.5	30.1 \pm 8.2
5-10 cm		
ANUAL	64.5 \pm 20.3	49.7 \pm 19.8
Secas	77.5 \pm 29.8	67.4 \pm 29.2
Lluvias	58.9 \pm 14.2	42.2 \pm 9.1

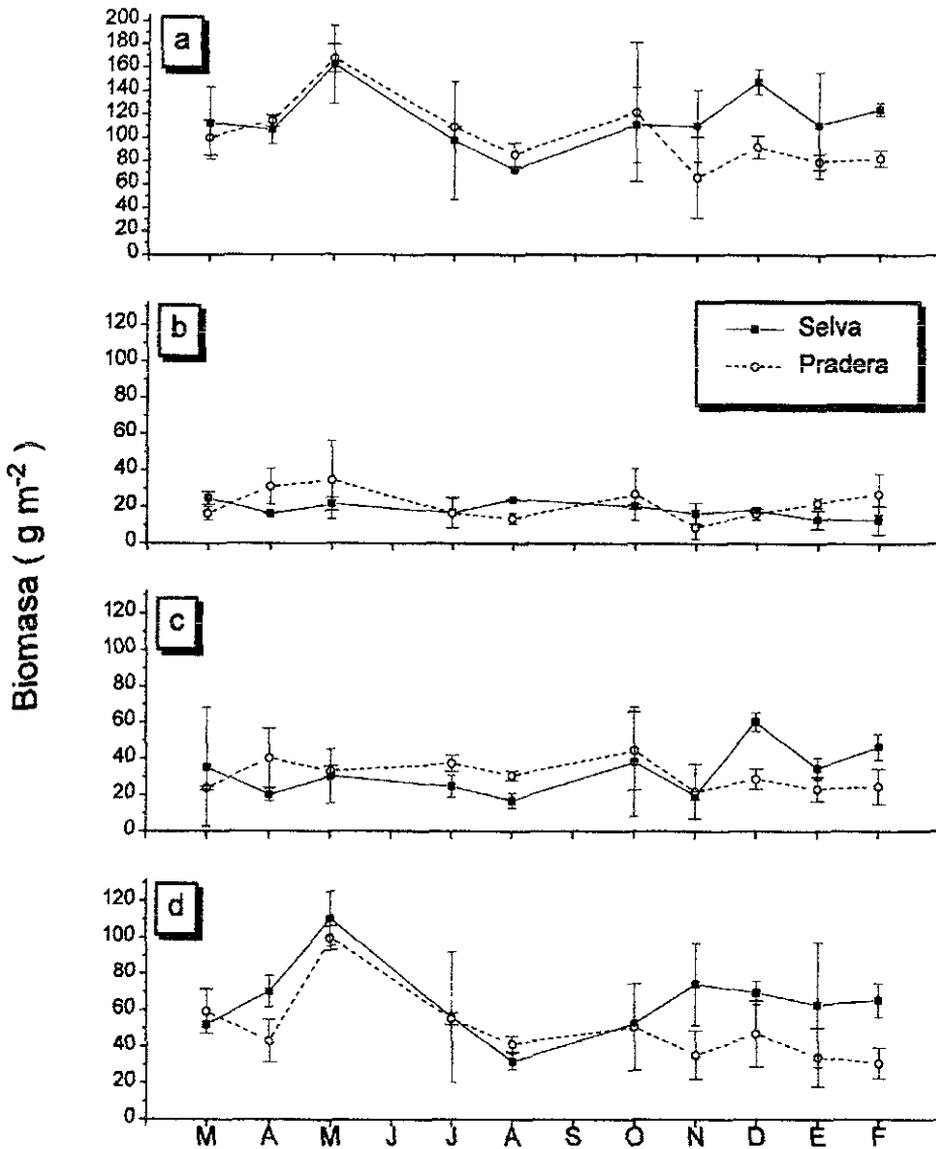


Figura 7. Dinámica de las raíces pequeñas (vivas + muertas) por profundidad del suelo. (a) = 0-10 cm; (b) = 0-2 cm; (c) = 2-5 cm y (d) = 5-10 cm. Los valores de los meses son los promedios combinados de las parcelas (n = 2) por tratamiento con n = 8 submuestras por parcela. Las líneas verticales representan \pm un error estándar.

DISCUSIÓN

QUEMA

El diseño de este estudio y el análisis por separado de cada estación (Tabla 11), permitió observar que los efectos de la quema sobre la biomasa de raíces finas vivas y muertas fueron significativos únicamente de 0-2 cm. Durante la época seca, la tendencia a una disminución en la biomasa de raíces en la capa superficial fue clara al día siguiente de haber ocurrido la quema. Para la temporada de lluvias, el análisis por profundidades demostró que los efectos de la quema, sobre la biomasa promedio, se mantuvo de manera significativa sólo en los primeros 2 cm del suelo. En esta profundidad, el 51% de las raíces vivas y muertas fueron incineradas durante la quema, ya que alcanzó temperaturas promedio de 200 °C (Giardina *et al.* enviado). A partir de la comparación de la biomasa radical antes y después de la quema, se estimó que hasta 121.9 kg ha⁻¹ de raíces finas fueron consumidas por el fuego. En sitios con SBC y praderas cercanos al de esta investigación, se ha estimado que la concentración de carbono total en raíces, con un diámetro de 0-4 mm y cosechadas en la época de seca, es de 40% (L. Rentería *com. pers.*). De esta forma, la quema pudo haber consumido hasta 48.8 kg C ha⁻¹. La importancia de esta pérdida no sólo significa una reducción en biomasa y carbono, sino que representa la interfase entre el mantillo y el suelo. La importancia ecológica de los centímetros superficiales del suelo, estriba en que aquí también se realizan diversos procesos biológicos asociados a las raíces que pueden ser interrumpidos. Por ejemplo, las temperaturas generadas durante la quema demuestran que fueron lo suficientemente altas para matar a la mayoría de los microorganismos en

los 2 cm superficiales. Con la eliminación de estos microorganismos también se pueden inhibir las interacciones entre las raíces y las poblaciones microbianas del suelo, sobre todo aquellas que podrían favorecer el posterior establecimiento y productividad subterránea de los cultivos y pastos.

