

03058

3



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

INSTITUTO DE ECOLOGIA

EFFECTO DE DOS ESPECIES DE ARBOLES
REMANENTES EN LA ENTRADA DE C Y N AL
SUELO EN UNA PRADERA DE UN ECOSISTEMA
TROPICAL ESTACIONAL

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE

DOCTOR EN ECOLOGIA

P R E S E N T A :

LEOPOLDO GALICIA SARMIENTO

29/10/01

MEXICO, D. F.

ABRIL DE 2001



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

RESUMEN

En el presente trabajo, se evaluó el efecto de dos especies de árboles remanentes: *Caesalpinia eriostachys* Benth. (Caesalpinoideae) y *Cordia elaeagnoides* DC. (Boraginaceae) sobre el reciclado del carbono orgánico del suelo en una pradera dominada por *Panicum maximum* Jacq. (Poaceae) en un ecosistema tropical estacional de la región de Chamela Jalisco, México. Los árboles remanentes presentaron diferencias estacionales en la cantidad y la calidad química de la hojarasca que retornan al suelo como consecuencia de la variabilidad temporal de la precipitación. *Caesalpinia eriostachys* tuvo 2.6 veces más producción de hojarasca que *Cordia elaeagnoides* en febrero de 1997, por el contrario, *Cordia elaeagnoides* tuvo 2.3 veces más producción de hojarasca que *Caesalpinia eriostachys* en noviembre 1997. La eficiencia de uso de nutrientes y la reabsorción de los mismos redujeron las pérdidas de nitrógeno (N) y fósforo (P) en la hojarasca de las dos especies de árboles remanentes. *Cordia elaeagnoides* tuvo una eficiencia de reabsorción de 48% y 18% para N y P, respectivamente; mientras que *Caesalpinia eriostachys* presentó una eficiencia de reabsorción de 45% y 28% para N y P, respectivamente. Sin embargo, la calidad química de la materia orgánica que los árboles remanentes retornan al suelo no afectó la tasa de descomposición del mantillo. El efecto de la especie vegetal influyó más la materia orgánica biológicamente activa que la materia orgánica total del suelo debido a que el mantillo se descompone a la misma tasa. Las concentraciones de Carbono (C) y N microbiano variaron entre especies a lo largo del ciclo de estudio, debido a la interacción de la cantidad y la calidad de la materia orgánica que las especie vegetales retornan al suelo con la estacionalidad de la precipitación; por lo que, los resultados del presente estudio no son consistentes con los fenómenos de islas de fertilidad reportados en las sabanas.

Para evaluar si existen recursos limitantes para la actividad microbiana del suelo, se llevó a cabo un experimento de incubación en el laboratorio. El experimento consistió en adicionar C, N y P disponible de manera aislada y conjunta al suelo asociado a las dos especies de árboles remanentes y a la especie de pasto, tanto en suelo de la época seca como en suelo de la época húmeda. Los cambios estacionales en la concentración de N y P inorgánicos y las tasas de recambio de la biomasa microbiana afectaron la respuesta de la biomasa microbiana a la adición de formas disponibles. Durante la época seca, la adición de formas disponibles no afectó la actividad microbiana del suelo, indicando que no existen elementos limitantes en esta época; además, la identidad de la especie ejerció una marcada influencia sobre la actividad y el tamaño de la biomasa microbiana. En cambio, en la época húmeda, la tasa de mineralización de C, el tamaño de la biomasa microbiana y la captura de N por la biomasa microbiana del suelo asociado a las tres especies vegetales dependió de las formas de energía y nutrientes adicionadas. Es decir, la adición de formas disponibles afectó la actividad microbiana del suelo no sólo debido a la reducción de las formas inorgánicas de N y P a nivel del ecosistema, sino también a las diferencias en la

composición química del material orgánico que las especies retornan al suelo. Es de particular importancia señalar que la adición conjunta de C, N y P al suelo de *Panicum maximum* no incrementó su cociente C microbiano:Carbono total (Ct), lo que sugiere que esta especie está limitada por energía y nutrientes de manera simultánea; además utilizó los sustratos con una baja eficiencia metabólica. Las tres especies tuvieron mineralización de N desde la biomasa microbiana, debido a que la adición de formas disponibles afectó la mineralización de la materia orgánica total, lo cual trae consigo un incremento en la disponibilidad de N inorgánico y una baja proporción de N acumulado en la biomasa microbiana.

En un experimento de descomposición realizado en el campo se encontró que el mantillo de dos especies de árboles y *Panicum maximum* perdieron la misma masa en 330 días; indicando que las tres especies incorporan la misma cantidad de materia orgánica al suelo. Sin embargo, la mineralización de N no dependió de la calidad química inicial de la hojarasca asociada a las especies vegetales, debido a la rápida pérdida de masa de las tres especies estudiadas. Por otro lado, para evaluar si la actividad microbiana del suelo estuvo acoplada a la calidad química de su hojarasca, se llevó a cabo un experimento de incubación en el laboratorio en el cual se manipuló la entrada de hojarasca de diferente origen al suelo asociado a cada especie vegetal colectada en noviembre de 1997. La tasa de mineralización de C de las poblaciones microbianas asociadas a *Cordia elaeagnoides* con su propia hojarasca fue 1.2 y 5.2 veces mayor que con la de *Caesalpinia eriostachys* y *Panicum maximum*, respectivamente. En el caso de *Caesalpinia*, las tasas de mineralización de C con su propia hojarasca fueron 3 y 1.67 veces mayores que con la adición de *Cordia elaeagnoides* y *Panicum maximum*. En cambio, el material de *Caesalpinia eriostachys* representó recursos para las poblaciones microbianas del suelo asociado a la especie de pasto; indicando que existen recursos limitantes para la actividad microbiana.

AGRADECIMIENTOS

La finalización de la presente tesis es el resultado de un trabajo colectivo, en el cual colaboraron un grupo de personas en diferentes aspectos y momentos del desarrollo de este trabajo.

En primer lugar, le agradezco a Alba Esmeralda ser mi compañera en el andar de la vida desde que comenzó el proyecto del doctorado. Además, estoy en deuda con ella por traer a mi vida amor, confianza, fortaleza, tranquilidad, esperanza y paciencia. Lo mejor de este proceso fue conocerla y compartir con ella innumerables experiencias, horas de carretera, de trabajo de campo y laboratorio; todo ello, siempre con el compromiso de construir una sola vida, participando juntos no solo las dulzuras, sino los sinsabores de la vida con firmeza, debido a esa concepción que tiene de la vida y el amor. Este trabajo esta dedicado a ella, porque, sencillamente sin su amor, presencia, paciencia y apoyo esta tesis no habría llegado a su final.

La familia de la que formo parte ha sido fundamental, no solo en este proceso de formación académica, sino durante toda mi vida. Virginia Sarmiento Rodríguez no solo ha sido una excelente mamá dándonos en todo momento apoyo, amor y confianza, sino ha sido una gran amiga y compañera; su fortaleza y ejemplo han sido fundamentales en mi vida. Mis hermanos, cuñadas y sobrinos me han dado apoyo moral, solidaridad, seguridad, tranquilidad y muchas de la veces me apoyaron económicamente. Por ello, todo mi agradecimiento a Noé Galicia Sarmiento y Olivia García; Israel Galicia Sarmiento y Margarita Santánder; Edgar Galicia Sarmiento, Martha Pichardo, Omar Ademir Galicia Pichardo, Tania Paola Galicia Pichardo y Nancy Nahomi Galicia Pichardo por ser mis hermanos en el significado más excelso de la palabra. Sin su presencia y sus múltiples apoyos, este proyecto no hubiera llegado a su final. Mi nueva familia, también ha sido de gran apoyo para la finalización de este proyecto. La Sra. Ana Arista Mata se ha tomado tiempo para ofrecerme palabras de aliento y fe, las cuales han sido de gran valor; además, nos ha apoyado en diferentes aspectos a lo largo de varios años. Asimismo, agradezco a Loyda, Martha, Husiel y Ana, Moises; Víctor y Yolanda todos ellos Arista Mata, las innumerables invitaciones a comer y las largas horas de plática, pero sobre todo por sus muestras de confianza y apoyo.

Uno de los mejores resultados de esta tesis fue construir una excelente amistad con Elvira Durán Medina, Eduardo Pérez García y Luis Zambrano González. De ellos he recibido cariño, solidaridad, ideas y mucha confianza; pero también hemos compartido desvelos, tristezas, ideas no fructificadas e ideas no compartidas; lo cual ha resultado en una bella, sólida y respetuosa amistad. Este trabajo, es el resultado de su apoyo y esta dedicado a ustedes.

En otra etapa, durante nuestra estancia en la bella ciudad de Morelia, la amistad y solidaridad de Diana Villagomez Oviedo fue imprescindible, porque fue una gran amiga, siempre nos escuchó y apoyo en los momentos difíciles, pero sobre todo le agradezco su singular alegría y perspectiva de la vida. Además, agradezco a Rosaura Luna, Gabriela Pacheco, Yolanda García, Leonor Solís, Janik Granados, Carmen González, Liliana Rentería, Tamara Ortiz, Raul Ahedo, Omar Chassin , Carlos Ramos, Leonel, Jesus Junco, Pablo Alarcón, Ana Burgos, Benjamin Ordoñez, Andres Camou, Humberto Rendón, Manuel Mendoza, Ema López, Vicente Salinas, Miguel Salinas y Luis Bernardo Vázquez por las largas e interminables horas de discusiones académicas y no académicas, pero sobre todo por ese concepto de amistad y solidaridad que se logró.

El apoyo académico ha sido fundamental para que este trabajo llegara a su conclusión. En primer lugar, le agradezco al Dr. Felipe García Oliva la amistad, confianza, apoyo y libertad que me brindó durante muchos años; las cuales me permitieron crecer no sólo en un ámbito académico, sino también personal. También tengo que agradecerle el haberme dado la oportunidad de concluir el doctorado bajo su dirección y su injerencia directa en mi formación académica. Asimismo, deseo expresar mi agradecimiento a los miembros de mi Comité Tutorial los Drs. Exequiel Ezcurra, Víctor Jaramillo Luque y Jorge Arturo Meave del Castillo por sus valiosas sugerencias al trabajo en diferentes momentos del mismo. Pero sobre todo, la combinación de su calidad humana y su capacidad crítica fueron fundamentales en el desarrollo no sólo de la tesis, sino del doctorado. Sólo basta recordar los múltiples cambios de asesor, las revisiones críticas de los primeros manuscritos, pero sobre todo por ser siempre propositivos, permitiendo que esta tesis tuviera orden, coherencia y presentación. El Dr. Alejandro Morón, excelente amigo, que siempre estuvo apoyándome en la distancia con innumerables consejos, pero sobre todo por siempre estar dispuesto

a escuchar y proponer soluciones frías y objetivas en diferentes momentos del desarrollo de esta tesis.

Agradezco la revisión cuidadosa y detallada del manuscrito por parte del jurado. Desde su perspectiva particular, cada uno de ellos enriqueció enormemente el trabajo. Agradezco la participación en el jurado de la Dra. Angelina Martínez-Yrizar, Dra. Pilar Huante Pérez, Dr. Julio Campo Alves, Dr. Alejandro Morón Ríos y Dr. Carlos Montaña Carubelli.

A Carolina Espinoza por su ayuda en los múltiples trámites durante mi estancia en el doctorado. A Gloria García y Alicia Cervantes por sus oportunas ayudas logísticas.

En la etapa final de la escritura de la presente tesis, el apoyo económico, logístico e institucional otorgado por el Dr. José Luis Palacio Prieto, a través del Instituto de Geografía de la UNAM fue fundamental para que esta tesis este concluida. Asimismo, deseo manifestarle un agradecimiento personal al Dr. José Luis Palacio por su infinita confianza, paciencia y apoyo para ver culminado este trabajo.

Este trabajo fue realizado con el apoyo de las becas CONACYT. No de registro: 83056; CONACYT. No de registro: 90424; DGAPA: Proyecto IN-200797; DGAPA, Proyecto IN-20079; y CONACYT Proyecto G27674-N. Los apoyos económicos de la dirección general de estudios de posgrado (DGEP). Claves de los proyectos: 030704 y 101308.

A la Estación de Biología Chamela, Instituto de Biología por el apoyo logístico durante el trabajo de campo del presente proyecto. En el campo la ayuda de María de la Paz Tapia Morales, Ramón Cisneros y Antonio Cisneros fue no sólo de gran ayuda, sino muy placentera. A Ramiro Peña del ejido de San Mateo, por permitirme usar sus parcelas para el desarrollo del presente trabajo. A Heberto Ferreira por el mantenimiento del sistema de computo en el DERN, a Georgina García y Pilar Islas por su apoyo técnico en el laboratorio; a Abel Verduzco y Salvador Araiza por su apoyo logístico en el campo.

De las alegrías, las inesperadas.
De las pieles, las no arrancadas.

De los cuentos, los incomprensibles.
De los consejos, los inaplicables.

De las estancias, las transitorias.
De las despedidas, las desapasionadas.

De las artes, las invalorables.
De los maestros, los inhumables.

De los placeres, los declarables.
De los objetivos, los secundarios.

De los enemigos, los sensibles.
De los amigos, los infantiles.

De los colores, el rojo.
De los mensajes, el mensajero.

De los que caen, los adulones.
De las estaciones, octubre.

De las vidas, las límpidas.
De las muertes, las rápidas.

Bertolt Brecht

CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN GENERAL	1
1.0. Antecedentes	2
1.1. Importancia del carbono orgánico del suelo	2
1.2. Efecto de las plantas sobre el ciclo de nutrientes	4
1.3. Influencia de las especies vegetales con capacidad de fijar N en ecosistemas tropicales	8
1.4. Influencia de especies de pastos en ecosistemas templados	11
1.5 Planteamiento del problema	12
1.6. Presentación de la tesis	15
1.7. Literatura citada	16
2. EFECTO DE DOS ESPECIES DE ÁRBOLES REMANENTES SOBRE LA DINÁMICA DEL CARBONO ORGÁNICO DEL SUELO EN UNA PRADERA DE UN ECOSISTEMA TROPICAL ESTACIONAL	22
2.1. Introducción	23
2.2. Métodos	26
2.2.1. Sitio de estudio	26
2.2.2. Las especies	27
2.2.3. Diseño experimental	28
2.2.4. Muestreo	28
2.2.4.1. Material vegetal	28
2.2.4.2. Suelo	29
2.2.5. Análisis de laboratorio	29
2.2.5.1. Material vegetal	29
2.2.5.2. Características físicas y químicas del suelo	30
2.2.5.3. Tasa potencial de mineralización de carbono	31

2.2.5.4. Coeficiente metabólico (q_{CO_2})	32
2.2.5.5. Inmovilización neta de carbono y nitrógeno	32
2.2.5.6. Eficiencia de uso de nutrientes y tiempo de residencia de N y P.	32
2.2.6. Análisis estadísticos	33
2.3. Resultados	33
2.3.1. Hojas vivas	33
2.3.2. Producción de hojarasca	34
2.3.3. Mantillo	35
2.3.4. Biomasa de raíces	37
2.3.5. Suelo	37
2.3.5.1. Densidad aparente y pH del suelo	37
2.3.5.2. Características químicas del suelo	38
2.3.5.3. Actividad microbiana del suelo asociado a las especies vegetales	39
2. 4. Discusión	40
2.4.1. Efecto de las especies sobre la cantidad y la calidad de la hojarasca	40
2.4.2. Efecto de las especies sobre la calidad y la tasa de descomposición del mantillo	41
2.4.3. Efecto de las especies sobre el C y N biológicamente activo	44
2.5. Literatura citada	49

3. EFECTO DE LA CALIDAD QUÍMICA DEL MANTILLO DE DOS ESPECIES SOBRE LA ACTIVIDAD MICROBIANA DEL SUELO DE UNA PRADERA EN UN ECOSISTEMA TROPICAL ESTACIONAL

3.1. Introducción	64
3.2. Métodos	67
3.2.1. Sitio de estudio	67
3.2.2. Las especies	68
3.2.3. Diseño experimental	69
3.2.4. Muestreo	69

3.2.4.1. Suelo	69
3.2.4.2. Material vegetal	70
3.2.5. Experimento de descomposición en el campo	70
3.2.6. Diseño del experimento de adición de hojarasca al suelo	71
3.2.7.0. Análisis de laboratorio	71
3.2.7.1. Material vegetal	71
3.2.7.2. Incubación	72
3.2.7.3. Características biogeoquímicas del suelo	72
3.2.7.4. Inmovilización neta de C microbiano y N microbiano	73
3.2.8. Análisis estadístico	73
3.3. Resultados	74
3.3.1. Experimento de descomposición en el campo	74
3.3.1.1. Características químicas iniciales del mantillo asociado a las especies	74
3.3. 1.2. Cambios en la masa	74
3.3.1.3. Calidad química	75
3.3.2. Experimento en el laboratorio de la tasa potencial de mineralización de C	75
3.3.2.1. Cambios en la actividad microbiana	75
3.3.2.2. Inmovilización neta de C microbiano y N microbiano	75
3.3.2.3. Cocientes C microbiano:Ct y N microbiano:Nt	76
3.4. Discusión	77
3.4. 1. Cambios en la masa y calidad química del mantillo	77
3.4.2. Actividad microbiana en el experimento de laboratorio	80
3.5. Literatura citada	83

4. EFECTO DE LA DISPONIBILIDAD DE C, N y P SOBRE LA ACTIVIDAD MICROBIANA DEL SUELO ASOCIADO A DOS ESPECIES DE ÁRBOLES REMANENTES EN UNA PRADERA DE UN ECOSISTEMA TROPICAL ESTACIONAL **92**

4.1. Introducción	93
-------------------	----

4.2. Métodos	96
4.2.1. Sitio de estudio	96
4.2.2. Las especies	97
4.2.3. Diseño experimental en campo	98
4.2.4. Muestreo de suelo	98
4.2.5. Diseño del ensayo de fertilización con formas lábiles de C y nutrientes	99
4.2.6. Métodos de laboratorio	99
4.2.6.1. Fertilización	99
4.2.6.2. Incubación	100
4.2.6.3. Características biogeoquímicas del suelo.	100
4.2.6.4 Inmovilización neta de C y N	101
4.2.7.0. Análisis estadístico	101
4.3. Resultados	102
4.3.1. Efecto de la fertilización sobre la actividad microbiana en la época seca	102
4.3.2. Efecto de la fertilización sobre la actividad microbiana en la época húmeda	103
4.4. Discusión.	104
4.4.1. Actividad microbiana del suelo en la época seca	104
4.4.2. Actividad microbiana del suelo en la época húmeda	106
4.5. Literatura citada	110
5. CONSIDERACIONES FINALES	120

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

INTRODUCCIÓN GENERAL

1.0. ANTECEDENTES

1.1. IMPORTANCIA DEL CARBONO ORGÁNICO DEL SUELO

Los ciclos de nutrientes son un aspecto fundamental que determinan la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas (Binkley 1997, Vinton y Burke 1995, Vitousek 1980, Vitousek y Hopper 1993). Los ciclos de nutrientes se encuentran estrechamente relacionados con el ciclo del carbono (C) (Paul y Clark 1989, Tate 1992). El flujo de carbono a través de la materia orgánica proporciona energía para llevar a cabo la mineralización de la materia orgánica del suelo (MOS) y la liberación de nutrientes al suelo (Tate 1992). La importancia práctica de la MOS es atribuida generalmente a su capacidad de catalizar las reacciones bioquímicas básicas para proveer de nutrientes a las plantas y contribuir al desarrollo estructural del suelo, mejorando las propiedades físicas del mismo y desarrollando la capacidad buffer y el complejo de intercambio catiónico del suelo (Tate 1992).

La materia orgánica que se metaboliza inicialmente es el componente orgánico del suelo que ofrece una fuente de energía para la comunidad microbiana del suelo (Tate 1992). La principal fuente de energía del suelo proviene de la presencia del C reducido (Paul y Clark 1989, Tate 1992). Desde el punto de vista de la velocidad de recambio de la MOS, ésta puede dividirse en tres almacenes: activa, lenta y recalcitrante (Tate 1992). La velocidad de recambio de la MOS está inversamente relacionada con el tamaño del almacén de nutrientes. Es decir, existen almacenes grandes muy poco activos con tiempos de recambio de cientos a miles de años (la mayoría de la MOS estabilizada) y almacenes pequeños muy activos con tiempos de recambio de meses (la materia orgánica biológicamente activa; Tate 1992). La materia orgánica biológicamente activa está compuesta por una mezcla de materiales orgánicos vivos (la biomasa microbiana) y de materiales orgánicos muertos (los productos microbianos; Tate

1992). La biomasa microbiana es uno de los almacenes en donde se encuentran las fracciones lábiles de los nutrientes en el suelo, ejerciendo un fuerte control sobre las tasas a la cual el nitrógeno (N), el azufre (S) y el fósforo (P) son mineralizados y reciclados en los ecosistemas (Tate 1992). La descomposición biológica de la MOS aporta hasta cinco veces más nutrientes que los provenientes de la fertilidad del suelo inorgánico, debido a un alto recambio de N, P y S en las paredes celulares de los microorganismos (Campo et al. 1998, Lodge et al. 1994, Singh et al. 1989).

La materia orgánica biológicamente activa no es un almacén estático a lo largo del tiempo, la estacionalidad de la precipitación tiene amplias repercusiones en la dinámica de la biomasa microbiana del suelo, determinando la tasa de inmovilización y mineralización de nutrientes por parte de la biomasa microbiana, y consecuentemente la disponibilidad de nutrientes en el suelo para otros componentes del ecosistema (Wardle 1992). En general, se reporta una relación negativa entre el contenido de humedad del suelo y la concentración de C, N y P microbiano (Singh et al. 1989, Srivastava 1992, Wardle 1992). Se ha reportado que en la estación seca se encuentra la mayor concentración de C, N y P microbiano, resultado de la reducción de la actividad microbiana, la actividad de las plantas, la lixiviación y la acumulación de nutrientes en el mantillo (Campo et al. 1998, Lodge et al. 1994, Singh et al. 1989). En cambio, al inicio de la estación húmeda las concentraciones de C, N y P microbiano se ven reducidas debido a que los ciclos de secado y humedecimiento del suelo liberan los nutrientes inmovilizados en la biomasa microbiana muerta. Se ha demostrado que los ciclos de secado y humedecimiento producen lisis celular de tejido microbiano. Además, en esta época las poblaciones microbianas están sujetas a la depredación (Singh et al. 1989). La sincronía existente entre la mineralización de nutrientes vía el recambio de las poblaciones microbianas y la captura de nutrientes por parte de las plantas al inicio de la época húmeda, reduce la competencia por nutrientes entre plantas y microorganismos, favoreciendo un ciclo de nutrientes cerrado (Jaramillo y Sanford 1995, Lodge et al. 1994). Al final

de la época de lluvias cuando la actividad metabólica de las plantas es baja y se reduce su capacidad de extraer los nutrientes del suelo; éstos se acumulan y se conservan en forma biológicamente activa en la biomasa microbiana, reduciendo así las pérdidas de nutrientes del ecosistema (Jaramillo y Sanford 1995, Lodge et al. 1994, Singh et al. 1989, Srivastava 1992).

1.2. EFECTO DE LAS PLANTAS SOBRE EL CICLO DE NUTRIENTES

Recientemente se ha reconocido el efecto diferencial de las especies vegetales sobre los procesos ecosistémicos, particularmente sobre la calidad y la cantidad de la MOS, influenciando así los ciclos biogeoquímicos de los ecosistemas (Binkley 1997, García-Montiel y Binkley 1998, Vinton y Burke 1995, Vitousek y Hooper 1993, Vitousek y Walker 1989, Zak et al. 1990). Los efectos de las especies vegetales sobre el ciclado de nutrientes determinan diferentes procesos funcionales como la productividad primaria aérea, la descomposición de la materia orgánica, el ciclado y la pérdida de nutrientes en el suelo, influyendo así en la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas (Vitousek y Hooper 1993).

Los primeros estudios de los efectos de las especies vegetales sobre las características físicas y químicas del suelo evalúan la presencia del dosel de los árboles individuales sobre su ambiente inmediato en ecosistemas áridos y semiáridos (Belsky et al. 1989, Belsky 1994, Charley y West 1977, Kellman 1979, Tiedemann y Klemmedson 1973a, Tiedemann y Klemmedson 1973b). En los sistemas áridos y semiáridos la presencia de los árboles y arbustos en una matriz de pasto representa un modelo para evaluar el efecto de árboles individuales sobre los recursos del suelo. La distribución espacial de los árboles en los pastizales modifica aspectos como la diversidad y la productividad de especies de herbáceas bajo la copa (Belsky 1994) y contribuye a la generación de heterogeneidad espacial de los recursos agua y nutrientes (Charley y West 1977, Kellman 1979), influyendo así en la modificación de los aspectos estructurales y funcionales de estos ecosistemas (Belsky et al. 1989, Charley y West 1977,

Kellman 1979, Medina 1996, Tiedemann y Klemmedson 1973b). Desde el punto de vista funcional, la presencia o ausencia de árboles y arbustos son una de las causas de los patrones de disponibilidad de nutrientes en el suelo en pequeña escala (Belsky 1994, Charley y West 1977, Vinton y Burke 1995).

En los ambientes áridos y semiáridos como las sabanas, la vegetación está dominada generalmente por pastos con ruta fotosintética C_4 , afectando la eficiencia de uso de agua y de nutrientes, influyendo negativamente en la productividad primaria y en la calidad de la materia orgánica que producen (altos cocientes C:N y lignina:N, o bajas proporciones de proteínas, lípidos y carbohidratos); lo cual, reduce el potencial de descomposición del material orgánico y la disponibilidad de nutrientes en grandes áreas dominadas por los pastos (Baruch et al. 1996, Medina 1996). En cambio, la presencia de las especies arbóreas o arbustivas de carácter caducifolio o siempre verde, no sólo incrementan la disponibilidad de recursos en el suelo y el reciclado de nutrientes, sino que mejoran las características físicas y químicas del suelo a través de diferentes mecanismos. Por ejemplo, mejorando el microclima, la sombra que generan las copas de los árboles reduce las temperaturas máximas del suelo y la evapotranspiración, se incrementa así la humedad relativa y afecta positivamente el balance hídrico y energético (Belsky et al. 1993, Tiedemann y Klemmedson 1973a). Asimismo, modificando positivamente las características físicas del suelo, como consecuencia del regreso de residuos orgánicos. Se ha reportado que la mayor cantidad de materia orgánica bajo la copa de los árboles en relación a las áreas dominadas por los pastos, mejoran la estructura, la porosidad y la aireación del suelo (Tiedemann y Klemmedson et al. 1973b). La presencia de diferentes especies vegetales no sólo modifica la cantidad, sino también la calidad de la hojarasca que retorna al suelo incrementando la fertilidad del mismo. Estas características de la materia orgánica determinan la cantidad de nutrientes que se reciclan a través de la descomposición del mantillo; asimismo, regulan la tasa de descomposición de la materia orgánica favoreciendo más la formación de la

materia orgánica biológicamente activa que la materia orgánica total (Belsky et al. 1993, Young 1988). Las sabanas se caracterizan por su alto cociente raíz:tallo, lo cual les permite incrementar la productividad primaria subterránea y su potencial de descomposición; sin embargo, la ruta fotosintética repercute sobre la tasa de mineralización de N. En estudios desarrollados en tipos de suelo similares con cultivos dominados únicamente por especies con ruta fotosintética C₃ o C₄, se encontró que mientras las especies C₃ favorecen la mineralización de N porque tienen una menor concentración de lignina y una mayor concentración de N, mientras que las especies C₄ siguen el patrón contrario (Medina 1996, Tilman y Wedin 1991). Las especies arbóreas modifican el flujo de agua a través de los troncos (flujo caulinar) y a través del dosel, transfiriendo nutrientes derivados de la lixiviación foliar; afectando significativamente los patrones de la actividad microbiana y la disponibilidad de nutrientes (Belsky et al. 1989, Burke et al. 1989, Hook et al. 1991). Las características del dosel como el área foliar, el ángulo y la orientación de las hojas determinan la lixiviación de nutrientes con los diferentes eventos de precipitación (Binkley 1997). Las especies vegetales arbóreas también modifican la composición de las comunidades de descomponedores, que junto con el mejoramiento de las condiciones del ambiente bajo su copa y las características de la calidad del material orgánico favorecen la actividad biológica del suelo y la consecuente mineralización de nutrientes. Se ha reportado que la biomasa microbiana del suelo, así como las poblaciones de nemátodos y macroartrópodos favorecen la tasa de mineralización de N bajo los árboles en relación a la matriz dominada por pastos (Bernhard-Reversat 1993, Coleman et al. 1991).

Los estudios que enfatizan los efectos de las especies vegetales sobre la calidad química y la disponibilidad de nutrientes, tanto en ambientes de baja como de alta disponibilidad de nutrientes (Aerts y Berendse 1988, Hobbie 1992, Wedin y Tilman 1990), resaltan las características de historia de vida de las plantas, directamente a través de la captura, uso y pérdida de nutrientes o indirectamente

al modificar la actividad microbiana y la herbivoría (Aerts y Berendse 1988, Hobbie 1992). Las plantas que crecen en hábitats pobres en nutrientes, se caracterizan porque tienen una baja demanda de nutrientes, producen hojarasca con menor calidad química (Vitousek 1982) y poseen tejido foliar de mayor longevidad, reduciendo la productividad primaria aérea y favoreciendo una mayor asignación de recursos a las raíces (Hobbie 1992, Vitousek 1982). Con base en la información anterior, se ha concluido que este tipo de especies poseen una alta eficiencia de uso de nutrientes; es decir, una gran producción primaria aérea por unidad de nutriente capturado, por ello, circulan bajas cantidades de nutrientes en la hojarasca (Vitousek 1982). Las consecuencias biogeoquímicas de la eficiencia de uso de nutrientes consisten en la incorporación de materia orgánica con baja calidad química al suelo, lo cual provoca que las tasas de descomposición del mantillo y la mineralización de nutrientes sean muy lentas, por lo que la captura de nutrientes se ve limitada por su disponibilidad y difusión en los sitios pobres en nutrientes (Hobbie 1992). Por el contrario, las especies que crecen en hábitats ricos en nutrientes presentan el patrón opuesto (Hobbie 1992, Vitousek 1982).

En general, las diferencias en los patrones de captura y pérdida de nutrientes refuerzan los patrones de disponibilidad de los mismos; los ecosistemas que poseen menor disponibilidad de nutrientes poseen bajas tasas de mineralización de la materia orgánica, reduciendo la disponibilidad de nutrientes en el suelo. En contraste, los ecosistemas con mayor disponibilidad de nutrientes aumentan el reciclado de los mismos en el suelo determinando la captura de nutrientes por parte de las plantas. Sin embargo, muchos de éstos estudios se han realizado con especies vegetales que crecen en diferentes sitios, confundándose el efecto del sitio con el efecto de la especie, enfatizando que el ciclo de nutrientes es sólo un aspecto de flujo de masas; lo anterior reduce el nivel de generalización de los efectos de las especies individuales sobre el ciclo de nutrientes. Binkley (1997) sugiere que especies que crecen en los mismos sitios pueden diferir en los patrones antes mencionados.

1.3 INFLUENCIA DE LAS ESPECIES DE PLANTAS CON CAPACIDAD SIMBIÓTICA DE FIJAR NITRÓGENO EN ECOSISTEMAS TROPICALES.

El estudio del efecto de las especies sobre el ciclo de nutrientes en las zonas tropicales se ha enfocado principalmente a la incorporación de nitrógeno (N_2) vía las plantas con capacidad simbiótica de fijar N (García-Montiel y Binkley 1998, Vitousek y Walker 1989). Uno de los trabajos pioneros del efecto de este tipo de especies sobre las características del suelo se realizó con la especie invasora *Myrica faya* en Hawaii (Vitousek et al. 1987, Vitousek y Walker 1989); quienes reportan que la presencia de *Myrica faya* en sitios en sucesión en las islas Hawaii incrementó la acumulación de N en el suelo, favoreciendo su captura y su contenido en las hojas. Este incremento en la calidad química de la hojarasca, afectó positivamente el potencial de descomposición del mantillo, los tamaños de los almacenes y las tasas de mineralización de N en el suelo. La entrada de N al suelo en un sistema que se encuentra limitado por su disponibilidad, generó cambios en la estructura y funcionamiento del ecosistema al facilitar la disponibilidad de recursos para otras especies (Vitousek et al. 1987, Vitousek y Walker 1989).

