

319653



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

DINAMICA DEL CARBONO Y NITROGENO DEL SUELO EN  
UNA PRADERA CON USO INTENSIVO EN UN  
ECOSISTEMA TROPICAL ESTACIONAL MEXICANO.

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE:  
**MAESTRA EN CIENCIAS  
ECOLOGIA Y CIENCIAS AMBIENTALES**

**P R E S E N T A :**  
**PILAR ISLAS MACIAS**



DIRECTOR DE TESIS: DR. FELIPE FRANCISCO GARCIA OLIVA

MEXICO, D. F.

JUNIO 2003



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.

.....*Para: Luis Adrián y Mario*.....

.....*Mis Padres Margarita y Luis*.....

.....*Mis Hermanos Alejandro y Carlos*.....

.....*Mónica y Rosa Isela*.....

*Por todo su cariño y amor incondicional*

## **AGRADECIMIENTOS**

*Al Dr. Felipe García Oliva por darme la oportunidad de superarme académicamente y seguir dentro del difícil y complicado mundo de la ciencia. Y por brindarme todo su apoyo para la realización de este trabajo.*

*Al grupo de asesores Dra. Angelina Martínez Yrizar, Dra. Biserka Sveshtarova Pekarkova, Dra. Christina Siebe Garbach, Dra. Marisa Mazari Hiriart, Dra. Silke Cram y al Dr. Julio Campo Alves, cuyas sugerencias y observaciones enriquecieron y permitieron que llegará el presente trabajo a buen fin.*

*A la Dra. Angelina Martínez Yrizar un especial reconocimiento por su asesoría y apoyo para finalizar el presente trabajo. Al Dr. Francisco Espinosa por apoyarme y darme alientos en los momentos más difíciles que viví en Morelia y a la Dra. Marisa Mazari Hiriart por sus consejos y por todos los agradables momentos que compartimos en el laboratorio.*

*A todos mis amigos, compañeros de la maestría y laboratorio de análisis químicos, microbiología y biogeoquímica de suelos del Instituto de Ecología, UNAM, Alba Zarco, América Gastellu, David Sabaté, Enrique Solís, Georgina García, Leopoldo Galicia, Leticia Rodríguez, Mónica Aguilar, Raúl Ahedo, Rosaura Luna, Teresa González y Yolanda García. Que con sus comentarios, discusiones y las vivencias cotidianas, que a lo largo de este trabajo lo enriquecieron y me alentaron a continuar, y sobre todo en aquellos momentos en los que se desea claudicar.*

### **A LAS SIGUIENTES INSTITUCIONES, LABORATORIOS Y PERSONAL ACADÉMICO DE ÉSTAS**

*A la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México, mi alma mater y por el apoyo recibido de la Dirección General de Estudios de Postgrado al otorgarme la Beca (2025), sin la cual no hubiera sido posible realizar el presente trabajo.*

*Al Instituto de Ecología (UNAM) y al Departamento de Recursos Naturales "Campus Morelia" por las facilidades y la infraestructura para realizar todo el trabajo de análisis de muestras.*

*Al personal de la Estación de Biología "Chamela" de la UNAM por las facilidades prestadas durante las estancias realizadas, para la toma de muestra.*

*Al Departamento de Biología de la Facultad de Química, UNAM, por las facilidades durante la elaboración de este trabajo y al Programa de apoyo de proyectos de investigación e innovación tecnológica, DGAPA-UNAM, con el No. De proyecto (IN200797), "Efecto del uso intensivo agropecuario sobre la dinámica del carbono orgánico en el suelo en un ecosistema tropical estacional", bajo la dirección de la Dra. Biserka Sveshtarova Pekarkova, por la beca complementaria de tres meses.*

*A la Bióloga Georgina García Méndez por los largos años de enseñanza y entrenamiento en las diferentes técnicas de análisis químicos y por el apoyo técnico en el análisis de muestras. Así, como sus comentarios y observaciones para lograr la culminación del presente trabajo.*

*A la M. en C. Jaqueline Cañetas Ortega, Técnico Académico Titular, del Departamento de Física Experimental del Instituto de Física, UNAM, por haber realizado las fotografías en microscopio electrónico de micro-agregados y macro-agregados, aunque no fueron incluidas en el presente trabajo.*

*Al Biólogo Enrique Solís por haber realizado algunos análisis de repetición de N y P, en muestras de suelo y por su apoyo técnico.*

*A los Técnicos del Departamento de Recursos Naturales "Campus Morelia" Raúl Ahedo y Heberto Ferreira por la logística y mantenimiento del equipo de computo.*

*Al Ing. agrónomo Salvador Araiza y Abel Verduzco por su apoyo en la colecta y toma de muestras en campo, de la Estación de Biología de Chamela, UNAM.*

*Al Sr. Ramiro Peña y familia por permitirme trabajar en sus parcelas en el Ejido de San Mateo, Jalisco, donde se desarrolló la investigación de la presente tesis.*

# ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS

ÍNDICE

RESUMEN

|          |   |    |
|----------|---|----|
| 1.       | INTRODUCCION.....   | 1  |
| 2.       | ANTECEDENTES.....   | 4  |
| 3.       | OBJETIVOS.....  | 9  |
| 3.1.     | Objetivo General.....   | 9  |
| 3.2.     | Objetivos particulares.....   | 9  |
| 4.       | HIPÓTESIS.....  | 9  |
| 5.       | MATERIALES Y MÉTODOS.....   | 11 |
| 5.1.     | Área de estudio.....  | 11 |
| 5.2.     | Diseño experimental.....  | 13 |
| 5.3.     | Muestreo.....   | 14 |
| 5.4.     | Métodos analíticos: Análisis de laboratorio.....                              | 15 |
| 5.4.1.   | Análisis físicos: pH y porcentaje de humedad.....                             | 15 |
| 5.4.2.   | Determinación de la concentración de C, N y P total de<br>nutrientes.....     | 15 |
| 5.4.2.1. | Preparación de muestras.....  | 15 |
| 5.4.2.2. | Carbono, nitrógeno y fósforo totales.....                                     | 15 |
| 5.4.3.   | Determinación de concentraciones disponibles.....                             | 16 |
| 5.4.3.1. | Carbono disponible.....   | 16 |
| 5.4.3.2. | Carbono microbiano.....   | 16 |
| 5.4.3.3. | Nitrógeno microbiano.....   | 17 |
| 5.4.3.4. | Nitratos y Amonio.....  | 18 |
| 5.4.4.   | Tasas potenciales de inmovilización y mineralización<br>microbiana.....       | 18 |
| 5.4.4.1. | Incubación de la muestra.....   | 18 |
| 5.4.4.2. | Tasa potencial de mineralización de carbono y<br>nitrógeno.....               | 19 |
| 5.4.4.3. | Tasa neta de inmovilización microbiana de carbono<br>y nitrógeno.....         | 19 |
| 5.4.4.4. | Determinación del cociente metabólico ( $qCO_2$ ).....                        | 20 |
| 5.4.4.5. | Análisis de micro-agregados y macro-agregados.....                            | 20 |
| 5.5.     | Análisis Estadísticos.....  | 21 |
| 6.       | RESULTADOS.....   | 22 |
| 6.1.     | Valores pH y humedad del suelo.....   | 22 |
| 6.2.     | Concentraciones de carbono, nitrógeno y fósforo totales.....                  | 23 |
| 6.3.     | Concentraciones de carbono y nitrógeno microbianos.....                       | 23 |
| 6.3.1    | Cambios estacionales de las concentraciones microbianas.....                  | 23 |
| 6.3.2.   | Tasas de mineralización y de inmovilización microbiana.....                   | 25 |
| 6.4.     | Dinámica de nutrientes asociados a micro-agregados y macro-<br>agregados..... | 30 |
| 6.4.1.   | Distribución de masa del suelo entre las dos fracciones<br>de agregados.....  | 30 |
| 6.5.     | Distribución de C, N y P entre las dos fracciones de agregados.....           | 31 |

|   |    |
|---|----|
| 7. Discusión .....  | 33 |
| 7.1. Concentraciones totales .....  | 33 |
| 7.2. Concentraciones de carbono y nitrógeno microbianos y disponibles .....                 | 35 |
| 7.3. Distribución de nutrientes en los macro-agregados y micro-agregados<br>del suelo ..... | 37 |
| 8. CONCLUSIONES .....   | 41 |
| 9. REFERENCIAS .....  | 43 |

## ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS

|   |    |
|---|----|
| Figura 1. Área de estudio en el Ejido de San Mateo en el Estado de Jalisco (Aguilar 2000 e Islas 2003).....   | 11 |
| Figura 2. Precipitación mensual durante el período 1998-1999 en la región de Chamela Jalisco, México. Las flechas corresponden a los meses en que se realizaron los muestreos del presente estudio.....   | 12 |
| Figura 3. A) Cambios estacionales de la tasa potencial de mineralización de C ( $\mu\text{g C g}^{-1} \text{d}^{-1}$ ). Las líneas verticales en las barras representan un error estándar. Barras que tengan letras similares, no difirieron significativamente con la prueba de Tukey ( $p=0.05$ ) .....   | 26 |
| Figura 3. B) Cociente metabólico ( $q\text{CO}_2$ ). Las líneas verticales en las barras representan un error estándar. Barras que tengan letras similares, no difirieron significativamente con la prueba de Tukey ( $p = 0.05$ ) .....  | 26 |
| Figura 4. A) Cambios estacionales de la tasa neta de inmovilización de C microbiano ( $\mu\text{g Cmic g}^{-1}$ ). Las líneas verticales en las barras representan un error estándar. Barras que tengan letras similares, no difirieron significativamente con la prueba de Tukey ( $p=0.05$ ) .....  | 27 |
| Figura 4. B) Tasa neta de inmovilización de nitrógeno microbiano ( $\mu\text{g Nmic g}^{-1}$ ). Las líneas verticales en las barras representan un error estándar. Barras que tengan letras similares, no difirieron significativa con la prueba de Tukey ( $p = 0.05$ ) .....  | 28 |
| Figura 5. Cambios estacionales de la tasa neta de mineralización de nitrógeno (TMN, $\mu\text{g N g}^{-1}$ ), tasa de amonificación ( $\text{TNH}_4^+$ , $\mu\text{g NH}_4^+ \text{g}^{-1}$ ) y tasa de nitrificación ( $\text{TNO}_3^-$ , $\mu\text{ NO}_3^- \text{g}^{-1}$ ). Las líneas verticales en las barras representan un error estándar. Para cada variable que tengan letras similares, no difirieron significativamente con la prueba de Tukey ( $p = 0.05$ ), si las letras son diferentes indica que hay diferencias significativas. ....   | 29 |
| Figura 6. Regresión lineal entre el $q\text{CO}_2$ y la Tasa de Nitrificación ( $\text{TNO}_3^-$ ) de las muestras de suelo colectadas en los meses de abril, julio, septiembre (1998) y marzo (1999). ....   | 30 |
| Figura 7. Cambios estacionales del porcentaje de la masa de suelo libres de arenas de micro-agregados ( $<250 \mu\text{m}$ ) y macro-agregados ( $>250 \mu\text{m}$ ). Las líneas verticales sobre las barras representan un error estándar. Barras que tengan letras similares, no difirieron significativamente con la prueba de Alfa ( $p=0.05$ ).....   | 31 |
| Tabla 1. Fechas en el que se realizó la toma de muestras de suelo. ....   | 14 |
| Tabla 2. Promedio y error estándar (entre paréntesis) del pH, porcentaje de humedad del suelo, carbono total ( $\mu\text{g C g}^{-1}$ ), nitrógeno total ( $\mu\text{g N g}^{-1}$ ), fósforo total ( $\mu\text{g P g}^{-1}$ ) y los cocientes C:N, C:P y N:P ( $n=7$ ). Valores con letras similares no difirieron significativamente con la prueba de Tukey ( $p = 0.05$ ). ....   | 22 |
| Tabla 3. Promedio y error estándar (entre paréntesis) de las concentraciones microbianas y disponibles del suelo: Carbono disponible ( $\mu\text{g Cdis g}^{-1}$ ), Cociente Carbono disponible:Carbono total, Carbono microbiano ( $\mu\text{g Cmic g}^{-1}$ ), Nitrógeno microbiano ( $\mu\text{g Nmic g}^{-1}$ ), Nitratos ( $\mu\text{g NO}_3^- \text{g}^{-1}$ ), Amonio ( $\mu\text{g NH}_4^+ \text{g}^{-1}$ ), cociente Cmic:Nmic, cociente Cmic:C total, cociente Nmic:N total, cociente Amonio:Nitratos, cociente Nitrógeno mineral:Nitrógeno total ( $n=7$ ). Valores con letras similares no difirieron significativamente con la prueba de Tukey ( $p = 0.05$ )..... | 24 |
| Tabla 4. Promedio y error estándar (entre paréntesis) de la concentración de las formas totales de carbono ( $\mu\text{g C g}^{-1}$ ), nitrógeno ( $\mu\text{g N g}^{-1}$ ), fósforo total ( $\mu\text{g P g}^{-1}$ ) y los cocientes C:N, C:P y N:P en los macro-agregados ( $>250 \mu\text{m}$ ) y micro-agregados ( $<250 \mu\text{m}$ ). Valores con letras similares no difirieron significativamente con la prueba de Tukey ( $p = 0.05$ ).....   | 32 |



## RESUMEN

El objetivo principal de la presente tesis fue estudiar la dinámica estacional del C y N del suelo en una pradera durante un ciclo anual en un ecosistema tropical estacional en la costa del estado de Jalisco. Este trabajo se realizó en el ejido de San Mateo, en el municipio de la Huerta, a 30 km al norte de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuitzmala. Se escogieron siete parcelas con praderas con más de siete años de uso agropecuario. En cada una de ellas se tomaron muestras de suelo en cuatro fechas representativas de los cambios estacionales de la precipitación: seca (abril), inicio de lluvias (junio), lluvias (septiembre) e inicio de la temporada seca (marzo).

Se encontró que la concentración total de C, N y P no fue afectada por la estacionalidad. En cambio las concentraciones de las formas disponibles y microbianas de C y N sí fueron afectadas por la estacionalidad del sistema. Las concentraciones más altas se presentaron en los meses secos: el C disponible en abril ( $1,150 \mu\text{g C g}^{-1}$ ), el C microbiano en marzo de 1999 ( $3,210 \mu\text{g C g}^{-1}$ ), el N microbiano ( $85 \mu\text{g N g}^{-1}$ ) y el  $\text{NH}_4^+$  en marzo ( $27.2 \mu\text{g NH}_4^+ \text{g}^{-1}$ ). En cambio, la mayor concentración de  $\text{NO}_3^-$  se presentó al inicio de la temporada de lluvias ( $8.6 \mu\text{g NO}_3^-$ ). La tasa potencial de mineralización de C fue cuatro veces más alta en el suelo colectado en los meses secos que al inicio de lluvias. Asimismo, la tasa neta de inmovilización de C microbiano fue mayor en abril ( $803 \mu\text{g C g}^{-1}$ ) y presentando inclusive mineralización del C en la biomasa microbiana en el mes de marzo de 1999 ( $-1,348 \mu\text{g C g}^{-1}$ ). En cambio, la tasa neta de mineralización del N fue mayor al inicio de lluvias ( $57 \mu\text{g N g}^{-1}$ ). Estos datos sugieren que en la época seca domina la inmovilización de nutrientes, mientras que en la época de lluvias domina la mineralización de los elementos disponibles.

Los micro-agregados representaron  $> 60\%$  de la masa del suelo en la mayoría de las fechas, con excepción de las muestras de abril 1998. En general, la concentración de C fue mayor en los macro-agregados que en los micro-

agregados y la concentración de N fue mayor en los micro-agregados. Sólo la concentración de N presentó cambios significativos entre las fechas de muestreo en ambas fracciones, la concentración más alta se presentó en la época seca en los macro-agregados, mientras que en los micro-agregados fue en la época de lluvias.