Por otro lado, durante la separación de las raíces finas de las muestras de suelo del mes de abril (quema), se observaron fragmentos de raíces que presentaron un gradiente decreciente de combustión conforme aumentaba la profundidad. Esto sugiere que la quema fue posiblemente de manera diferencial debido a una acumulación irregular del material vegetal producto de la roza-tumba, y que una incineración heterogénea y parcial de las raíces se presentó de 2-5 y 5-10 cm, lo que podría explicar por qué la disminución de la biomasa de raíces no presentó significancia en estas profundidades. El diseño y la realización de experimentos de campo o de laboratorio, donde se simulen quemaduras con temperaturas controladas, con material vegetal homogéneamente distribuidos y con cantidades conocidas de biomasa de raíces finas vivas y muertas a diferentes profundidades, permitiría controlar la variación y obtener estimaciones más precisas de las pérdidas de carbono por incineración de la biomasa vegetal subterránea.

DISTRIBUCIÓN VERTICAL DE LAS RAÍCES FINAS

Los resultados de este estudio demuestran que la biomasa de las raíces finas de la selva sin perturbar presentó una estratificación bien diferenciada, con las mayores concentraciones en la parte superficial del suelo. Esta distribución vertical concuerda con la tendencia encontrada en un sitio de selva cercano al lugar de estudio (Kummerow *et al.* 1990). Se ha sugerido que las raíces finas de la SBC de Chamela aparentemente se distribuyen respondiendo

a la acumulación de los nutrimentos que provienen de la MOS y de la descomposición del mantillo (Cuevas 1995; Kummerow *et al.* 1990). En la SBC de Chamela, los primeros 12 cm del suelo contienen 30.1 Mg ha⁻¹ de MOS en promedio y aproximadamente el 50% se concentra en los 4 cm superficiales (García-Oliva 1992). Se sabe que las raíces finas de los árboles tropicales se distribuyen en función de la distribución de la MOS (Cuevas y Medina 1983; St John 1983) y de la disponibilidad de los nutrimentos, tanto en el espacio como en el tiempo (Caldwell 1994; Sánchez *et al.* 1989). También existe evidencia de que cuando desaparece la capa de mantillo y la materia orgánica superficial, las raíces finas vivas tienden a concentrarse a mayores profundidades dentro del suelo. Conforme el mantillo se acumula los nutrimentos se concentran en la superficie del suelo y más raíces finas se localizan en estas capas (Berish 1982; Bowen y Nambiar 1984). Las evidencias sugieren que el sistema de raíces de la SBC de Chamela presenta mecanismos como los mencionados anteriormente. Sin embargo, otros factores asociados como el déficit hídrico del sitio (Barradas y Fanjul 1985), la capacidad del suelo superficial de retener una gran cantidad de agua (Campo-Alves 1995) y la rápida pérdida de humedad de la vegetación por evapotranspiración, podrían también explicar por qué el sistema radical de la *selva* se concentra superficialmente (Bochert 1994).

Una vez establecida la *pradera*, se observó una distribución relativa de las raíces finas más homogénea en comparación a la *selva*. Diversas causas podrían explicar este cambio, siendo dos las más importantes. La primera fue la incineración de raíces en los primeros centímetros durante la quema. Los cambios de la biomasa de raíces vivas de 0-2 cm en la pre- y postquema fueron de 6.0 y 2.7 g m⁻² cm⁻¹, respectivamente. Las raíces finas muertas también variaron de 8.7 a 5.9 g m⁻² cm⁻¹ en las mismas fechas. En las capas del suelo restantes los cambios de la biomasa radical fueron mínimos.

La segunda causa es la sustitución de las especies de la *selva* por los pastos y el maíz. La RTQ originó un perfil de 0-2 cm, parcialmente libre de

raíces finas, para ser reocupado por las raíces del maíz y los pastos. Con el inicio de las lluvias, la entrada de agua fue el mecanismo que disparó la germinación y el establecimiento de los sistemas de raíces en la pradera. La respuesta inicial de las raíces en la pradera de 0-2 cm se mantuvo sin cambios hasta julio, debido a que sólo existían plantulas de maíz y pastos. A partir de agosto y durante el resto de las lluvias la importancia de la capa de 0-2 cm se invirtió, retomando el nivel de importancia en la distribución vertical ya que el pasto y el maíz están totalmente establecidos para esta fecha (Fig. 6b).

En conclusión, las diferencias en la estratificación en la época seca se debió claramente a la pérdida diferencial de biomasa de raíces por la quema. Esto sugiere que la quema tuvo un efecto de manera puntual, sobre todo de 0-2 cm, pero durante la temporada de lluvias se pierde por la sustitución y establecimiento de nuevas especies como el maíz y los pastos.

DINÁMICA DE RAÍCES FINAS

Diversos autores han señalado que la variabilidad y la periodicidad del crecimiento de las raíces se debe a factores ambientales, de los cuales la humedad es uno de los más importantes (Daubenmire 1965; Etherington 1975; Lyr y Hoffman 1967; Russel 1977; Vogt et al 1991). El análisis de tendencias a través de los contrastes polinomiales y la comparación entre la dinámica de la *selva* y la *pradera* de los 10 meses de muestreo, demostró en términos generales que en ambos tratamientos el sistema de raíces finas se acopló a la estacionalidad en las tres profundidades. La producción de raíces finas en la *selva* y la *pradera* mostró una respuesta clara a los pulsos de agua y nutrimentos que ocurren en ecosistemas estacionales secos al inicio de las lluvias (Lodge 1994). En una área cercana a nuestro sitio de estudio, se observó una gran proliferación de raíces finas a los tres días de haber iniciado la temporada de lluvias (Kummerow et al. 1990). Una respuesta parecida

también fue reportada para otro ecosistema tropical estacionalmente seco (Kavanagh y Kellman 1992).