Asimismo, las especies vegetales con capacidad simbiótica de fijar N desempeñan un papel importante en la productividad de sistemas agro-forestales, ya que tradicionalmente se ha considerado que las especies vegetales con capacidad simbiótica de fijar N sirven como fuente de N disponible (Palm y Sánchez 1991). La identidad de las especies y los ciclos de nutrientes pueden tener efectos recíprocos que influyan la sustentabilidad de plantaciones forestales y agroforestales. Las especies vegetales con capacidad simbiótica de fijar N proporcionan recursos de mayor calidad (alta concentración de N en la hojas y menor concentración de lignina y polifenoles) para los microorganismos, por lo que éstos liberan N rápidamente (Palm y Sánchez 1990). El estudio del efecto de las especies con capacidad simbiótica de fijar N en otras zonas tropicales, ha mostrado que la entrada exógena de N incrementa la concentración y la acumulación de N en el suelo; además, acelera las tasas de descomposición

debido a que no sólo entra N mineral, sino también cantidades considerables de C orgánico para los microorganismos (Palm y Sánchez 1991). Las interacciones del C con otros nutrientes son más importantes en las tasas de mineralización que solamente la entrada de N, por lo que los cocientes C:N, C:P y N:P de la hojarasca pueden ser predictores de la calidad química y del potencial de descomposición de la MOS (Palm y Sánchez 1990, 1991). Esto sugiere que el incremento en la disponibilidad de N en ausencia de cambios de otros parámetros de la calidad del mantillo puede no elevar las tasas de mineralización (Palm y Sánchez 1990, 1991, Prescott 1995). En conclusión, el efecto de las especies vegetales con capacidad simbiótica de fijar N sobre la actividad microbiana, no sólo se reflejó en el incremento de la circulación de N, sino que también afectó el ciclo del carbono; es decir, estimula la entrada de C al aumentar la productividad de hojas, tallos, raíces y productos de las raíces (ácidos orgánicos y exudados) (Palm y Sánchez 1990, 1991). Sin embargo, en algunas zonas tropicales se ha reportado que no todas las especies con capacidad simbiótica de fijar N aumentan el potencial de descomposición del mantillo, ya que la presencia de algunos compuestos de las plantas puede modificar la calidad del material de las mismas (Palm y Sánchez 1990, 1991). Es decir, no existen evidencias de que el incremento de N por parte de algunas leguminosas acelere las tasas de mineralización de N, aunque el cociente C:N sea reducido. La explicación se debe a que ciertas especies con capacidad simbiótica de fijar N presentan altos contenidos de polifenoles, los cuales retardan las tasas de mineralización por inhibir la actividad enzimática microbiana, por lo que puede haber períodos prolongados de inmovilización (Palm y Sánchez 1991). La actividad enzimática se ve reducida porque los polifenoles producen polímeros estables con diferentes formas del N, reduciendo así las tasas de mineralización. La formación de polímeros estables depende del tipo de polifenoles presentes en el material vegetal (Palm y Sánchez 1991, Prescott 1995); algunos forman estructuras complejas con los enlaces del hidrógeno (H) con grupos que contienen formas

básicas de N y enlaces estables con grupos amino, haciendo que el material sea más resistente a la descomposición (Palm y Sánchez 1991). La formación de substratos más complejos reduce la cantidad de nitrógeno orgánico disponible para la actividad microbiana (Palm y Sánchez 1991, Prescott 1995). Se ha reportado que un valor alto en los cocientes polifenoles:N explica las bajas tasas de mineralización en el corto plazo, mientras que el porcentaje de N y el cociente lignina:N no lo explica, como ha sido reportado para algunas especies tropicales (Palm y Sánchez 1990, 1991, Prescott 1995).

Otro de los sistemas clásicos que ha permitido evaluar el papel de las especies vegetales sobre las características biogeoquímicas del suelo es el de las plantaciones forestales, utilizando mezclas de especies de valor comercial (*Pseudotsuga menziesii*) con especies con capacidad simbiótica de fijar N sin valor comercial (*Alnus rubra*) plantadas a diferentes densidades (Binkley et al. 1992). En estos sistemas, las especies vegetales presentan diferencias en sus tasas de crecimiento, debido a sus habilidades para obtener recursos (luz, agua y nutrientes); así como a sus diferencias en la eficiencia de uso de estos recursos. Desde el punto de vista de la productividad, las mezclas de especies fueron dos veces más productivas que las plantaciones puras de *Pseudotsuga menziesii*, ya que *Alnus rubra* incrementó la concentración foliar de N de *Pseudotsuga menziesii*, teniendo como consecuencia que se incrementen las tasas de mineralización de N, sus almacenes totales y la disponibilidad de formas inorgánicas. *Alnus rubra* produce grandes cantidades de hojarasca con mayor concentración de N, como resultado de la baja eficiencia de uso de N de estas especies, mejorando así el reciclado de nutrientes de ambas especies (Binkley et al. 1992). Asimismo, las especies con capacidad simbiótica de fijar N mejoran aspectos del reciclado de nutrientes como la eficiencia de uso de nutrientes, los niveles de N en el suelo y el porcentaje de bases intercambiables de los sitios en los que se encuentra la especie beneficiada, incrementando no sólo la

productividad, sino también los mecanismos de protección de nutrientes (Binkley et al. 1992, Steltzer y Bowman 1998).

1.4. INFLUENCIA DE ESPECIES DE PASTOS EN ECOSISTEMAS TEMPLADOS

Más recientemente, en sistemas de pastizales templados se encontró que la identidad de las especies vegetales presentó efectos diferenciales sobre las tasas de mineralización e inmovilización microbiana. Por ejemplo, la especie *Bouteloua gracilis* presentó bajas tasa de mineralización de N, sin ser la especie con el mayor valor en el cociente lignina:N en las raíces, ni los mayores cocientes C:N en hojas y raíces; sin embargo, sí tuvo los valores más altos en el cociente raíz:tallo, sugiriendo que la inmovilización de N en la biomasa microbiana reduce las tasas de mineralización de N (Burke et al. 1989, Vinton y Burke 1995). Asimismo, Wedin y Tilman (1990) reportan diferencias en la dinámica de N en el suelo asociado a cinco especies de pastos perennes; las causas se deben a las diferencias entre las especies en las concentraciones de N en el tejido foliar, las concentraciones de lignina en las raíces y a la biomasa subterránea. Estos autores sugieren que las especies que poseen bajas concentraciones de lignina en las raíces presentan una mayor tasa de recambio de C, por lo que fueron las especies con una mayor tasa de mineralización de N.

Las especies vegetales modifican la composición de comunidades de microorganismos del suelo, los cuales pueden controlar las tasas descomposición del mantillo (Zou 1993), el procesamiento de la materia orgánica del suelo y el reciclaje de nutrientes (Binkley 1997). Se ha determinado que existen acoplamientos entre los microorganismos y los tipos de mantillo en el suelo, lo que sugiere que la descomposición del mantillo depende de las comunidades adaptadas a tipos específicos de mantillo más que a la disponibilidad de N, por lo que la disponibilidad de N es el resultado de los patrones de descomposición más que la causa de los patrones de su disponibilidad (Binkley 1997). García-Montiel y Binkley (1998) mencionan que en un sistema de plantaciones forestales de *Eucalyptus saligna* y *Albizia falactaria*, las comunidades microbianas del suelo

están dominadas por hongos en la primera, mientras que en la segunda están dominadas por bacterias, las cuales son responsables de las tasas de mineralización de N.

Sin embargo, aunque existen numerosos trabajos que evalúan el efecto de las especies sobre la biogeoquímica del suelo como los citados anteriormente, en los ecosistemas tropicales estacionales existen pocos trabajos que evalúen el papel de las especies sobre la dinámica de la MOS.

1.5. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

En el presente estudio se analizan los efectos de dos especies de árboles remanentes sobre las características del C y N orgánico del suelo y la materia orgánica biológicamente activa en un ecosistema tropical estacional. La materia orgánica del suelo tiene injerencia directa en el desarrollo de los ecosistemas y en los procesos que caracterizan su estructura y funcionamiento, porque influye en una variedad de procesos como los ciclos de nutrientes, la formación de mecanismos de protección de nutrientes y la productividad en el ecosistema, así como en la distribución y abundancia de las especies (Tate 1992, Vitousek y Hooper 1993).

Los ecosistemas tropicales estacionales (ETE) se caracterizan por la marcada estacionalidad de la precipitación (Murphy y Lugo 1986), lo cual ha determinado que algunos procesos fisiológicos como el crecimiento, la reproducción, la productividad y la fenología estén sincronizados con la disponibilidad del agua (Bullock y Solís-Magallanes 1990, Martínez-Yrizar et al. 1996, Murphy y Lugo 1986). En la actualidad, la selva baja caducifolia (SBC) es el tipo de vegetación más amenazado de los bosques tropicales (Janzen 1988), se reporta que en 1980 el 44% del área original de este bosque ha sido transformada a praderas para la introducción de la ganadería extensiva (Houghton et al. 1991) y la agricultura extensiva (Maass 1995). Entre las consecuencias negativas de la transformación que se han documentado se encuentran: a) el incremento en la tasa de erosión (García-Oliva et al. 1995, Maass et al. 1988), b) la acelerada pérdida de los nutrientes del suelo (García-Oliva y Maass

1998, Singh et al. 1989), c) la modificación de la densidad aparente del suelo reduciendo la capacidad de retención de humedad y la aireación del mismo (García-Oliva y Maass 1998), d) la reducción de la entrada de materia orgánica al suelo (Singh et al. 1989, Singh et al. 1991, Srivastava y Singh 1995), e) la disminución del tamaño de los almacenes totales y biológicamente activos del carbono (C) y el nitrógeno (N) del suelo (Basu y Behera 1993, Singh et al. 1989, Singh et al. 1991), así como la reducción de grupos microbianos (García-Oliva et al. 1999a, Srivastava 1992, Srivastava y Singh 1995). La principal consecuencia de la reducción de la entrada de carbono orgánico al suelo es la modificación de la calidad y la cantidad de la materia orgánica del suelo (MOS) (Prasad et al. 1994), lo cual reduce la fuente de energía para la actividad microbiana y sus mecanismos de estabilización (García-Oliva et al. 1999b).

En la última década, algunos estudios de la ecología de ecosistemas se han centrado en el papel que juegan las diferentes especies vegetales sobre los mecanismos que afectan la dinámica de los ciclos de energía, de nutrientes e hidrológico (Vinton y Burke 1995, Vitousek 1980, Vitousek et al. 1987, Vitousek y Hooper 1993). Por ejemplo, se ha reportado que las características morfológicas y funcionales de las especies vegetales, tales como la asignación de energía entre partes aéreas y subterráneas, la fijación biológica de N_2 , la ruta fotosintética, la fenología y la calidad química de la hojarasca tienen consecuencias sobre los procesos biogeoquímicos que operan a nivel del ecosistema, tales como la descomposición, el flujo de nutrientes, el desarrollo del suelo y la fertilidad del mismo (Vinton y Burke 1995, Vitousek et al. 1987, Vitousek y Hooper 1993). Este tipo de estudios se han realizado con diversos métodos e involucrando diversos escenarios ecológicos, tales como la remoción o la adición de especies (Zak et al. 1990), la invasión de especies exóticas (Vitousek y Walker 1989), las plantaciones forestales (Binkley et al. 1992) y los estudios relacionados con la calidad química de la hojarasca y la disponibilidad de nutrientes en el suelo (Hobbie 1992). Estos estudios han establecido el enlace entre la fisiología y los procesos a nivel ecosistémico,

además de que han renovado el interés del estudio de la diversidad biológica en los aspectos funcionales del ecosistema (Vitousek y Hooper 1993).

Actualmente, la SBC de la región de Chamela en Jalisco está sujeta a la roza-tumba-quema para la introducción de praderas destinadas a la ganadería extensiva. Este tipo de manejo ha permitido realizar estudios relacionados con los efectos de las especies de árboles remanentes sobre algunos aspectos biogeoquímicos del suelo. En las praderas, las principales especies que se introducen son el zacate buffel (*Cenchrus ciliaris* L.) y el pasto guinea (*Panicum maximum* Jacq.). En estas praderas se dejan algunas especies de árboles de la selva, los cuales son utilizados como postes de cercado y para la obtención de leña y madera (González-Flores 1992). Entre las especies de árboles remanentes que se dejan se encuentran *Caesalpinia platyloba* S. Wats. (Caesalpinoideae); *Caesalpinia eriostachys* Benth. (Caesalpinoideae); *Cordia allagoides* DC. (Boraginaceae) y *Tabebuia donnell-smithii* Rose. (Bignoniaceae) (González-Flores 1992). Este sistema, es un marco ideal para evaluar la influencia individual de las especies vegetales remanentes sobre las características biogeoquímicas del suelo.

En el presente estudio se exploran los efectos de dos especies de árboles remanentes sobre el suelo en una pradera derivada de la transformación de la SBC. Se analizaron algunas características de las especies que pueden afectar los mecanismos de disponibilidad de nutrientes en el suelo y aquellas que estabilizan la MOS. La pregunta central de este trabajo fue ¿cómo influyen los árboles remanentes dentro de las praderas en la disponibilidad de nutrientes del sistema árbol remanente- biomasa microbiana?

Los objetivos del presente trabajo fueron: a) caracterizar el patrón estacional de la cantidad y la calidad química del material orgánico que las especies retornan al suelo y su influencia sobre la materia orgánica total y biológicamente activa del suelo asociado a dos especies de árboles remanentes y a una especie de pasto, b) determinar el efecto de la adición de formas disponibles de C, N y P sobre la actividad microbiana del suelo asociado a dos

especies de árboles remanentes y a una especie de pasto, c) determinar la importancia relativa de la calidad química del mantillo y la composición de las comunidades microbianas del suelo sobre la actividad de la biomasa microbiana del suelo asociado a dos especies de árboles remanentes y a una especie de pasto, y d) determinar el patrón de descomposición del mantillo asociado a dos especies de árboles remanentes y a una especie de pasto.

La hipótesis de este trabajo es que la cantidad y la calidad de la materia orgánica de las diferentes especies vegetales controla directamente los mecanismos de disponibilidad de nutrientes en el sistema planta-suelo-biomasa microbiana.

1.6. PRESENTACIÓN DE LA TESIS

La presente tesis está organizada en cuatro capítulos que son interdependientes. El Capítulo 1 presenta el planteamiento general del problema de la transformación de la selva baja caducifolia a praderas y sus consecuencias sobre la biogeoquímica de este ecosistema. El Capítulo 2 presenta el estudio de cómo las características de la productividad y el uso eficiente de nutrientes de dos especies de árboles remanentes dentro de las praderas afectan la calidad química del mantillo, los almacenes de C, N y P, y sus formas biológicamente activas a lo largo de un ciclo anual. El Capítulo 3 presenta el estudio del efecto de la adición de hojarasca de cada una de las tres especies al suelo asociado a ellas para evaluar cómo su calidad química afecta el potencial de mineralización de C del suelo asociado a las dos especies de árboles remanentes y a la especie de pasto. Asimismo, se analiza cómo la calidad química de la hojarasca de las especies influye sobre las tasas de descomposición del mantillo. Por último, el Capítulo 4 presenta el estudio de cómo la adición de formas disponibles de C, N y P puede mejorar la actividad microbiana del suelo asociada a las dos especies de árboles remanentes y una especie de pasto.

1.7. LITERATURA CITADA

- Aerts, R. y F. Berendse. 1988. The effect of increased nutrient availability on vegetation dynamics in wet heathlands. *Vegetatio* **76**:63-69.
- Baruch, Z., A.J. Belsky, L. Bulla, C. A. Franco, I. Garay, M. Haridasan, P. Lavelle, E. Medina y G. Sarmiento. 1996. Biodiversity as regulator of energy flow, water use and nutrient cycling in savannas. En: Solbrig, O., E. Medina y J. Silva (eds.) *Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes*. Springer-Verlag. Berlín Heidelberg.
- Basu, S. y N. Behera. 1993. The effect of tropical forest conversion on soil microbial biomass. *Biology and Fertility of Soils* **16**:302-304.
- Belsky, A. J. 1994. Influences of trees on savanna productivity: test of shade, nutrients, and tree-grass competition. *Ecology* **75**:922-932.
- Belsky, A.J., F. G. Amudson, J. M. Duxbury, S. J. Riha, A. R. Ali, y S. M. Mwonga. 1989. The effects of trees on their physical, chemical and biological environments in a semi-arid savanna in Kenya. *Journal of Applied Ecology* **26**:1005-1024.
- Belsky, A.J., S.M. Mwonga, R.G. Amudson, J.M. Duxbury y A.R. Ali. 1993. Comparative effects of isolated trees on their undercanopy environments in high and low rainfall savannas. *Journal of Applied Ecology* **30**:143-155.
- Bernhard-Reversat, F. 1993. Dynamics of litter and organic matter at the soil-litter interface in fast-growing tree plantations on sandy ferralitic soils (Congo). *Acta Oecologica* **14**:179-195.
- Binkley, D. 1997. The influence of tree species on forest soils- Processes and patterns. In *Trees and soil*. Mead, D y G. Will (eds). Lincoln University, Christchurch, Nueva Zelanda.
- Binkley, D., P. Sollins, R. Bell, D. Sachs y D. Myrold. 1992. Biogeochemistry of adjacent conifer and alder-conifer stands. *Ecology* **73**:2022-2033.
- Bullock, S. H. y J. A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in México. *Biotropica* **21**:22-35.

- Burke, I. C., W. A. Reiners y D. S. Schimel. 1989. Organic matter turnover in sagebrush steppe landscape. *Biogeochemistry* **7**:11-13.
- Campo, J., V. J. Jaramillo y J.M. Maass. 1998. Pulses of soil phosphorus availability in a Mexican tropical dry forest: effects of seasonality and level wetting. *Oecologia* **115**:167-172.
- Charley, J. L. y N. E. West. 1977. Micro-patterns of nitrogen mineralization activity in soils of some shrub-dominated semi-desert ecosystems of Utha. *Soil Biology and Biochemistry* **9**:357-365.
- Coleman, D. C. A.L. Edwards, J. A. Belsky y S. Mwonga. 1991. The distribution and abundance of soil nematodes in East African savannas. *Biology and Fertility of Soils* **12**:67-72.
- García-Montiel, D. y D. Binkley. 1998. Effect of *Eucalyptus saligna* and *Albizia falactaria* on soil processes and nitrogen supply in Hawaii. *Oecologia*. **113**:547-556.
- García-Oliva F. y J. M. Maass. 1998. Efecto de la transformación de la selva a pradera sobre la dinámica de los nutrientes en un ecosistema tropical estacional. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **62**: 39-48.
- García-Oliva, F., R. Martínez y J. M. Maass. 1995. Long-term net soil erosion as determined by ¹³⁷Cs redistribution in a undisturbed and perturbed tropical deciduous forest ecosystem. *Geoderma* **68**:135-147.
- García-Oliva, F., R. L. Sanford Jr. y E. Kelly. 1999a. Effects of slash and burn management on soil aggregate organic C and N in tropical deciduous forest. *Geoderma* **88**:1-12.
- García-Oliva, F., R. L. Sanford Jr. y E. Kelly. 1999b. Effect of burning of tropical deciduous forest soil in Mexico on the microbial degradation of organic matter. *Plant and Soil* **206**: 29-36.
- González-Flores, P. C. 1992. Efecto del manejo del fuego en una cuenca tropical estacional. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.

- Hobbie, S.E. 1992. Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution* **7**:336-339.
- Hook, P. B., I. C. Burke y W. K. Lauenroth. 1991. Heterogeneity of soil and plant N and C associated with individual plants and openings in North American shortgrass steppe. *Plant and Soil* **138**:247-256.
- Houghton, R. A., D. S. Lefkowitz y D. L. Solke. 1991. Changes in the landscape of Latin American between 1850 and 1985.I. Progressive loss of forest. *Forest Ecology and Management* **38**:143-172.
- Janzen, D. H. 1988. Tropical dry forest, the most endangered major tropical ecosystem. In *Biodiversity*; Wilson, E. O. (ed.), pp. 130-137. National Academy Press, Washington.
- Jaramillo, L.V. y R. L. Sanford Jr. 1995. Nutrient cycling at tropical deciduous forest. En: Bullock, S. H., H. A. Mooney y E. Medina (eds.). *Seasonally Tropical Deciduous forest*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Kellman, M. 1979. Soil enrichment by neotropical savanna trees. *Journal of Ecology* **67**:565-577
- Lodge D. J., W. H. Mcdowell y C. P. McSwineg. 1994. The importance of nutrient pulses in tropical forest. *Trends in Ecology and Evolution* **9**:384-387.
- Martínez-Yrizar, A, J. M. Maass, L. A. Pérez-Jiménez y J. Sarukhán. 1996. Net primary productivity of a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **12**: 169-175.
- Maass, J. M. 1995. Conversion of tropical deciduous forest to pasture and agriculture. En *Seasonally Dry Tropical Forest*. Bullock, S. H. H. A. Mooney y E. Medina (Eds.) Cambridge University Press, Cambridge.
- Maass, J. M. C. F. Jordan y J. Sarukhán. 1988. Soil erosion and nutrient losses in seasonal tropical agroecosystems under various management techniques. *J. Applied Ecology* **25**:595-607.

- Medina, E. 1996. Biodiversity and nutrient relations in savanna ecosystems: Interactions between primary producers, soil microorganisms, and soils. En: Solbrig, O., E. Medina y J. Silva (eds.) Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes. Springer-Verlag. Berlín Heidelberg.
- Murphy, P. G. y A. E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**:67-88.
- Palm, C. A. y P. A. Sánchez. 1990. Decomposition and nutrient release patterns of the leaves of three tropical legumes. *Biotropica* **22**:330-338.
- Palm, C. A. y P. A. Sánchez. 1991. Nitrogen release from the leaves of some tropical legumes as affected by their lignin and polyphenolic contents. *Soil Biology and Biochemistry* **23**:83:88.
- Paul, E. A. y F. E. Clark. 1989. Soil microbiology and biogeochemistry. Academic Press.
- Prescott, C. E. 1995. Does nitrogen availability control rates of litter decomposition in forest?. *Plant and Soil* **168-169**:83-88.
- Prasad, P., S. Basu y N. Behera. 1994. A comparative account of the microbial characteristics of soil under nature forest, grassland and cropland from Eastern India. *Plant and Soil* **51**: 73-108.
- Singh, J.S., A. S. Raghubanshi, R. S. Singh y S. C. Srivastava. 1989. Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. *Nature* **338**:499-500.
- Singh, R. S., S. C. Srivastava, A. S. Raghubanshi, J. S. Singh y S. P. Singh. 1991. Microbial C, N and P in dry tropical savanna: effects of burning and grazing. *Journal of Applied Ecology* **28**: 869-878.
- Srivastava, S.C. 1992. Microbial C, N and P in dry tropical soils: seasonal changes and influence of soil moisture. *Soil Biology and Biochemistry* **7**:711-714.

- Srivastava, S.C. y J. S. Singh. 1995. Effect of cultivation on microbial carbon and nitrogen in dry tropical forest soil. *Biology and Fertility of Soils* **8**:343-348.
- Steltzer, H. y W. D. Bowman. 1998. Differential influence of plant species on soil nitrogen transformation within moist meadow alpine tundra. *Ecosystems* **1**:464-474.
- Tate, R. L. 1992. *Soil Organic Matter: Biological and Ecological Effects*. Krieger Publishing Company, Malabar, Florida.
- Tiedemann, A. R. y J.O.Klemmedson. 1973a. Effect of mesquite on physical and chemical properties of the soil. *Journal of Range Management* **26**:27-29.
- Tiedemann, A. R. y J.O.Klemmedson. 1973b. Nutrient availability in desert grassland soils under mesquite (*Prosopis juliflora*) trees and adjacent open areas. *Soil Science Society American Proceedings* **37**:107-111.
- Tilman, D y Wedin, D. 1991. Plant traits and resource reduction for five grasses growing on a nitrogen gradient. *Ecology* **72**:685-700.
- Vinton, M. A. e I. Burke. 1995. Interactions between individual plants species and soil nutrient status in shortgrass steppe. *Ecology* **76**:1116-1133.
- Vitousek, P. M. 1980. Biological invasions and ecosystems processes: toward an intergration of population biology and ecosystems studies. *Oikos* **57**:7-13.
- Vitousek, P. M. 1982. Nutriente cycling and nutrient use efficiency. *American Naturalist* **119**: 553-572.
- Vitousek, P. M. y L. R. Walker. 1989. Biological invasions by *Myrica faya* in Hawaii: plant demography, nitrogen fixation and ecosystem effects. *Ecological Monographs* **59**: 247-265.
- Vitousek, P. M. L. R. Walker, L. D. Whiteaker, D. Mueller-Dombois y P. A. Matson. 1987. Biological invasions by *Myrica faya* alters ecosystem development in Hawaii. *Science* **238**:802-804.

- Vitousek, P. M y D. U. Hooper. 1993. Biological diversity and terrestrial ecosystem biogeochemistry. In: Biodiversity and Ecosystem Function. Schulze E. D. y H. A. Mooney (eds). Springer Verlag.
- Wardle, D. A. 1992. A comparative assessment of factors which influence microbial biomass carbon and nitrogen levels in soil. *Biological Reviews* **67**: 321-356.
- Wedin, D. A. y D. Tilman. 1990. Species effects on nitrogen cycling: a test with perennial grasses. *Oecologia* **84**:433-441.
- Young, A. 1989. Agroforestry for soil conservation. International Council for Research in Agroforestry. Nairobi, Kenya.
- Zak, D. R., P. M. Grofman, K. S. Pregister, S. Christensen y J. M. Tiejé. 1990. The vernal dam: plant-microbe competition for nitrogen in northern hardwood forest. *Ecology* **71**:641-656.
- Zou, X. 1993. Species effects on earthworm density in tropical tree plantations in Hawaii. *Biology and Fertility of soil* **15**: 35-38.

**2. EFECTO DE DOS ESPECIES DE ÁRBOLES
REMANENTES SOBRE LA DINÁMICA DEL CARBONO
ORGÁNICO DEL SUELO EN UN ECOSISTEMA TROPICAL
ESTACIONAL**

EFFECTO DE DOS ESPECIES DE ÁRBOLES REMANENTES SOBRE LA DINÁMICA DEL CARBONO ORGÁNICO DEL SUELO EN UNA PRADERA DE UN ECOSISTEMA TROPICAL ESTACIONAL

2.1. INTRODUCCIÓN

Recientemente se ha reconocido la importancia de las especies vegetales sobre los procesos que influyen en la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas (Binkley 1997, García-Montiel y Binkley 1998, Hobbie 1992, Vitousek et al. 1987); particularmente, se ha analizado su efecto sobre la calidad de la materia orgánica del suelo (Epstein et al. 1998, García-Montiel y Binkley 1998, Hobbie 1992, Vinton y Burke 1995). Se ha sugerido que algunas características de las especies vegetales como la productividad primaria aérea, el uso de nutrientes, la capacidad simbiótica de fijar nitrógeno y la ruta fotosintética influyen en los procesos biogeoquímicos del suelo, generando patrones particulares de reciclado de nutrientes entre las especies (Binkley et al. 1992, Buresh y Tian 1998, Epstein et al. 1998, Hobbie 1992, Steltzer y Bowman 1998, Vinton y Burke 1995, Vitousek et al. 1987, Vogel y Gower 1998). Las especies vegetales a través de la producción de hojarasca influyen en la tasa de mineralización de los nutrientes, la cual es un mecanismo mediado por la actividad microbiana, misma que frecuentemente está limitada por la disponibilidad de energía; entonces, las especies vegetales estimulan indirectamente la actividad microbiana, aumentando las fracciones lábiles de carbono y nitrógeno en la hojarasca (Steltzer y Bowman 1998, Vogel y Gower 1998); y modificando la calidad química de la biomasa subterránea (Hobbie 1992, Vinton y Burke 1995, Wedin y Tilman 1990).

En sistemas áridos y semiáridos la presencia de árboles y arbustos genera bajo sus copas patrones locales de disponibilidad de nutrientes en el suelo. Por ejemplo, la materia orgánica, la cantidad de la biomasa microbiana y la disponibilidad de nitrógeno (N) y fósforo (P) en el suelo son significativamente

mayores bajo el dosel de árboles y arbustos que en los pastizales abiertos (Belsky et al. 1989, Kellman 1979, Rhoades 1997, Vetaas 1992, Young 1989). Las hipótesis planteadas para explicar este fenómeno son variadas, generalmente se atribuyen a la cantidad y la calidad del material orgánico que las especies vegetales retoman al suelo (Belsky et al. 1989, Vetaas 1992); la cantidad de la biomasa radicular (Belsky 1994, Belsky et al. 1993, Kellman 1979); la tasa de descomposición de la biomasa subterránea y la producción de exudados (Epstein et al. 1998, Vinton y Burke 1995, Wedin y Tilman 1990), y por influir en la composición y la densidad de las comunidades microbianas que se encuentran en el suelo (Binkley 1997, Zou 1993).

No obstante el gran número de estudios acerca de los efectos de las plantas sobre los procesos biogeoquímicos (Binkley 1997, Epstein et al. 1998, Steltzer y Bowman 1998, Vinton y Burke 1995), no existen trabajos que enfatizan la interacción entre la identidad de la especie vegetal y los cambios estacionales sobre los mecanismos del ciclado de nutrientes. Esto último es de particular interés en los ecosistemas tropicales estacionales (ETE), que se caracterizan por una marcada estacionalidad en las lluvias (Murphy y Lugo 1986). Singh et al. (1989) reportan que la biomasa microbiana almacena nutrientes en forma biológicamente activa en la época seca, cuando las plantas son poco activas; pero son liberados al inicio de la época de lluvias cuando las plantas inician su periodo de crecimiento. Sin embargo, la disponibilidad de nutrientes también está afectada por los cambios en la calidad de la materia orgánica del suelo (MOS), la entrada de carbono (C) al suelo y la composición de grupos microbianos (Lodge et al. 1994). Las características fenológicas y morfológicas de las especies vegetales como la senescencia de las hojas, el crecimiento, el tamaño, la morfología de las hojas (Bullock y Solís-Magallanes 1990), y la asignación de biomasa aérea y subterránea (Kummerow et al. 1990, Martínez-Yrizar et al. 1996) pueden afectar la captura, el uso y el retorno de nutrientes; modificando así la cantidad y calidad del material orgánico que retoman al suelo.

En este ecosistema la práctica de manejo tradicional es la roza-tumba-quema

(RTQ). La RTQ consiste en el corte de la vegetación al inicio de la estación seca (febrero-abril) y se quema al final de la época seca (mayo) para introducir cultivos al inicio de la estación de lluvia y posteriormente establecer las praderas y el pastoreo (González-Flores 1992). En este sitio es común que durante la RTQ se dejen en pie algunas especies de árboles como *Caesalpinia eriostachys* Benth. (Caesalpinioideae) y *Cordia elaeagnoides* DC. (Boraginaceae). Estas dos especies son diferentes en atributos fisiológicos y morfológicos; *Caesalpinia eriostachys* presenta mayor área foliar, área foliar específica y cociente raíz-tallo (172 cm^2 , $257 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ y 0.973 , respectivamente) que *Cordia elaeagnoides* (109.58 cm^2 , $397 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ y 0.562 , respectivamente; Huante et al. 1995). Además, *Caesalpinia eriostachys* presenta nódulos en las raíces, lo cual le puede conferir la capacidad simbiótica de fijar N (García-Oliva F. coms. pers.). Por lo que este sistema representa un modelo para evaluar los efectos de las especies vegetales remanentes sobre el C orgánico del suelo (COS) y su patrón estacional.

Los objetivos del presente estudio son: a) evaluar la influencia de los árboles remanentes *Caesalpinia eriostachys* y *Cordia elaeagnoides* sobre la entrada de C y N en el suelo en una pradera dominada por *Panicum maximum* Jacq. (Poaceae) y b) caracterizar el patrón estacional de la dinámica del C y N del suelo asociado a dos especies de árboles remanentes comparada con el suelo asociado a *Panicum maximum*.

Las hipótesis de este trabajo son: i) las diferencias específicas de las plantas individuales en la cantidad y la calidad de su hojarasca influyen en los contenidos de C y N biológicamente activos del suelo asociado a cada especie de árbol remanente. Las predicciones son: a) *Caesalpinia eriostachys* presentará mayor cantidad de formas disponibles de nutrientes que se reflejarían en un mayor contenido de C y N microbiano del suelo con relación a *Cordia elaeagnoides* y *Panicum maximum*, y b) *Caesalpinia eriostachys* y *Cordia elaeagnoides* presentarían mayores tasas de mineralización de C y N con relación al pasto *Panicum maximum*.

ii) La estacionalidad de la lluvia modifica el flujo de materia orgánica de la vegetación al suelo, la descomposición y el contenido de COS, afectando así la

dinámica de la MOS biológicamente activa. Las predicciones son: a) en la época seca se presentará mayor inmovilización de nutrientes en la biomasa microbiana bajo el suelo de los árboles remanentes con relación a la especie de pasto, y b) en el inicio de lluvias la liberación de nutrientes de las poblaciones microbianas será mayor bajo los árboles remanentes en comparación con *Panicum maximum*.