## 1. INTRODUCCIÓN

El suelo y sus propiedades son el resultado de la interacción de diversos factores ambientales. El clima, el relieve, la edad, la vegetación y el tipo de material del cual se origina, los cuales interactúan a través del tiempo, son determinantes en el proceso de formación del suelo y por lo tanto de sus características químicas y físicas. El suelo es un componente muy importante de la dinámica de los ecosistemas, ya que puede afectar la disponibilidad de agua y nutrientes, que a su vez determinan la productividad primaria de los ecosistemas. El suelo se considera como un sistema complejo en el cuál se presentan una serie de procesos que permiten el mantenimiento de su fertilidad a largo plazo (Siebe, 1999; Beare *et al.*, 1995; Tate, 1992). De igual manera, también se le ha reconocido como el principal almacén de C en los ecosistemas terrestres (Post *et al.*, 1990; Schlesinger, 1990). Por lo que el estudio de la dinámica del carbono orgánico del suelo (COS) y como ésta se ve afectada debido al manejo del suelo es considerado como uno de los temas prioritarios de investigación.

El COS se puede encontrar en los siguientes reservorios: biomasa microbiana que es todo aquel material orgánico constituido por bacterias, actinomicetos y hongos (vivos o muertos), materia orgánica particulada (restos de plantas y animales), exudados de las raíces de las plantas y sustancias húmicas y fúlvicas (Tisdall, 1994; Tate, 1992). Con base en su tiempo de residencia en el suelo, podemos clasificar al COS en las siguientes fracciones: i) la fracción activa, que consiste en microbios vivos y productos microbianos con una rápida tasa de recambio (1-5 años); ii) el almacén del COS lento, que está protegido físicamente de la descomposición microbiana, con una tasa de recambio intermedia (20-40 años) y iii) la fracción pasiva del COS, que es la químicamente recalcitrante a la descomposición, con largos períodos de tiempo de recambio (200-500 años; Townsend *et al.*, 1995; Parton *et al.*, 1994). La tasa de reciclaje del COS depende de la velocidad con que es utilizado por los microorganismos (Cambardella y Elliott, 1992; Oades, 1984), la cual está afectada por la calidad del sustrato, su accesibilidad y la influencia del clima, entre otros.

Uno de los mecanismos más importantes de la protección de COS en el suelo es por medio de los agregados (Cambardella y Elliott, 1992; Oades, 1984). Existen dos formas diferentes de protección del COS dentro de los agregados: i) la protección física debido al pequeño tamaño de los poros en los cuales las fracciones disponibles de carbono, nitrógeno y fósforo son almacenados (por ejemplo, los polisacáridos) que los hace inaccesibles para los microorganismos y sus enzimas y ii) la protección química, debido a que los compuestos complejos se desnaturalizan a elementos, donde las transformaciones químicas son producidas por el secado y absorción de agua por el crecimiento activo de las raíces (Lal, 2000; Coleman y Crossley, 1996). La magnitud relativa de la protección química depende del grado de agregación, composición de los agregados, naturaleza de las sustancias húmicas y el tipo de los cationes y aniones involucrados. La agregación se incrementa al aumentar el contenido de COS (Lal, 2000; Paul y Clark, 1996; Tisdall y Oades, 1982). Por lo que la capacidad de estabilización del COS y nutrientes depende directamente de la presencia de los agregados del suelo (Elliott y Cambardella, 1991; Oades y Waters, 1991). Existen dos tamaños de agregados que tienen características funcionales particulares: los micro-agregados (< 250  $\mu\text{m}$ ) y los macro-agregados (> 250  $\mu\text{m}$ ). Los macro-agregados presentan mayor cantidad de C, biomasa microbiana, nitrógeno (N) y fósforo (P) que los micro-agregados (Gupta y Germida, 1988; Elliott, 1986; Tisdall y Oades, 1982). Asimismo, el COS asociado a los macro-agregados es menos humificado que el asociado a los micro-agregados, presentando el primero una mayor tasa de descomposición. Sin embargo, las prácticas de manejo agropecuarias pueden reducir la proporción de los macro-agregados (García-Oliva *et al.*, 1999a; Gupta y Germida, 1988; Elliott, 1986). Como consecuencia de esto, se reduce la capacidad de los suelos en proteger C y nutrientes a largo plazo (Elliott, 1986; Emerson *et al.*, 1986).

Dada la importancia de los procesos involucrados en la reducción del COS es necesario entender la dinámica de sus diferentes componentes (Towsend *et al.*, 1995; Gupta y Germida, 1988; Elliott, 1986). La utilización de modelos de simulación basados en un sólo almacén sobrestiman la reducción del COS,

generando escenarios de simulación muy cuestionables (Townsend *et al.*, 1995; Parton *et al.*, 1994). Para ello es necesario entender cómo responden los principales almacenes del COS a las prácticas de manejo bajo las cuales están sujetas, para poder generar escenarios adecuados para manejos alternativos. La presente tesis analiza la dinámica del C y N del suelo en una pradera con uso intensivo en un ecosistema tropical estacional en el occidente de México.