El ANDEVAR adicional por estación (Tabla 11) sustenta lo anterior. Los resultados de este último análisis, no mostraron diferencias significativas en la dinámica de la época de lluvias entre tratamientos. Esto demuestra que los cambios de las raíces finas en la *pradera* debidos a la RTQ (época seca), no afectaron la dinámica de la temporada de lluvias. De esta manera, la biomasa de las raíces vivas y muertas en la *selva* y *pradera* fue similar en las lluvias, independientemente de las diferentes formas de crecimiento de las raíces de los árboles de la *selva* y el maíz y los pastos. Esto sugiere que durante las lluvias, la dinámica del sistema de raíces de la *pradera* se acopló a la estacionalidad. Esta sincronización con la entrada de agua, permitió a las raíces finas amortiguar en gran medida las perturbaciones provocadas por la RTQ en su dinámica.

Es importante señalar que en la *selva*, la respuesta de las raíces finas a las lluvias fue mucho más pronunciada en los primeros 5 cm del suelo. En la profundidad de 5-10 cm, las raíces finas no mostraron una respuesta tan clara a dichos eventos. Esto fue evidente no sólo considerando la biomasa total por profundidad sino también en los cambios de "densidad" por cm. Por ejemplo, en la profundidad de 0-2 cm, la densidad de la época de lluvias representó el 173% y el 154% de la registrada en la época seca en la *selva* y la *pradera*, respectivamente. Esta respuesta sugiere la formación de una alfombra de raíces finas en la capa superficial del suelo de la *selva*, de manera similar a lo reportado para el Amazonas (Stark y Jordan 1978).

La mayor variación en los valores de biomasa de raíces finas vivas durante las lluvias sugiere heterogeneidad en la disponibilidad de nutrimentos. La acumulación de hojarasca y MOS en micrositios planos y depresiones topográficas, los árboles muertos en pie o sus restos e inclusive los canales creados por las raíces gruesas en descomposición, pudieron dar origen a

parches de nutrimentos (Roy y Singh 1994) donde las raíces finas se desarrollaron diferencialmente. De hecho, se ha demostrado que las raíces finas crecen preferencialmente en los lugares más fértiles (Caldwell 1994; Jackson y Caldwell 1989; Roy y Singh 1994). Sin embargo, esto tendría que ser probado en campo con un diseño que permitiera detectar de una manera más fina y a escala local la sincronización y la sinlocalización (i.e. localización y respuesta al tamaño del parche) de las raíces a las entradas de agua y a los parches de nutrimentos.

PRODUCTIVIDAD PRIMARIA

La productividad de raíces finas de la selva fue de 1805 kg ha⁻¹ año⁻¹ para la profundidad de 0 a 10 cm. En un sitio cercano, en esta misma selva, se estimó una productividad de 4230 kg ha⁻¹ año⁻¹ hasta los 40 cm de profundidad, con más del 50% de las raíces finas de 0 a 10 cm (Kummerow *et al.* 1990). A partir de datos de estimaciones de hojarasca y/o mantillo de diversos sitios y asumiendo que del total de la materia orgánica en promedio un 48% es carbono, se ha desarrollado una forma indirecta de calcular la productividad de raíces finas a través de la relación $Y = 5.52 + 0.76(x)$, donde Y es la producción de raíces finas en kg ha⁻¹ año⁻¹ y (x) es el valor de la producción de la hojarasca o del mantillo del sitio de interés (Nadelhoffer y Raich 1992; Raich y Nadelhoffer 1989). Con los valores de la producción de hojarasca (2854 kg ha⁻¹ año⁻¹) y del mantillo (3564 kg ha⁻¹ año⁻¹) de la SBC de Chamela (Martínez-Yrizar *et al.* 1996), se calculó la productividad esperada de las raíces finas del sitio de estudio en 2174 y 2714 kg ha⁻¹ año⁻¹, respectivamente. Para los bosques tropicales secos se ha reportado que la productividad de raíces (no se indica diámetro) es de 2000 a 5000 kg ha⁻¹ año⁻¹ (Murphy y Lugo 1986). Al comparar el valor estimado para Chamela con el de otros ecosistemas (Tabla 17), se observa que es mayor que el de San Carlos Río Negro (Caatinga) en Venezuela, que es un ecosistema tropical con más

lluvia, y se encuentra cerca del intervalo de los ecosistemas tropicales caducifolios como el de Varanasi y Kotwa en la India.

Cabe mencionar que en la estimación de la productividad de raíces finas se deben tomar en cuenta factores como la herbivoría subterránea, exudación y exfoliación de tejidos de las raíces para tener una estimación más precisa (Fogel 1985). Ya que en este estudio no se consideraron estos factores se pudo haber incurrido en una subestimación de la productividad total de las raíces finas en los sitios. A pesar de la subestimación y del hecho de que se calculó únicamente para las raíces finas (< 1 mm) de 0-10 cm de profundidad, la productividad de las raíces finas estimada para Chamela representa una vía muy importante en la incorporación de C y nutrimentos al suelo.