2.2. MÉTODOS

2.2.1. SITIO DE ESTUDIO

El presente trabajo se llevó a cabo en el ejido de San Mateo, poblado cercano a la Estación de Biología Chamela, Jalisco, México, que se localiza a la latitud 19° 30' norte y a la longitud 105° 05' oeste. Esta zona pertenece a la porción norte de la Sierra Madre del Sur. El sistema de toposformas dominantes son lomeríos y valles sobre granitos y riolitas del Cuaternario (Rodríguez 1999). Los suelos dominantes son someros, con textura migajón-arenosa y se clasifican como Entisoles (Solís 1993). Debido a la poca profundidad de los suelos, el 80% de los nutrientes del suelo se encuentra en los primeros 6 cm de profundidad (García-Oliva y Maass 1998).

El clima es tropical estacional, con una temperatura media anual de 24°C y una lluvia media anual de 757 mm (1983-1998, García-Oliva coms. pers.). El 80% de la lluvia anual se concentra en los meses de verano (Bullock 1986). El patrón de lluvias es unimodal (septiembre), pero en general tiene un bajo nivel de predictibilidad y presencia de eventos erráticos debido a la influencia de los ciclones tropicales (García-Oliva et al. 1995). Existen cinco meses típicamente húmedos (junio a octubre), los cuales presentan diferentes valores de probabilidad de que se presenten eventos de lluvia mayores a 100 mm. Los meses con mayor probabilidad son agosto y septiembre, y los meses con menor probabilidad son junio y octubre, los cuales presentan la mayor variación anual en la cantidad de lluvia mensual (García-Oliva et al. 1991). En promedio, seis eventos de lluvia en el año explican el 80% de la lluvia anual, y éstos presentan un alto nivel de erosividad (la erosividad media anual es de 6,225 MJ mm ha⁻¹ año⁻¹; García-Oliva et al. 1995). La cantidad de lluvia anual durante la realización de este trabajo fue de 920.5 mm en 1996 y de

627.2 mm en 1997.

El sistema de desmonte tradicional en la región es la roza-tumba-quema. Este tipo de manejo origina la pérdida de nutrientes del suelo. Por ejemplo, se pierden 1,468 kg ha⁻¹ de materia orgánica, 771 kg ha⁻¹ de N y 551 kg ha⁻¹ de P en los primeros seis centímetros del suelo; mientras que existe un incremento en el cociente fósforo total:fósforo lábil (Pt:Pl), el pH y la densidad aparente del suelo después de siete años de uso continuo debido al pisoteo del ganado y a las quemas constantes del pasto; modificando la presencia de los grupos microbianos del suelo y el equilibrio geoquímico del suelo (García-Oliva y Maass 1998). La consecuencia de la pérdida de la MOS es la reducción de la disponibilidad de energía para la actividad microbiana, la cual juega un papel importante en la disponibilidad y protección de nutrientes en el suelo.

En las parcelas transformadas de la región de Chamela se dejan árboles en pie, los cuales son utilizados como postes de cercado, sombra para el ganado y para la obtención de madera y leña. Las especies que se mantienen dentro del sistema transformado son *Caesalpinia platyloba* S. Wats., *Caesalpinia eriostachys* Benth., *Cordia elaeagnoides* DC. y *Tabebuia donell-smithii* Rose (González-Flores 1992). Después de la roza-tumba-quema los sitios son sembrados con los pastos guinea (*Panicum maximum* Jacq.) y buffel (*Cenchrus ciliaris* L.).

2.2.2. LAS ESPECIES

Se eligieron las especies *Caesalpinia eriostachys* (iguanero) y *Cordia elaeagnoides* (barcino) entre las que se mantienen en las praderas por dos razones fundamentales. Por un lado, se consideró su importancia en la estructura y producción de hojarasca en este bosque, ya que ambas especies son importantes en la selva por su frecuencia, densidad y producción foliar; de hecho, cada especie contribuye con el 11% de la producción total de hojarasca en el bosque no perturbado (Martínez-Yrizar 1984). Por otro lado, son las especies más comunes que permanecen en las praderas después del disturbio. *Caesalpinia eriostachys* es una especie monoica, normalmente caducifolia, con hojas compuestas bipinadas y una altura máxima de 12 m (Bullock y Solís-Magallanes 1990). *Cordia elaeagnoides* es

también una especie normalmente caducifolia, de hojas simples, que llega a tener hasta 16 m de altura (Martínez-Yrizar 1984). *Panicum* es una gramínea introducida que se caracteriza por su resistencia a la sequía y su baja tolerancia a la sombra. El tamaño de los árboles elegidos fue entre 6 y 8 m de altura para *Caesalpinia eriostachys* y entre 8 y 10 m de altura para *Cordia elaeagnoides*. Los diámetros a la altura del pecho de los árboles midieron entre 0.11 y 0.43 m y entre 0.86 y 0.95 m para *Caesalpinia eriostachys* y *Cordia elaeagnoides*, respectivamente. En el resto del documento, las especies serán nombradas únicamente con el epíteto genérico.

2.2.3. DISEÑO EXPERIMENTAL

Se seleccionaron cinco parcelas con siete años de uso intensivo, similares en cuanto al sustrato geológico (riolitas), tipo de suelo (Entisoles), tipo y tiempo de manejo (RTQ y siete años de manejo), y especie de pasto introducido (*Panicum maximum*). En cada parcela se escogió un individuo de cada especie, por lo cual se contó con cinco réplicas para cada especie.

Al interior de las parcelas, cada uno de los individuos fue excluido de la actividad del ganado con un cerco de 2.25 m² (1.5 x 1.5 m) para evitar que se modificara la entrada de C y N durante el desarrollo del trabajo. Debajo de la copa de cada individuo se ubicaron treinta cuadros de 500 cm² (22.5 x 22.5 cm) distribuidos sistemáticamente del tronco al límite de la copa en diferentes direcciones, para llevar a cabo los muestreos de suelo, mantillo y biomasa de raíces.

2.2.4. MUESTREO

2.2.4.1. MATERIAL VEGETAL

La producción de hojarasca sólo se evaluó para los árboles remanentes. La producción de hojarasca se colectó en trampas de nylon, de forma cónica y 50 cm de diámetro (área de colecta = 0.1963 m²). Se instaló una trampa de hojarasca bajo la copa de cada uno de los individuos de los árboles remanentes en noviembre de 1996, por lo cual se contó con cinco réplicas para cada especie de árbol remanente. En febrero, abril, julio, septiembre y noviembre de 1997 se realizaron las colectas de hojarasca. Como una medida de la incorporación de C, N y P del material orgánico

del pasto se cortaron manualmente sus láminas en tres fechas (febrero, julio y noviembre de 1997). En abril, julio, septiembre y noviembre de 1997 se colectó el mantillo en una área de 0.0314 m² delimitada por un plato de 20 cm de diámetro en los cuadros de 500 cm² elegidos al azar, tanto para los árboles remanentes como para la especie de pasto. En noviembre de 1996, abril, julio, septiembre y noviembre de 1997 se colectó una muestra de suelo para la determinación de la biomasa de raíces en los cuadros elegidos previamente para la colecta del mantillo, con un nucleador de 5 cm de diámetro y 5 cm de profundidad.

Las hojas vivas sólo se colectaron para los árboles remanentes. En julio y septiembre de 1997 se colectaron manualmente hojas vivas sin daño aparente por herbivoría de cada uno de los árboles. Las hojas vivas cortadas provienen de diferentes alturas de la copa y con diferente exposición a la radiación solar. Cabe mencionar que en el caso de *Cordia* se colectaron únicamente las láminas foliares, mientras que en el caso de *Caesalpinia* se colectaron raquis y folíolos.

2.2.4.2. SUELO

En noviembre de 1996 (final de lluvias), abril (secas), julio (inicio de lluvias), septiembre (lluvias) y noviembre de 1997 (final de lluvias) se colectó el suelo en un cuadro de 500 cm². Las muestras de suelo se obtuvieron con un nucleador de 5 cm de diámetro y 5 cm de profundidad en un cuadro de 500 cm², donde previamente se colectó el mantillo, tanto para los árboles remanentes como para la especie de pasto. Las muestras fueron almacenadas a una temperatura de 4°C y trasladadas al laboratorio para sus análisis físicos y químicos.

2.2.5. ANÁLISIS DE LABORATORIO

2.2.5.1. MATERIAL VEGETAL

Para la determinación de la biomasa de raíces, la muestra de suelo se colocó en un tamiz > 2 mm de abertura y se lavó para separar las raíces en finas (<1.0 mm), medias (1.1-2.0 mm) y gruesas (2.1-4.0 mm; Castellanos et al. 1991). Las raíces, el mantillo y la hojarasca se secaron en un horno a una temperatura constante de 70°C durante 48 horas (Richards 1993). Las muestras fueron pesadas y molidas para los

análisis químicos.

A la hojarasca y al mantillo se les determinaron las concentraciones de carbono total (Ct) con un analizador de carbono UIC Inc. Modelo CM5012, de nitrógeno total (Nt) y fósforo total (Pt) con el método de digestión húmeda (Thomas et al. 1967) y los extractos se leyeron por medio de colorimetría con un autoanalizador (Technicon Industrial System, 1977).

La concentración de polifenoles en hojarasca y mantillo fue determinada con el método de Folín-Denis (Allen 1989); la concentración de lignina y celulosa fue determinada por el método de detergente de fibra ácida (Andersen e Ingram 1993).

2.2.5.2. CARACTERÍSTICAS FÍSICAS Y QUÍMICAS DEL SUELO.

Se determinó la densidad aparente del suelo con el método del cilindro (Culley 1993). Las muestras de suelo se colectaron con un nucleador de 5 cm de diámetro y 5 cm de profundidad; en el laboratorio se determinó el peso húmedo y el peso seco. El valor de la densidad aparente se obtuvo dividiendo el peso seco del suelo entre el volumen desplazado en la columna del cilindro. Para los análisis totales de los nutrientes, el suelo fue secado, tamizado con una malla de 2 mm y molido en un mortero de ágata. El pH se determinó con agua deionizada (1:10, peso del suelo:volumen de agua) y la lectura se obtuvo con un electrodo de vidrio después de agitar el suelo durante 30 minutos.

La concentración de Ct se obtuvo con un analizador de carbono UIC Inc. Modelo CM5012. La concentración del Nt y Pt se obtuvo por el método de digestión ácida de Kjeldahl (McGill y Figueiredo 1993) y las lecturas de los extractos se realizaron utilizando un autoanalizador por colorimetría (Technicon Industrial System 1977).

Las muestras de suelo utilizadas para la determinación de C microbiano, N microbiano y la tasa potencial de mineralización de C fueron previamente tamizadas (malla < 2 mm) y secadas al aire. Se determinó el C de la biomasa microbiana mediante el método de fumigación-extracción (Vance et al. 1987). Para las muestras fumigadas se colocaron 20 g de suelo en un vaso de precipitado de 80 ml,

posteriormente cada muestra fue ajustada a capacidad de campo y se colocaron en un desecador. Las muestras se fumigaron con 80 ml de CHCl_3 aplicando vacío durante 45 minutos y se incubaron por 24 horas con temperatura constante de 25 °C. Tanto para las muestras control (muestras no fumigadas) como para las muestras fumigadas el C microbiano se extrajo con 80 ml de 1M K_2SO_4 , se agitaron durante 30 minutos y se filtraron con papel Whatman No. 42. Los extractos se leyeron en un analizador de carbono UIC Inc. Modelo CM5012. El C microbiano se calculó como la diferencia de las muestras fumigadas menos las no fumigadas y divididas por el valor de conversión de 0.33 (Jenkinson 1987).

El N microbiano se determinó por el método de fumigación-extracción (Brookes et al. 1985). Para las muestras fumigadas, se colocaron 20 g de suelo en un vaso de precipitado con 80 ml de 1M K_2SO_4 , cada muestra se ajustó a capacidad de campo y se colocó en un desecador. Se fumigaron con CHCl_3 aplicando vacío durante 45 minutos y se incubaron por 24 horas a temperatura constante de 25 °C. Las muestras control y las muestras fumigadas fueron extraídas con 80 ml de 1M K_2SO_4 ; posteriormente, se agitaron durante 30 minutos y se filtraron con papel Whatman No. 1. Se recuperaron 30 ml de este extracto, a los cuales se agregaron 0.6 ml de Cu_2SO_4 y se llevaron a digestión ácida. Los extractos se filtraron nuevamente con papel Whatman No. 1, y se leyeron como Nt utilizando un autoanalizador (Technicon Industrial System 1977). El N microbiano se calculó como la diferencia de las muestras fumigadas menos las no fumigadas y divididas por el valor de conversión de 0.57 (Jenkinson 1987).

2.2.5.3. TASA POTENCIAL DE MINERALIZACIÓN DE CARBONO

Para conocer el efecto de las especies y de la estacionalidad sobre las tasas potenciales de mineralización de C y su influencia sobre el potencial de inmovilización microbiana, se llevó a cabo una incubación con muestras de suelo de las tres especies de dos fechas: abril (época seca) y septiembre (época húmeda). Se colocaron 100 g de suelo en un tubo de PVC de 3 cm de diámetro y 5 cm de largo. Posteriormente, los tubos de PVC se colocaron en frascos de 1 l, los cuales

contenían un vial con 5 ml de NaOH 1N como trampa de CO₂. Los suelos fueron incubados a 25°C durante 20 días. Los suelos se mantuvieron a capacidad de campo, agregando agua desionizada. La tasa de mineralización de C se estimó por titulación de NaOH 1N con HCl 0.5 N después de precipitar los carbonatos con BaCl₂ 2.5N. Al final de la incubación a las muestras se les determinó la cantidad de C y N inmovilizado en la fracción microbiana del suelo.

2.2.5.4. COEFICIENTE METABÓLICO (q_{CO_2})

El coeficiente metabólico se calculó como el C total mineralizado durante una incubación de 20 días, dividido entre la concentración de C microbiano al final de la incubación (Anderson y Domsch 1990).

2.2.5.5. INMOVILIZACIÓN NETA DE C Y N

La inmovilización neta de C y N se calculó como la diferencia de la concentración de C y N microbiano al final de una incubación de 20 días menos la concentración de C y N microbiano previo a la incubación.

2.2.5.6. EFICIENCIA DE USO DE NUTRIENTES Y TIEMPO DE RESIDENCIA DE N Y P.

La eficiencia de uso de N y P (UEN y UEP, respectivamente) fue estimada como la proporción entre la masa de hojarasca y el contenido del nutriente en la hojarasca (Vitousek 1982, Vitousek 1984). Se calculó el potencial de descomposición (K_d), el cual se define como la masa anual de la hojarasca dividida entre el valor promedio anual de la biomasa del mantillo (Jaramillo y Sanford 1995, Vogt et al. 1986). Se calculó el tiempo de residencia de la materia orgánica (TRMO), definida como la biomasa del mantillo dividida entre el promedio anual de la producción de hojarasca (Jaramillo y Sanford 1995, Vogt et al. 1986). Los tiempos de residencia de N y P (TRN y TRP, respectivamente) fueron definidos como los contenidos de N y P en la biomasa del mantillo dividida entre el contenido de N y P de la hojarasca (Jaramillo y Sanford 1995, Vogt et al. 1986). Se determinaron los flujos de C, N y P en la hojarasca multiplicando la concentración de C, N y P por la producción de hojarasca.

2.2.6. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Para evaluar los cambios estacionales de las características biogeoquímicas del suelo, y las características químicas de la hojarasca y el mantillo asociadas a las especies se realizaron análisis de varianza de dos factores. La identidad de la especie vegetal y la estacionalidad de las lluvias fueron considerados como los efectos principales. Cuando un efecto o la interacción de los factores fueron significativos se realizaron comparaciones múltiples con la prueba de Tukey (Cochran y Cox 1957).

Para evaluar los cambios estacionales de la biomasa de raíces (finas, medias y total) se llevó a cabo un análisis de varianza de dos factores. La identidad de las especies y la estacionalidad de la lluvia fueron consideradas como los efectos principales. Se llevó a cabo un análisis de varianza de un factor (estacionalidad) para evaluar las características de calidad de la hojarasca de la especie de pasto. Cuando un efecto fue significativo se realizaron comparaciones múltiples con la prueba de Tukey (Cochran y Cox 1957). Los análisis de varianza fueron procesados en SYSTAT 7.0 (Systat Inc. 1997).

2.3. RESULTADOS

2.3.1. HOJAS VIVAS

Las concentraciones de Ct, Pt, y los cocientes C:N, C:P y N:P de las hojas vivas variaron en función de la especie vegetal y la estacionalidad de la lluvia; pero no con la interacción de los dos factores. *Caesalpinia* presentó la mayor concentración de Ct, pero la menor concentración de Pt ($p < 0.005$ y $p < 0.001$, respectivamente; Tabla 1); como lo sugiere el incremento de los cocientes C:P y N:P en las hojas vivas de *Caesalpinia* ($p < 0.001$ y $p < 0.001$, respectivamente; Tabla 1). La concentración de Nt no fue significativamente diferente entre las especies ($p > 0.05$) ni la interacción de los factores ($p > 0.05$); sin embargo, *Cordia* tuvo significativamente el mayor el cociente C:N de las hojas vivas ($p < 0.05$, Tabla 1). Las concentraciones de Nt ($p < 0.001$) y Pt ($p < 0.005$) en las hojas vivas se redujeron significativamente en septiembre en relación a julio, como lo apoya el incremento en los cocientes C:N y

C:P de las hojas vivas en septiembre (Tabla 2).

2.3.2. PRODUCCIÓN DE HOJARASCA

La producción anual de hojarasca no fue estadísticamente diferente entre las dos especies de árboles remanentes ($p > 0.05$), aunque el valor anual de hojarasca de *Caesalpinia* ($12.91 \pm 0.67 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$; media \pm error estándar) fue ligeramente mayor que la de *Cordia* ($9.61 \pm 1.73 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$). La tasa diaria de producción de hojarasca no fue diferente entre las dos especies ($p > 0.05$), pero sí entre estaciones ($p < 0.05$). La tasa diaria de producción de hojarasca varió dependiendo de la interacción de la especie y la estacionalidad de la lluvia ($p < 0.05$): *Caesalpinia* tuvo una mayor tasa de producción diaria de hojarasca que *Cordia* en febrero, pero el resultado fue contrario en noviembre (Figura 1a).

Las concentraciones de Ct y Pt, y el cociente C:P de la hojarasca variaron en función de las especies; sin embargo, la interacción de los factores no afectó significativamente estas variables (Tablas 1 y 2). *Caesalpinia* presentó la mayor concentración de Ct y la menor concentración de Pt ($p < 0.005$ y $p < 0.001$, respectivamente; Tabla 1), debido a ello, sus cocientes C:P y N:P fueron significativamente mayores ($p < 0.001$ y $p < 0.005$, respectivamente; Tabla 1). La concentración de Ct no varió estacionalmente ($p = 0.213$). En cambio, la concentración de Pt presentó diferencias estacionales ($p < 0.001$): la mayor concentración de P y el menor cociente C:P se presentó en septiembre y noviembre con relación a febrero y abril (Tabla 2). La concentración de Nt y el cociente C:N dependieron de los efectos combinados entre las especies vegetales y la estacionalidad de la lluvia ($p < 0.005$ y $p < 0.001$, respectivamente): *Cordia* presentó la mayor concentración de Nt y el menor cociente C:N en relación a *Caesalpinia* en febrero; pero el resultado fue contrario en septiembre y noviembre (Figuras 1b y 1c).

Las concentraciones de lignina y celulosa en la hojarasca también dependieron de la interacción de la especie vegetal y la estacionalidad ($p < 0.001$). La concentración de lignina fue mayor en *Cordia* en febrero, septiembre y noviembre de 1997; el caso contrario sólo ocurrió en abril (Figura 1e). En cambio, la concentración de celulosa fue mayor para *Caesalpinia* en febrero y abril, pero el resultado fue

contrario en septiembre y noviembre (Figura 1d). La concentración de polifenoles fue diferente entre las especies ($p < 0.005$): *Caesalpinia* presentó una mayor concentración de polifenoles que *Cordia* (Tabla 1). El cociente lignina:celulosa fue diferente entre las especies: *Cordia* presentó el mayor cociente (0.57 ± 0.07) en relación a *Caesalpinia* (0.34 ± 0.05 ; $p < 0.005$). Asimismo, el cociente lignina:celulosa varió estacionalmente ($p < 0.001$): septiembre y noviembre de 1997 presentaron los valores más bajos con relación a febrero. El cociente lignina:N dependió de la interacción de la especie con la estacionalidad de la lluvia ($p < 0.005$): *Caesalpinia* presentó un valor mayor de este cociente que *Cordia* en abril; el caso contrario ocurrió en septiembre y noviembre (Figura 1f).

La eficiencia de uso de N (*sensu* Vitousek 1984) no fue estadísticamente diferente entre *Cordia* (154 ± 31) y *Caesalpinia* (185 ± 18 ; $p > 0.05$). En cambio, la eficiencia de uso de P fue mayor en *Caesalpinia* (1403 ± 53) que *Cordia* (767 ± 116 ; $p < 0.005$). La interacción de los dos factores afectó los flujos de C, N y P ($p < 0.001$). Los flujos a través de la hojarasca de C y P fueron mayores para *Caesalpinia* en febrero y abril con relación a *Cordia*, pero el resultado fue contrario en septiembre y noviembre (Figuras 2a y 2c). El flujo de N no fue diferente entre ambas especies en abril y septiembre; sin embargo, fue significativamente mayor para *Caesalpinia* en febrero, y para *Cordia* en noviembre (Figura 2b).

2.3.3. MANTILLO

La biomasa promedio del mantillo no fue estadísticamente diferente entre *Cordia* ($0.495 \pm 0.09 \text{ g m}^{-2}$), *Caesalpinia* ($0.396 \pm 0.06 \text{ g m}^{-2}$) y *Panicum* ($0.440 \pm 0.02 \text{ g m}^{-2}$; $p > 0.05$). Aunque varió estacionalmente, la biomasa de mantillo dependió de la interacción de los factores ($p < 0.05$; Figura 3a). La biomasa del mantillo no fue diferente entre las especies en abril; pero fue mayor en los árboles remanentes con relación a *Panicum* en noviembre (Figura 3a); en cambio, *Cordia* y *Panicum* presentaron la mayor biomasa de mantillo en julio y septiembre, respectivamente (Figura 3a).

La concentración de Ct en el mantillo varió significativamente con la

interacción de la especie vegetal con la estacionalidad de la lluvia ($p < 0.05$). Los árboles remanentes presentaron mayores concentraciones de Ct (366 ± 20.9 y 366 ± 22.57 mg C g⁻¹; para *Cordia* y *Caesalpinia*, respectivamente) que *Panicum* (310 ± 28.06 mg C g⁻¹) en abril; en contraste, *Panicum* y *Cordia* presentaron mayor concentración de Ct (292 ± 23.6 y 281 ± 15.6 mg C g⁻¹, respectivamente) que *Caesalpinia* (254 ± 17.5 mg C g⁻¹) en noviembre. Por el contrario, no existieron diferencias significativas en la concentración de Ct entre las tres especies en julio y septiembre.

Las concentraciones de Nt y Pt en el mantillo variaron en función de la especie y la estacionalidad de la lluvia, sin embargo la interacción de los factores no fue significativa (Tabla 1): *Cordia* presentó mayor concentración de Nt y Pt en relación a *Caesalpinia* y *Panicum* (Tabla 1). Debido a lo anterior, los cocientes C:N y N:P fueron diferentes entre las especies: *Caesalpinia* presentó el mayor valor del cociente N:P (Tabla 1); mientras que *Panicum* presentó el mayor cociente C:N (Tabla 1). La mayor concentración de Nt se presentó en julio, mientras que la menor se presentó en abril (Tabla 2). Por el contrario, la mayor concentración de Pt se presentó en septiembre, mientras que la menor fue en abril (Tabla 2). Los almacenes de C, N y P en el mantillo no fueron diferentes entre las especies, ni entre estaciones; asimismo tampoco fueron afectados por la interacción de los dos factores.

La concentración de celulosa no fue diferente entre especies ni entre las estaciones ($p > 0.05$) ni con la interacción de los factores ($p > 0.05$). La concentración de lignina y el cociente lignina celulosa variaron dependiendo de la interacción de los factores ($p < 0.005$, $p < 0.05$, respectivamente): *Cordia* presentó mayor concentración en julio y noviembre, *Caesalpinia* en abril y *Panicum* septiembre (Figura 3b). *Caesalpinia* presentó el mayor valor del cociente lignina celulosa en abril y julio, *Panicum* en septiembre y *Cordia* en noviembre. La interacción de los factores afectó significativamente el cociente lignina:N ($p < 0.005$): *Panicum* y *Caesalpinia* presentaron los valores más altos de este cociente en abril y julio (Figura 3d), por el contrario, *Panicum* y *Cordia* presentaron los mayores valores en septiembre y

noviembre, respectivamente.

El potencial de descomposición no fue estadísticamente diferente entre *Cordia*: (3.98 ± 1.68) y *Caesalpinia* (3.67 ± 1.29), ni el tiempo de residencia de la materia orgánica: (0.64 ± 0.38 y 0.46 ± 0.22 para *Cordia* y *Caesalpinia*, respectivamente), ni el tiempo de residencia del N (4.20 ± 1.75 y 2.57 ± 0.76 para *Cordia* y *Caesalpinia*, respectivamente), y tampoco el tiempo de residencia del P (20.37 ± 7.57 y 22.11 ± 6.88 para *Cordia* y *Caesalpinia*, respectivamente).

2.3.4. BIOMASA DE RAÍCES

La biomasa de raíces finas no fue significativamente diferente entre *Cordia* (112.9 ± 22.9 g m⁻²), *Caesalpinia* (76.3 ± 11.5 g m⁻²) y *Panicum* (97.3 ± 18.1 g m⁻²; $p > 0.05$). La biomasa de raíces total no fue diferente entre *Cordia* (221.7 ± 40.2 g m⁻²), *Caesalpinia* (174.2 ± 36.7 g m⁻²) y *Panicum* (168.1 ± 35.1 g m⁻²; $p > 0.05$) ni con la interacción de los factores; pero sí variaron estacionalmente ($p < 0.05$ y $p < 0.001$, respectivamente): la mayor biomasa de raíces finas ocurrió en el inicio de lluvias (129 ± 34 g m⁻²) en relación al final de lluvias de 1997 (63 ± 14 g m⁻²). La biomasa total de raíces siguió un patrón similar (162.50 ± 38 y 63.41 ± 29 g m⁻²; para el inicio de lluvias y el final de lluvias, respectivamente). La biomasa de raíces medianas varió conjuntamente con la interacción de los factores ($p < 0.005$): los árboles remanentes presentaron mayor biomasa de raíces medianas en septiembre de 1997 (74.06 ± 23 y 82.74 ± 40 g m⁻²; para *Cordia* y *Caesalpinia*, respectivamente) que la especie de pasto (5.79 ± 2.36 g m⁻²); por el contrario, la biomasa de raíces medianas fue mayor en *Panicum* en abril de 1997 (102.7 ± 27 g m⁻²) en relación a los árboles remanentes (81.64 ± 28 y 81.90 ± 31 g m⁻²; para *Cordia* y *Caesalpinia*, respectivamente).

2.3.5. SUELO

2.3.5.1. DENSIDAD APARENTE DEL SUELO

La densidad aparente no fue estadísticamente diferente entre los suelos asociados a las especies vegetales ($p > 0.05$); sin embargo, los suelos asociados a *Cordia* y *Caesalpinia* presentaron una menor densidad (1.07 y 1.12 g cm⁻³,

respectivamente) que el suelo asociado a *Panicum* (1.30 g cm⁻³).

2.3.5.2. CARACTERÍSTICAS QUÍMICAS DEL SUELO

El pH del suelo no fue estadísticamente diferente entre las tres especies vegetales del presente estudio ($p > 0.05$); sin embargo, el suelo bajo el pasto presentó un valor menor (6.80) que el que está bajo los árboles remanentes (7.45 y 7.13 para *Cordia* y *Caesalpinia*, respectivamente).

La concentración de Ct del suelo no fue significativamente diferente entre las especies ($p > 0.05$), ni entre estaciones ($p > 0.05$) ni con la interacción de los factores ($p > 0.05$; Tablas 1 y 2). En cambio, las concentraciones de Nt y Pt variaron dependiendo conjuntamente de la especie y la estacionalidad ($p < 0.05$ y $p < 0.05$, respectivamente). Las concentraciones de Nt y Pt no fueron significativamente diferentes entre las especies vegetales en noviembre de 1996, y abril y julio de 1997, a excepción de julio para el Pt (Figuras 4a y 4b). *Cordia* presentó mayor concentración de Nt en septiembre, y *Caesalpinia* y *Cordia* en noviembre de 1997 (Figura 4a). En tanto, *Cordia* y *Panicum* presentaron mayor concentración de Pt que *Caesalpinia* en julio y noviembre de 1997 (Figura 4b). Los valores de los cocientes C:P y N:P fueron significativamente diferentes entre las especies vegetales ($p < 0.05$ y $p < 0.001$; respectivamente): *Caesalpinia* presentó significativamente los valores mayores de estos cocientes en relación a las otras dos especies (Tabla 1). El cociente C:N fue significativamente diferente entre las especies vegetales ($p > 0.05$), no obstante que varió estacionalmente ($p < 0.001$) la interacción de los factores fue significativa ($p < 0.001$). El cociente C:N no fue significativamente diferente entre las especies vegetales en noviembre de 1996 y abril de 1997. Sin embargo, de las tres especies *Panicum* presentó el mayor valor en julio y septiembre de 1997; mientras que *Cordia* lo presentó en noviembre de 1997 (Figura 4c).

Las características de la materia orgánica biológicamente activa no fueron afectadas significativamente por la especie vegetal ni por la estacionalidad de la lluvia (Tablas 1 y 2); sin embargo, la interacción de los factores sí afectó significativamente las concentraciones de C microbiano ($p < 0.001$) y N microbiano ($p < 0.001$), los cocientes C microbiano:Ct ($p < 0.001$), N microbiano:Nt ($p < 0.005$) y C

microbiano:N microbiano ($p < 0.005$). La mayor concentración de C microbiano se observó en el suelo asociado a *Cordia* en noviembre de 1996, y en abril, julio, y septiembre de 1997 (Figura 5a); sin embargo, el cociente C microbiano:Ct de *Cordia* sólo fue significativamente mayor en noviembre de 1996, y abril y julio de 1997 (Figura 5c). *Panicum* presentó significativamente una mayor concentración de C microbiano que *Caesalpinia* en julio y septiembre (Figura 5a); y el cociente C microbiano:Ct de *Panicum* fue significativamente mayor en septiembre y noviembre de 1997 (Figura 5c). *Caesalpinia* presentó la mayor concentración de N microbiano en noviembre de 1996 y septiembre de 1997, *Cordia* en noviembre de 1997 y no hubo diferencias entre las especies en abril y julio (Figura 5b). Por otro lado, *Caesalpinia* tuvo el mayor cociente N microbiano:Nt en noviembre de 1996, *Panicum* en septiembre y *Cordia* en noviembre de 1997 (Figura 5d). El cociente C microbiano:N microbiano del suelo asociado a *Cordia* fue significativamente mayor en noviembre de 96, y abril, julio y septiembre de 97; y el de *Panicum* y *Caesalpinia* en noviembre de 1997.

2.3.5.3 ACTIVIDAD MICROBIANA DEL SUELO ASOCIADO A LAS ESPECIES VEGETALES

Las tasas de mineralización de C de los suelos asociados a los árboles remanentes no fueron mayores que la de la especie de pasto como se planteó en la hipótesis inicial. Sin embargo, la tasa potencial de mineralización de C y el qCO_2 fueron significativamente afectados por la interacción entre la especie y la estacionalidad de la lluvia ($p < 0.001$ y $p < 0.005$, respectivamente). En la época seca, *Cordia* presentó la mayor tasa de mineralización de C (Figura 6a); sin embargo, *Caesalpinia* tuvo una mayor eficiencia metabólica (bajo qCO_2 ; Figura 6b), y *Panicum*, presentó significativamente el mayor qCO_2 . En contraste, en la época húmeda: *Caesalpinia* presentó la mayor tasa mineralización de C, *Panicum* presentó la mayor eficiencia metabólica (bajo qCO_2 ; Figura 6b), y *Cordia* la menor eficiencia metabólica (alto qCO_2 , Figura 6b). La inmovilización neta de C fue diferente entre las especies ($p < 0.005$), *Caesalpinia* y *Panicum* inmovilizaron más C que *Cordia* en ambas fechas; pero es importante señalar que *Cordia* presentó mineralización de C microbiano en la época húmeda (Figura 6c). La inmovilización neta de N fue afectada por la

interacción de los dos factores ($p < 0.001$): *Panicum* presentó mayor inmovilización neta de N que los árboles remanentes en la época seca (Figura 6d). En contraste, las tres especies vegetales presentaron mineralización neta de N en la época húmeda (Figura 6d); pero cabe señalar que el suelo asociado a *Caesalpinia* presentó mineralización de N microbiano en las dos fechas.