## 2. ANTECEDENTES

En la actualidad, la velocidad de transformación que sufren los ecosistemas tropicales es alarmante, debido a una creciente demanda para satisfacer las necesidades de una población en continuo crecimiento y una desigualdad en la distribución de la riqueza. Hasta 1988, el 44% del área de Latinoamérica con bosque tropical había sido transformada a praderas (Houghton *et al.*, 1991a), generándose a partir de esta transformación el 42% de las emisiones totales de carbono en la región (Houghton *et al.*, 1991b). Del área total de las zonas tropicales mundiales, el 42% esta ocupada por el ecosistema tropical estacional (ETE, Murphy y Lugo, 1986). Este ecosistema representa el 47% del área total de Latinoamérica y presenta la tasa más alta de conversión a praderas ( $1.35 \times 10^6$  ha año<sup>-1</sup>; Houghton *et al.*, 1991a). Esta tendencia es aplicable al ETE mexicano, que ha sido severamente afectado por la actividad humana, particularmente por la agricultura, pastoreo intensivo principalmente por ganado vacuno y la extracción de madera (Trejo y Dirzo, 2000; Toledo *et al.*, 1989,1990). Este patrón de conversión, ha dado lugar a una total destrucción de la estructura del bosque y su composición, lo cual repercute sobre la calidad del suelo y sobre la morfodinámica (Cotler *et al.*, en prensa), además, hay cambios en el albedo del suelo, un aumento en la evaporación y la vulnerabilidad a ser erosionado, promoviendo la compactación y disminución de infiltración, interrumpiendo el funcionamiento de los ciclos biogeoquímicos en los ecosistemas. Estas tendencias no solamente representan una seria reducción en la capacidad de producción del sistema, sino que también constituyen una importante fuente de emisión de carbono durante la conversión de los bosques (Maass, 1995).

La deforestación del ETE ocasiona la liberación de los almacenes de los nutrientes inmovilizados en la biomasa vegetal, entre la amplia variedad de éstos, el carbono es el que se pierde con mayor facilidad por la combustión, la lixiviación y la erosión, una vez que la vegetación ha sido removida (García-Oliva

*et al.*, 1999a; García-Oliva y Maass, 1998). Entre las consecuencias de la transformación del ETE se encuentra: la reducción y pérdida en la diversidad de especies vegetales y animales, la reducción de la cobertura del suelo, la modificación del ciclo del agua y los cambios en los estados de los nutrientes (Trejo y Dirzo, 2000). Esto último se debe al efecto combinado de la adición de elementos minerales por la quema de la vegetación y a la pérdida de nutrientes por volatilización durante el fuego, la pérdida de cenizas por el viento y la erosión del suelo (García-Oliva *et al.*, 1995b, 1999a; Maass *et al.*, 1988; García-Oliva y Maass, 1998). Debido a la transformación de los ecosistemas hay una redistribución y reducción del COS, la cual es una de las principales causas de reducción de biomasa microbiana tanto en calidad, como en cantidad (Singh y Singh, 1995; Srivastava y Singh, 1991).

Diversos estudios en suelos del ETE de la India, han demostrado que los hongos son más afectados que las bacterias, cuando se lleva a cabo la transformación por medio de la roza, tumba y quema (Singh y Singh, 1995; Singh *et al.*, 1989). Estos autores han propuesto, que la transformación de la selva genera una transición de la cadena trófica del suelo (dominada por hongos) en la selva, a una dominada por bacterias en las praderas, modificando los ciclos y mecanismos de protección de los nutrientes del suelo. Por ello, la reducción de la fertilidad del suelo es fuertemente afectada por el cambio de las comunidades microbianas y éstas a su vez, por el acceso continuo de elementos disponibles como el C, N y P del suelo (Singh y Singh, 1995).

Para los ecosistemas tropicales estacionales (ETE) 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 (Galicia, 2001; 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 (Singh *et al.*, 1989). Se ha demostrado que los ciclos de secado y humedecimiento producen lisis celular de

tejido microbiano, además, las poblaciones microbianas están sujetas a la depredación (González, 1997; 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 (Galicia, 2001; García-Oliva y Maass, 1998; 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 la pérdida de nutrientes del ecosistema (Jaramillo y Sanford, 1995; Lodge *et al.*, 1994; Singh *et al.*, 1989). Asimismo, la estacionalidad afecta la dinámica de los nutrientes en este tipo de ecosistemas. Por ejemplo, las tasas de nitrificación predominan durante la estación de lluvias y descienden al final de la estación seca (García-Méndez *et al.*, 1991), mientras que la tasa de inmovilización microbiana presenta el patrón estacional inverso (Singh *et al.*, 1989) y la tasa de mineralización domina durante la temporada de lluvias y la de inmovilización microbiana principalmente al final de esta temporada. Se ha sugerido que la biomasa microbiana del suelo es uno de los principales controladores de la liberación de los nutrientes para las plantas (Jaramillo y Sanford, 1995; Singh *et al.*, 1989) por lo que el estudio de la actividad microbiana es fundamental en este tipo de ecosistemas.