Al calcular la productividad por profundidades, el valor estimado de 0 a 5 cm representó hasta el 81% de la productividad total de la *selva* y el 70% en la *pradera*. El análisis por profundidades mostró una disminución de la *pradera* con respecto a la *selva* de 56% en los primeros 5 cm del suelo. De 5-10 cm las productividades fueron prácticamente iguales. Las tasas de recambio tanto para la *selva* intacta como para la *pradera*, indicaron que estos sistemas fueron muy dinámicos, reemplazando la biomasa promedio anual de raíces finas hasta más de tres veces. El recambio de raíces finas de la *selva* de 0-10 cm fue cercano al de 2.4 estimado en otro sitio de Chamela para la misma profundidad (Kummerow *et al.* 1990). Los resultados obtenidos en las ventanas de observación parecen corroborar también estas tendencias para la *selva*. Sin embargo, la sobrevivencia de un 10% de raíces finas hasta por más de 9 semanas, sugiere una ligera sobrestimación de la tasa de recambio. El alto recambio de las raíces finas de Chamela concuerda con lo observado en Machakos (Kenia) donde también son frecuentes ciclos de sequía-humedad (van Noordwijk *et al.* 1996). Esto contrasta con lo encontrado en praderas de Cherrapunji (India), donde se ha observado que la tasa de recambio de las partes subterráneas es baja y se debe a una sobrevivencia a través de la

acumulación de nutrientes (Ram y Ramakhrisnan 1989) y lo que se ha registrado en Lampung (Indonesia), donde los recambios de raíces finas son bajos a pesar de contar con un clima húmedo (van Noordwijk *et al.* 1996). Kavanag y Kellman (1992) sugieren que en ecosistemas con ciclos de sequía-humedad la velocidad del recambio y la proliferación de las raíces finas están determinadas por factores exógenos como la estacionalidad. El sistema de las raíces finas en la *selva* y la *pradera* de Chamela mostraron un comportamiento relacionado con la estacionalidad.

Es importante señalar que tanto en la *selva* como en la *pradera* el recambio disminuyó con el aumento de la profundidad. Esto demuestra la gran importancia de las raíces finas superficiales en ambos sistemas para responder inmediatamente a la entrada de una temporada de lluvias corta y errática que es común en Chamela (García-Oliva *et al.* 1995). De esta forma, es posible establecer que además de la estratificación de la biomasa de las raíces finas, la tasa de recambio encontrada en cada profundidad estudiada, determinó la distribución de la productividad de las raíces finas.

Con los valores de productividad de la *selva* y la *pradera* de este estudio y asumiendo que las raíces finas tienen una k de descomposición similar a las hojas en el mantillo ($k = 0.75$; Patiño 1990), se calculó una descomposición de las raíces finas de 1202 y 720 kg ha⁻¹ año⁻¹ para la *selva* y la *pradera* respectivamente. La mortalidad y la desaparición estimadas en este estudio, sugieren que la k de las raíces finas podría ser inclusive mayor que la estimada para las hojas debido a las altas tasas de recambio y por la ausencia de cantidades significativas de compuestos estructurales (Cuevas 1995). Como se observa, dada la productividad y el rápido recambio de las raíces finas, éstas desempeñarían un papel muy importante en la incorporación de C y nutrientes al suelo en la SBC de Chamela. Sin embargo, es necesario obtener un valor real de la k para las raíces finas por medio de experimentos de descomposición.

Los resultados de este estudio permiten concluir que:

El patrón de distribución de las raíces finas de la selva baja sin perturbar sugiere que el sistema radical está acoplado a los pulsos de agua y de nutrimentos, a la retención de agua en los centímetros superficiales y posiblemente a la materia orgánica del suelo superficial.

Las etapas de la RTQ de la *selva a pradera* se dieron en un proceso acumulado únicamente en los meses de la época seca. Una vez iniciada la temporada de lluvias existió una recuperación de la dinámica del sistema de raíces finas y también un acoplamiento a la entrada de humedad.

El efecto de la quema fue evidente y se presentó de manera puntual hasta el final de la época de secas, incinerando una gran cantidad de raíces finas vivas y muertas en los primeros 10 cm del suelo y produciendo cambios en el patrón de distribución de las raíces finas.

La transformación de la *selva a pradera* dió como resultado una disminución de la productividad de las raíces finas en los primeros 5 cm del suelo. Dos componentes del proceso de transformación fueron las causas principales de la disminución de la productividad de raíces finas; el efecto de la quema en la capa de 0-2 cm y la sustitución de especies vegetales.

Asimismo, esta investigación plantea otras preguntas que sería importante abordar. Por ejemplo, aún con las evidencias encontradas en este estudio, es necesario determinar a una escala más fina si existe acoplamiento entre la dinámica de las raíces finas y la disponibilidad y absorción de nutrimentos en diferentes profundidades una vez iniciadas las lluvias, tanto en los ecosistemas naturales como en los transformados.

Otras preguntas de interés serían: a) ¿qué relación e importancia para la dinámica de las raíces finas tiene la heterogeneidad del recurso temporal (pulsos), en una escala de días o semanas?, b) ¿cuál es la escala espacial de la heterogeneidad del recurso (parches) que es relevante para la dinámica de las raíces de las plantas individuales?, c) ¿cómo es que el sistema de raíces de las plantas percibe estos parches y pulsos?, y d) ¿cómo y qué tan rápida y efectivamente explotan las plantas estos recursos en función de la heterogeneidad? La respuesta a estas preguntas nos permitiría entender la relación entre el sistema de raíces finas y las variables ambientales de ecosistemas estacionalmente secos como la SBC de Chamela.

Tabla 17. Productividad de raíces de diversos ecosistemas de bosques y praderas.