2. 4. DISCUSIÓN

2.4.1. EFECTO DE LAS ESPECIES SOBRE LA CANTIDAD Y LA CALIDAD DE LA HOJARASCA

Las dos especies de árboles remanentes presentaron diferencias en la cantidad y la composición química de la hojarasca que retornan al suelo. *Caesalpinia* tuvo 2.6 veces más producción de hojarasca que *Cordia* en febrero, por el contrario, *Cordia* tuvo 2.3 veces más producción de hojarasca que *Caesalpinia* en noviembre. Esto indica que las especies vegetales responden diferencialmente a la variabilidad de la lluvia, a pesar de que la producción total de hojarasca no difirió. También puede sugerir que las especies vegetales presentan una contribución diferencial en la producción de hojarasca en el tiempo. Las concentraciones de N y P en la hojarasca no determinaron los flujos de estos elementos, pero sí los flujos de materia orgánica. *Cordia* tuvo la mayor concentración de Nt y Pt en la hojarasca de febrero, pero *Caesalpinia* presentó los mayores flujos de N y P, debido a su mayor producción de hojarasca. El caso contrario ocurrió en noviembre, *Caesalpinia* tuvo la mayor concentración de Nt y Pt en la hojarasca, pero *Cordia* presentó los mayores flujos de N y P. Estos resultados sugieren que las diferencias en la producción de hojarasca entre las especies de árboles pueden compensar la reducida calidad química a través de los incrementos en los flujos de N y P. Este fenómeno ha sido reportado en sistemas templados y Binkley (1997) propone que las diferencias en la cantidad del material orgánico pueden ser más importantes que la calidad química en el ciclado de nutrientes.

La concentración de nutrientes en la hojarasca, la reabsorción de nutrientes y la cantidad de hojarasca producida determinan las cantidades de nutrientes que se reciclan en las plantas (Vitousek 1982, Vitousek 1984). La mayor concentración de

Nt y Pt en las hojas vivas en relación a la hojarasca indica una reducción en la concentración de N y P de la hojarasca que las especies retoman al suelo. Proctor et al. (1989) proponen que los cocientes de la concentración de Nt y Pt entre las hojas vivas y la hojarasca brindan una medida de la reabsorción de estos elementos antes de la caída de hojarasca. Con base en los valores de este cociente se propone que las especies redujeron diferencialmente las pérdidas de estos elementos vía la hojarasca. Por ejemplo, mientras que *Cordia* presentó un 48% y 18% en la reducción de la concentración de Nt y Pt respectivamente, los valores en *Caesalpinia* fueron 45% y 28%, respectivamente. Se ha sugerido que las plantas que crecen en ambientes de baja disponibilidad de nutrientes aumentan la eficiencia de reabsorción de nutrientes (Aerts y Chapin 2000). La mayor reducción de P en la hojarasca de *Caesalpinia* sugiere que puede estar limitada por P; esto es consistente con la presencia de altos cocientes C:P y N:P en la hojarasca y baja concentración de Pt en el suelo. Por otro lado, parece existir una gran eficiencia de reabsorción de N por parte de ambas especies como lo indican los altos porcentajes de reducción en la concentración de N.

Aerts y Chapin (2000) sugieren que la reabsorción y la eficiencia de uso de N y P reducen no sólo la concentración de Nt y Pt en la hojarasca, sino también pueden afectar su subsecuente tasa de descomposición. Debido a esto, se ha planteado que existen disyuntivas entre los mecanismos de protección de nutrientes a nivel de la planta y la tasa de descomposición y mineralización de N y P (Aerts y Chapin 2000). En el presente trabajo, *Caesalpinia* tuvo menor concentración de P en las hojas vivas y hojarasca debido a su reabsorción, lo cual puede reducir la transferencia de P al suelo, como lo indican los altos valores de los cocientes C:P y N:P del suelo.

2.4.2. DESCOMPOSICIÓN DEL MANTILLO EN EL SUELO ASOCIADO A DOS ESPECIES DE ÁRBOLES REMANENTES Y A UNA ESPECIE DE PASTO

Los cambios estacionales de la biomasa del mantillo asociado a cada una de las especies vegetales fueron el resultado del balance entre la producción de hojarasca y la descomposición. La biomasa del mantillo de los árboles remanentes

disminuyó en julio y septiembre (para *Caesalpinia* y *Cordia*, respectivamente), posiblemente por la descomposición durante el período de lluvias; sin embargo, esto no ocurrió para el mantillo asociado a la especie de pasto. En cambio, la biomasa del mantillo de los árboles remanentes se incrementó en noviembre, reflejando más la producción de hojarasca que la descomposición.

La relación entre la identidad de la especie vegetal y la estacionalidad de la lluvia modificó la composición del tipo de compuestos que se presentó en la hojarasca, lo cual podría explicar las diferencias en la biomasa del mantillo asociado a los árboles remanentes y la especie de pasto como ha sido reportado en las sabanas (Belsky et al. 1993, Belsky 1994, Palm y Sánchez 1990). *Panicum* presentó la mayor acumulación de mantillo, la mayor concentración de polifenoles y los mayores cocientes C:N y lignina:N en el mantillo de septiembre. Los polifenoles pueden formar compuestos nitrogenados y reducir la actividad enzimática microbiana, limitando así la descomposición del material orgánico; además, el mantillo de esta especie es mucho más viejo que el de los árboles remanentes, debido a su menor descomposición en años previos. Con la información anterior se explica porque *Panicum* presentó la mayor acumulación de mantillo durante septiembre en relación a los árboles remanentes.

Se estimó la descomposición del mantillo asociado a los árboles remanentes, calculando el tiempo medio de residencia del mantillo en el suelo con la ecuación $T=M/H$, donde M es la cantidad promedio anual de mantillo en pie y H es la caída anual de hojarasca (Martínez-Yrizar y Sarukhán 1993). El mantillo bajo *Caesalpinia* tuvo el tiempo de recambio más rápido (0.12 años o 43 días) que bajo *Cordia* (0.20 años o 73 días). Este resultado es similar a lo reportado por Martínez-Yrizar (1984): *Cordia* y *Caesalpinia* no se descomponen a la misma tasa ($k= 0.019$ y 0.028 , respectivamente); por lo que, ambas especies pierden el 50% de su masa en diferentes tiempos 58 y 38 días después de haber iniciado el periodo de lluvias (para *Cordia* y *Caesalpinia*, respectivamente). Estos resultados no apoyan la hipótesis que sugiere que la reabsorción y la eficiencia de uso de N y P reduce su subsecuente potencial de descomposición de la hojarasca planteada por Aerts y Chapin (2000).

Esto puede deberse a la rápida pérdida de masa del mantillo bajo la copa de las dos especies de árboles remanentes, a pesar de las diferencias en la composición química; como lo indican los altos potenciales de descomposición (K_d). Una explicación posible, es que los intervalos de recolección de las muestras de mantillo no fueron lo suficientemente cortos para determinar la influencia de la calidad química de la hojarasca sobre su descomposición. Una segunda explicación, puede deberse a que la liberación de nutrientes y la descomposición del mantillo ocurre después de un período de inmovilización microbiana neta de nutrientes. Raghubanshi et al. (1989) sugieren que la liberación de nutrientes vía la descomposición de la materia orgánica del suelo que ocurre al inicio de la época de lluvias no solamente influye en la disponibilidad de nutrientes para las plantas, sino que también favorece la inmovilización neta de nutrientes del mantillo afectando la liberación de nutrientes al suelo, como parece ocurrir en el presente estudio.

2.4.3. EFECTO DE LAS ESPECIES SOBRE LA CONCENTRACIÓN DE Ct, Nt y Pt DEL SUELO

El carbono orgánico total del suelo (COS total) no difirió entre las especies de árboles remanentes y la pradera. Este resultado es contrario a lo reportado en las sabanas, en donde el COS total fue mayor bajo los árboles y arbustos en relación a los pastizales (Belsky et al. 1994, Kellman 1979). Lo anterior, puede ser debido a que las tres especies incorporaron la misma cantidad de materia orgánica al suelo (Capítulo 3). Jaramillo y Sanford (1995) discuten que la liberación de nutrientes vía la descomposición del mantillo es importante en estos ecosistemas; la liberación de nutrientes del mantillo fue diferente entre las especies, lo cual podría estar explicada por las diferencias en la composición química de la hojarasca (Capítulo 3). Los árboles remanentes tuvieron la mayor concentración de Nt y Pt en el suelo en relación a la especie de pasto en septiembre. La composición química del material orgánico y su influencia sobre las tasas de mineralización de N y P del mantillo pueden explicar la concentración de Nt y Pt del suelo asociado a los árboles remanentes en septiembre, ya que en este mes se llevó a cabo la mayor

descomposición del mantillo. Por ejemplo, el material orgánico de la especie de pasto presentó altos contenidos de lignina y polifenoles, así como la menor concentración de N en el mantillo; en contraste, *Cordia* y *Caesalpinia* tuvieron 1.5 y 1.3 veces más N en el mantillo que *Panicum*, lo cual explica la mayor transferencia de N al suelo asociado a los árboles remanentes vía la descomposición del mantillo (Belsky et al. 1989, Dockersmith et al. 1999, Kellman 1979, Vinton y Burke 1995). Asimismo, *Panicum* tuvo los mayores valores del cociente C:N del suelo en los meses de julio y septiembre (Figura 6d). Una explicación posible, es que el suelo asociado a la especie de pasto tiene un alto potencial de lixiviación en esta época, debido a su baja capacidad de estabilizar el N, como consecuencia de las quemadas constantes y la elevada tasa de erosión (Dockersmith et al. 1999). Una segunda explicación, es que la especie de pasto tiene una menor demanda de nutrientes en relación a las especies de árboles remanentes.

2.4.4. EFECTO DE LAS ESPECIES SOBRE EL C Y N BIOLÓGICAMENTE ACTIVO

El efecto de la interacción de la especie y la estacionalidad de la lluvia sobre la fracción biológicamente activa de la materia orgánica, sugiere que la mineralización de C y N son altamente variables a largo del ciclo de estudio; debido a ello, no se pueden realizar generalizaciones de los efectos de las especies vegetales sobre las características de la materia orgánica. Es decir, los resultados del presente estudio no son consistentes con los fenómenos de islas de fertilidad reportados en los ecosistemas áridos y semiáridos (Belsky et al. 1993, Buresh y Tian 1998, Kellman 1979, Young 1988).

El patrón de lluvias jugó un papel importante en los cambios de las concentraciones de C y N microbiano en el período de estudio, posiblemente por el recambio de las poblaciones microbianas en el suelo, fenómeno que ha sido sugerido para los ETE (Jaramillo y Sanford 1995, Lodge et al. 1984, Raghubanshi 1991, Singh et al. 1989). La interacción de las especies vegetales con la estacionalidad de la lluvia indica que las concentraciones de C y N microbiano dependen de cómo el mantillo y la materia orgánica de los suelos asociados a las especies vegetales fueron mineralizados. Campo et al. (1998), Davidson et al.

(1993), Lodge et al. (1994) y Singh et al. (1989) reportan que durante la época seca se presenta la mayor acumulación de C, N y P en la biomasa microbiana debido al bajo recambio de las poblaciones microbianas, la reducción de las pérdidas por lixiviación de los elementos minerales y la acumulación de mantillo en el suelo. En el presente estudio, durante abril (característico de la época seca) no se presentó la inmovilización de C y N microbiano esperada, debido probablemente a que en este mes se presentaron eventos de lluvia (10.5 mm F. García-Oliva coms. pers.), los cuales pudieron favorecer la actividad microbiana; reduciendo así los tamaños de los almacenes biológicamente activos esperados. En el experimento de incubación, las especies vegetales afectaron diferencialmente tanto la inmovilización como la mineralización microbiana de C y N, debido principalmente a cambios en la calidad y cantidad de la materia orgánica que las especies vegetales retornan al suelo como lo han sugerido en otros ecosistemas (Van Vuuren y van der Eerden 1992, Vinton y Burke 1995). La tasa de mineralización de C del suelo asociado a las dos especies de árboles remanentes pudo ser el reflejo de la concentración de C en la biomasa microbiana como lo han sugerido Anderson y Domsch (1990), Davidson et al. (1993) Singh et al. (1988). En contraste, la tasa de mineralización de C de las poblaciones microbianas del suelo asociado a *Panicum* no está explicada por el tamaño de la biomasa microbiana. Sin embargo, las tasas de descomposición de C de los suelos asociados a *Cordia* y *Panicum* favorecieron el crecimiento de la biomasa microbiana y tienden a inmovilizar más N en la biomasa microbiana que *Caesalpinia*, como lo apoya la inmovilización neta de N microbiano positiva; sugiriendo que relaciones entre el C microbiano y N microbiano del suelo asociado a las tres especies vegetales son complejas. La mayor inmovilización neta de N de la especie de pasto en relación a los árboles remanentes podría estar explicado por la dominancia de bacterias o de hongos. Ya que se sabe que las bacterias inmovilizan menos C y más N que los hongos, en abril, el suelo asociado a *Panicum* presentó el mayor cociente bacterias:hongos (E. Rivas coms. pers.).

En el mes de julio, característico del inicio de la estación húmeda, la disponibilidad de agua en el suelo facilita el recambio de las poblaciones microbianas

y la disponibilidad de nutrientes, lo cual reduce la concentración de C y N inmovilizado en la biomasa microbiana (Lodge et al. 1994, Singh et al. 1989, Singh et al. 1991). El recambio de las poblaciones microbianas es debido a la lisis microbiana y la depredación de la biomasa microbiana por otros organismos como los protozoarios y los nemátodos, incrementando la liberación de N al suelo, como se ha sugerido para los ETE (Lodge et al. 1994, Jaramillo y Sanford 1995, Singh et al. 1989). Sin embargo, *Cordia* y *Panicum* tienen un incremento en la concentración de C microbiano y el cociente C microbiano:Ct; lo cual, contradice lo planteado para los ETE. Sin embargo, las tres especies vegetales presentaron similar reducción de N en la biomasa microbiana, posiblemente debido al inicio de lluvias y su efecto sobre la mineralización de la materia orgánica del suelo, así como a la captura de N por parte de las plantas, como lo indica la disminución del cociente N microbiano:Nt en julio. Las diferencias en la dinámica de C y N microbiano de los suelos asociados a *Cordia* y *Panicum* sugieren que estas especies tienen efectos opuestos sobre el tamaño y la inmovilización de N en la biomasa microbiana en esta época. Las plantas pueden estimular la actividad microbiana a través de la adición de substratos orgánicos vía la biomasa de raíces y sus exudados, pero restringe la inmovilización de N debido a que las plantas reducen los nutrientes minerales del suelo (Lodge et al. 1994, Van Veen et al. 1989).

Davidson et al. (1993), Lodge et al. (1994) y Singh et al. (1989) indican que en la época húmeda los constantes ciclos de humedecimiento no favorecen la acumulación de C y N en la biomasa microbiana en los ETE. Los resultados del presente estudio no apoyan esta hipótesis, debido a la inusual baja cantidad de lluvia que se presentó en el mes de septiembre (118 mm) en relación a los 330 mm que se presentan normalmente (García-Oliva et al. 1995); lo cual pudo favorecer el tamaño y la concentración de N de la biomasa microbiana. Estos resultados apoyarían la hipótesis microbiana planteada por Jaramillo y Sanford (1995). Es decir, el secado del suelo durante la época húmeda debido a la presencia de intervalos de días sin lluvia, favorece que algunos microorganismos del suelo sobrevivan y faciliten la acumulación de C y nutrientes en la biomasa microbiana, para posteriormente

mineralizarse. Estos resultados, indican que al interior de la época húmeda existen períodos de mineralización e inmovilización microbiana que afectan el movimiento de nutrientes en el sistema planta-suelo-microorganismo (Jaramillo y Sanford 1995). Sin embargo, los suelos asociados a las especies vegetales presentaron diferencias en la descomposición del mantillo y la entrada de C de las raíces los cuales pueden tener influencia sobre la acumulación de C microbiano del suelo asociado a *Cordia* y *Panicum* en relación a *Caesalpinia*. Sin embargo, la concentración de N microbiano siguió el resultado contrario.

En el experimento de incubación, las muestras de suelo de septiembre indican que la tasa de mineralización de C no reflejó el C en la biomasa microbiana. Sin embargo, en el suelo asociado a *Cordia* existe una gran cantidad de C mineralizado que proviene de la biomasa microbiana, lo anterior es apoyado por la inmovilización neta de C microbiano negativa. Por el contrario, la inmovilización neta positiva de C de los suelos asociados a *Caesalpinia* y *Panicum* fue el reflejo de la tasa de descomposición de las fuentes de C, por lo que estas especies presentaron una gran capacidad en la protección de C en la biomasa microbiana. Los suelos asociados a las tres especies vegetales presentaron inmovilización neta negativa de N microbiano; debido principalmente a la mineralización de N microbiano, como lo sugiere la reducción del cociente N microbiano:Nt posterior a la incubación (Datos no mostrados). Estos resultados, apoyan los hallazgos de Singh et al. (1989) y Singh et al. (1991), quienes indican que el N es liberado principalmente de las células microbianas muertas y de los materiales y metabolitos microbianos.

Singh et al. (1989) plantean que en la época seca la máxima inmovilización de C y N en la biomasa microbiana, se debe a la reducción de la humedad del suelo, la ausencia de captura de nutrientes por parte de las plantas y el incremento de la entrada de C y N lábil al suelo. Asimismo, la concentración de C y N en la biomasa microbiana asociada a cada especie al final de la época de crecimiento actúa como un mecanismo de protección y de disponibilidad de nutrientes para las plantas en la siguiente estación de crecimiento como lo han sugerido en otros ETE (Lodge et al. 1994, Singh et al. 1989). En el presente estudio, en los meses de noviembre de 1996

y de 1997, característicos del final de la época de lluvias, las concentraciones de C y N microbiano fueron marcadamente diferentes, lo cual puede ser debido a las diferencias en la humedad del suelo entre años. En noviembre de 1996, la mayor proporción de N microbiano del suelo asociado a *Caesalpinia* con respecto a las otras dos especies puede ser debido al mayor flujo de N a través de la hojarasca de esta especie, como lo indica el mayor cociente N microbiano:Nt del suelo asociado a *Caesalpinia*. En cambio, la mayor proporción de N microbiano con respecto al Nt del suelo asociado a *Cordia* en noviembre de 1997 pudo deberse a que el flujo de N para esta especie fue 2.4 veces mayor que el de *Caesalpinia* de modo que no sólo la calidad de la materia orgánica, sino también la cantidad de dicho material puede ser responsable del incremento de N en la biomasa microbiana. En noviembre de 1997, las tres especies presentaron la misma capacidad de almacenar C en la biomasa microbiana. Raghubanshi (1991) sugiere que al final de la época de lluvias existe un incremento en la biomasa de hongos que puede llevar a cabo la descomposición de la biomasa de raíces a bajos potenciales de agua en el suelo, lo cual podría explicar esta mayor concentración de C en la biomasa microbiana. Asimismo, se ha sugerido que la descomposición masiva de la hojarasca es una fuente de C disponible para la biomasa microbiana del suelo (Lodge et al. 1994).

2.5. LITERATURA CITADA

- Aerts, R. y S. F. Chapin. 2000. The mineral nutrition of wild plant revisited. A re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research* **30**:1-65.
- Allen, S. E. 1989. *Chemical Analysis of Ecological Material*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Reino Unido.
- Andersen, J.M. y J.S. Ingram. 1993. *Tropical Soil Biology and Fertility. A Handbook of Methods*. CAB International. Reino Unido.
- Anderson, T. H. y K. H. Domsch. 1990. Application of eco-physiological quotients (qCO_2 and qD) on microbial biomass from soils of different cropping histories. *Soil Biology and Biochemistry* **22**: 251-255.
- Binkley, D. 1997. The influence of tree species on forest soils- Processes and Patterns. En: Mead, D y G. Will (eds): *Trees and Soil*. Lincoln University, Christchurch, Nueva Zelanda.
- Binkley, D., P. Sollins, R. Bell, D. Sachs y D. Myrold. 1992. Biogeochemistry of adjacent Conifer and Alder-Conifer stands. *Ecology* **73**:2022-2033.
- Belsky, A. J. 1994. Influences of trees on savanna productivity: tests of shade, nutrients, and tree-grass competition. *Ecology* **75**:922-932.
- Belsky, A.J., G. Amudson, J.M. Duxbury, S.J. Riha, A.R. Ali y M. Mwonga. 1989. The effects of trees on their physical, chemical, and biological experiments in a semi-arid savanna in Kenya. *Journal of Applied Ecology* **26**:1005-1024.
- Belsky, A.J., S.M. Mwonga, R.G. Amudson, J.M. Duxbury y A.R. Ali. 1993. Comparative effects of isolated trees on their undercanopy environments in high and low rainfall savannas. *Journal of Applied Ecology* **30**:143-155.
- Brookes, P., A. Landman, G. Pruden y D. Jenkinson. 1985. Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: a rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil. *Soil Biology and Biochemistry* **17**:837-842.

- Bullock, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco and trends in the south coastal region of Mexico. *Archives for Meteorology, Geophysics and Bioclimatology* **36**:297-316.
- Bullock, S. H. y J. A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in México. *Biotropica* **21**:22-35.
- Buresh, R.J. y G. Tian. 1998. Soil improvement by trees in sub-Saharan Africa. *Agroforestry Systems* **38**:51-76.
- Castellanos, J. J.M.Maass y J. Kummerow. 1991. Root biomass of a dry deciduous forest in Mexico. *Plant and Soil* **131**:225-228.
- Cochran, W. G. y M. Cox. 1957. *Experimental Designs*. John Wiley y Sons Inc. Nueva York.
- Culley, J. L. B. 1993. Density and compressibility. En: Carter, M. R. (Ed). *Soil Sampling and Methods of Analysis*. Canadian Society of Soil Science. Cánada.
- Davidson, E.A., P. A. Matson, P.M. Vitousek, R. Riley, K. Dunkin, G. García-Méndez y J.M. Maass. 1993. Processes regulating soil emissions of NO and N₂O in a seasonally dry tropical forest. *Ecology* **74**:130-139.
- Dockersmith, I.C., Ch. P. Giardina y R. L. Sanford, Jr. 1999. Persistence of tree related patterns in soil nutrients following slash-and-burn disturbance in the tropics. *Plant and Soil* **209**:137-156.
- Epstein, H. E., I. C. Burke y A. R. Mosier. 1998. Plant effects on spatial and temporal patterns of nitrogen cycling in shortgrass steppe. *Ecosystems* **1**:374-385.
- García-Montiel, D. C. y D. Binkley. 1998. Effect of *Eucalyptus saligna* and *Albizia falactaria* on soil processes and nitrogen supply in Hawaii. *Oecologia* **113**:547-556.
- García-Oliva, F. E. Ezcurra y L. Galicia. 1991. Pattern of rainfall distribution in the Central Pacific Coast of Mexico. *Geografiska Annaler* **73 A**: 179-186.

- García-Oliva, J. J. Maass y L. Galicia. 1995. Rainstorm analysis and rainfall erosivity of a seasonal tropical region with strong cyclonic influence on the Pacific Coast of Mexico. *Journal of Applied Meteorology* **34**: 2491-2498.
- García-Oliva F. y J. M. Maass. 1998. Efecto de la transformación de la selva a pradera sobre la dinámica de los nutrientes en un ecosistema tropical estacional. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **62**: 39-48.
- González-Flores, P. C. 1992. Efecto del manejo del fuego en una cuenca tropical estacional. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Hobbie, S. E. 1992. Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution* **7**:336-339.
- Huante, P. E. Rincón y I. Acosta. 1995. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. *Functional Ecology* **9**:849-858.
- Jaramillo, L.V. y R. L. Sanford Jr. 1995. Nutrient cycling at tropical deciduous forest. En: Bullock, S. H., H. A. Mooney y E. Medina (eds.). *Seasonally Tropical Deciduous forest*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Jenkinson, D. S. 1987. Determination of microbial biomass carbon and nitrogen in soil. Wilson, J. R. (ed). *Advances in N cycling in agricultural ecosystem*. CBAT National. pp 368-386. Wallingford, U.K.
- Kellman, M. 1979. Soil enrichment by neotropical savanna trees. *Journal of Ecology* **67**:565-577.
- Kummerow, J., J. Castellanos, J.M. Maass y A. Larigauderie. 1990. Production of fine roots and seasonality of their growth in a Mexican deciduous dry forest. *Vegetatio* **90**:73-80.
- Lodge, D. J., W. H. McDowell y C. P. McSwiney. 1994. The importance of nutrient pulses in tropical forest. *Trends in Ecology and Evolution* **9**:384-387.
- Martínez-Yrizar A. 1984. Procesos de producción y descomposición de hojarasca en selvas estacionales. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.D.F.

- Martínez-Yrizar, A., J.M. Maass, L.A. Pérez-Jiménez, y J. Sarukhán 1996. Net primary productivity of a tropical deciduous forest ecosystem in Western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **12**:169-175.
- Martínez-Yrizar, A. y J. Sarukhán. 1993. Cambios estacionales del mantillo en el suelo de un bosque tropical caducifolio y uno subcaducifolio en Chamela, Jalisco, México. *Acta Botánica Mexicana* **21**:1-6.
- McGill, W. B. and C. T. Figueiredo. 1993 Total Nitrogen. In Carter, M. R. (ed). *Soil Sampling and Methods of Analysis*. Canadian Society of Soil Science.
- Murphy, P. G. y A. E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**:67-88.
- Nava, M., Galicia, L. y F. García-Oliva. (enviado). Efecto de dos especies de árboles remanentes y de un pasto en la capacidad amortiguadora del pH del suelo en un ecosistema tropical estacional. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*.
- Palm, C. A. y P. A. Sánchez. 1990. Decomposition and nutrient release patterns of the leaves of three tropical legumes. *Biotropica* **22**:330-338.
- Proctor, J., C. Philipp, G. K Duff, Heaney, A. y F.M. Robertson. 1989. Ecological studies on Gunung Silam: small ultrabasic mountain in Savah, Malaysia II. Some forest processes. *Journal of Ecology* **77**:317-331.
- Raghubanshi, A.S. 1991. Dynamics of soil biomass C, N and P in a dry tropical forest in India. *Soil Biology and Biochemistry* **12**:55-59.
- Rhoades, C. C. 1997. Single-tree influences on soil properties in agroforestry: lessons from natural forest and savanna ecosystems. *Agroforestry Systems* **35**:71-94.
- Richards, J. E. 1993. Chemical characterization of plant tissue. En: Carter, M. R. (ed). *Soil Sampling and Methods of Analysis*. Canadian Society of Soil Science. Canada.

- Rodríguez, R. 1999. Cartografía morfométrica jerárquica a tres escalas del área del microbloque "El Colorado" Chamela, Jalisco. Tesis de Licenciatura, Facultad de Filosofía y Letras-Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Singh, J. S., A. S. Raghubanshi, R. S. Singh y S. C. Srivastava. 1989. Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. *Nature* **338**:499-500.
- Singh, R. S., S. C. Srivastava, A. S. Raghubanshi, J. S. Singh y S. P. Singh. 1991. Microbial C, N and P in dry tropical savanna: effects of burning and grazing. *Journal of Applied Ecology* **28**: 869-878.
- Solís, E. 1993. Características físicoquímicas de un suelo en un ecosistema tropical estacional. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Steltzer, H. y W. D. Bowman. 1998. Differential influence of plant species on soil nitrogen transformations within moist meadow alpine tundra. *Ecosystems* **1**:464-474
- Systat Inc. 1997. Systat for windows: Statistics, Version 7.0. Systat Inc.
- Technicon Industrial System. 1977. Technicon Industrial method No 329-74W/B. Individual/simultaneous determinations of nitrogen and/ or phosphorus in BD acid digestion. Technicon Industrial System. New York.
- Thomas, R. L., R. W. Sheard y J. R. Moyer. 1967. Comparison of conventional and automated procedures for nitrogen, phosphorus and potassium analyses of plant tissue using a simple digestion. *Agron. Journal* **59**:240-243.
- Vance, E. D., A. C. Brookes y D. S. Jenkinson. 1987. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry* **19**:703-707.
- Van Vuuren, M. y L.J. van der Eerden. 1992. Effects on three rates of atmospheric nitrogen deposition enriched with ¹⁵N on litter decomposition in a heathland. *Soil Biology and Biochemistry* **24**:527-532.

Tabla 1. Características químicas de las hojas vivas, la hojarasca, el mantillo y el suelo asociadas a dos especies de árboles remanentes y una especie de pasto en un ecosistema tropical estacional. Las letras en la sección de hojas vivas y de hojarasca indican diferencias significativas entre las especies de árboles remanentes, y en la sección de mantillo y suelo indican diferencias significativas entre los árboles remanentes y la especie de pasto con la prueba de Tukey ($p < 0.05$).