Por otro lado, la agregación del suelo juega un papel muy importante en los ciclos biogeoquímicos, ya que tienen un efecto directo sobre las poblaciones microbianas (Elliott, 1986). Singh y Singh (1995) encontraron que los macro-agregados contienen mayor concentración de C microbiano que los micro-agregados, pero los primeros tuvieron menor concentración de N y P microbiano que los segundos en suelos de un ETE de la India. También encontraron que el cociente  $C_{\text{microbiano}}:C_{\text{total}}$  fue mayor en los macro-agregados que en los micro-agregados. Estos resultados sugieren que existe una composición de especies microbianas diferentes asociada a los macro-agregados y micro-agregados: en los macro-agregados dominan básicamente los hongos (Beare *et al.*, 1995; Tisdall y



Oades, 1982) y en los micro-agregados dominan las bacterias (Singh y Singh, 1995; Gupta y Germida, 1988). Como el metabolismo de los hongos requiere mayor cantidad de C disponible que el de las bacterias, los macro-agregados presentan más C que los micro-agregados. La consecuencia de esta diferenciación está relacionada con la capacidad de estabilizar C y nutrientes. Las bacterias tienen una mayor tasa metabólica y consecuentemente, mayor pérdida de C que los hongos, por lo que en los macro-agregados se da una mayor retención de C (Singh y Singh, 1995; Coleman y Hendrix, 1988). En India, Tyagi *et al.* (1982, citado en Lal, 2000) observó que las diferencias en agregación entre sistemas de cultivo estuvieron relacionadas con las diferencias en los contenidos de COS.

García-Oliva *et al.* (1999a) reportan que aproximadamente el 80% de C y N del suelo en la región de Chamela, se encuentra protegido dentro de los macro-agregados y que el proceso de roza, tumba y quema no rompe a los macro-agregados, pero sí reduce en un 32% al carbono asociado a este tamaño, debido a las altas temperaturas generadas por la combustión. El fuego también influye y rompe la estabilización de la agregación del suelo debido a los cambios químicos ocurridos en el carbono orgánico del suelo. Los grandes cambios ocurren después de la primera estación de crecimiento, encontrando que los macro-agregados y su carbono asociado desciende en un 50%, mientras que los micro-agregados se incrementan en la misma proporción. Los cambios en el carbono orgánico observado después de esta primera temporada de crecimiento pueden ser atribuidos a la inestabilidad de los macro-agregados adquirida durante la quema (García-Oliva *et al.*, 1999a). Basado en lo anterior, la presencia de agregados en el suelo es muy importante en la dinámica del COS y en la protección de nutrientes. La comprensión del papel funcional de cada uno de los tamaños de agregados puede ser clave para entender la dinámica del carbono orgánico en el suelo de este ecosistema.

A pesar de que ya se cuenta con información acerca de la dinámica de nutrientes en suelos con selva sin perturbar en este tipo de ecosistema (Campo *et al.*, 2001; García-Oliva *et al.*, 1999a; Campo *et al.*, 1998; García-Oliva y Maass,

1998; Jaramillo y Sanford, 1995), poco se sabe de la dinámica estacional de los nutrientes del suelo en praderas con varios años de uso agropecuario continuo, pero se ha encontrado que después de siete años, la dinámica de los nutrientes en el suelo ha alcanzado un "estado de equilibrio" debido a la disminución de la MOS remanente de la selva (García-Oliva *et al.*, 1999a; García-Oliva y Maass, 1998; García-Oliva *et al.*, 1994). El diagnóstico de la dinámica de nutrientes en estas praderas, puede permitir diseñar las estrategias de manejo y restauración de los suelos de esta región.

### **3. OBJETIVOS**

#### **3.1. Objetivo General**

Describir la dinámica del C y N en sus formas total, disponible y microbiana en una pradera con uso intensivo durante un ciclo anual en un ecosistema tropical estacional.

#### **3.2. Objetivos particulares**

- Describir la dinámica estacional de los contenidos totales del C, N y P en el suelo
- Describir las concentraciones de carbono y nitrógeno microbianos del suelo
- Estudiar la dinámica estacional de las tasas potenciales de inmovilización y mineralización de C y N del suelo
- Estimar los cambios estacionales de la masa del suelo asociada a los micro-agregados y macro-agregados
- Estudiar los cambios estacionales de las distribuciones de las concentraciones de C, N y P en los macro-agregados y micro-agregados del suelo

### **4. HIPÓTESIS**

**H1:** Determinar si la cuantificación de los contenidos totales, disponibles y microbianos del C y N son indicadores adecuados, para describir los procesos de degradación del sistema.

**H2:** Determinar si la presencia de agregados en el suelo es fundamental para preservar el carbono orgánico y con ello impedir un deterioro pronunciado de las praderas,

## 5. MATERIALES Y MÉTODOS

### 5.1. Área de estudio

El sitio de estudio se encuentra en el ejido de San Mateo ( $19^{\circ}29' N$ ,  $105^{\circ}01' O$ ), en el municipio de la Huerta, a 30 km al norte de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuitzmala, en el estado de Jalisco (Figura 1).