SITIO	Lluvia (mm)	Altitud (m snm)	PN (kg ha ⁻² año ⁻¹)	Prof. (cm)	Diametro (mm)	Autor
BOSQUES						
Cherrapunji, India	10372	1313	1108	0-30	<1	1
San Carlos (Tierra Firme), Ven.	3565	100	8060	0-10	<4	2
San Carlos (Bana), Venezuela	3565	100	2140	0-10	<4	2
San Carlos (Caatinga), Ven.	3565	100	950	0-10	<4	2
San Carlos Rio Negro, Ven.	3500	100	1500	0-10	<4	3
Shillong, India	2500	1900	3200-3900	0-30	<1	4
Lailad, India	?	296	2017	0-50	<1	5
Varanasi, India	1264	?	4000-5000	0-50	<2	6
Kotwa, India	821	?	2180-4880	0-15	<5	7
Chamela, México	748	90-110	4230	0-40	<1	8
Chamela, México	679	150-200	1805	0-10	<1	Este estudio
PRADERAS						
Cherrapunji, India	16247	1300	14660	0-30	≈4 *	9
Shillong, India	3268	1900	15130	0-30	≈4 *	9
Burnihat, India	2871	100	12770	0-30	≈4 *	9
Champi, Himalaya	2298	1300	900	?	?	10
Tungnath, Himalaya	2170	3250	3800	?	?	11
Klong Hoi Kong, Tailandia	2100	100	6250	0-15	?	12
Rudranath, Himalaya	1586	3600	3670	?	?	13
Chandraprabha, India	1057	?	2740-5100	?	?	14
Kurukshetra, India	799	250	11310	?	?	15
Pilani, India	391	?	610	?	?	16
Sabana, Venezuela	?	?	1950-1410	0-10	?	17
Chamela, Mexico	679	150-200	1116	0-10	<1	Este estudio

* Incluye rízomas y raíces .

Referencias : 1. Khiewtam y Ramakhrisnan (1993); 2. Cuevas y Medina (1988); 3. Cuevas y Medina (1983), 4. Arunachalam *et al.* (1996); 5. Ramakhrisnan y Singh (1983); 6. Singh y Singh 1981, 7. Roy y Singh (1994), 8. Kummerow *et al.* (1990), 9. Shankar *et al.* (1993); 10. Chaturvedi *et al.* (1988), 11. Sundriyal (1992), 12. Long *et al.* (1989), 13. Ram *et al.* (1989), 14. Singh y Singh (1980); 15. Singh y Yadava (1974); 16. Kumar y Joshi (1972); 17. San José *et al.* (1982).

LITERATURA CITADA

- Aber, J.D., Melillo, J., Nadelhoffer, K.J., Pastor, J y Boone, R.D 1991. Factors controlling nitrogen cycling and nitrogen saturation in northern temperate forest ecosystems. *Ecological Applications* 1:305-315.
- Arthur, M A y Fahey, T.J. 1992 Biomass and nutrients in an Engelman spruce - subalpine fir forest in north central Colorado: pools, annual production, and internal cycling. *Canadian Journal Forestry Research*. 22:315-325
- Arunachalam, A., Pandey, H.N., Tripathi, R S. y Maithani, K 1996 Biomass and production of fine and coarse roots during regrowth of a disturbed subtropical humid forest in north-east India. *Vegetatio* 123:73-80.
- Atkinson, D.J. 1985 Spatial and temporal aspects of root distribution as indicated by use of a root observation laboratory. in: A H. Fitter, D. Atkinson, D.J. Read, y M Usher (eds.) **Ecological Interactions in Soil**. Blackwell, Oxford.
- Barradas, V. y Fanjul. 1985. Equilibrio hídrico y evapotranspiración en una selva baja caducifolia de la costa de Jalisco, México. *Biótica* 10:199-218
- Bensh, C.W. 1982. Root biomass and surface area in three successional tropical forest *Canadian Journal Forestry Research* 12:699-704.
- Bochert, R. 1994. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees *Ecology* 75:1437-1449
- Bowen, G D. y Nambiar, E K S. (eds.). 1984. **Nutrition of Plantation Forest**. Academic Press, New York.
- Caldwell, M M. 1994 Exploiting nutrients in fertile soil microsites pp. 325-347. In: Caldwell, M.M and Percy, R W. (eds) **Ecophysiological Processes. Above- and Belowground**. Academic Press. Londres
- Caldwell, M.M y Camp, L.E 1974. Belowground productivity of two cool desert communities. *Oecologia (Berlin)* 17:123-130
- Campo Alves, J 1995. **Ciclo del Fósforo en un Ecosistema Tropical Estacional**. Tesis Doctor en Ecología. UACPyP-CCH Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D F.
- Castellanos, J , Maass, M. y Kummerow, J. 1990. Root mass in a tropical dry forest. *Plant and Soil* 131:225-228.
- Coleman, D.C. 1976 A review of root production processes and their influence on a soil biota in terrestrial ecosystems, p. 417-434 in: J.M. Anderson and A. Macfadyen (eds). **The Role of Terrestrial and Aquatic Organisms in Decomposition Processes**. Blackwell, Oxford.
- Crowder, M.J. y Hand, D.J 1990. **Analysis of Repeated Measures**. Chapman and Hall, Londres.
- Crawley, M.J. 1993. **GLIM for Ecologists** Blackwell, Oxford
- Cuevas, E. 1995. Biology of the belowground system of tropical dry forest pp 362-383 In: S.H. Bullock, H.A. Mooney and E. Medina (eds.) **Seasonally Dry Tropical Forests**, Cambridge University Press.
- Cuevas, E. y Medina, E. 1988. Nutrient dynamics within amazonian forest. II. Fine root growth, nutrient availability and leaf litter decomposition *Oecologia* 76:222-235.