Variable	F	p	<i>Cordia eleagnoides</i>	<i>Caesalpinia erlostachys</i>	<i>Panicum maximum</i>
HOJAS VIVAS					
Ct (mg C g ⁻¹)	3.72	0.005	423.8 b	456.5 a	401.4
Nt (mg N g ⁻¹)	2.22	0.150	33.60 a	37.29 a	22.14
Pt (mg P g ⁻¹)	14.27	0.001	4.99 a	3.09 b	3.83
C:N	3.93	0.030	20 a	13 b	22
C:P	34.22	0.001	92 b	157 a	122
N:P	10.67	0.001	6 b	13 a	6.42
HOJARASCA					
Ct (mg C g ⁻¹)	10.33	0.002	414.07 b	442.79 a	
Nt (mg N g ⁻¹)	1.44	0.238	16.27 a	15.59 a	
Pt (mg P g ⁻¹)	33.82	0.001	2.94 a	1.97 b	
C:N	1.23	0.887	29 a	29 a	
C:P	92.43	0.001	147 b	244 a	
N:P	19.97	0.001	5.63 b	9.18 a	
Polifenol (%)	5.77	0.002	0.15 b	0.35 a	
MANTILLO					
Ct (mg C g ⁻¹)	1.05	0.356	317.79 a	300.95 a	300.3 a
Nt (mg N g ⁻¹)	8.80	0.005	16.44 a	13.42 b	10.77 c
Pt (mg P g ⁻¹)	20.01	0.001	2.65 a	1.77 b	1.86 b
C:N	4.82	0.012	18 b	23 ab	30 a
C:P	5.98	0.005	116 b	200 a	208 a
N:P	6.89	0.003	6.9 a	9.3 b	6.3 a
SUELO					
Ct (µg C g ⁻¹)	0.19	0.828	31,061 a	29,854 a	29,726 a
Nt (µg N g ⁻¹)	2.64	0.076	2,179 a	2,086 a	1,776 a
Pt (µg P g ⁻¹)	1.28	0.288	520 a	383 a	513 a
Cmic (µg C g ⁻¹)	8.83	0.001	742 a	386 a	460 b
Nmic (µg N g ⁻¹)	1.07	0.349	62 a	63 a	51 a
C mic:N mic	3.96	0.001	21 a	8 b	10 b
C:N	6.89	0.001	17.1 a	16.7 a	18.6
C:P	4.86	0.017	102 ab	148 a	91 b
N:P	15.66	0.001	5.92 ab	9.23 a	4.84 b

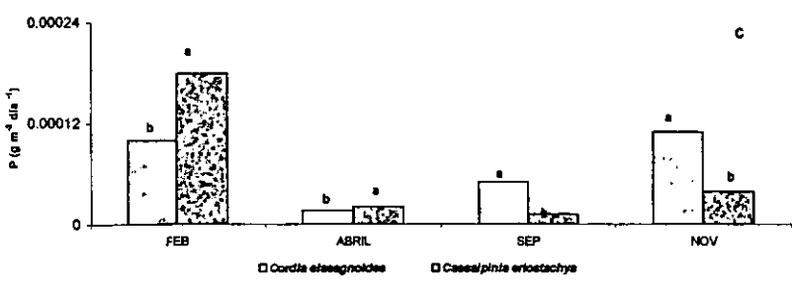
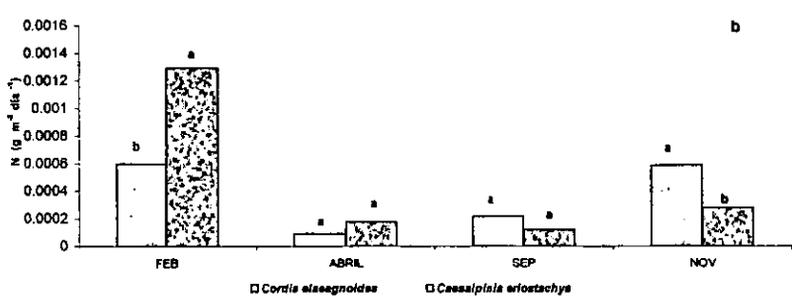
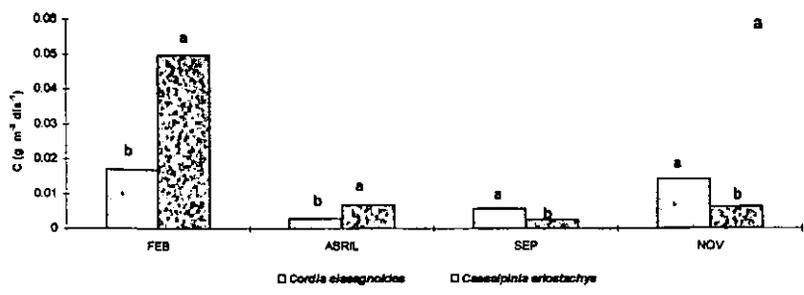


Figura 2. Efecto de la interacción entre la identidad de la especie vegetal y la precipitación sobre el flujo de nutrientes a través de la hojarasca: a) flujo de C, b) flujo de N, y c) flujo de P, de dos especies de árboles remanentes. Las letras corresponden a diferencias significativas entre las especies con la prueba de Tukey ($p < 0.05$)

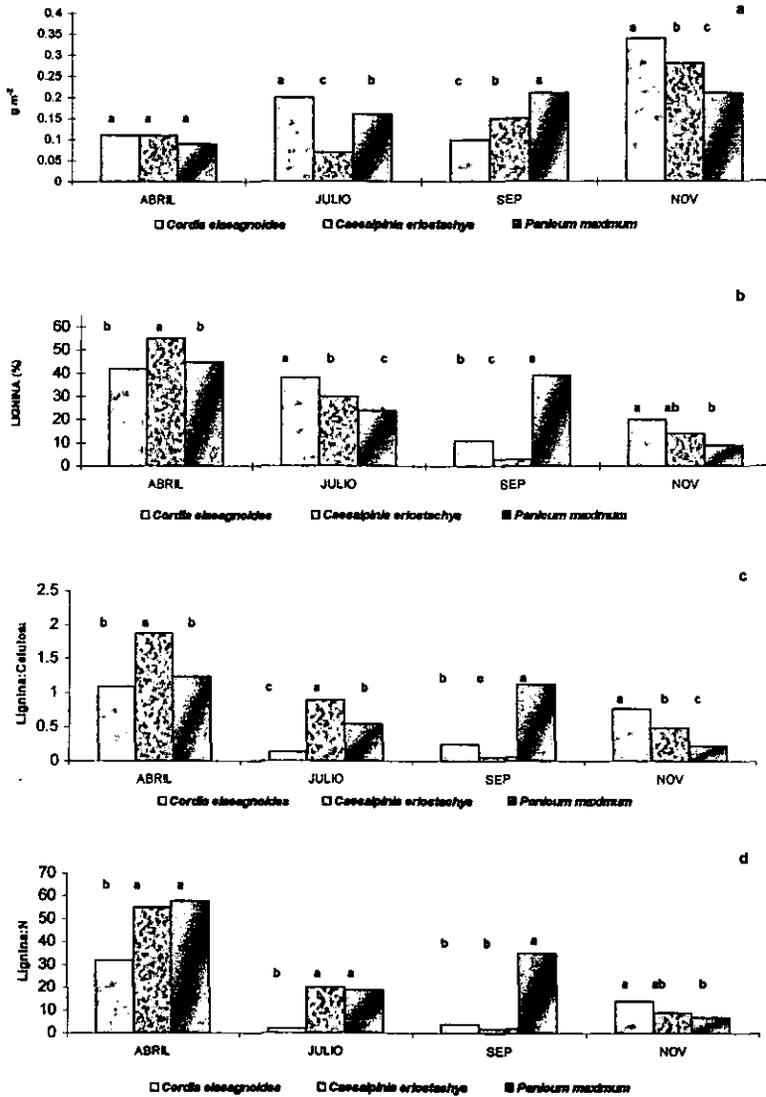


Figura 3. Efecto de la interacción de la especie vegetal y la estacionalidad de la lluvia sobre las características del mantillo de dos especies de árboles remanentes y una de pasto: a) masa del mantillo, b) concentración de lignina, c) cociente lignina:celulosa, y d) cociente lignina:nitrógeno. Las letras corresponden a diferencias significativas entre las especies con la prueba de Tukey ($p < 0.05$).

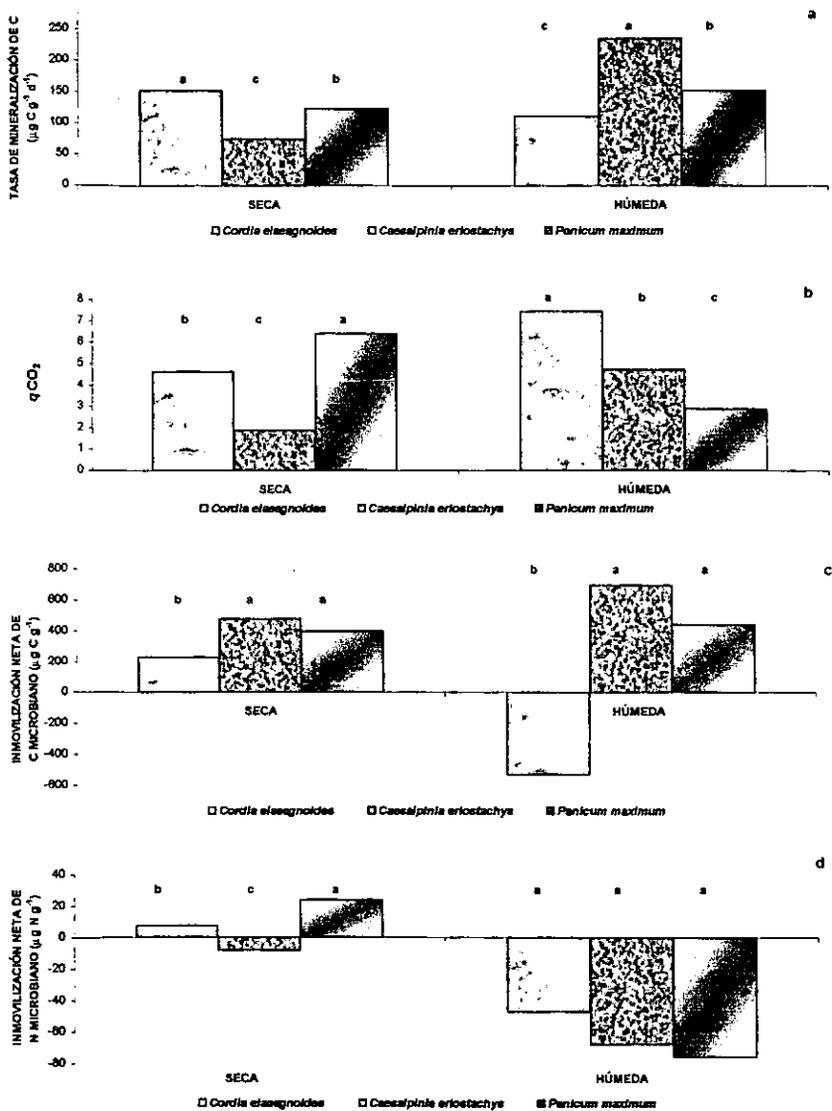


Figura 6. Características microbianas del suelo incubado asociado a dos especies de árboles remanentes y una especie de pasto en la época seca (abril de 1997) y la época húmeda (septiembre de 1997). a) tasa de mineralización de C, b) coeficiente metabólico, c) Inmovilización neta de C microbiano, y d) Inmovilización neta de N microbiano. Las letras corresponden a diferencias significativas entre las especies con la prueba de Tukey ($p < 0.05$)

**3. EFECTO DE LA CALIDAD QUÍMICA DEL MANTILLO DE DOS
ESPECIES DE ÁRBOLES REMANENTES SOBRE LA ACTIVIDAD
MICROBIANA DEL SUELO EN UN ECOSISTEMA TROPICAL
ESTACIONAL**

EFFECTO DE LA CALIDAD QUÍMICA DEL MANTILLO DE DOS ESPECIES DE ÁRBOLES REMANENTES SOBRE LA ACTIVIDAD MICROBIANA DEL SUELO EN UN ECOSISTEMA TROPICAL ESTACIONAL

3.1. INTRODUCCIÓN

El mantillo juega un papel importante en el ciclo de nutrientes porque es un almacén que representa una entrada de nutrientes al suelo, los cuales son liberados a través del proceso de descomposición (Aerts y De Caluwe 1997a, b). La descomposición del mantillo depende de las características ambientales, de la calidad química del material orgánico y de la composición y abundancia de las especies de microorganismos que llevan a cabo dicho proceso. Generalmente la baja calidad química del mantillo retarda los procesos de descomposición (Aerts y De Caluwe 1997 a, b); sin embargo, la definición de la calidad química del mantillo no ha sido sencilla y no se basa únicamente en la mineralización de un elemento; generalmente nitrógeno (N) o fósforo (P), sino en el análisis de relaciones entre compuestos (Aerts y De Caluwe 1997 a, b, Steltzer y Bowman 1998). Por ello, se han propuesto a los cocientes carbono:N y lignina:N como buenos indicadores de la calidad del substrato y predictores de los potenciales de su descomposición (Aerts y De Caluwe 1997 a).

Recientemente, se reconoce la influencia de la identidad de las especies vegetales sobre los procesos que afectan la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas; particularmente se ha analizado su efecto sobre las características de la calidad de la materia orgánica del suelo (Binkley 1997, García-Montiel y Binkley 1998, Vinton y Burke 1995). Las especies vegetales pueden modificar el proceso de descomposición, ya sea directamente a través de la modificación de la cantidad y la calidad del material orgánico que retornan al suelo; es decir, estimulan la actividad microbiana al modificar las fracciones lábiles de carbono (C) y reducir las concentraciones de lignina y celulosa del material orgánico que retornan al suelo (Palm y Sánchez 1991, Steltzer y Bowman 1998), o indirectamente al afectar la composición de las comunidades microbianas (Binkley 1997, Steltzer y Bowman

1998) y las condiciones ambientales bajo sus copas (Belsky et al. 1989, Bernhard-Reversat 1993, Belsky 1994). Asimismo, se ha reportado un acoplamiento entre las especies de microorganismos y los tipos de mantillo; Binkley (1997) sugiere que la descomposición del mantillo depende más de la composición de las comunidades de microorganismos adaptadas a tipos específicos de mantillo, que de la disponibilidad de N en el material orgánico; por lo que la disponibilidad de N en el suelo es resultado de los patrones de descomposición, más que la causa de su disponibilidad.

La calidad química del mantillo asociada a las especies vegetales afecta la actividad microbiana del suelo (Bauhus et al. 1998). Por ejemplo, algunos compuestos como los polifenoles y la lignina hacen que el material sea más resistente a la descomposición (Palm y Sánchez 1991), por lo que pueden reducir las concentraciones de C microbiano, N microbiano y los cocientes C microbiano:C total y N microbiano:N total del suelo; los cuales han sido considerados como indicadores de las formas disponibles de C y N en el suelo (Bauhus et al. 1998, Kieft et al. 1997). La descomposición de los materiales orgánicos dominados por componentes recalcitrantes reducen la eficiencia metabólica de las poblaciones microbianas, favoreciendo la disminución de la materia orgánica del suelo (MOS) y el cociente C microbiano:Ct. Por el contrario, un material de mayor calidad química posee altas tasas de mineralización de C y mayor eficiencia metabólica de las poblaciones microbianas del suelo, favoreciendo así la acumulación de la MOS (Ajwa y Tabatabai 1994). No obstante que existe una extensa literatura que describe los procesos de descomposición del mantillo de especies con capacidad simbiótica de fijar N, tanto en experimentos de campo como de laboratorio (Palm y Sánchez 1990, Palm y Sánchez 1991, Thomas y Asakawa 1993, Wedderburn y Carter 1999), existen pocos estudios acerca del efecto de la calidad energética y nutricional de los residuos orgánicos sobre la actividad microbiana de los suelos asociados a las especies en los ecosistemas tropicales estacionales (ETE). Asimismo, es poco conocido el papel relativo de la calidad química del material orgánico y la composición de las comunidades microbianas sobre la actividad microbiana y la

disponibilidad de nutrientes en el suelo.

En el sitio de estudio de esta investigación el tipo de manejo es la roza-tumba-quema (RTQ); además, es común que durante la RTQ se dejen en pie especies de árboles como *Caesalpinia eriostachys* Benth. (Caesalpinioideae) y *Cordia elaeagnoides* DC. (Boraginaceae). Estudios preliminares indican que la materia orgánica biológicamente activa del suelo esta afectada por la interacción de la identidad de las especies vegetales y la estacionalidad de la lluvia; como consecuencia de la manera en que las especies capturan, usan y retoman los nutrientes al suelo (ver Capítulo 2). *Cordia elaeagnoides* y *Caesalpinia eriostachys* tuvieron más C y N en las hojas vivas, hojarasca y mantillo que *Panicum maximum* Jacq. (Poaceae) (ver Capítulo 2), lo cual puede reducir su transferencia de nutrientes al suelo vía la descomposición.

Los objetivos de este trabajo fueron: a) evaluar el efecto del origen de la hojarasca sobre la actividad microbiana y las concentraciones de C microbiano y N microbiano del suelo bajo dos especies de árboles remanentes y una especie de pasto en una pradera dominada por *Panicum maximum*, y b) evaluar en el campo la tasa de descomposición y la mineralización de C y N del mantillo de dos especies de árboles remanentes y una especie de pasto bajo su propia cobertura.

En este sistema, el material orgánico proveniente de *Caesalpinia eriostachys* y *Cordia elaeagnoides* poseen mayor concentración de C y N en hojarasca y mantillo que *Panicum maximum*. Debido a lo anterior, se plantea como hipótesis que la adición del material de los árboles remanentes aumentará la tasa de mineralización de C del suelo asociado a la especie de pasto. A partir de esta hipótesis se estableció la siguiente predicción: la adición del material orgánico de los árboles remanentes aumentará la tasa de mineralización de C del suelo asociado a la especie de pasto, debido a la mayor proporción de C fácilmente mineralizable. Con respecto a la descomposición en el campo, la hipótesis que se plantea es que la composición química del material orgánico controla la tasa de descomposición. Las predicciones son: a) los valores altos del cociente C:N del mantillo asociado a *Panicum maximum* retardarán la pérdida de su masa y la mineralización de N; y b) la

mayor concentración de C y N en el material orgánico de *Caesalpinia eriostachys* y *Cordia alliodora* les permitirá una mayor tasa de descomposición y mineralización de N que la especie de pasto.

3.2. MÉTODOS

3.2.1. SITIO DE ESTUDIO

El presente trabajo se llevó a cabo en el ejido de San Mateo, poblado cercano a la Estación de Biología Chamela, Jalisco, México, que se localiza a los 19° 30' latitud norte y 105° 05' longitud oeste. Esta zona pertenece a la porción norte de la Sierra Madre del Sur. El sistema de topografías dominantes son lomeríos y valles sobre granitos y riolitas del Cuaternario (Rodríguez 1999). Los suelos dominantes son someros, con textura migajón-arenosa y se clasifican como Entisoles (Solís 1993). Debido a la poca profundidad de los suelos, el 80% de los nutrientes del suelo se encuentra en los primeros 6 cm de profundidad (García-Oliva y Maass 1998).

El clima es tropical estacional, con una temperatura media anual de 24°C y una lluvia media anual de 757 mm (entre los años 1983-1998). El 80% de la lluvia anual se concentra en los meses de verano (Bullock 1986). El patrón de lluvias es unimodal (septiembre), pero en general tiene un bajo nivel de predictibilidad y presencia de eventos erráticos debido a la influencia de los ciclones tropicales (García-Oliva et al. 1995). Existen cinco meses típicamente húmedos (junio a octubre), los cuales presentan diferentes valores de probabilidad de que se presenten eventos de lluvia mayores a 100 mm. Los meses con mayor probabilidad son agosto y septiembre, y los meses con menor probabilidad son junio y octubre, los cuales presentan la mayor variación en la cantidad de lluvia mensual (García-Oliva et al. 1991). En promedio, seis eventos en el año explican el 80% de la lluvia anual, y éstos presentan un alto nivel de erosividad (la erosividad media anual es de 6,225 MJ mm ha⁻¹ año⁻¹; García-Oliva et al. 1995). La cantidad de lluvia durante la realización de este trabajo en 1996 fue de 627.2 mm (García-Oliva coms. pers.).

El sistema de desmonte tradicional en la región es la roza-tumba-quema. Este

tipo de manejo origina la pérdida de nutrientes del suelo. Por ejemplo, se pierden 1,468 kg ha⁻¹ de materia orgánica, 771 kg ha⁻¹ de N y 551 kg ha⁻¹ de P en los primeros seis centímetros del suelo; mientras que existe un incremento en el cociente fósforo total:fósforo lábil (Pt:PI), el pH y la densidad aparente del suelo después de siete años de uso continuo debido al pisoteo del ganado y a las quemas constantes del pasto; modificando la presencia de los grupos microbianos del suelo y el equilibrio geoquímico del suelo (García-Oliva y Maass 1998). La consecuencia de la pérdida de la MOS es la reducción de la disponibilidad de energía para la actividad microbiana, la cual juega un papel importante en la disponibilidad y protección de nutrientes en el suelo.

3.2.2. LAS ESPECIES

En las parcelas transformadas de la región de Chamela se dejan árboles en pie, los cuales son utilizados como postes de cercado, como sombra para el ganado y para la obtención de madera y leña. Las especies que se mantienen dentro del sistema transformado son *Caesalpinia platyloba* S. Wats, *Caesalpinia eriostachys* Benth., *Cordia elaeagnoides* DC. y *Tabebuia donell-smithii* Rose (Bignoniaceae) (González-Flores 1992). Después de la roza-tumba-quema, los sitios son sembrados con los pastos guinea (*Panicum maximum* Jacq.) y buffel (*Cenchrus ciliaris* L.). Se eligieron las especies *Caesalpinia eriostachys* (iguanero) y *Cordia elaeagnoides* (barcino) entre las que había disponibles en las praderas por dos razones fundamentales. Por un lado, se consideró su importancia en la estructura y producción de hojarasca en este bosque, ya que ambas especies son importantes en la selva por su frecuencia, densidad y producción foliar; de hecho, cada especie contribuye con el 11% de la producción total de hojarasca en el bosque no perturbado (Martínez-Yrizar 1984). Por otro lado, son las especies más comunes que permanecen en las praderas después del disturbio. *Caesalpinia eriostachys* es una especie monoica, normalmente caducifolia, con hojas compuestas bipinadas y una altura máxima de 12 m (Bullock y Solís-Magallanes 1990). *Cordia elaeagnoides* es también una especie normalmente caducifolia, de hojas simples, que llega a tener

hasta 16 m de altura (Martínez-Yrizar 1984). *Panicum* es una gramínea introducida que se caracteriza por su resistencia a la sequía estacional y su baja tolerancia a la sombra. El tamaño de los árboles elegidos fue entre 6 y 8 m de altura para *Caesalpinia eriostachys* y entre 8 y 10 m de altura para *Cordia elaeagnoides*. Los diámetros a la altura del pecho de los árboles midieron entre 0.11 y 0.43 m y entre 0.86 y 0.95 m para *Caesalpinia eriostachys* y *Cordia elaeagnoides*, respectivamente. En el resto del documento, las especies serán nombradas únicamente con el epíteto genérico.

3.2.3. DISEÑO EXPERIMENTAL

En el campo se seleccionaron cinco parcelas con siete años de uso intensivo, similares en cuanto al sustrato geológico (riolitas), tipo de suelo (Entisoles), tipo (roza-tumba-quema) y tiempo de manejo (7 años), y especie de pasto introducido (*Panicum maximum*). En cada parcela se escogió un individuo de cada especie, por lo cual se contó con cinco réplicas de cada especie.

Al interior de las parcelas, cada uno de los individuos fue excluido de la actividad del ganado con un cerco de 2.25 m² (1.5 x 1.5 m) para evitar que se modificara la entrada de C y N durante el desarrollo del trabajo. Debajo de la copa de cada individuo se ubicaron treinta cuadros de 500 cm² (22.5 x 22.5 cm) distribuidos sistemáticamente del tronco al límite de la copa en diferentes direcciones, para llevar a cabo los muestreos de suelo y el experimento de descomposición en campo.

3.2.4. MUESTREO

3.2.4.1. SUELO

En noviembre de 1997 las muestras de suelo se obtuvieron con un nucleador de 5 cm de diámetro y 5 cm de profundidad en un cuadro de 500 cm² elegido al azar y ubicado bajo cada uno de los individuos. Las muestras fueron almacenadas a una temperatura de 4°C y trasladadas al laboratorio para los análisis químicos y la realización del experimento de incubación.

3.2.4.2 MATERIAL VEGETAL

La producción de hojarasca sólo se evaluó para los árboles remanentes. La producción de hojarasca se colectó en trampas de nylon, de forma cónica y 50 cm de diámetro (área de colecta = 0.1963 m²). Se instaló una trampa de hojarasca bajo la copa de cada uno de los individuos de los árboles remanentes en noviembre de 1996, por lo cual se contó con cinco réplicas para cada especie de árbol remanente. La colecta de la producción de hojarasca para llevar a cabo los experimentos de campo y laboratorio fue realizada en noviembre de 1997. El material vegetal de la especie *Panicum* se obtuvo mediante el corte manual de sus láminas en la misma fecha que la colecta de hojarasca de los árboles remanentes.

3.2.5. EXPERIMENTO DE DESCOMPOSICIÓN EN EL CAMPO

Se realizó un experimento de descomposición en el campo con la técnica de bolsas de malla para evaluar la tasa de descomposición del mantillo de las tres especies vegetales bajo su propia cobertura. Se utilizó un diseño factorial de 3 x 3 con cinco réplicas; los factores fueron la especie vegetal y el tiempo. Los niveles del factor especie vegetal fueron: a) hojarasca de *Cordia*, b) hojarasca de *Caesalpinia* y c) láminas de *Panicum*, las cuales fueron cortadas manualmente de la planta, mientras que los niveles del factor tiempo fueron tres fechas a partir del inicio del experimento (abril de 1998): a) 90 días (julio de 1998), b) 210 días (noviembre de 1998) y c) 330 días (marzo de 1999). El material vegetal que se usó para este experimento se colectó en las trampas de hojarasca y se secó durante 48 horas a 70°C. De este material vegetal se pesaron 5 g para cada una de las especies y se colocaron en una bolsa de nylon (10 x 15 cm) de 1 mm de apertura para excluir el efecto de la macrofauna del suelo. Para cada especie se prepararon 15 bolsas y se ubicaron tres bolsas sobre el suelo y bajo la copa de cada uno de los cinco individuos de su respectiva especie en abril de 1998. En cada fecha de muestreo (julio de 1998, noviembre de 1998 y marzo de 1999) se colectó una bolsa de mantillo de cada uno de los individuos de las tres especies. Las variables de respuesta fueron la pérdida de masa y los cambios en la concentración de C y N a lo largo del

experimento.

3.2.6. DISEÑO DEL EXPERIMENTO DE ADICIÓN DE HOJARASCA AL SUELO

Se realizó un experimento de incubación en condiciones de laboratorio para evaluar el efecto de la calidad de la hojarasca de tres especies sobre el potencial de mineralización de C del suelo con el método de la respiración inducida por el sustrato. Se llevó a cabo un diseño factorial completo y balanceado de 3 x 3 con cinco réplicas por tratamiento. Los factores fueron el suelo asociado a la especie vegetal y el origen de la hojarasca. Los niveles del factor suelo fueron: a) suelo asociado a *Caesalpinia*, b) suelo asociado a *Cordia*, y c) suelo asociado a *Panicum*. Los niveles del factor origen de la hojarasca fueron: a) hojarasca de *Caesalpinia*, b) hojarasca de *Cordia*, y c) material vegetal de *Panicum*. El material orgánico colectado en las trampas de hojarasca en noviembre de 1997 se secó por 48 horas a 70°C y se molió. A los suelos se les añadió 0.6 g de material finamente molido; dicha cantidad simula la masa de mantillo que se encontró en el campo en el mes de noviembre de 1997. La adición del material sólo se llevó a cabo al inicio del experimento y se realizó de manera recíproca; por ejemplo, al suelo asociado a *Cordia* se le adicionó por separado 0.6 g del material orgánico proveniente de *Cordia*, 0.6 g del material orgánico proveniente de *Caesalpinia* y 0.6 g del material orgánico proveniente de *Panicum*. De la misma manera, se llevó a cabo la adición del material orgánico para los suelos asociados a *Caesalpinia* y *Panicum*.

3.2.7.0. ANÁLISIS DE LABORATORIO

3.2.7.1. MATERIAL VEGETAL

Al mantillo se le determinó las concentraciones de carbono total (Ct) con un analizador de carbono UIC Inc. Modelo CM5012, de nitrógeno total (Nt) y fósforo total (Pt) con el método de digestión húmeda (Thomas et al. 1967) y los extractos se leyeron por medio de colorimetría con un autoanalizador (Technicon Industrial System, 1977).

La concentración de polifenoles en hojarasca y mantillo fue determinada con

el método de Folín-Denis (Allen 1989); la concentración de lignina y celulosa fue determinada por el método de detergente de fibra ácida (Andersen e Ingram 1993).

3.2.7.2. INCUBACIÓN

Las muestras de suelo utilizadas para la determinación de C microbiano, N microbiano y la tasa potencial de mineralización de C fueron previamente tamizadas (malla < 2 mm) y secadas al aire. Se colocaron 100 g de suelo en un tubo de PVC de 3 cm de diámetro y 5 cm de largo con los tratamientos de adición de hojarasca. Posteriormente, los tubos de PVC se colocaron en frascos de 1 L, los cuales contenían un vial con 5 ml de NaOH 1N como trampa de CO₂. Los suelos fueron incubados a 25°C durante 15 días. En cada cambio de trampa de CO₂ los suelos se mantuvieron a capacidad de campo con agua desionizada. La tasa de mineralización de C se estimó por titulación de NaOH 1N con HCl 0.5N después de precipitar los carbonatos con BaCl₂ 2.5N. Al final del experimento a las muestras incubadas y sin incubar se les determinó la concentración de C y N microbiano.

3.2.7.3. CARACTERÍSTICAS BIOGEOQUÍMICAS DEL SUELO

La concentración de C total (Ct) se obtuvo con un analizador de carbono UIC Inc. Modelo CM5012. Las concentraciones de Nt y fósforo total (Pt) se obtuvieron por el método de oxidación húmeda de Kjeldahl y las lecturas de los extractos se realizaron utilizando un autoanalizador por colorimetría (Technicon Instruments System, 1977).

El C de la biomasa microbiana se determinó mediante el método de fumigación-extracción (Vance et al. 1987). Para las muestras fumigadas se colocaron 20 g de suelo en un vaso de precipitado de 80 ml; posteriormente cada muestra fue ajustada a capacidad de campo y se colocaron en un desecador. Las muestras se fumigaron con 80 ml de CHCl₃ aplicando vacío durante 45 minutos y se incubaron por 24 horas. Tanto para las muestras control (muestras no fumigadas) como para las muestras fumigadas (20 g), el C microbiano se extrajo con 80 ml de 1M K₂SO₄, se agitaron durante 30 minutos y se filtraron con papel Whatman No. 42.

Los extractos se leyeron en un analizador de carbono UIC Inc. Modelo CM5012. El C microbiano se calculó como la diferencia de las muestras fumigadas menos las no fumigadas y divididas por el valor de conversión (0.33) (Jenkinson 1987).

El N microbiano se determinó por el método de fumigación-extracción (Brookes et al. 1985). Para las muestras fumigadas, se colocaron 20 g de suelo en un vaso de precipitado con 80 ml de 1M K_2SO_4 ; cada muestra se ajustó a capacidad de campo y se colocó en un desecador. Las muestras se fumigaron con $CHCl_3$ aplicando vacío durante 45 minutos y se incubaron por 24 horas. Para la obtención de N microbiano las muestras control y las muestras fumigadas fueron extraídas con 80 ml de 1M K_2SO_4 ; posteriormente, se agitaron durante 30 minutos y se filtraron con papel Whatman No. 1. Se recuperaron 30 ml de este extracto, a las cuales se les agregaron 0.6 ml de Cu_2SO_4 y se llevaron a digestión ácida (Kjeldahl 1965). Los extractos se filtraron nuevamente con papel Whatman No. 1. Los extractos se leyeron como Nt utilizando un autoanalizador (Technicon Instruments System, 1977). El N microbiano se calculó como la diferencia de las muestras fumigadas menos las no fumigadas y divididas por el valor de conversión (0.57) (Jenkinson 1987).

3.2.7.4. INMOVILIZACIÓN NETA DE C Y N

La inmovilización neta de C y N fue calculada como la diferencia de la concentración de C microbiano y N microbiano al final de la incubación menos la concentración de C y N microbiano previo a la incubación.

3.2.8. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Para evaluar la tasa de descomposición y la mineralización de C y N del mantillo en el experimento de campo, se realizaron análisis de varianza de dos factores. La identidad de la especie vegetal y el tiempo fueron considerados como los efectos principales. Cuando un factor o la interacción de los factores fueron significativos, se realizaron comparaciones múltiples con la prueba de Tukey (Cochran y Cox 1957).

Para evaluar los efectos de la calidad del material orgánico sobre la actividad

microbiana del suelo asociado a las especies vegetales se realizaron análisis de varianza de dos factores. El suelo asociado a la especie vegetal y el origen de la hojarasca fueron considerados como los efectos principales. Cuando un factor o la interacción de los factores fueron significativos se realizaron comparaciones múltiples con la prueba de Tukey (Cochran y Cox 1957).

Para evaluar la composición química de la hojarasca previo al experimento de descomposición en el experimento de campo, se realizaron análisis de varianza con un criterio de clasificación. La identidad de la especie vegetal fue considerada como el efecto principal. Cuando el modelo fue significativo, se realizaron comparaciones múltiples con la prueba de Tukey (Cochran y Cox 1957). Los análisis fueron procesados en SYSTAT versión 7.0 (Systat Inc. 1997).

3.3. RESULTADOS

3.3.1. EXPERIMENTO DE DESCOMPOSICIÓN EN EL CAMPO

3.3.1.1. CARACTERÍSTICAS QUÍMICAS INICIALES DEL MANTILLO ASOCIADO A LAS ESPECIES

La composición química inicial del mantillo fue significativamente diferente entre las tres especies vegetales (Tabla 1). Las concentraciones de Ct y Nt de los árboles remanentes fueron significativamente mayores que las de *Panicum* (Tabla 1). Las concentraciones de Pt y lignina de *Panicum* y *Cordia* fueron significativamente mayores que la de *Caesalpinia* (Tabla 1). *Cordia* tuvo significativamente la mayor concentración de celulosa que la de *Caesalpinia* (Tabla 1). Las concentraciones de polifenoles de *Caesalpinia* y *Panicum* fueron significativamente mayores que la de *Cordia* (Tabla 1).

3.3. 1.2. CAMBIOS EN LA MASA

La pérdida de masa no fue significativamente diferente entre las tres especies vegetales a lo largo del experimento de campo (Tabla 2 y Figura 1a); pero la masa si disminuyó con el tiempo (Tabla 2). Además, la pérdida de masa tampoco fue afectada por la interacción de los dos factores (Tabla 2 y Figura 1a).

3.3.1.3. CALIDAD QUÍMICA

La mineralización de C del mantillo no fue significativamente diferente entre las tres especies vegetales (Tabla 2 y Figura 1b); asimismo, tampoco fue afectada por la interacción de los dos factores (Tabla 2 y Figura 1b). Sin embargo, la mineralización de C del mantillo siguió un patrón lineal negativo con el tiempo (Tabla 2 y Figura 1b). La mineralización de N fue significativamente diferente entre las especies vegetales (Tabla 1); *Caesalpinia* y *Panicum* mineralizaron significativamente más N que, mientras que en *Cordia* hubo inmovilización de N (Figura 1c); sin embargo, este resultado no fue consistente a lo largo del experimento, por lo que la interacción entre los dos factores fue significativa (Tabla 2 y Figura 1c). El cociente C:N del material orgánico remanente no fue significativamente diferente entre las especies vegetales (Tabla 2) ni con la interacción de los dos factores (Tabla 2 y Figura 1d).

3.3.2. EXPERIMENTO EN EL LABORATORIO DE LA TASA POTENCIAL DE MINERALIZACIÓN DE C

3.3.2.1. CAMBIOS EN LA ACTIVIDAD MICROBIANA

La interacción entre el suelo y la hojarasca fue significativa en los parámetros medidos de la actividad microbiana (Tabla 3), lo cual significa que la tasa potencial de mineralización de C la inmovilización neta de C microbiano, y los cocientes C microbiano:Ct y N microbiano:Nt de los suelos asociados a cada una de las especies vegetales respondieron diferencialmente a los tipos de hojarasca adicionada.