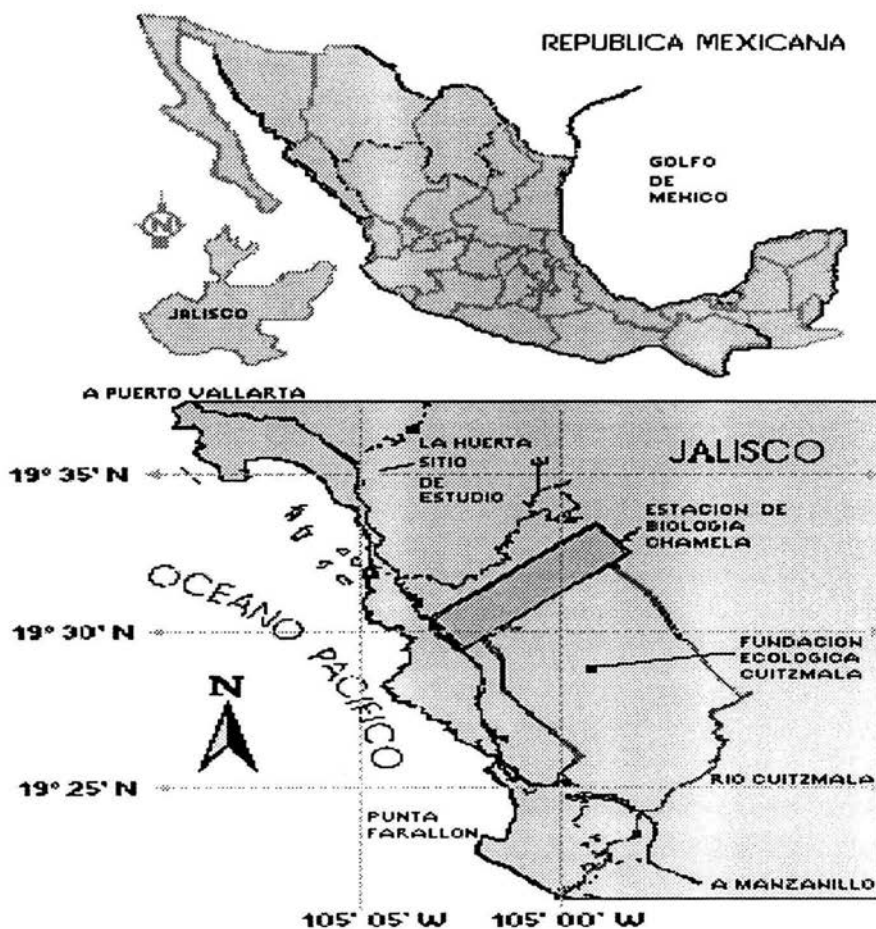
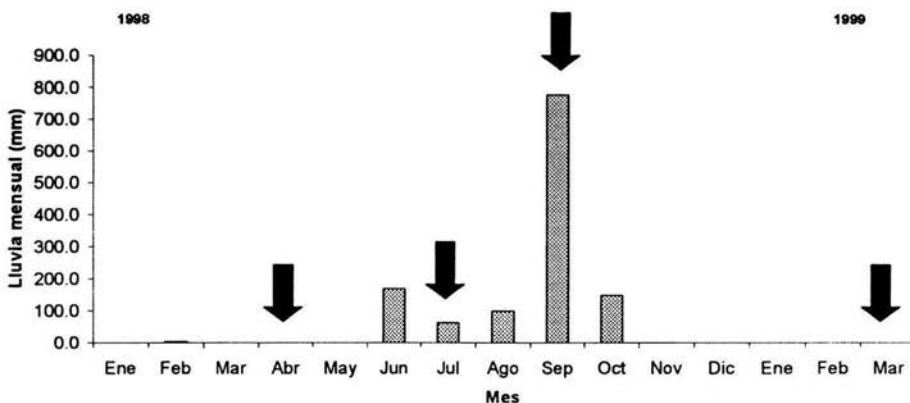


Figura 1. Área de estudio en el Ejido de la Huerta, en el Estado de Jalisco (Aguilar, 2000 e Islas 2003).

Se caracteriza por presentar un clima tropical estacional, con temperatura promedio anual de 24.6 °C (1978-2000) y una oscilación media mensual de 4.3 °C (García-Oliva *et al.*, 2002). La precipitación promedio anual es de 746 ±57 mm (1983-2001) y se presentan en los meses de verano. El patrón de lluvias es unimodal (septiembre), con un bajo nivel de predecibilidad debido a la influencia de los ciclones tropicales (García-Oliva *et al.*, 1991). Existen cinco meses típicamente húmedos (junio a octubre), de éstos los meses que presentan una mayor probabilidad de precipitación son agosto y septiembre y los meses con menor probabilidad son junio y octubre, cuya mayor variación año con año en la cantidad de precipitación mensual es la mayor (García-Oliva *et al.*, 1995a). En el año del muestreo (1998) se presentó una lluvia anual de 1292 mm, siendo 73% mayor que el promedio histórico debido a la presencia del fenómeno de la Niña.



**Figura 2.** Precipitación mensual durante el período 1998-1999 en la región de Chamela Jalisco, México. Las fechas corresponden a los meses en que se realizaron los muestreos del presente estudio.

El relieve de la zona se caracteriza por cuatro unidades morfo genéticas: laderas de montañas, bloques de origen endógeno modelado, lomeríos de origen endógeno modelado, planicies aluviales y planicies costeras (Rodríguez, 1999). Los suelos de las parcelas utilizadas en este trabajo, son Regosoles los cuales se

desarrollan sobre roca ígnea extrusiva intermedia del Cretácico y corresponde geomorfológicamente a lomeríos de origen endógeno modelado (Cotler *et al.*, en prensa). Los sitios se caracterizan por estar formados por tres unidades principales: crestas que corresponden a las partes superiores (pendientes promedios  $6.0^{\circ} \pm 3.9^{\circ}$ ); laderas (pendiente promedio  $23.5^{\circ} \pm 4.5^{\circ}$ ); y los pies de las laderas (pendiente promedio  $11.1^{\circ} \pm 9.4^{\circ}$ ; García-Oliva, 1992).