- Cuevas, E y Medina, E. 1983. Root production and organic matter decomposition in tierra forest of the upper Rio Negro basin. pp. 653-666. In: *Wurzelökologie und ihre Nutzenanwendung/Root Ecology its Practical Application*. Int. Symp. Gumpenstein 1982. Bundesanstalt Gumpenstein.
- Chaturvedi, O P., Saxena, A K y Singh, J.S 1988. Structural and functional analysis of grazingland under pine forest in central Himalaya. *Acta Oecologica/Oecol. Gener.* **9**:167-178
- Christanty, L. 1986. Shifting cultivation and tropical soils: pattern, problems, and possible improvements. In: G.G. Marten (Editor), **Traditional Agriculture in Southeast Asia**. Westview Press, Boulder, CO.
- Daubenmire, R F. 1965. **Plants and Environment**. Wiley, New York
- Etherington, J.R. 1975. **Environment and Plant Ecology**. Wiley, New York
- Ewel, J., Bensch, C., Brown, B., Price, N y Raich, J 1981. Slash and burn impacts on a Costa Rican wet forest site. *Ecology* **62**:816-829.
- De Ita-Martínez, C. 1983. **Patrones de Producción Agrícola en un Ecosistema Tropical Estacional en la Costa de Jalisco, México**. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D F.
- Fairley, R.I. y Alexander, I.J. 1985. Methods of calculation fine root production in forest. In: A.H. Fitter, D. Atkinson, D.J. Read, y M. Usher (eds.) **Ecological Interactions in Soil**. Blackwell, Oxford.
- Fahey, T.J., Hughes, J.W., Pu, M y Arthur, M.A. 1988. Root decomposition and nutrient flux following whole-tree harvest of northern hardwood forest. *Forest Science* **34**:744-768.
- Fassbender, H.W y Bornemisza, E 1987. **Química de Suelos con énfasis en suelos de América Latina**. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas. Turrialba, Costa Rica
- Fonseca, M J 1981. The definition of residence time in ecological models pp 117-122. In: F.E. Clark y T. Rosswall (eds.). **Terrestrial Nitrogen Cycles** Ecol Bull (Stockholm) 33.
- Fogel, R. 1985. Roots as primary producers in below-ground ecosystems. In: A.H. Fitter, D. Atkinson, D.J. Read, y M. Usher (eds.). **Ecological Interactions in Soil**. Blackwell, Oxford.
- Fry, J.C. 1993. **Biological Data Analysis: A Practical Approach**. Oxford University Press Oxford, New York
- García-Oliva, F. 1992. **Erosión y Pérdida de Nutrientes del Suelo en una Cronosecuencia de Uso Agropecuario en un Ecosistema Tropical Estacional Mexicano**. Tesis de Doctorado en Ecología. Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D F.
- García-Oliva, F., Casar, I., Morales, P. y Maass J.M 1994. Forest-to-pasture conversion on soil organic carbon dynamics in a tropical deciduous forest. *Oecologia* **99**:392-396.
- García-Oliva, F., Maass, J.M y Galicia, L. 1995. Rainstorm analysis and rainfall erosivity of seasonal tropical region with a strong cyclonic influence on the Pacific Coast of Mexico *Journal Applied of Meteorology* **34**:2491-2498
- García-Oliva, F., Sanford Jr., R.L., Kelly, E y Binkley, D 1996. Distribution of organic C and N within soil aggregates size-fractions in a tropical deciduous forest under slash and burn management (*Enviado a SSSAJ*).

- González-Flores, P.C. 1992. **El Manejo del Fuego en el Sistema de Roza, Tumba y Quema en la Selva Baja Caducifolia de Chamela, Jalisco**. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D F
- Greenhouse, S.W. y Geisser, S. 1959. On methods in the analysis of profile data. *Psychometrika* **24**:95-112.
- Gurevitch, J. y Chester, Jr. S.T. 1986. Analysis of repeated measures experiments. *Ecology* **67**:251-255.
- Holbrook, N.M., Whitbeck, J.L. y Mooney, H.A. 1995. Drought responses of neotropical dry forest trees. pp. 243-276. In: S.H. Bullock, H.A. Mooney y E. Medina (eds.) **Seasonally Dry Tropical Forests**. Cambridge University Press.
- Houghton, R.A., Lefkowitz, D.S. y Skole, D.L. 1991. Changes in the landscape of Latin America between 1850 and 1985 I. Progressive loss of forest. *Forest Ecology and Management* **38**:143-172.
- Huynh, H. y Feldt, L.S. 1970. Conditions under which mean square ratios in repeated measurement designs have exact F-distributions. *Journal of the American Statistical Association* **65**:1582-1589
- Jackson, R.B. y Caldwell, M.M. 1989. The timing and degree of root proliferation in fertile-soil microsites for three cold-desert perennials. *Oecologia* **81**:149-153.
- Janzen, D.H. 1988. Tropical dry forest, the most endangered major tropical ecosystem. pp. 130-137. In: E.O. Wilson (ed.) **Biodiversity**. National Academic Press, Washington, D.C.
- Jaramillo, V.J. y Sanford R.L. Jr. 1995. Nutrient cycling in tropical dry forest. pp. 346-361. In: S.H. Bullock, H.A. Mooney y E. Medina (eds.) **Seasonally Dry Tropical Forests**. Cambridge University Press.
- Jenik, J. 1971. Root structure and underground biomass in equatorial forest. pp. 323-331. In: P. Duvigneaud (ed.) **Productivity of Forest Ecosystems**. Proceeding of the 1969 Brussels Symposium, UNESCO, Paris
- Johnson, D.W. y Lindberg, S.E. 1992. **Atmospheric Deposition and Forest Nutrient Cycling**. Springer-Verlag, New York, NY
- Joslin, J.D. y Henderson, G.S. 1987. Organic matter and nutrients associated with fine root turnover in a white oak stand. *Forestry Science* **33**:330-346.
- Kauffman, J.B. 1991. Fire effects on standing tropical rainforest trees in the eastern Amazon. *Biotropica* **23**:219-224.
- Kauffman, J.B., Sanford, R.L., Cummings, D.L., Saicedo, I.H. y Sampaio, E.V.S.B. 1993. Biomass and nutrient dynamics associated with slash fires in neotropical dry forest. *Ecology* **74**:140-151
- Kavanagh, T. y Kellman, M. 1992. Seasonal pattern of fine root proliferation in a tropical dry forest. *Biotropica* **24**:157-165.
- Khiewtam, R.S. y Ramakrishnan, P.S. 1993. Litter and fine root dynamics of a relict sacred grove at Cherapunji in north-eastern India. *Forest Ecology and Management* **60**:311-326
- Kleinman, P.J.A., Pimentel, D. y Bryant, R.B. 1995. The ecological sustainability of slash-and-burn agriculture. *Agriculture Ecosystems and Environment* **52**:235-249.