Las tasas de mineralización de C en los suelos asociados a *Cordia* y *Caesalpinia* fueron significativamente mayores que la especie de pasto con la adición de su propia hojarasca (Figura 2a). En cambio, la tasa de mineralización de C del suelo asociado a *Panicum* fue mayor con la adición de la hojarasca de *Caesalpinia* (Figura 2a).

3.3.2.2. INMOVILIZACIÓN NETA DE C Y N MICROBIANO

Con la excepción del suelo asociado a *Panicum* con la hojarasca de *Caesalpinia*, los demás tratamientos presentaron mineralización de C microbiano,

como lo indica la inmovilización negativa (Figura 2b). Para el caso del suelo asociado a *Cordia* y *Caesalpinia*, la adición de su propia hojarasca redujo significativamente la inmovilización neta de C microbiano (valores más negativos, Figura 2b). La inmovilización neta de N microbiano en el suelo no fue significativamente diferente entre las tres especies vegetales, ni con los tratamientos de adición de hojarasca de diferente origen, además, no fue afectada por la interacción de los factores (Tabla 3) y fue negativa en todos los tratamientos, indicando la mineralización de N microbiano (Figura 2c).

3.3.2.3. COCIENTES C MICROBIANO:Ct Y N MICROBIANO:Nt

Los cocientes C microbiano:Ct y N microbiano:Nt del suelo asociado a las tres especies vegetales después del experimento de incubación, sugieren que las formas disponibles de C y N en el suelo fueron incrementadas diferencialmente con los tipos de hojarasca adicionada. Los cocientes C microbiano:Ct y N microbiano:Nt del suelo asociado a *Cordia* se incrementaron significativamente con la adición de la hojarasca de las otras dos especies (Figuras 2d y 2e). Los cocientes C microbiano:Ct y N microbiano:Nt en el suelo asociado a *Caesalpinia* fueron significativamente mayores con la adición de la hojarasca de *Cordia* y con su propia hojarasca, respectivamente (Figuras 2d y 2e). Por el contrario, el cociente C microbiano:Ct del suelo asociado a *Panicum* se incrementó significativamente con la hojarasca de *Caesalpinia* (Figura 2d); pero el cociente N microbiano:Nt no fue significativamente diferente con la adición de los tres materiales orgánicos (Figura 2e). Ni los efectos principales ni la interacción de ambos factores afectaron el cociente C microbiano:N microbiano del suelo (Tabla 3).

3.4. DISCUSIÓN

3.4. 1. CAMBIOS EN LA MASA Y CALIDAD QUÍMICA DEL MANTILLO

La descomposición promedio del mantillo en el experimento de campo no fue diferente entre las tres especies vegetales. *Cordia* y *Caesalpinia* perdieron el 65 ± 4.11 % y 67 ± 7.28 % (media \pm error estándar) de su masa en 330 días, mientras que *Panicum* perdió el 75 ± 5.78 % de su masa en ese mismo período. Este resultado fue contrario al planteamiento de la hipótesis inicial. Es decir, la composición química inicial de la hojarasca asociada a las especies vegetales no afectó la descomposición del mantillo (k): *Cordia* (-0.7247 ± 0.19), *Caesalpinia* (-0.5994 ± 0.41) y *Panicum* (-1.0757 ± 0.86). La ausencia de diferencias en la tasa de descomposición entre las especies vegetales puede atribuirse a la rápida pérdida de masa. Los resultados de este estudio concuerdan con lo reportado por Thomas y Asakawa (1993), quienes no encontraron diferencias en la tasa de descomposición del mantillo en términos de la pérdida de masa entre diferentes especies de leguminosas ($k = -0.726 \pm 0.23$) y de pastos ($k = -0.924 \pm 0.33$) como consecuencia de la variación en la concentración de N, lignina y polifenoles en el mantillo.

La inusual pérdida de masa de la especie de pasto en el experimento de campo, puede estar explicada porque las láminas tuvieron 1.3, 1.5 y 1.4 veces más C, N y P, respectivamente que su mantillo. Asimismo, en la pradera existe una mayor insolación, la cual puede acelerar el proceso de descomposición fragmentando el mantillo; dicha fragmentación por factores abióticos no depende de la calidad química; este fenómeno ha sido reportado en sistemas áridos y semiáridos (Bernhard-Reversat 1993, Montaña et al. 1988). Sin embargo, en el experimento de laboratorio, las tasas de mineralización de C de los suelos asociados a los árboles remanentes no se incrementaron con la adición del material proveniente de la especie pasto, indicando que las láminas de la especie de pasto tienen una baja proporción de C fácilmente mineralizable, a pesar de que la calidad química del material orgánico utilizada en el experimento de descomposición fue

mayor que la del mantillo.

La mayor pérdida de C ocurrió en los primeros 16 días una vez iniciado el período de lluvias; es decir, 74 días después que se colocaron las bolsas de mantillo bajo la copa de cada una de las especies vegetales. Lo anterior, sugiere que la pérdida de masa en la fase inicial procede de substratos lábiles, los cuales fueron asimilados fácilmente; posteriormente, una menor pérdida de C ocurrió de los 90 a los 330 días como consecuencia de la dominancia de las fracciones recalcitrantes del material orgánico remanente como se ha reportado en sistemas similares (Martínez-Yrizar 1984, Palm y Sánchez 1990, Sundarapandian y Swamy 1999, Thomas y Asakawa 1993). De hecho existe un aumento en la concentración de C en el mantillo de *Panicum* y *Caesalpinia* a los 230 y 330 días, debido probablemente a la inmovilización microbiana de C como respuesta a la baja disponibilidad de energía. En los primeros 90 días, los cambios en la concentración de N en el material remanente de *Caesalpinia* y *Panicum* indicaron su mineralización. Este resultado, no apoya el planteamiento de la hipótesis inicial. Es decir, que la composición química inicial del material orgánico no explicó la mineralización de N a lo largo del ciclo de estudio; a pesar que *Caesalpinia* y *Cordia* tuvieron la mayor concentración inicial de N que *Panicum*. Una explicación posible, es que pudo existir una gran cantidad de N lixiviado en el material orgánico debido a la concentración de lluvia en 16 días, en dicho período cayeron 118 mm (F. García-Oliva coms. pers.); Ibrahima et al. (1995) sugieren que la lixiviación de nutrientes en la fase inicial de descomposición del mantillo posteriormente tiene repercusiones sobre la pérdida de masa y mineralización de N y P, como parece ocurrir en el presente estudio. La tasa de mineralización de N del suelo asociado a *Panicum* fue inesperada, sin embargo, existen antecedentes de su rápida descomposición y mineralización de N como lo reportan Robbins et al. (1989), quienes indican que a pesar de las bajas concentraciones de N y altos cocientes C:N del mantillo de *Panicum* (>75) existió una rápida pérdida de masa y mineralización de N.

Por otro lado, la mineralización de N en los primeros 90 días puede tener

consecuencias sobre la mineralización de N de los 210 a los 330 días. La magnitud del N mineralizado fue diferente entre el árbol remanente y el pasto: *Caesalpinia* tuvo una mineralización de 12.63 mg N g⁻¹ y *Panicum* de 3.59 mg N g⁻¹ en 90 días, por lo que se incrementó el cociente C:N de la especie de pasto. Por el contrario, en el material remanente de *Cordia* se incrementó la concentración de N indicando su inmovilización. Aerts y De Caluwe (1997a) y Wardle et al. (1993) proponen que existe una rápida colonización microbiana en los materiales orgánicos de baja calidad; por lo que la descomposición del mantillo es caracterizada por una alta inmovilización neta de N. A los 210 días la concentración de N en el material remanente de *Caesalpinia* y de *Panicum* evidencian su inmovilización. Aerts y De Caluwe (1997a) y Wardle et al. (1993) han ofrecido evidencia de que en una fase inicial el N se mineraliza, en fechas posteriores el N se inmoviliza en el material remanente, como ocurre para ambas especies. Por el contrario, a los 330 días, los cambios en el porcentaje de N en el material remanente de *Cordia* indican que hubo una ligera mineralización; esto ocurre cuando los materiales orgánicos que inmovilizan N en cantidades significativas en las primeras fechas lo liberan gradualmente (Aerts y De Caluwe 1997a, Wardle et al. 1993). Estos períodos de mineralización-inmovilización de N son la causa de la ausencia de relación entre la mineralización de C y la mineralización del nitrógeno.

En el presente trabajo, la ausencia de diferencias en la tasa de descomposición del mantillo entre los árboles remanentes y el pasto es contrario a las marcadas diferencias en la descomposición entre los árboles y los pastizales abiertos en las sabanas (Belsky et al. 1993, Belsky 1994, Bernhard-Reversat 1993, Rhoades 1997). Sin embargo, la pérdida de masa al final del experimento de los árboles remanentes y la especie de pasto en el presente estudio (>60%) son superiores a las reportados en las sabanas, donde en promedio se pierde sólo el 15% de la masa en un período anual (Belsky et al. 1993, Bernhard-Reversat 1993, Rhoades 1997). Esta diferencia en la magnitud de la pérdida de masa puede ser debida a que las especies utilizadas en este trabajo poseen una mayor

concentración inicial de N en relación a especies de *Eucalyptus* y *Acacia* (6.5 y 15.1 mg N g⁻¹, respectivamente), reportadas por Bernhard-Reversat (1993).

3.4.2. ACTIVIDAD MICROBIANA EN EL EXPERIMENTO DE LABORATORIO

Los resultados de la tasa potencial de mineralización de C en el experimento de incubación evidenciaron que los substratos orgánicos adicionados fueron utilizados diferencialmente por la biomasa microbiana asociada a las diferentes especies vegetales. Se calculó un cociente entre la mineralización de C de las poblaciones microbianas nativas con su propio material vegetal dividido por la tasa de mineralización de C con el material vegetal exógeno, como una medida de la utilización de la hojarasca exógena. Un valor mayor a 1 indica que el material exógeno es menos utilizado y el caso contrario ocurre si el valor es menor a 1 (Wedderburn y Carter 1999). La tasa de mineralización de C de las poblaciones microbianas asociadas a *Cordia* con su propia hojarasca fue 1.2 y 5.2 veces mayor que con la de *Caesalpinia* y *Panicum*, respectivamente. En el caso de *Caesalpinia*, las tasas de mineralización de C con su propia hojarasca fue 3 y 1.67 veces mayor que con de la adición de *Cordia* y *Panicum*, respectivamente. Lo anterior, evidencia que la demanda de energía de las poblaciones microbianas de los suelos asociados a los árboles remanentes no fue satisfecha con la adición de material exógeno. Asimismo, sugiere que el material de la especie de pasto puede tener un efecto limitante, reduciendo la capacidad de descomposición de los microorganismos presentes en el suelo como lo indica la baja tasa de mineralización de C (Henegan et al. 1999, Wedderburn y Carter 1999). En cambio, el material de *Caesalpinia* representó recursos para las poblaciones microbianas del suelo asociado a la especie de pasto. Debido a que posee menor concentración de lignina; así como mayor concentración de fracciones lábiles de N que el material orgánico proveniente de la especie de pasto, lo cual pudo satisfacer las demandas de energía y nutrientes de las poblaciones microbianas del suelo asociado a *Panicum*. Esto indica que la disponibilidad de energía o una mayor concentración de N del material orgánico de *Caesalpinia* favoreció la tasa de mineralización de C en el suelo asociado a *Panicum*.

Por otro lado, la disminución del tamaño de la biomasa microbiana de los suelos asociados a los árboles remanentes con su propia hojarasca después de 20 días de incubación, indica su mineralización. El C disponible presente en la hojarasca fue reducido durante el período de incubación, debido a que pudo ser asimilado rápidamente por los microorganismos del suelo; sin embargo, al final del período de incubación la biomasa microbiana fue la fuente de energía para llevar a cabo la mineralización de C, como lo apoya la inmovilización neta de C más negativa. Por el contrario, con la adición de hojarasca de *Panicum* entró menos C disponible para las poblaciones microbianas del suelo de los árboles remanentes, no sólo reduciendo la tasa de mineralización de C, sino la tasa de recambio de la biomasa microbiana. Es decir, existió menos descomposición de la biomasa microbiana del suelo asociado a los árboles remanentes con la hojarasca exógena, debido a la rápida colonización como lo muestra el incremento del cociente C microbiano:Ct. Al final de la incubación, la descomposición de la biomasa microbiana del suelo asociado a *Cordia* se redujo un 80 y 61% con la adición de *Caesalpinia* y *Panicum*, respectivamente. En cambio, la cantidad de biomasa microbiana descompuesta del suelo asociado a *Caesalpinia* se redujo 52 y 65% con la adición de *Cordia* y *Panicum*, respectivamente. Los resultados anteriores, indican que la adición de sus propios materiales facilitan la tasa de mineralización de C, mientras que la adición de hojarasca exógena la reduce, debido a la poca utilización de sustratos. Resultados similares se han reportado en experimentos de incubación con diferentes tipos de material orgánico (Chander et al. 1995, Ocio et al. 1991). Por el contrario, el tamaño de la biomasa microbiana del suelo asociado a *Panicum* se incrementó significativamente con la adición del material de *Caesalpinia*, como lo apoya el cociente C microbiano:Ct y la inmovilización neta negativa de C. Sin embargo, la biomasa microbiana del suelo asociado a la especie de pasto se mineralizó de manera similar con la adición de *Cordia* y *Panicum*, debido a que la biomasa microbiana fue la fuente de energía.

En el presente estudio, la inmovilización neta de N del suelo asociado a las tres especies vegetales fue negativa. Este resultado, indica que se presentó una

gran mineralización de N de la biomasa microbiana. Una explicación posible es que la liberación de energía pudo facilitar la mineralización de N; como lo sugieren los mayores valores del cociente N microbiano:Nt del suelo previa a la incubación con respecto a los valores del cociente N microbiano:Nt del suelo posterior a la incubación (Datos no mostrados). Una segunda explicación, es que puede existir una gran lixiviación del N soluble, lo cual permitiría explicar las altas tasas de mineralización de N en incubaciones de laboratorio (Franzlubbers et al. 1994), como parece ocurrir en el presente estudio.

3.5. LITERATURA CITADA

- Aerts, R. y H. De Caluwe a. 1997. Nutritional and plant-mediated controls on leaf litter decomposition of *Carex* species. *Ecology* **78**: 244-260.
- Aerts, R. y H. De Caluwe b. 1997. Initial litter respiration as indicator for long-term leaf litter decomposition of *Carex* species. *Oikos* **80**:353-361.
- Ajwa, H. A. y M. A. Tabatabai. 1994. Decomposition of different organic materials in soils. *Biology and Fertility of Soils* **18**: 175-182.
- Allen, S. E. 1989. *Chemical Analysis of Ecological Material*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Reino Unido.
- Andersen, J.M. y J.S. Ingram. 1993. *Tropical Soil Biology and Fertility. A Handbook of Methods*. CAB International. Reino Unido.
- Bauhus, J., D. Paré y L. Coté. 1998. Effects of tree species, stand age and soil type on soil microbial biomass and its activity in southern boreal forest. *Soil Biology and Biochemistry* **30**:1077-1089.
- Belsky, J. A. 1994. Influences of trees on savanna productivity: test of shade, nutrients, and tree-grass competition. *Ecology* **75**:992-932.
- Belsky, J.A., S.M. Mwangi, R.G. Amudson, J.M. Duxbury y A.R. Ali. 1993. Comparative effects of isolated trees on their undercanopy environments in high and low rainfall savannas. *Journal of Applied Ecology* **30**:143-155.
- Bernhard-Reversat, F. 1993. Dynamics of litter and organic matter at the soil litter interface in fast-growing tree plantations on the sandy ferrallitic soils (Congo). *Acta Oecologica* **14**:179-195.
- Binkley, D. 1997. The influence of tree species on forest soils- Processes and patterns. En: Mead, D and G. Will (eds). *Trees and Soil*. Lincoln University, Christchurch, Nueva Zelanda.
- Brookes, P., A. Landman, G. Pruden y D. Jenkinson. 1985. Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: a rapid direct extraction method to measure microbial biomass Nitrogen in soil. *Soil Biology and Biochemistry* **17**:837-842.

- Bullock, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco and trends in the south coastal region of Mexico. *Archives for Meteorology, Geophysics and Bioclimatology* **36**: 297-316.
- Bullock, S. H. y J. A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in México. *Biotropica* **21**:22-35.
- Chander, K., S. Goyal y K.K. Kapoor. 1995. Microbial biomass dynamics during the decomposition of leaf litter of poplar and eucalyptus in a sandy loam. *Biology and Fertility of Soils* **19**:357-362.
- Cochran, W. G. y M. Cox. 1957. *Experimental Designs*. John Wiley y Sons Inc. Londres.
- Ehaliotis, C., G. Cadish y K. E. Giller. 1998. Substrate amendments can alter microbial dynamics and N availability from maize residues to substrate crops. *Soil, Biology and Biochemistry* **30**: 1281-1291.
- Franzluebbers, A. J., F. M. Hons y D. A. Zuberer. 1994. Seasonal changes in soil microbial biomass and mineralizable C and N in wheat management systems. *Soil Biology and Biochemistry* **26**:1469-1470.
- García-Montiel, D. C. y D. Binkley. 1998. Effect of *Eucalyptus saligna* and *Albizia falactaria* on soil processes and nitrogen supply in Hawaii. *Oecologia* **113**:547-556.
- García-Oliva, F. E. Ezcurra y L. Galicia. 1991. Pattern of rainfall distribution in the Central Pacific Coast of Mexico. *Geografiska Annaler* **73A**: 179-186.
- García-Oliva F y J. M. Maass. 1998. Efecto de la transformación de la selva a pradera sobre la dinámica de los nutrientes en un ecosistema tropical estacional. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **61**:39-48.
- García-Oliva, F. J. M. Maass y L. Galicia. 1995. Rainstorm analysis and rainfall erosivity of a seasonal tropical region with strong cyclonic influence on the Pacific Coast of Mexico. *Journal of Applied Meteorology* **34**: 2491-2498.
- González-Flores, P. C. 1992. Efecto del manejo del fuego en una cuenca tropical estacional. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.

- Heneghan, L., D.C. Coleman, D. A. Crossley Jr. y Z. Xiaoming. 1999. Nitrogen dynamics chesnut oak (*Quercus prinus* L.) in mesic temperate and tropical forest. *Applied Soil Ecology* 13:169-175.
- Ibrahima, A., R. Joffre y D. Gillon. 1995. Changes in litter during the inicial leaching phase: an experimental on the leaf litter of mediterranean species. *Soil Biology and Biochemistry* 27:931-939.
- Jenkinson, D. S. 1987. Determination of microbial biomass carbon and nitrogen in soil. Wilson, J. R. (ed). *Advances in N cycling in agricultural ecosystem*. CBAT National U.K. pp 368-386.
- Kieft, T. L., C. S. White, S. R. Loftin, R. Aguilar, J. A. Craig y D. A. Skaar. 1997. Temporal dynamics in soil carbon and nitrogen resources at a grassland-shrubland ecotone. *Ecology* 79:671-683.
- Martínez-Yrizar A. 1984. Procesos de producción y descomposición de hojarasaca en selvas estacionales. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Montaña, C., E. Ezcurra, A. Carrillo, y J.P. Delhoume. 1988. The decomposition of litter in grasslands of northern Mexico: a comparison between arid and no arid environments. *Journal of Arid Environments* 14:55-60.
- Ocio, J.A., P.C. Brookes y D.S. Jenkinson. 1991. Field incorporation of straw and its effects on soil microbial biomass and soil inorganic N. *Soil Biology and Biochemistry* 23:171-176.
- Palm, C y P. Sánchez.1990. Decomposition and nutrient release patterns of the leaves of three tropical legumes. *Biotropica* 22:330-338.
- Palm, C. y P. Sánchez. 1991. Nitrogen release from the leaves of some tropical legumes as affected by their lignin and polyphenolic contents. *Soil Biology and Biochemistry* 23:83:88.
- Rhoades, C. C. 1997. Single-tree influences on soil properties in agroforestry: lessons from natural forest and savanna ecosystems. *Agroforestry Systems* 35:71-94.

- Robbins, G. B., J. J. Bushell. y G.M. Mckeen. 1989. Nitrogen immobilisation in decomposing litter contributes to productivity decline in ageing pastures of green panic (*Panicum maximum* var. *trichoglume*). *Journal of Agricultural Science Cambridge*. **113**:401-406.
- Rodríguez, R. 1999. Cartografía morfométrica jerárquica a tres escalas del área del microbloque "El Colorado" Chamela, Jalisco. Tesis de Licenciatura, Facultad de Filosofía y Letras-Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Solís, E. 1993. Características físicoquímicas de un suelo en un ecosistema tropical estacional. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Steltzer, H. y W. D. Bowman. 1998. Differential influence of plant species on soil nitrogen transformations within moist meadow alpine tundra. *Ecosystems* **1**:464-474
- Sundarapandian, S. M. y P.S. Swamy. 1999. Litter production and leaf-litter decomposition of selected tree species in tropical forest at Kodayar in the Western Ghats, India. *Forest Ecology and Management* **123**:231-244.
- Systat Inc. 1997. Systat for windows: Statistics, Version 7.0. Systat Inc.
- Thomas, R. J. y N. M. Asakawa. 1993. Decomposition of leaf litter from tropical forage grasses and legumes. *Soil Biology and Biochemistry* **25**:1351-1361.
- Technicon Instruments System. 1977. Technicon Industrial method No. 329-74W/B. Individual simultaneous determinations of nitrogen and or phosphorus in BD acid digestion. Technicon Industrial System. Nueva York.
- Vance, E. D., A. C. Brookes y D. S. Jenkinson. 1987. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry* **19**:703.707.
- Vinton, M. A. y I. Burke. 1995. Interactions between individual plants species and soil nutrient status in shortgrass steppe. *Ecology* **76**:1116-1133.

- Wardle, D. A., G. W. Yeates, R. N. Watson y K.S. Nicholson. 1993. Response of soil microbial biomass and plant litter decomposition to weed management strategies in maize and asparagus cropping systems. *Soil Biology and Biochemistry* **25**:857-868.
- Wedderburn, M.E. y J.Carter, 1999. Litter decomposition by four functional tree types use in silvopastoral systems. *Soil Biology and Biochemistry* **31**:455-461.

Tabla 1. Valores promedio de las variables químicas de la hojarasca de tres especies previo al experimento de descomposición en el campo. Las letras diferentes indican diferencias entre especies a $p < 0.05$ con la prueba de Tukey. Los valores entre paréntesis indican la desviación estándar.

	<i>Cordia elaeagnoides</i>	<i>Caesalpinia eriostachys</i>	<i>Panicum maximum</i>
Ct (mg C g ⁻¹)	435 (± 4.30) a	453 (± 10.0) a	404 (± 5.4) b
Nt (mg N g ⁻¹)	18.06 (± 0.4) a	20.52 (± 1.09) a	7.40 (± 2.05) b
Pt (mg P g ⁻¹)	3.57 (± 0.41) a	2.79 (± 0.45) b	4.02 (± 0.07) a
Lignina (%)	12.77 (± 2.16) a	4.34 (± 1.16) b	11.27 (± 3.16) a
Celulosa (%)	41.02 (± 1.40) a	36.01 (± 0.60) b	38.34 (± 1.34) ab
Polifenoles (%)	0.09 (± 0.01) b	0.24 (± 0.01) a	0.27 (± 0.01) a

Tabla 2. Análisis de varianza con las variables de respuesta del experimento de descomposición en campo.

Variable	Especie		Fecha		Interacción	
	F	p	F	p	F	p
Masa	2.306	0.111	108.83	0.000	1.84	0.111
C	2.16	0.108	34.78	0.000	1.65	0.574
N	32.65	0.000	0.78	0.847	3.83	0.003
C:N	2.33	0.108	12.83	0.000	0.80	0.674

Tabla 3. Análisis de varianza de las variables biogeoquímicas para tres especies en el experimento de adición de hojarasca. CO₂-C= tasa de mineralización de carbono, Cmic:Ct = C microbiano:carbono total, Nmic:Nt = N microbiano:N total.

Variable	Suelo		Hojarasca		Interacción	
	F	p	F	p	F	p
CO ₂ - C	3.59	0.0367	9.20	0.0005	15.04	0.0000
Inmovilización de C	1.50	0.2361	1.15	0.3277	7.34	0.0058
Inmovilización de N	2.49	0.0960	0.34	0.6767	1.45	0.1111
C mic:Ct	1.64	0.2077	0.53	0.5906	3.27	0.0448
N mic:Nt	1.32	0.3780	0.35	0.5960	1.24	0.0493
C mic:N mic	0.10	0.9060	0.38	0.6888	1.59	0.1647

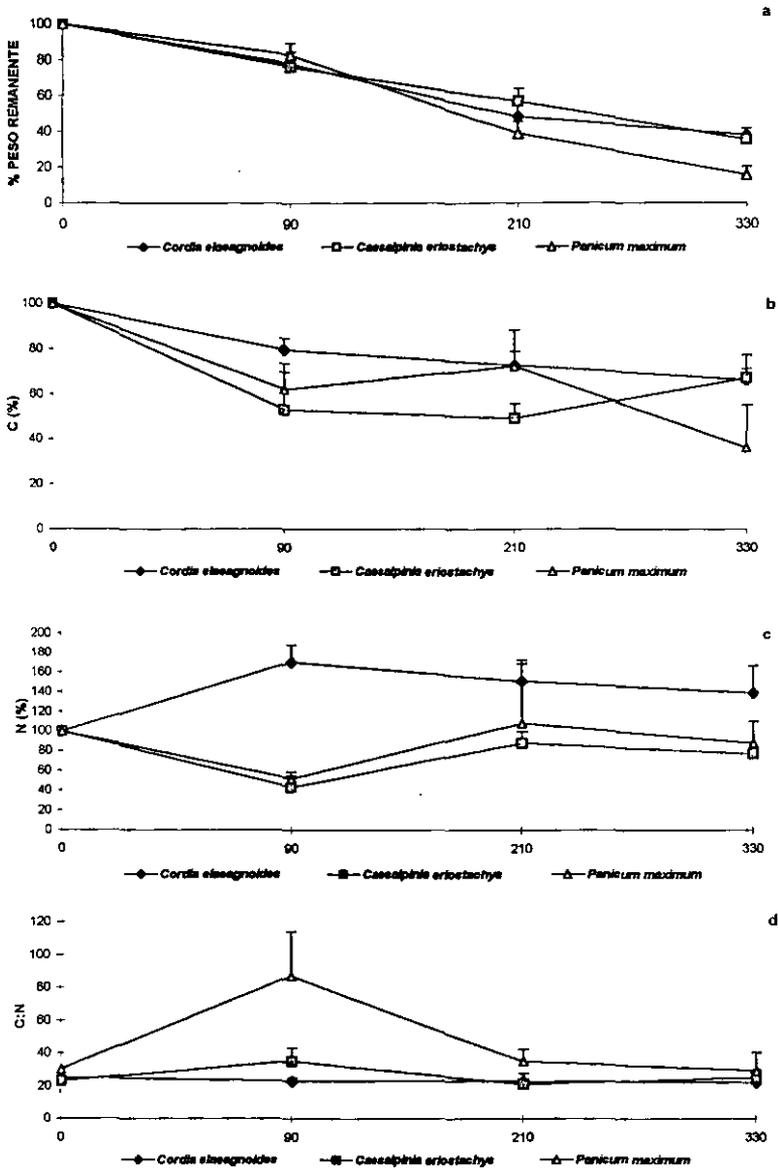


Figura 1. Descomposición en el campo de la hojarasca de dos especies de árboles remanentes y una especie de pasto: a) pérdida de masa, b) dinámica del C c) dinámica del N y d) cociente C:N del material remanente.

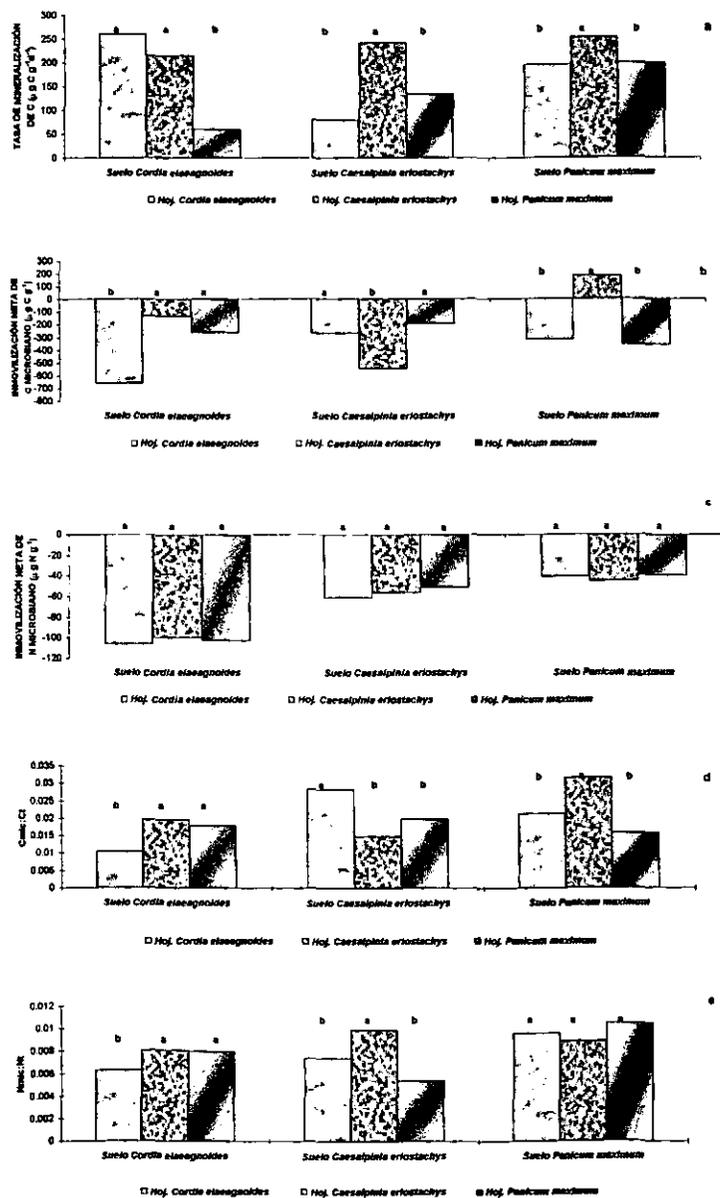


Figura 2. Resultados de las características microbianas del suelo asociado a dos especies de árboles remanentes y una especie de pasto, posteriores a un ensayo de fertilización con hojarasca de diferente origen: a) tasa de mineralización de carbono, b) inmovilización neta de C microbiano, c) inmovilización neta de N microbiano, d) cociente C microbiano:Ct y e) cociente N microbiano:NL. Las letras indican diferencias entre los tratamientos ($p < 0.05$) con la prueba de Tukey.

**4. EFECTO DE LA DISPONIBILIDAD DE C, N Y P SOBRE LA
ACTIVIDAD MICROBIANA DEL SUELO ASOCIADO A DOS
ESPECIES DE ÁRBOLES REMANENTES EN UN ECOSISTEMA
TROPICAL ESTACIONAL**

EFFECTO DE LA DISPONIBILIDAD DE C, N Y P SOBRE LA ACTIVIDAD MICROBIANA DEL SUELO ASOCIADO A DOS ESPECIES DE ÁRBOLES REMANENTES EN UN ECOSISTEMA TROPICAL ESTACIONAL

4.1. INTRODUCCIÓN

La biomasa microbiana es uno de los componentes más activos de la materia orgánica del suelo, ya que es un almacén y una fuente de nutrientes disponibles, por lo que juega un papel importante no sólo en los procesos que controlan la disponibilidad y el ciclado de nutrientes (Álvarez et al. 1998, Insam et al. 1991, Jonasson et al. 1996, Schmidt et al. 1997, van Veen et al. 1985), sino en la capacidad de almacenar carbono en el suelo y en la productividad del ecosistema (Bauhus et al. 1998, Kieft et al. 1997, Writer y Kanal 1998). La disponibilidad de nutrientes en el suelo depende de la disponibilidad de energía, la cual es indispensable para que las poblaciones microbianas del suelo lleven a cabo los procesos de mineralización e inmovilización (Insam et al. 1991, Schmidt et al. 1997, van Veen et al. 1985, Writer y Kanal 1998). Asimismo, la tasa de mineralización de la materia orgánica del suelo depende de su calidad química (Álvarez et al. 1998, Insam et al. 1991, Jonasson et al. 1996, Kieft et al. 1997).