- Kumar, A y Joshi, M.C. 1972. The effects of grazing on the structure and productivity of the vegetation near Pilani, Rajasthan, India. *Journal of Ecology* **60**:665-674
- Kummerow, J., Castellanos, J., Maass, M y Laurigauderie, A 1990. Production of fine roots and seasonality of their growth in a Mexican deciduous dry forest *Vegetatio* **90**:73-80.
- Lai, R. 1987. **Tropical Ecology and Physical Edaphology**. John Wiley and Sons. 732 pp.
- Lodge, D.J., McDowell, W.H. y McSwiney, C.P. 1994. The importance of nutrient pulses in tropical forest. *Trends of Ecology and Evolution* **9** 384-387.
- Long, S.P., García Moya, E., Imbamba, S.K., Kamnalrut, A., Piedade, M.T.F., Scurlock J.M.O., Shen, Y.K y Hall, D.O. 1989. Primary productivity of natural grass ecosystems of the tropics: A reappraisal. *Plant and Soil* **115**:155-166.
- Lott, E.J. 1985. **Listados Florísticos de México. III. La Estación de Biología Chamela, Jalisco**. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F
- Lott, E.J. 1993 **Annotated Checklist of the Vascular Flora of the Chamela bay region, Jalisco, Mexico**. Occasional Papers of the California Academy of Sciences. No 148.
- Lyr, H. y Hoffmann, G. 1967. Growth rates and growth periodicity of tree roots. In: J.A Romberger y P. Mikola (eds.). **International Review of Forestry Research**, Vol 2. Academic Press, New York
- Maass, J.M. 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. In: S.H. Bullock, H A Mooney y E Medina (eds). **Seasonally Dry Tropical Forests**, p 399-422. Cambridge University Press
- Maass, J.M., Jordan, C F y Sarukhán, J. 1988. Soil erosion and nutrient losses in seasonal tropical agroecosystems under various management techniques. *Journal of Applied Ecology* **25**: 595-607.
- Martínez-Irizar, A, Maass, J.M., Pérez-Jiménez, L.A y Sarukhán; J. 1996. Net primary productivity of a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **12**: 169-175.
- Medina, E. y Cuevas, E. 1989. Patterns of nutrient accumulation and release in Amazonian forest upper Rio Negro basin. In: J Proctor (eds) **Mineral Nutrients in Tropical Forest and Savanna Ecosystems** Blackwell, Oxford
- Miranda, F y Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su Clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **28**:29-179.
- Murphy, P G y Lugo, A.E 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**:67-88.
- Murphy, P G y Lugo, A.E. 1995. Dry forests of Central America and the Caribbean In: S.H Bullock, H A. Mooney y E. Medina (eds.). **Seasonally Dry Tropical Forests**, p 9-34 Cambridge University Press.
- Nadelhoffer, K.J. y Raich, J.W. 1992. Fine root production estimates and belowground carbon allocation in forest ecosystems *Ecology* **73**:1139-1354.
- Newman, E I 1966 A method of estimating the total length of root in a sample *J. Appl. Ecol.* **3**.139-145.

- Patño, M.C. 1990. **Variación Espacial y Temporal de la Capa de Hojarasca (Mantillo) en una Selva Baja Caducifolia de Chamela, Jalisco, México.** Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Potvin, C., Lechowicz, M.J. y Tardif, F. 1990. The statistical analysis of ecophysiological response curves obtained from experiments involving repeated measures. *Ecology* **71**:1389-1400
- Raich, J.W. y Nadelhoffer, K.J. 1989. Belowground carbon allocation in forest ecosystems. global trends. *Ecology* **70**:1346-1354.
- Ram, J. Singh, J.S. y Singh, S.P. 1989. Plant biomass, species diversity and net primary production in central Himalayan high altitude grassland. *Journal of Ecology* **77** 456-468.
- Ram, S.C. y Ramakrishnan, P.S. 1989. Productivity and biomass turnover rates for seral grasslands of Cherrapunji in north-eastern India. *Curr. Science* **58**:73-108.
- Ramakrishnan, P.S. 1992. **Shifting Agriculture and Sustainable Development.** Man and Biosphere Series, Vol. 10. UNESCO, Paris
- Ramakrishnan, P.S. y Singh, J. 1983. Distribution of fine roots in a sub-tropical humid forest of north-east India. *Trop. Plant Sci. Res.* **1**:163-165
- Roth, D. 1996. **Regeneration Dynamics in Response to Slash-and-Burn Agriculture in a Tropical Deciduous Forest of Western Mexico.** Thesis (Master of Science in Rangeland Resources) Oregon State University, Oregon.
- Roy, S. y Singh, J.S. 1994. Consequences of habitat heterogeneity for availability of nutrients in a dry tropical forest. *Journal of Ecology* **82**:503-509
- Russell, R.S. 1977. **Plant Roots Systems: Their Function and Interaction with the Soil.** McGraw Hill, Londres.
- Rzedowski, J. 1978. **Vegetación de México.** Limusa, México, D.F.
- San José, J.J., Berrade, F. y Ramirez, J. 1982. Seasonal changes of growth, mortality and disappearance of belowground root biomass in the *Trachypogon* savanna grass. *Acta Oecologica/Oecologia Plantarum* **3** 347-358.
- Sánchez, P. 1976. **Properties and Management of Soils in the Tropics.** John Wiley and Sons.
- Sánchez, P.A., Palm, Ch.A., Szott, L.T., Cuevas, E., Lal, R., Fownes, J.H., Hendrix, P., Ikawa, H., Jones, S., van Noordwijk y Uehara, G. 1989. Organic input management in tropical agroecosystems, pp. 125-152. In: Coleman, D.C., Oades, J.M. y Uehara, G. (eds.) **Dynamics of Soil Organic Matter in Tropical Ecosystems.** NITFAL Project, University of Hawaii Press, Honolulu.
- Sanford, Jr. R.L. 1989. Fine roots biomass under a tropical forest light gap opening in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* **5**:251-256
- Santantonio, D. y Santantonio, E. 1987. Effect of thinning on production and mortality of fine roots in an *Pinus radiata* plantation on a fertile site in New Zealand. *Canadian Journal Forestry Research.* **17**:919-928.
- Shankar, U., Pandey, H.N. y Tripathi, R.S. 1993. Phytomass dynamics and primary productivity in humid grassland along altitudinal and rainfall gradients. *Acta Oecologica/Oecologia Plant.* **14**:197-209.

- Sims, P.L. y Singh, J.S. 1978 The structure and function of ten western North American grasslands. III Net primary production turnover and efficiencies of energy capture and water use. *Journal of Ecology* 66:573-597.
- Singh, K.P. y Singh, R.P. 1980 Biomass and net production of herbaceous layer in tropical dry deciduous forest at Varanasi. *Tropical Ecology* 21:47-58.
- Singh, J.S. y Yadava, P.S. 1974. Seasonal variation in composition, plant biomass, and net primary productivity of a tropical grassland at Kurukshetra, India *Ecological Monographs* 44:351-376
- Solis, E. 1993. **Características Físico-Químicas de un Suelo en un Ecosistema Tropical Estacional**. Tesis de Licenciatura Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F
- Srivastava, S. C. y Singh J. S. 1989. Effect of cultivation on microbial carbon and nitrogen in dry tropical forest soil. *Biology and Fertility of Soils*. 8:343-348
- Stark, N y Jordan, C. 1978 Nutrient retention by the root mat of Amazonian rain forest. *Ecology* 59:434-437.
- Stark, N.C. y Spratt, M. 1977. Root biomass and nutrient storage in rainforest oxisols near San Carlos de Rio Negro. *Tropical Ecology* 18 1-9
- StatSoft 1992. STATISTICA User Guide. Complete Statistical System Statsoft. OK, USA
- St John, T.V. 1983. Response of tree roots to decomposing organic matter in two lowland Amazonian rain forest. *Canadian Journal Forestry Research* 13:346-349.
- Steel, R.G.D. y Torrie, J.H. 1980 **Principles and Procedures of Statistics: a Biometrical Approach**. 2nd Ed , McGraw-Hill, New York.
- Sundriyal, R.C. 1992. Structure, productivity and energy flow in alpine grassland in the Garhwal Himalaya. *Journal of Vegetation Science* 3:15-20.
- Tabachnick, B.G. y Fidell, L.S. 1989 **Using Multivariate Statistics**. HarperCollins Publishers, New York.
- Tennant, D. 1975. A test of a modified line intersect method of estimating root length *Journal of Ecology* 63:995-1002.
- Van Noordwijk, M., Ong, Ch. y Buresh, R. 1996. Current root research issues at ICRAF *Agroforestry Forum* (Special issue) 7:12-18.
- Veldkamp, E. 1994. Organic carbon turnover in three tropical soils under pasture after deforestation *Soil Science Society of America Journal* 58: 175-180.
- Vitousek, P.M. y Sanford, R.L. Jr 1986 Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:137-167.
- Vogt, K.A., Grier, C.C. y Vogt, D.J. 1986. Production, turnover and nutrient dynamics of above- and belowground detritus in world forest. *Advances in Ecological Research* 15:303-307
- Vogt, K.A., Vogt, D.J. y Bloomfield, J. 1991. Input of organic matter to the soil by tree roots In: B.L. McMichel, y H Persson (eds.) **Plant Roots and their Environment**. Elsevier Science Publ. the Netherlands pp 171-190

- Vogt, K.A., Vogt, D.J., Moore, E.E y Sprugel, D.G 1989. Methodological considerations in measuring biomass, production, respiration and nutrient resorption for tree roots in natural ecosystems. pp. 217-232. In: J.G. Torrey y L.J. Winship (eds.). **Application of continuous and steady-state methods to root biology**. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston
- Von Ende, C.N. 1993. Repeated-measures analysis: Growth and other time-dependent measures pp. 113-136. In S.M. Scheiner y J. Gurevitch (eds.) **Design and Analysis of Ecological Experiments**. Chapman and Hall, New York
- Wilkinson, L. 1990. **SYGRAPH: The System for Graphics**. SYSTAT Inc. Evaston, IL
- Winer, B.J., Brown, D.R y Michaels, K.M 1992 **Statistical Principles in Experimental Design** McGraw-Hill, New York.
- Zinke, P.J., Sabhrasri, S. y Kundstadter, P. 1978 Soil fertility aspects of the Lau' forest fallow system of shifting cultivation pp 134-159. In: P. Kundstadter, E.C. Chapman y S. Sabhrasri (eds.). **Farmers in the Forest**. The University Press of Hawaii, Honolulu Hawaii
- Zolman, J.F 1993. **Biostatistics** Oxford University Press, New York.