Recientemente se ha reconocido la importancia de características de las especies vegetales como la capacidad simbiótica de fijar nitrógeno, la ruta fotosintética, los patrones de asignación de energía entre las partes aéreas y subterráneas sobre las tasas de reciclado de nutrientes; debido a su influencia en la modificación de la calidad y la cantidad de la materia orgánica que retornan al suelo, teniendo así un papel diferencial en los procesos que mantienen la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas (Bauhus et al. 1998, Vinton y Burke 1995). Las especies vegetales pueden modificar la actividad y la eficiencia metabólica de las poblaciones microbianas en el suelo (Bauhus et al. 1998, Kieft et al. 1997), las características de la materia orgánica del suelo (MOS), tales como las concentraciones de carbono (C) microbiano y nitrógeno (N) microbiano, y los cocientes C microbiano:C total y N microbiano:N total, los cuales han sido

considerados como indicadores de las formas disponibles de C y N en el suelo (Anderson y Domsch 1990, Bauhus et al. 1998, Kieft et al. 1997). Asimismo, se ha sugerido que marcadas diferencias en la composición de las comunidades microbianas del suelo asociado a las especies vegetales, influyen sobre las rutas metabólicas y el reciclado de nutrientes (Bauhus et al. 1998).

Los ETE se caracterizan por la acentuada estacionalidad en las lluvias (Murphy y Lugo 1986) que ejerce una marcada influencia sobre los pulsos de nutrientes (Jaramillo y Sanford 1995, Lodge et al. 1994, Murphy y Lugo 1986; Singh et al. 1989). Singh et al. (1989) y Lodge et al. (1994) reportan que la biomasa microbiana almacena nutrientes en forma biológicamente activa en la época seca, cuando las plantas y la biomasa microbiana del suelo son poco activas; pero los nutrientes son liberados al inicio de la época de lluvias debido a la lisis microbiana. Asimismo, el inicio de la actividad de las plantas, la descomposición del mantillo y la materia orgánica del suelo, afectan también la disponibilidad de nutrientes, debido a cambios en la concentración de N y fósforo (P) inorgánicos, la calidad de la MOS, la entrada de C al suelo y la composición de grupos microbianos, influyendo así en los procesos de mineralización e inmovilización microbiana (Jaramillo y Sanford 1995, Lodge et al. 1994, Singh et al. 1989). Sin embargo, en los ETE no se ha estudiado el efecto de la interacción entre la identidad de la especie vegetal y la estacionalidad de las lluvias sobre la actividad microbiana del suelo. La adición de formas disponibles de C, N y P en experimentos de incubación puede ayudar a entender el papel relativo de la disponibilidad de energía y de nutrientes como limitantes de la actividad microbiana del suelo asociado a las especies vegetales (Anderson y Domsch 1990, Bauhus et al. 1998, Kieft et al. 1997, Writer y Kanal 1998).

Los cambios de uso del suelo en los ecosistemas tropicales estacionales (ETE) afectan la actividad microbiana y los controladores biológicos de la descomposición de los materiales orgánicos, ya que dicha transformación reduce significativamente el C orgánico del suelo, y por lo tanto, la energía disponible para la actividad microbiana (Basu y Behera 1993, Prasad et al. 1994, Srivastava 1992, Srivastava y Singh 1995), así como la disminución de la eficiencia metabólica de las

comunidades microbianas del suelo (Prasad et al. 1994).

En el sitio de estudio de esta investigación el suelo asociado a *Panicum maximum* Jacq. (Poaceae) tuvo la menor concentración de C microbiano debido a la transformación de selva a praderas y a la composición química de su material orgánico, reduciendo así la energía disponible para la actividad microbiana (ver Capítulo 2). Asimismo, *Panicum maximum* y *Cordia elaeagnoides* DC. (Boraginaceae) tuvieron las menores tasas de mineralización de N en el mantillo, sugiriendo que la actividad microbiana del suelo puede estar limitada por la transferencia N del mantillo al suelo (ver Capítulo 3). La realización de un experimento de laboratorio con la adición de formas disponibles de C, N y P al suelo de las diferentes especies vegetales permite evaluar cómo las especies vegetales podrían limitar la actividad microbiana del suelo en los ETE.

Los objetivos de este trabajo fueron: a) evaluar el efecto de la adición de formas disponibles de C, N y P sobre la actividad microbiana del suelo asociado a dos especies de árboles remanentes y a una especie de pasto en una pradera dominada por *Panicum maximum*, y b) evaluar el efecto de los cambios estacionales de la adición de formas disponibles de C, N y P sobre la actividad microbiana de las poblaciones microbianas del suelo asociado a dos especies de árboles remanentes y una especie de pasto.

Las hipótesis de trabajo fueron: a) las diferentes formas de fertilización y las diferencias en la concentración de formas activas de C y N entre las especies de árboles remanentes y la especie de pasto influyen diferencialmente sobre la actividad microbiana del suelo y b) las diferencias estacionales en las concentraciones de N y P inorgánicos del suelo afectarán diferencialmente la respuesta de la actividad microbiana con la adición de formas disponibles de energía y nutrientes.

Las predicciones de la primera hipótesis fueron: a) en el suelo asociado a *Panicum maximum*, la inmovilización neta de C será mayor con la adición de C disponible debido a que las poblaciones microbianas están limitadas por el flujo de energía, y b) las poblaciones microbianas asociadas al suelo de *Cordia elaeagnoides*

y *Panicum maximum* incrementarán su tasa de mineralización de C con la adición del N en forma inorgánica, debido a que los flujos de hojarasca que retoman al suelo poseen baja concentración de N. Las predicciones de la segunda hipótesis son: a) en la estación seca, la adición de formas disponibles no afectará la actividad microbiana del suelo asociado a las tres especies vegetales, debido a que en esta época existe una mayor concentración de formas disponibles de N y P en el suelo y b) la respuesta de las poblaciones microbianas del suelo asociado a las especies vegetales con la adición de formas disponibles será mayor en la época húmeda, debido a la baja disponibilidad de N y P inorgánico del suelo y al recambio de las poblaciones microbianas.

4.2. MÉTODOS

4.2.1. SITIO DE ESTUDIO

El presente trabajo se llevó a cabo en el ejido de San Mateo, poblado cercano a la Estación de Biología Chamela, Jalisco, México, que se localiza a la latitud 19° 30' norte y a la longitud 105° 05' oeste. Esta zona pertenece a la porción norte de la Sierra Madre del Sur. El sistema de topofomas dominantes son lomeríos y valles sobre granitos y riolitas del Cuaternario (Rodríguez 1999). Los suelos dominantes son someros, con textura migajón-arenosa y se clasifican como Entisoles (Solís 1993). Debido a la poca profundidad de los suelos, el 80% de los nutrientes del suelo se encuentra en los primeros 6 cm de profundidad (García-Oliva y Maass 1998).

El clima es tropical estacional, con una temperatura media anual de 24°C y una lluvia media anual de 757 mm (1983-1998, García-Oliva coms. pers.). El 80% de la lluvia anual se concentra en los meses de verano (Bullock 1986). El patrón de lluvias es unimodal (septiembre), pero en general tiene un bajo nivel de predictibilidad y presencia de eventos erráticos debido a la influencia de los ciclones tropicales (García-Oliva et al. 1995). Existen cinco meses típicamente húmedos (junio a octubre), los cuales presentan diferentes valores de probabilidad de que se presenten eventos de lluvia mayores a 100 mm. Los meses con mayor probabilidad son agosto y septiembre, y los meses con menor probabilidad son junio y octubre,

los cuales presentan la mayor variación anual en la cantidad de lluvia mensual (García-Oliva et al. 1991). En promedio, seis eventos de lluvia en el año explican el 80% de la lluvia anual, y éstos presentan un alto nivel de erosividad (la erosividad media anual es de $6,225 \text{ MJ mm ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$; García-Oliva et al. 1995). La cantidad de lluvia anual durante la realización de este trabajo fue de 627.2 mm en 1997.

El sistema de desmonte tradicional en la región es la roza-tumba-quema. Este tipo de manejo origina la pérdida de nutrientes del suelo. Por ejemplo, se pierden $1,468 \text{ kg ha}^{-1}$ de materia orgánica, 771 kg ha^{-1} de N y 551 kg ha^{-1} de P en los primeros seis centímetros del suelo; mientras que existe un incremento en el cociente fósforo total:fósforo lábil (Pt:Pl), el pH y la densidad aparente del suelo después de siete años de uso continuo debido al pisoteo del ganado y a las quemas constantes del pasto; modificando la presencia de los grupos microbianos del suelo y el equilibrio geoquímico del suelo (García-Oliva y Maass 1998). La consecuencia de la pérdida de la MOS es la reducción de la disponibilidad de energía para la actividad microbiana, la cual juega un papel importante en la disponibilidad y protección de nutrientes en el suelo.

En las parcelas transformadas de la región de Chamela se dejan árboles en pie, los cuales son utilizados como postes de cercado, sombra para el ganado y para la obtención de madera y leña. Las especies que se mantienen dentro del sistema transformado son *Caesalpinia platyloba* S. Wats. (Caesalpinoideae), *Caesalpinia eriostachys* Benth. (Caesalpinoideae), *Cordia elaeagnoides* DC. (Boraginaceae) y *Tabebuia donell-smithii* Rose (Bignoniaceae) (González-Flores 1992). Después de la roza-tumba-quema los sitios son sembrados con los pastos guinea (*Panicum maximum* Jacq.) y buffel (*Cenchrus ciliaris* L.).

4.2.2. LAS ESPECIES

En el sitio de estudio, durante su preparación para la roza tumba y quema, se dejan en pie como árboles remanentes distintas especies (González-Flores 1992). Se eligieron las especies *Caesalpinia eriostachys* (iguanero) y *Cordia elaeagnoides* (barcino) entre las que había disponibles en las praderas por dos razones fundamentales. Por un lado, se consideró su importancia en la estructura y

producción de hojarasca en este bosque, ya que ambas especies son importantes en la selva por su frecuencia, densidad y producción foliar; de hecho, cada especie contribuye con el 11% de la producción total de hojarasca en el bosque no perturbado (Martínez-Yrizar 1984). Por otro lado, son las especies más comunes que permanecen en las praderas después del disturbio. *Caesalpinia eriostachys* es una especie monoica, normalmente caducifolia, con hojas compuestas bipinadas y una altura máxima de 12 m (Bullock y Solís-Magallanes 1990). *Cordia elaeagnoides* es también una especie normalmente caducifolia, de hojas simples, que llega a tener hasta 16 m de altura (Martínez-Yrizar 1984). *Panicum* es una gramínea introducida que se caracteriza por su resistencia a la sequía y su baja tolerancia a la sombra. El tamaño de los árboles elegidos fue entre 6 y 8 m de altura para *Caesalpinia eriostachys* y entre 8 y 10 m de altura para *Cordia elaeagnoides*. Los diámetros a la altura del pecho de los árboles midieron entre 0.11 y 0.43 m y entre 0.86 y 0.95 m para *Caesalpinia eriostachys* y *Cordia elaeagnoides*, respectivamente. En el resto del documento, las especies serán nombradas únicamente con el epíteto genérico.

4.2.3. DISEÑO EXPERIMENTAL EN CAMPO

En el campo se seleccionaron cinco parcelas con más de siete años de uso intensivo, similares en cuanto al sustrato geológico (riolitas), tipo de suelo (Entisoles), tipo (roza-tumba-quema) y tiempo de manejo (10 años), y especie de pasto introducido (*Panicum maximum*). En cada parcela se escogió un individuo de cada especie, por lo cual se contó con cinco réplicas de cada especie.

Al interior de las parcelas, cada uno de los individuos fue excluido de la actividad del ganado con un cerco de 2.25 m² (1.5 x 1.5 m) para evitar que se modificara la entrada de C y N durante el desarrollo del trabajo. Debajo de la copa de cada individuo se ubicaron treinta cuadros de 500 cm² (22.5 x 22.5 cm) distribuidos sistemáticamente del tronco al límite de la copa en diferentes direcciones, para llevar a cabo los muestreos de suelo.

4.2.4. MUESTREO DE SUELO

En abril (época seca) y septiembre (época de lluvias) de 1997 se eligió al azar

un cuadro de 500 cm² bajo la copa de cada uno de los individuos. Las muestras se obtuvieron con un nucleador de 5 cm de diámetro y 5 cm de profundidad. Las muestras fueron almacenadas a una temperatura de 4°C y trasladadas al laboratorio para las determinaciones biogeoquímicas.

4.2.5. DISEÑO DEL ENSAYO DE FERTILIZACIÓN CON FORMAS LÁBILES DE C Y NUTRIENTES

Se realizó un experimento de laboratorio de fertilización con formas disponibles de C, N y P de manera aislada y conjunta, para entender cómo las diferencias en las formas disponibles de C, N y P del suelo asociado a las especies limitan la actividad microbiana del suelo. Se utilizó C lábil como fuente de energía para probar si esta fuente limita la actividad microbiana del suelo asociado a las especies de este estudio. Asimismo, se añadieron formas inorgánicas de N y P para determinar si no sólo la fuente de energía podría ser limitante para la actividad microbiana. El experimento fue realizado con un diseño factorial de 5 x 3 completo y balanceado con cinco réplicas por tratamiento para la estación seca y la estación de lluvias, respectivamente. Los factores fueron: formas de fertilización (5), suelo asociado a la especie vegetal (3). Los niveles del factor fertilización fueron: glucosa (G), nitrógeno (N), fósforo (P), una combinación de glucosa, nitrógeno y fósforo (GNP) y control (C). Los niveles del factor suelo asociado a la especie vegetal fueron: suelos de *Caesalpinia*, de *Cordia* y de *Panicum*.

4.2.6. MÉTODOS DE LABORATORIO

4.2.6.1. FERTILIZACIÓN

Los suelos fueron fertilizados simulando 500 g m⁻² de C, valor que se ha reportado como la cantidad que estimula la actividad microbiana (Anderson y Domsch 1990, Jonasson et al. 1996a). La fertilización de N y P pretendió simular una entrada de 50 g m⁻² de N y P al suelo asociado a las especies vegetales; este valor sobrepasa la concentración de dichos elementos en la hojarasca (5.90 g m⁻² y 0.236 g m⁻² para N y P, respectivamente). Las formas de fertilización utilizadas fueron: dextrosa (C₆H₁₂O₆·H₂O; 97% de pureza) para el C, nitrato de amonio (NH₄NO₃; 98% de pureza) para el N y superfosfato simple (P₂O₅; 98.5% de pureza) para el P. Las

soluciones de cada elemento se prepararon de la siguiente manera: 0.865 g de $C_6H_{12}O_6 \cdot H_2O$ en un litro de agua desionizada, 0.104 g de NH_4NO_3 en un litro de agua desionizada, 0.0687 g de P_2O_5 en un litro de agua desionizada; el tratamiento triple (GNP) se preparó adicionando 0.865 g de $C_6H_{12}O_6 \cdot H_2O$ más 0.104 g de NH_4NO_3 y 0.0687 g de P_2O_5 en un litro de agua desionizada; en el control sólo se adicionó agua desionizada. La fertilización se llevó a cabo de manera líquida, añadiendo 20 ml de solución y sólo en una ocasión al inicio de la incubación. La asignación de los tratamientos de fertilización fue al azar previo a la fertilización.

4.2.6.2. INCUBACIÓN

Se colocaron 100 g de suelo sin mantillo en un tubo de PVC de 3 cm de diámetro y 5 cm de largo para cada réplica de los tratamientos de fertilización. Posteriormente, los tubos de PVC se colocaron en frascos de 1 l, los cuales contenían un vial con 5 ml de NaOH 1 N como trampa de CO_2 . Los suelos fueron incubados a 25°C durante 20 días. En cada cambio de trampa de CO_2 los suelos se mantuvieron a capacidad de campo con agua desionizada. La tasa de mineralización de C se estimó por titulación de NaOH 1N con HCl 0.5 N, después de precipitar los carbonatos con $BaCl_2$ 2.5 N. A las muestras incubadas y sin incubar se les determinó la concentración de C microbiano y N microbiano.

4.2.6.3. CARACTERÍSTICAS BIOGEOQUÍMICAS DEL SUELO.

La concentración de C total (Ct) se obtuvo con un analizador de carbono UIC Inc. Modelo CM5012. La concentración del N total (Nt) y P total (Pt) se obtuvieron por el método de digestión ácida de Kjeldahl (McGill y Figueredo 1993) y las lecturas de los extractos se realizaron por colorimetría utilizando un autoanalizador (Technicon Industrial System 1977).

Las muestras de suelo utilizadas para la determinación de C microbiano, N microbiano y la tasa potencial de mineralización de C fueron previamente tamizadas (malla < 2 mm) y secadas al aire. Se determinó el C de la biomasa microbiana mediante el método de fumigación-extracción (Vance et al. 1987). Para las muestras fumigadas se colocaron 20 g de suelo en un vaso de precipitado de 80 ml;

posteriormente cada muestra fue ajustada a capacidad de campo y colocadas en un desecador. Las muestras fueron fumigadas con 80 ml de CHCl_3 aplicando vacío durante 45 minutos y se incubaron por 24 horas. Tanto para las muestras control (muestras no fumigadas) como para las muestras fumigadas (20 g), el C microbiano fue extraído con 80 ml de K_2SO_4 1M; posteriormente se agitaron durante 30 minutos y se filtraron con papel Whatman No. 42. Los extractos fueron leídos en un analizador de carbono UIC Inc. Modelo CM5012. El C microbiano se calculó como la diferencia de las muestras fumigadas menos las no fumigadas y divididas por el factor de conversión de 0.33 (Jenkinson 1987).

El N microbiano se determinó por el método de fumigación-extracción (Brookes et al. 1985). Para las muestras fumigadas, se colocaron 20 g de suelo en un vaso de precipitado con 80 ml de K_2SO_4 1M. Cada muestra se ajustó a capacidad de campo y se colocaron en un desecador. Las muestras se fumigaron con CHCl_3 aplicando vacío durante 45 minutos y se incubaron por 24 horas. Las muestras control y las muestras fumigadas fueron extraídas con 80 ml de K_2SO_4 1M; posteriormente, se agitaron durante 30 minutos y se filtraron con papel Whatman No. 1. Se recuperaron 30 ml de este extracto, a las cuales se les agregaron 0.6 ml de Cu_2SO_4 y se llevaron a digestión ácida con el método de Kjeldahi (McGill y Figueiredo 1993). Los extractos se filtraron nuevamente con papel Whatman No. 1, y se leyeron como Nt utilizando un autoanalizador (Technicon Instruments System, 1977). El N microbiano se calculó como la diferencia de las muestras fumigadas menos las no fumigadas y divididas por el valor de conversión de 0.57 (Jenkinson 1987).

4.2.6.4. INMOVILIZACIÓN NETA DE C Y N

La inmovilización neta de C y N se calculó como la diferencia de la concentración de C y N microbiano al final de la incubación menos la concentración de C y N microbiano previo a la incubación.

4.2.7. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Para evaluar los efectos de la adición de formas disponibles de C, N y P sobre

la actividad microbiana del suelo asociado a las especies vegetales se realizaron análisis de varianza de dos factores. La identidad de la especie vegetal y la adición de nutrientes fueron considerados como los efectos principales. Los análisis de varianza se realizaron para cada fecha de muestreo independientemente, con el propósito de probar efectos específicos entre la biomasa microbiana del suelo asociado a la especie vegetal y las formas disponibles adicionadas. Cuando un factor o la interacción de los dos factores resultaron significativos se realizaron comparaciones múltiples con la prueba de Tukey (Cochran y Cox 1957).

4.3. RESULTADOS

4.3.1. ACTIVIDAD MICROBIANA EN SUELOS DE LA ÉSTACION SECA

La actividad microbiana de los suelos asociados a las tres especies vegetales no fue afectada significativamente con la adición de formas disponibles como se planteó en la hipótesis inicial; asimismo, tampoco fue afectada por la interacción de los dos factores (Tabla 1). Sin embargo, cabe mencionar que la tasa de mineralización de C, la inmovilización neta de C microbiano y de N microbiano, y el cociente C microbiano:Ct fueron significativamente diferentes entre los suelos asociados a las especies vegetales (Tabla 1).

Las tasas de mineralización de C de los suelos asociados a *Panicum* y *Cordia* en la época seca fueron significativamente mayores que la del suelo asociado a *Caesalpinia* (Tabla 1, Figura 1a). La inmovilización neta de C de los suelos asociados a *Caesalpinia* y *Panicum* fue significativamente mayor que la del suelo asociado a *Cordia* (Tabla 1; Figura 1c). El cociente C microbiano:Ct del suelo asociado a *Caesalpinia* fue significativamente mayor que el de *Panicum* (Tabla 1; Figura 1d). La inmovilización neta de N del suelo asociado a *Panicum* fue significativamente mayor que la de los árboles remanentes (Tabla 1). Los cocientes N microbiano:Nt y C microbiano:N microbiano no fueron afectados significativamente por la identidad de las especies vegetales, ni por los tratamientos de adición de formas disponibles ni por la interacción de los dos factores (Tabla 1).

4.3.2 ACTIVIDAD MICROBIANA EN SUELOS DE LA ESTACIÓN HÚMEDA

La actividad microbiana de los suelos asociados a las tres especies vegetales fue afectada por la adición de formas disponibles de C, N y P de manera aislada y conjunta como se planteó en la hipótesis inicial. Sin embargo, cabe mencionar que la actividad microbiana dependió de la interacción de los suelos asociados a las especies vegetales y las formas disponibles adicionadas (Tabla 2). Lo anterior, significa que la tasa de mineralización de C, la eficiencia metabólica, la inmovilización neta de C y el cociente C microbiano: Ct de los suelos asociados a las tres especies vegetales respondieron diferencialmente a las formas de energía y nutrientes adicionadas (Tabla 2).

Las tasas de mineralización de C de los suelos asociados a *Cordia* y *Panicum* no sólo fueron significativamente mayores con la adición de N como se planteó en la hipótesis inicial. Sino que además, la tasa de mineralización de C del suelo asociado a *Cordia* fue significativamente mayor con la adición de P y GNP con respecto al control; y la de *Panicum* fue significativamente mayor con la adición de G y GNP con respecto al control (Figura 2a). Por el contrario, la adición de formas disponibles no favoreció la tasa de mineralización de C en relación al control en el suelo asociado a *Caesalpinia* (Figura 2a). Sin embargo, las magnitudes de las tasas de mineralización de C de los suelos asociados a *Caesalpinia* y *Panicum* fueron significativamente mayores que la de *Cordia* con la adición G, N y GNP; en cambio, las tasas de mineralización de C de los suelos asociados a los árboles remanentes fueron significativamente mayores que la de *Panicum* con la adición de P (Figura 2a).

La inmovilización neta de C del suelo asociado a *Panicum* no se incrementó con la adición de C como se planteó en la hipótesis inicial; por el contrario, se redujo significativamente con la adición de formas disponibles en relación al control (Figura 2b). En cambio, la inmovilización neta de C del suelo asociado a *Cordia* fue significativamente mayor con la adición de G, P y GNP con respecto al control (Figura 2b); mientras que la inmovilización neta de C del suelo asociado a *Caesalpinia* no fue diferente estadísticamente entre los tratamientos de formas disponibles y el control. Sin embargo, la inmovilización neta de C del suelo asociado

a *Caesalpinia* fue significativamente mayor que la de *Cordia* y *Panicum* en el tratamiento G y N, y la de los árboles remanentes fue mayor que la del suelo asociado a *Panicum* en el tratamiento P (Figura 2b). Los suelos asociados a *Caesalpinia* y *Panicum* tuvieron la mayor inmovilización neta de C en relación a *Cordia* en el tratamiento GNP (Figura 2b).

La disponibilidad de C en el suelo varió dependiendo de la combinación de la especie vegetal y la forma disponible adicionada (Tabla 2). El cociente C microbiano:Ct del suelo asociado a *Cordia* se incrementó significativamente con la adición de G, N, P y GNP en relación al control (Figura 2c). En cambio, el cociente C microbiano:Ct de los suelos asociados a *Panicum* y *Caesalpinia* no se incrementó significativamente con la adición de formas disponibles con respecto al control (Figura 2c). Sin embargo, es importante mencionar que los cocientes C microbiano:Ct de los suelos asociados a los árboles remanentes fueron significativamente mayores en relación a la especie de pasto con la adición de P; el del suelo asociado a *Caesalpinia* en el tratamiento N y no fue significativamente diferente entre los suelos asociados a las tres especies vegetales con las adiciones de G y GNP (Figura 2c).

La inmovilización neta de N fue significativamente diferente entre las especies vegetales (Tabla 2); *Panicum* tuvo mayor mineralización de N microbiano que *Cordia* (Figura 2d). Sin embargo, no fue afectada significativamente por la adición de las formas disponibles, ni por la interacción de los dos factores (Tabla 2). Los cocientes N microbiano:Nt y C microbiano:N microbiano no fueron afectados significativamente por la especie vegetal y la estacionalidad de la lluvia, ni por la interacción de los dos factores (Tabla 2).

4.4. DISCUSIÓN

4.4.1 ACTIVIDAD MICROBIANA DEL SUELO EN LA ÉPOCA SECA

La adición de formas disponibles no afectó la actividad microbiana de los suelos asociados a las especies vegetales en la época seca, pero sí como se esperaba la actividad microbiana del suelo en la época húmeda. Los cambios

estacionales en la concentración de N y P inorgánicos, la calidad de la materia orgánica y la composición de grupos microbianos (Campo et al. 1998, Davidson et al. 1993, Lodge et al. 1984, Raghubanshi 1991, Singh et al. 1989, Srivastava 1992); podrían explicar en parte las diferencias estacionales del efecto de la adición de formas disponibles de nutrientes y de energía sobre la actividad microbiana de los suelos asociados a las especies vegetales.

En la época seca, la adición de formas disponibles de C, N y P no afectó la tasa de mineralización de C de los suelos asociados a las especies. Este resultado apoya el planteamiento de la hipótesis inicial. Es decir, que no existieron recursos limitantes para las poblaciones microbianas del suelo, a pesar de las diferencias en las concentraciones de C y N de los suelos asociados a las especies vegetales previo a la incubación. Una explicación posible es que en el extendido periodo de la estación seca (noviembre a mayo) el N se inmoviliza en la biomasa microbiana, o se acumula en el suelo como N inorgánico (Davidson et al. 1993; Singh et al. 1989, Singh et al. 1991), asimismo existe una acumulación de P lábil (Campo et al. 1998, Singh et al. 1989), debido a la baja actividad de la biomasa microbiana, la reducción de la lixiviación de los nutrientes en el suelo y la captura de nutrientes por parte de las plantas (Campo et al. 1998, Lodge et al. 1994, Singh et al. 1989, Srivastava 1992). Lo anterior, tiene como consecuencia el almacenamiento de N y P en el suelo durante el período seco en relación al período húmedo (Singh et al. 1989, Singh et al. 1991). Por lo que, en el experimento de incubación, el humedecimiento de los suelos provenientes de la época seca facilita la difusión de iones en el suelo, promoviendo altas tasas de mineralización de N y P. Debido a lo anterior, el N y P inorgánico llegan a ser rápidamente disponibles para la actividad microbiana del suelo (Campo et al. 1998, Davidson et al. 1993, Singh et al. 1989, Singh et al. 1991). La ausencia de respuesta a la adición de C disponible en la época seca, puede ser debida a que existe acumulación de sustratos fácilmente mineralizables como glucosa, azúcares, aminoácidos y otros metabolitos que son abundantes y facilitan la mineralización de C y N.

4.4.2. ACTIVIDAD MICROBIANA DEL SUELO EN LA ÉPOCA HÚMEDA

En contraste, la adición de N, P y GNP afectó la tasa de mineralización de C de los suelos asociados a las especies vegetales en la época húmeda. La hipótesis de que la actividad microbiana en la época húmeda está limitada por la disponibilidad de N y P inorgánicos fue apoyada por los resultados del presente estudio. Se ha sugerido que durante la época húmeda existe una reducida disponibilidad de las formas inorgánicas de N y P en el suelo, debido a la captura de nutrientes por parte de las plantas (Campo et al. 1998, Lodge et al. 1994, Singh et al. 1989), al potencial de lixiviación que existe en esta época (Campo et al. 1998, Singh et al. 1989) y a la depredación a la que están sujetos los microorganismos (Srivastava 1992); lo cual trae consigo la disminución de C y N fácilmente mineralizable. La adición de formas disponibles estimuló la tasa de mineralización de C, facilitando no sólo las tasas de recambio de la materia orgánica biológicamente activa; sino de la materia orgánica total del suelo; debido a que la adición de formas disponibles puede generar cambios en las fuentes de energía y nutrientes utilizadas por la biomasa microbiana nativa del suelo (Jonasson et al. 1996, Schmidt et al. 1997, Schmidt et al. 1999).

Sin embargo, la tasa de mineralización de C, el tamaño y la captura de N de la biomasa microbiana del suelo asociado a las especies vegetales fue afectada diferencialmente por la combinación específica de los tratamientos de adición de G, N, P y GNP y las características biogeoquímicas del suelo asociado a la especie vegetal. Es decir, que las poblaciones microbianas de los suelos asociados a las especies vegetales tuvieron recursos limitantes específicos, no sólo debido a la reducción de las formas inorgánicas de N y P a nivel del ecosistema, sino también a las diferencias en la composición química del material orgánico que las especies retoman al suelo (Capítulo 2). Por otro lado, el efecto de la interacción de la especie y la forma disponible adicionada en la época húmeda, y la ausencia del efecto de la fertilización sobre la fracción biológicamente activa de la materia orgánica, indica que la mineralización de C y N son altamente variables a largo de ciclo de estudio; debido a ello, no se pueden realizar generalizaciones de los efectos de las especies vegetales sobre las características de la materia orgánica (Capítulo 2).

Las poblaciones microbianas del suelo asociado a *Caesalpinia* y *Panicum* tuvieron una mayor demanda de energía, tanto de manera aislada (G) como en forma conjunta (GNP) como lo indica la tasa de mineralización de C. A pesar de que la adición de energía favoreció el crecimiento de la biomasa microbiana de las tres especies, los efectos de la adición de C fueron distintos entre los suelos asociados a las tres especies vegetales. *Caesalpinia* y *Panicum* presentaron mayor inmovilización neta de C, lo cual indica que el tamaño de la población microbiana fue mayor cuando la energía extra fue adicionada. Por el contrario, la baja inmovilización neta de C del suelo asociado a *Cordia* indica una menor respuesta a la adición de G y GNP. Theng et al. (1989) sugieren que la tasa de recambio de la biomasa microbiana y la disponibilidad de nutrientes son frecuentemente afectadas por la adición de formas disponibles de energía; las cuales fueron utilizadas por los organismos del suelo como la principal fuente de energía debido a que la transformación de los ETE reduce el C orgánico del suelo (Prasad et al. 1994). Es decir, los microorganismos asociados a estas especies utilizan más el C rápidamente disponible que el C nativo del suelo como lo refleja el incremento del tamaño de la biomasa posterior a la incubación. El incremento en la entrada de C no sólo afectó las concentraciones de C microbiano del suelo, sino el cociente C microbiano:Ct, debido que sustente más biomasa por unidad de C. Estos resultados son consistentes con las observaciones de que un incremento en la entrada de C favorece el cociente C microbiano:Ct (Anderson y Domsch 1990, Writer y Kanal 1998).

Se ha sugerido que la actividad microbiana del suelo está regulada más por la disponibilidad de C que por nutrientes (Jonasson et al. 1996, Paul y Clark 1990). No obstante, los resultados del presente estudio, indican que las poblaciones microbianas demandaron formas inorgánicas de N y P debido a que estos nutrientes se pueden inmovilizar en el mantillo por los descomponedores y reducir su transferencia al suelo (Capítulo 2). Aunque, la adición de N y P en forma inorgánica facilitó la mineralización de C del suelo asociado a *Cordia* y *Panicum*, también presentaron descomposición de la biomasa microbiana, como lo apoya la

inmovilización neta de C negativa. Lo anterior, indica que la adición de estos elementos en ausencia de una fuente de carbono reduce el tamaño de la biomasa microbiana; es decir, que menos C se incorporó en la biomasa microbiana, como lo apoya el bajo cociente C microbiano:Ct. Estos resultados no son consistentes con lo reportado en diferentes trabajos de incubación; es decir que la disponibilidad de N y P estimulan el tamaño de la biomasa microbiana (Scheau y Parkinson 1995). En cambio, la adición de N inorgánico al suelo de *Caesalpinia* y la adición de P inorgánico a los suelos de los árboles remanentes favoreció la tasa de mineralización de C y el crecimiento de la biomasa microbiana, como lo apoyan la inmovilización neta de C microbiano y el cociente C microbiano:Ct. Es decir, la adición de formas minerales incrementó la asimilación de C disponible en la biomasa microbiana, debido a la demanda de los microorganismos del suelo de N y P. En el caso de los árboles remanentes pueden existir menores concentraciones de fósforo disponible, como lo sugiere la reducción del cociente PI:Pt (García-Oliva y Maass 1998).

De manera general, la adición de formas disponibles favoreció el tamaño de la biomasa microbiana, pero no tuvo ningún efecto sobre los mecanismos de retención de N en la biomasa microbiana. Esto sugiere que existió mineralización de N, Singh et al. (1989) y Singh et al. (1991) indican que el N es liberado principalmente de las células microbianas muertas y los materiales y metabolitos microbianos. Por lo que, el recambio de la biomasa microbiana afecta la mineralización de N; es decir que la fuente de N para la mineralización de N provino de la biomasa microbiana del suelo asociado a las especies vegetales (Franzluebbers et al. 1994). Lo anterior puede ser debido a que la adición de formas disponibles afectó la mineralización de la materia orgánica total, lo cual trae consigo un incremento en la disponibilidad de N inorgánico y una baja proporción de N acumulado en la biomasa microbiana (Jonasson et al. 1996, Schmidt et al. 1997). Una hipótesis alternativa, es que debido a la ausencia de la actividad de las plantas, exista una reducción de la eficiencia de captura de N por parte de la biomasa microbiana. Es necesario realizar estudios que evalúen las respuestas del incremento de la biomasa y la captura de N y P en las plantas y microorganismos de

forma simultánea para el mejor entendimiento de la disponibilidad de N y P en estos ecosistemas.

Los suelos asociados a los árboles remanentes respondieron diferencialmente a la adición de formas disponibles de energía y nutrientes como lo refleja el cociente C microbiano:Ct del suelo asociado a *Cordia* y *Caesalpinia*. La disminución de la biomasa microbiana del suelo asociado a *Cordia* durante una incubación de 20 días en el tratamiento control, sugiere que la biomasa microbiana estuvo limitada por energía y nutrientes; asimismo, que la biomasa pudo haber sido utilizada como fuente de energía. En cambio, aunque la adición de formas disponibles afectó positivamente la tasa de mineralización de C del suelo asociado a *Panicum*, no mejoró el cociente C microbiano:Ct. Esto indica que un incremento en la tasa de mineralización de C no necesariamente se correlaciona con cambios en el tamaño de la biomasa microbiana (Jonasson et 1996, Schmidt et al. 1997). Existen dos explicaciones posibles. La primera es que en la especie de pasto los valores altos de la tasa de mineralización y los bajos valores del cociente C microbiano:Ct en los tratamientos de formas disponibles con respecto al control, indican que existe más MOS recalcitrante (Writer y Kanal 1998). La segunda, es que la especie de pasto ha reducido la capacidad buffer del suelo, debido a la reducción de su capacidad de neutralización de ácidos y bases (Nava et al. 2001), lo cual incrementa la velocidad de reciclaje de nutrientes y una mayor pérdida por lixiviación de los mismos. Los hallazgos del presente estudio concuerdan con lo reportado por Prasad et al. (1994). Estos autores sugieren que el cambio de rutas metabólicas basadas en hongos a rutas metabólica basadas en bacterias con la transformación de los ETE a pradera, puede ser responsable de la disminución en la eficiencia de utilización de los substratos en las praderas.

4.6. LITERATURA CITADA

- Álvarez, C. R., R. Álvarez, M. S. Grigera y R.S. Lavado. 1998. Associations between organic matter fractions and the active soil microbial biomass. *Soil Biology and Biochemistry* **30**:767-773.
- Anderson, T. H. y K. H. Domsch. 1990. Application of eco-physiological quotientes (qCO_2 and qD) on microbial biomasses from soils of different cropping histories. *Soil Biology and Biochemistry* **22**: 251-255.
- Basu, S. y N. Behera. 1993. The effect of tropical forest conversion on soil microbial biomass. *Biology and Fertility of Soils* **16**:302-304.
- Bauhus, J., D. Paré y L. Coté. 1998. Effects of tree species, stand age and soil type on soil microbial biomass and its activity in southern boreal forest. *Soil Biology and Biochemistry* **30**:1077-1089.
- Brookes, P., A. Landman, G. Pruden y D. Jenkinson. 1985. Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: a rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil. *Soil Biology and Biochemistry* **17**:837-842.
- Bullock, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco and trends in the south coastal region of Mexico. *Archives for Meteorology, Geophysics and Bioclimatology* **36**:297-316.
- Bullock, S. H. y J. A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in México. *Biotropica* **21**:22-35.
- Campo, J., V. J. Jaramillo y J.M. Maass. 1998. Pulses of soil phosphorus availability in a Mexican tropical dry forest: effects of seasonality and level wetting. *Oecologia* **115**:167-172.
- Cochran, W. G. y M. Cox. 1957. *Experimental Designs*. John Wiley and Sons Inc. Nueva York.
- Davidson, E. A., P. M. Matson, P. M. Vitousek, R. Riley, K. Dunkin, G. García-Méndez y J. M. Maass. 1993. Processes regulating soil emissions of NO , N_2O in a seasonally dry tropical forest. *Ecology* **74**:130-139.

- Franzluebbers, A. J., F. M. Hons y D. A. Zuberer. 1994. Seasonal changes in soil microbial biomass and mineralizable C and N in wheat management systems. *Soil Biology and Biochemistry* **26**:1469-1470.
- García-Oliva, F. E. Ezcurra y L. Galicia. 1991. Pattern of rainfall distribution in the Central Pacific Coast of Mexico. *Geografiska Annaler* **73 A**:179-186.
- García-Oliva F y J. M. Maass. 1998. Efecto de la transformación de la selva a pradera sobre la dinámica de los nutrientes en un ecosistema tropical estacional. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **61**:39-48.
- García-Oliva, J. J. Maass y L. Galicia. 1995. Rainstorm analysis and rainfall erosivity of a seasonal tropical region with strong cyclonic influence on the Pacific Coast of Mexico. *Journal of Applied Meteorology* **34**:2491-2498.
- González-Flores, P. C. 1992. Efecto del manejo del fuego en una cuenca tropical estacional. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.D.F.
- Insam, H., C. C. Mitchel y J. F. Dormaar. 1991. Relationship of soil microbial biomass and activity with fertilization practice and crop yield of three ultisols. *Soil Biology and Biochemistry* **23**:459-464.
- Jaramillo, L.V. y R. L. Sanford Jr. 1995. Nutrient cycling at tropical deciduous forest. En: Bullock, S. H., H. A. Mooney and E. Medina (eds.). *Seasonally Tropical Deciduous forest*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Jenkinson, D. S. 1987. Determination of microbial biomass carbon and nitrogen in soil. pp 368-386. En: Wilson, J. R. (ed). *Advances in N cycling in agricultural ecosystem*. CBAT National U.K. Londres.
- Jonasson, S., A. Michelsen, I. K. Schmidt, E. V. Nielsen y T. V. Callaghan. 1996a. Microbial biomass C, N and P in two arctic soils and response to addition of NPK fertilizer and sugar: implications for plant uptake. *Oecologia* **106**:507-515.
- Kieft, T. L., C. S. White, S. R. Loftin, R. Aguilar, J. A. Craig y D. A. Skaar. 1997. Temporal dynamics in soil carbon and nitrogen resources at a grassland-shrubland ecotone. *Ecology* **79**:671-683.

- Lodge D. J., W. H. McDowell y C. P. McSwiney. 1994. The importance of nutrient pulses in tropical forest. *Trends in Ecology and Evolution* **9**:384-387.
- Martínez-Yrizar A. 1984. Procesos de producción y descomposición de hojarasca en selvas estacionales. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. D. F.
- Murphy, P. G. y A. E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**:67-88.
- McGill, W. B. y C. T. Figueredo. 1993 Total Nitrogen. En: Carter, M. R. (ed). *Soil Sampling and Methods of Analysis*. Canadian Society of Soil Science.
- Nava, M., Galicia, L. y F. García-Oliva. (enviado). Efecto de dos especies de árboles remanentes y de un pasto en la capacidad amortiguadora del pH del suelo en un ecosistema tropical estacional. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*.
- Paul, E. A. y F. E. Clark. 1989. *Soil microbiology and biogeochemistry*. Academic Press.
- Prasad, P., S. Basu y N. Behera. 1994. A comparative account of the microbial characteristics of soil under nature forest, grassland and cropland from Eastern India. *Plant and Soil* **51**: 73-108.
- Raghubanshi, A.S. 1991. Dynamics of soil biomass C, N and P in a dry tropical forest in India. *Soil Biology and Biochemistry* **12**:55-59.
- Rodríguez, R. 1999. Cartografía morfométrica jerárquica a tres escalas del área del microbloque "El Colorado" Chamela, Jalisco. Tesis de Licenciatura, Facultad de Filosofía y Letras, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Scheau, S y D. Parkinson. 1995. Successional Changes in microbial biomass, respiration, and nutrient status during litter decomposition in an aspen and pine forest. *Biology and Fertility of Soils* **19**:327-332.
- Schmidt, I.K., S. Jonasson y A. Michelsen. 1999. Mineralization and microbial immobilization of N and P in arctic soils in relation to season, temperature and nutrient amendment. *Applied Soil Ecology* **11**:147-160.

- Schmidt, I.K., A. Michelsen y S. Jonasson. 1997. Effects of labile soil carbon on nutrient partitioning between an arctic graminoid and microbes. *Oecologia* **112**:557-562.
- Singh, J. S., A. S. Raghubanshi, R. S. Singh y S. C. Srivastava. 1989. Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. *Nature* **338**:499-500.
- Singh, R. S., S. C. Srivastava, A. S. Raghubanshi, J. S. Singh y S. P. Singh. 1991. Microbial C, N and P in dry tropical savanna: effects of burning and grazing. *Journal of Applied Ecology* **28**: 869-878.
- Solís, E. 1993. Características físicoquímicas 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. 1992. Microbial C, N and P in dry tropical soils: seasonal changes and influence of soil moisture. *Soil Biology and Biochemistry* **7**:711-714.
- Srivastava, S.C. y J. S. Singh. 1995. Effect of cultivation on microbial carbon and nitrogen in dry tropical forest soil. *Biology and Fertility of Soils* **8**:343-348.
- Systat Inc. 1997. *Systat for Windows: Statistics, Version 7.0*. Systat Inc., Evanston.
- Technicon Industrial System. 1977. Technicon Industrial method No 329-74W/B. Individual/simultaneous determinations of nitrogen and/or phosphorus in BD acid digestion. Technicon Industrial System. Nueva York.
- Theng, B.K.G., K. R. Tate y P. Sollins. 1989. Constituents of organic matter in temperate and tropical soils. En: Coleman, D.C., J. M. Oades y G. Uehara (eds). *Dynamics of Soil Organic Matter in Tropical Ecosystems*. University of Hawaii Press. Honolulu.
- Vance, E. D., A. C. Brookes y D. S. Jenkinson. 1987. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry* **19**:703-707.

- van Veen, J. A., J. N. Ladd y M. Amato. 1985. Turnover of carbon and nitrogen through the microbial biomass and sandy loam and a clay soil incubated with $^{14}\text{C}(\text{U})$ glucose and $^{15}\text{N} (\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ under different moisture regimes. *Soil Biology and Biochemistry* **17**:747-756.
- Vinton, M. A. y I. Burke. 1995. Interactions between individual plant species and soil nutrient status in shortgrass steppe. *Ecology* **76**:1116-1133.
- Writer, E. A y A. Kanal. 1998. Characteristics of the soil microbial biomass in soils from a long term field experiment with different levels of C input. *Applied Soil Ecology* **10**:37-49.

Tabla 1. Valores de probabilidad de rechazo de la hipótesis nula de los análisis de varianza del experimento de adición de formas disponibles de carbono, nitrógeno y fósforo a los suelos de tres especies vegetales en la época seca. Cmic:Ct=carbono microbiano:carbono total, Nmic:Nt=nitrógeno microbiano:nitrógeno total y Cmic:Nmic= carbono microbiano:nitrógeno microbiano.

Variable	Especie		Tratamiento		Especie por Tratamiento	
	F	p	F	p	F	p
Tasa de mineralización C	8.36	0.000	1.83	0.133	1.84	0.086
Inmovilización neta de C	4.67	0.012	0.71	0.590	1.70	0.116
Inmovilización neta de N	6.74	0.002	0.35	0.843	0.93	0.499
Cociente Cmic:Ct	3.25	0.044	0.61	0.660	1.099	0.376
Cociente Nmic:Nt	2.76	0.069	0.23	0.919	1.31	0.255
Cociente Cmic:Nmic	1.96	0.147	0.67	0.618	1.29	0.265

Tabla 2. Valores de probabilidad de rechazo de la hipótesis nula de los análisis de varianza del experimento de adición de formas disponibles de carbono, nitrógeno y fósforo a los suelos de tres especies vegetales en la época húmeda. Cmic:Ct = C microbiano:C total, Nmic:Nt = N microbiano:N total y Cmic:Nmic = C microbiano:N microbiano.

Variable	Especie		Tratamiento		Especie por Tratamiento	
	F	p	F	p	F	p
Tasa de mineralización C	52.99	0.0000	14.16	0.0000	8.85	0.0000
Inmovilización neta de C	41.40	0.0000	1.07	0.379	3.09	0.005
Inmovilización neta de N	3.88	0.025	1.01	0.410	2.08	0.051
Cociente Cmic:Ct	7.23	0.001	0.38	0.823	7.25	0.0000
Cociente Nmic:Nt	1.06	0.353	1.70	0.160	1.93	0.071
Cociente Cmic:Nmic	0.346	0.713	0.808	0.999	1.91	0.074

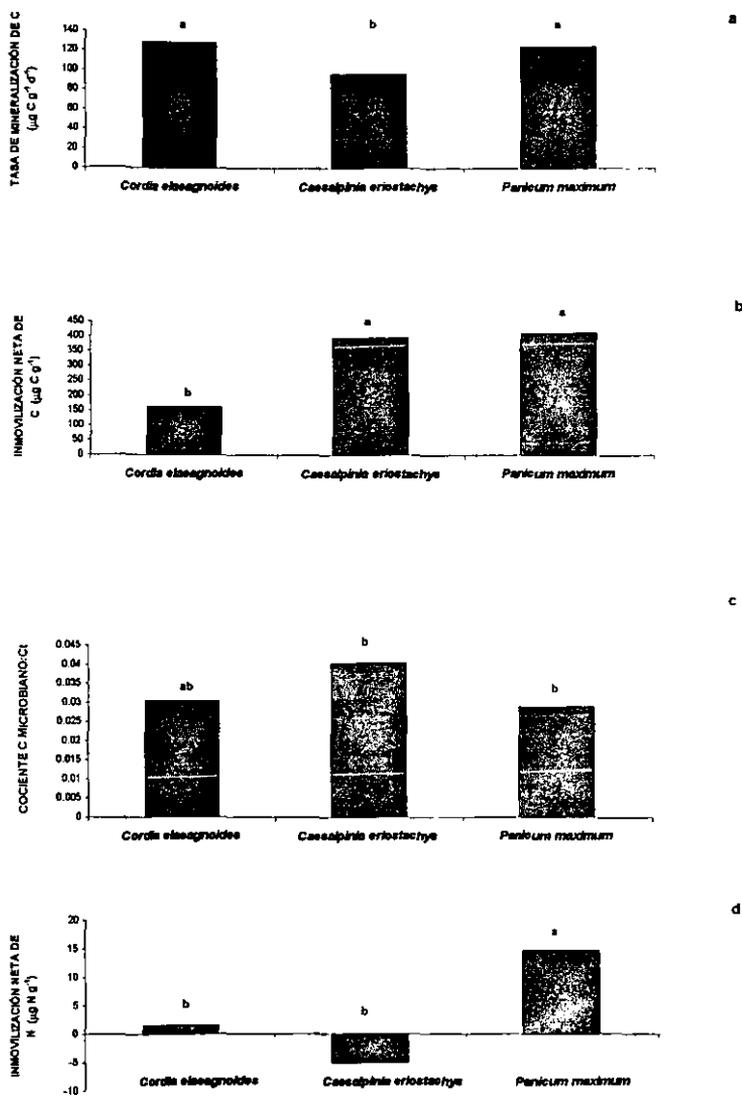


Figura 1. Resultados de las características microbianas del suelo asociado a dos especies de árboles remanentes y una especie de pasto en la época seca: a) tasa de mineralización de C, b) inmovilización neta de C, c) cociente C microbiano:Ct, y d) inmovilización neta de N. Las letras representan diferencias entre las especies vegetales con la prueba de Tukey $p < 0.05$.

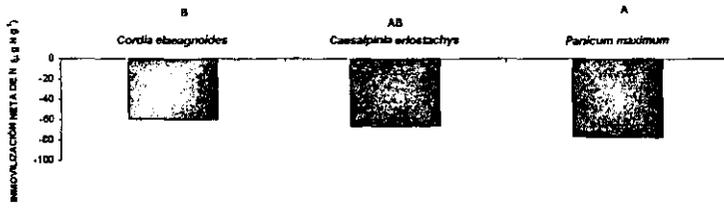
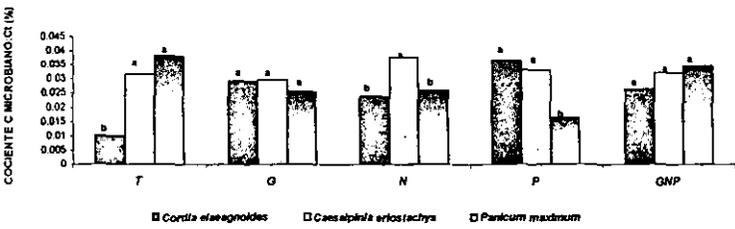
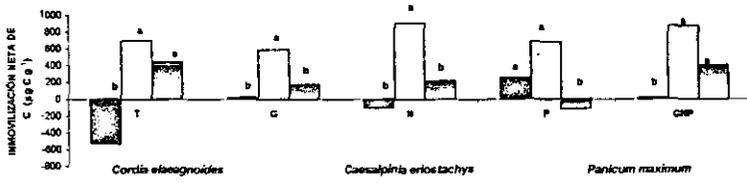
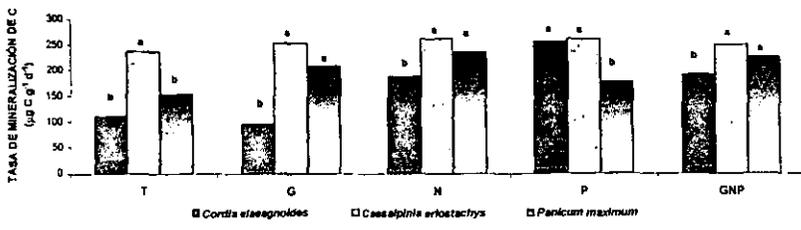


Figura 2. Características microbianas del suelo asociado a dos especies de árboles remanentes y una especie de pasto en la época húmeda: a) tasa de mineralización de C, b) Inmovilización neta de C microbiano, c) cociente C microbiano:Ci, y d) inmovilización neta de N microbiano. Las letras minúsculas similares dentro de cada tratamiento indican que las especie vegetales no son diferentes a P<0.05 con la prueba de Tukey. T = Testigo, G = glucosa, N = nitrógeno, P = fósforo y GNP = glucosa, nitrógeno y fósforo

5. CONSIDERACIONES FINALES

puede sugerir que las especies vegetales presentan diferencias temporales en su funcionamiento, indicando que la fenología y los procesos fisiológicos (Captura, uso y retorno de nutrientes) de las especies pueden ser diferentes al interior de la época de lluvias, afectando la cantidad y la calidad de la materia orgánica que retornan al suelo. Por lo que, la interacción entre la identidad de la especie y la estacionalidad de la lluvia no sólo afectó la producción de hojarasca, sino la descomposición del mantillo y la actividad microbiana del suelo, sugiriendo que las relaciones planta-suelo-microorganismos son más complejas. Asimismo, en el presente trabajo, no se exploraron mecanismos como la lixiviación de nutrientes del dosel y del mantillo en períodos más cortos, lo cual podría explicar la ausencia de diferencias en la pérdida de masa en el experimento de descomposición en el campo, en los contenidos de C y N microbiano y en las tasas de mineralización de C y N.

Las diferencias en la cantidad de materia orgánica que retornan fueron más importantes que la calidad química para explicar los flujos de N y P. El efecto de la calidad química sobre los flujos de nutrientes pudo ser oscurecido por los mecanismos de protección de los mismos a nivel de la planta. Es decir, que la reducción en las pérdidas de N y P y el uso eficiente de estos elementos redujeron su importancia en los flujos de nutrientes. La biomasa del mantillo asociada a las tres especies vegetales presentaron diferencias estacionales, debido principalmente a los procesos de acumulación y descomposición. Sin embargo, cabe señalar que en el presente estudio, la calidad química del material orgánico no afectó los cambios en la biomasa del mantillo, ni la tasa de descomposición; debido a que la biomasa del mantillo de las tres especies vegetales se descompusieron a la misma tasa. Esto puede indicar que los índices generados a nivel del ecosistema no son aplicables a nivel de las especies como lo han sugerido Aerts y Chapin (2000). Debido a lo anterior, los resultados del presente estudio no son consistentes con los fenómenos de islas de fertilidad reportados en los ecosistemas áridos y semiáridos, a pesar que existieron efectos

5.0. CONSIDERACIONES FINALES

Entre las principales consecuencias negativas ecológicas y biogeoquímicas del suelo debido a la transformación de los ecosistemas tropicales estacionales (ETE), se encuentra la reducción de la energía disponible para la actividad microbiana (Basu y Behera 1993, García-Oliva et al 1999 a, b, Singh et al. 1991). Como se ha mencionado a lo largo de este trabajo, la disminución de la energía en el suelo afecta negativamente los mecanismos de la disponibilidad de nutrientes y la protección de nutrientes en el suelo que lleva a cabo la biomasa microbiana biológicamente activa (Basu y Behera 1993, García-Oliva et al. 1999, Singh et al. 1991). En el ETE de la Costa del Pacífico, el sistema de manejo tradicional es la roza tumba quema, durante esta práctica se dejan en pie algunas especies de árboles de la selva; las cuales pueden jugar un papel importante en la recuperación de los mecanismos de disponibilidad y protección de nutrientes. Con el marco anterior, uno de los objetivos del presente estudio fue explicar cómo dos especies de árboles remanentes afectan los procesos biogeoquímicos del suelo en relación a una pradera de uso intensivo, particularmente, sobre el carbono orgánico del suelo (COS).

Las hipótesis del presente estudio fue que la cantidad y la calidad de la materia orgánica que los árboles remanentes retornan al suelo, puede afectar positivamente la disponibilidad y protección de nutrientes en el suelo en relación a la pradera. Los resultados del presente estudio indican que los efectos de las especies vegetales sobre las características biogeoquímicas del suelo resultaron de la interacción entre la cantidad y la calidad de la materia orgánica con la estacionalidad de la precipitación. Este trabajo, es uno de los primeros que describe esta interacción en los ETE. Por ejemplo, la producción anual de hojarasca no fue diferente entre las especies, a pesar de las diferencias estructurales y funcionales de las mismas. Sin embargo, cabe señalar que existieron diferencias estacionales en la producción de hojarasca. Lo anterior,

de las especies vegetales (Belsky et al. 1989, Belsky et al. 1993, Belsky 1994, Buresh y Tian 1998, Kellman 1979, Young 1988).

Por otro lado, se evaluó cómo la actividad microbiana del suelo asociado a las especies vegetales está limitada por energía y nutrientes, mediante la adición de formas orgánicas de diferente origen, así como a la adición de formas disponibles de C, N y P de manera aislada y conjunta (Capítulos 3 y 4, respectivamente). Los recursos adicionados tanto orgánicos como inorgánicos favorecieron diferencialmente la actividad y el tamaño de la biomasa microbiana del suelo asociado a cada una de las especies vegetales. En el caso de la adición de las formas disponibles de C, N y P, durante la época seca no existieron recursos limitantes, mientras que en la época húmeda la limitación de energía y nutrientes para la biomasa microbiana no sólo dependió de la calidad química de la materia orgánica asociada a la especie vegetal, sino de la dinámica de los nutrientes a nivel del ecosistema. Sin embargo, cabe señalar que a pesar de que la adición de formas disponibles incrementó la tasa de mineralización de C del suelo asociado a *Panicum*, no mejoró la acumulación de C en la biomasa microbiana. Lo anterior implica que en la especie de pasto existe más MOS recalcitrante. Además, que la especie de pasto ha reducido la capacidad buffer del suelo, debido a la reducción de su capacidad de neutralización de ácidos y bases, lo cual incrementa la velocidad de reciclaje de nutrientes, pero no la estabilidad y acumulación de la materia orgánica del suelo (Nava et al. 2001), indicando que el uso intensivo reduce significativamente los recursos para la actividad microbiana del suelo, así como la composición y la eficiencia metabólica de las comunidades microbianas.

Es poco conocido el papel relativo de la calidad química del material orgánico y la composición de las comunidades microbianas sobre la actividad microbiana y la disponibilidad de nutrientes en el suelo. En el experimento de incubación, la tasa de mineralización de carbono del suelo asociado a las dos especies de árboles remanentes con la adición de su propia hojarasca con

relación a la hojarasca transplantada, evidencian que la biomasa microbiana asociada a cada una de estas especies es el agente controlador de la mineralización de la MOS. Por otro lado, la combinación de la ausencia de diferencias en el potencial de descomposición entre las tres especies vegetales con diferente composición química y al potencial de descomposición bajo su propia copa, podría sugerir que en los árboles remanentes existe una adaptación funcional entre la composición de las comunidades microbianas y las características químicas del material orgánico. Existe evidencia que la composición de las comunidades de descomponedores asociados a cada una de las especies del presente trabajo son diferentes, tanto a nivel de grupos taxonómicos (hongos y bacterias), como funcionales (quitinolíticos, lignolíticos etc.; E. Rivas coms pers.). Esta evidencia, concuerda con lo sugerido en relación a que las especies vegetales determinan la composición de sus comunidades de descomponedores (Binkley 1997, Zou 1993). Por el contrario, parece no existir un acoplamiento funcional entre la calidad química del sustrato y las poblaciones microbianas asociadas al suelo de *Panicum*, debido a que la mayor calidad de la hojarasca de los árboles remanentes favoreció la actividad microbiana, indicando la existencia de una limitación por la calidad química. Sin embargo, dado que estos experimentos se realizaron independiente de la captura de nutrientes por parte de las plantas, no permitió evaluar la dinámica del sistema planta-suelo-microorganismos. Es imperativo entender las interacciones positivas o negativas entre las plantas y los microorganismos, no sólo sobre la concentración de nutrientes entre ambos componentes, sino también sus consecuencias sobre las tasas de mineralización de nutrientes; para entender cuál es el papel de la adición de C en la dinámica de nutrientes entre las especies vegetales y la biomasa microbiana en experimentos de campo.

Las tres especies vegetales utilizadas en el presente estudio, fueron excluidas de la actividad del ganado y el fuego. Lo anterior puede modificar los resultados obtenidos. No obstante que se ha documentado que en los ETE de la

India las tasa de mineralización de N se incrementan con el fuego y el pastoreo (17 y 15 kg. N ha⁻¹, respectivamente) en relación a un área protegida; debido, a la acumulación de substratos fácilmente mineralizables pueden causar este incremento en la tasa de mineralización de N (Singh et al. 1991). Sin embargo, a pesar de que el pastoreo y el fuego aceleran el reciclaje de nutrientes; se pierden los mecanismos de protección de nutrientes. Basu y Behera (1993) y Prasad et al. (1994) proponen que los contenidos de C, N y P en la biomasa microbiana del suelo son reducidos debido al pastoreo y la introducción de cultivos, disminuyendo no sólo la energía para la actividad microbiana (Basu y Behera 1993). Es decir, existen costos diferenciales del manejo entre facilitar la disponibilidad de N y P y los mecanismos de protección de nutrientes que lleva a cabo la biomasa microbiana. No obstante, los resultados anteriores, en el presente estudio podemos suponer que el fuego no borra el efecto de especie; sin embargo, este efecto depende de las características evaluadas. Dockersmith et al. (2000) indican que los patrones de disponibilidad de nutrientes (P orgánico, P inorgánico asociado a NaOH y P disponible para las plantas) relacionados con la presencia de los troncos, persisten después de la roza-tumba-quema. Además, después de dos años de la introducción de maíz se recuperan el P inorgánico lábil, el P orgánico asociado a NaOH. Sin embargo, el efecto de la presencia de especie se pierde sobre la concentración de NO₃⁻, las tasas de nitrificación y el Nt y Ct después de la roza-tumba-quema, recuperándose en la segunda estación de crecimiento. En el presente estudio, el año anterior, las parcelas fueron pastoreadas y quemadas, y a pesar de ello, existe un efecto de especie, aunque dependió de su interacción con la estacionalidad de la lluvia. Sin embargo, es necesario realizar estudios en las praderas de las relaciones del pastoreo y el fuego sobre los tamaños y los flujos de nutrientes, que permitan entender el papel relativo de cada uno de estos factores asociados a las tres especies vegetales.

Este trabajo se basó en dos fracciones de la materia orgánica del suelo (la MOS total y la materia orgánica biológicamente activa); sin embargo, las

fracciones de la materia orgánica particulada (MOP) pueden jugar un papel importante como fuente de energía y nutrientes; lo cual permitiría explicar las tasas de mineralización de C de las especies que presentaron bajas concentraciones de C microbiano en la época húmeda. Por un lado, en los experimentos de incubación no se encontraron relaciones directas entre la calidad del material orgánico adicionado y la actividad microbiana, sugiriendo que existió una fuente que pudo influir en esta variables, como puede ser la MOP. Asimismo, aunque la MOS total no fue diferente entre las especies; los procesos de humificación pueden ser distintos bajo las especies, debido a la cantidad y calidad de MOS intermedia.

LITERATURA CITADA

- Aerts, R. y S. F. Chapin. 2000. The mineral nutrition of wild plant revisited. A re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research* **30**:1-65.
- Basu, S. y N. Behera. 1993. The effect of tropical forest conversion on soil microbial biomass. *Biology and Fertility of Soils* **16**:302-304.
- Belsky, A. J. 1994. Influences of trees on savanna productivity: tests of shade, nutrients, and tree-grass competition. *Ecology* **75**:922-932.
- Belsky, A.J., G. Amudson, J.M. Duxbury, S.J. Riha, A.R. Ali y M. Mwonga. 1989. The effects of trees on their physical, chemical, and biological experiments in a semi-arid savanna in Kenya. *Journal of Applied Ecology* **26**:1005-1024.
- Belsky, A.J., S.M. Mwonga, R.G. Amudson, J.M. Duxbury y A.R. Ali. 1993. Comparative effects of isolated trees on their undercanopy environments in high and low rainfall savannas. *Journal of Applied Ecology* **30**:143-155.
- Binkley, D. 1997. The influence of tree species on forest soils- Processes and Patterns. En: Mead, D y G. Will (eds): *Trees and Soil*. Lincoln University, Christchurch, Nueva Zelanda.
- Buresh, R.J. y G. Tian. 1998. Soil improvement by trees in sub-Saharan Africa. *Agroforestry Systems* **38**:51-76.
- Dockersmith, I.C., Ch. P. Giardina y R. L. Sanford, Jr. 1999. Persistence of tree related patterns in soil nutrients following slash-and-burn disturbance in the tropics. *Plant and Soil* **209**:137-156.
- García-Oliva, F., R. L. Sanford Jr. y E. Kelly. 1999a. Effects of slash and burn management on soil aggregate organic C and N in tropical deciduous forest. *Geoderma* **88**:1-12.
- García-Oliva, F., R. L. Sanford Jr. y E. Kelly. 1999b. Effect of burning of tropical deciduous forest soil in Mexico on the microbial degradation of organic matter. *Plant and Soil* **206**: 29-36.

- Kellman, M. 1979. Soil enrichment by neotropical savanna trees. *Journal of Ecology* **67**:565-577.
- Nava, M., Galicia, L. y F. García-Oliva. 2001. Efecto de dos especies de árboles remanentes y de un pasto en la capacidad amortiguadora del pH del suelo en un ecosistema tropical estacional. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*.
- Prasad, P., S. Basu y N. Behera. 1994. A comparative account of the microbial characteristics of soil under nature forest, grassland and cropfield from Eastern India. *Plant and Soil* **51**: 73-108.
- Singh, R. S., S. C. Srivastava, A. S. Raghubanshi, J. S. Singh y S. P. Singh. 1991. Microbial C, N and P in dry tropical savanna: effects of burning and grazing. *Journal of Applied Ecology* **28**: 869-878.
- Young, A. 1989. *Agroforestry for soil conservation*. International Council for Research in Agroforestry. Nairobi, Kenya.
- Zou, X. 1993. Species effects on earthworm density in tropical tree plantations in Hawaii. *Biology and Fertility of Soils* **15**:35-38.