Los suelos utilizados tienen una textura migajón arcillo arenosos, pH entre 6.5 y 7.3 y contenidos de materia orgánica de  $18,481 \text{ Kg ha}^{-1}$ , concentrándose el 80% en los primeros 6 cm de profundidad (García-Oliva y Maass, 1998). El tipo de vegetación predominante es la selva baja caducifolia, con más de 758 especies herbáceas y arbóreas (Lott, 1985). La selva es transformada a agricultura de ladera por medio de roza, tumba y quema, que cubre aproximadamente el 85% del área ejidal, caracterizada por la baja mecanización y productividad (García-Oliva, 1992). El maíz (*Zea mays L.*) es cultivado por uno o dos años y luego es sustituido por pastos guinea (*Panicum maximum Jacq.*) y buffel (*Pennisetum ciliare Link*) para forraje; estas áreas son mantenidas como zonas de pastoreo y para el mantenimiento de ganado vacuno (Trejo y Dirzo, 2000; Toledo *et al.*, 1989). El uso intensivo de las parcelas ha reducido los contenidos de materia orgánica del suelo en un 20% (García-Oliva y Maass, 1998; García-Oliva *et al.*, 1994), afectando a los mecanismos de estabilización de agregados (García-Oliva *et al.*, 1999a), he incrementado la erosión hídrica del suelo (García-Oliva *et al.*, 1995; Maass *et al.*, 1988) y ha reducido la capacidad amortiguadora del pH en el suelo (Nava-Mendoza *et al.*, 2000).

## 5.2. Diseño experimental

Para analizar la dinámica estacional del COS se eligió como unidad experimental la parcela. Se seleccionaron siete parcelas de 10 x 15m (que son consideradas como repeticiones, por lo que los valores promedio representan la magnitud de la variación) en las crestas de los sitios elegidos, con una altitud entre

90 y 100 msnm, la distancia mínima entre ellas fue por lo menos de 1 a 2 km. Estas se caracterizaron por tener el mismo tipo de suelo (Regosoles), pertenecer a la misma unidad geomorfológica, es decir, que son suelos que se desarrollaron sobre roca ígnea extrusiva intermedia del Cretácico y corresponde a lomeríos de origen endógeno modelado (Cotler *et al.*, en prensa; Rodríguez, 1999). El manejo agropecuario fue similar por más de siete años, es decir, que el uso del suelo se caracteriza por una agricultura de labranza manual y por tracción animal, el dueño de todas las parcelas utilizó el sistema de roza, tumba y quema (RTQ), la especie de pasto introducida en éstas fue *Panicum maximum* y el ganado vacuno fue introducido en cada parcela por lo menos una vez al año y el pastoreo se da sobre las praderas cultivadas, por lo que los procesos edáficos y biológicos propios de este sistema fueron similares, además, las parcelas seleccionadas nunca fueron fertilizadas (García-Oliva y Maass, 1998).

### 5.3. Muestreo

En las crestas de cada una de las parcelas (unidad experimental, n=7) se estableció un cuadrante de muestreo de 15x10 m, los cuales tenían una pendiente menor a 4°. En cada uno de los cuadros se obtuvieron cinco muestras de suelo elegidas al azar de los cinco primeros centímetros de profundidad en las siguientes fechas.

**Tabla 1.** Fechas en el que se realizó la toma de muestras de suelo

| Día | Mes        | Año  | Época             |
|-----|------------|------|-------------------|
| 22  | Abril      | 1998 | Seca              |
| 02  | Julio      | 1998 | Inicio de Lluvias |
| 30  | Septiembre | 1998 | Lluvias           |
| 04  | Marzo      | 1999 | Seca              |



Las muestras fueron almacenadas en bolsas de polietileno negras a 4°C y trasladadas al laboratorio para el análisis de los parámetros físicos, químicos y la determinación de las tasas potenciales de mineralización e inmovilización en el laboratorio. De cada muestra obtenida se removió manualmente todo el material constituido por raíces, corteza y grava. Las cinco muestras de las siete parcelas se mezclaron perfectamente, para obtener una muestra compuesta de cada una de las parcelas, de ésta muestra se tomaron varias submuestras para realizar los análisis que se describen a continuación.

#### **5.4. Métodos analíticos: Análisis de laboratorio**

##### **5.4.1. Análisis físicos: pH y porcentaje de humedad**

El pH se determinó en 10 g de suelo (previamente tamizado, apertura de la malla de 2 mm) utilizando una relación 1:10 p/v en agua desionizada. El porcentaje de humedad del suelo se midió por medio del método gravimétrico (Anderson e Ingram, 1993).

##### **5.4.2. Determinación de la concentración de C, N y P total de nutrientes**

###### **5.4.2.1. Preparación de muestras**

Para el análisis de las formas totales de nutrientes del suelo se tomó una submuestra de 20 g de suelo de la muestra compuesta, la cual se secó a 50°C por 24 horas. Posteriormente, la muestra se molió en un mortero de ágata para homogeneizarla.

###### **5.4.2.2. Carbono, nitrógeno y fósforo totales**

Para cuantificar la concentración de carbono total se utilizó 10 mg de suelo molido el cual fue procesado en un Analizador de Carbono UIC, modelo CM5012

(método Coulombimétrico; Harris, 1992). Las concentraciones de nitrógeno y fósforo total fueron determinadas con 5 g de suelo molido, los cuales fueron tratadas previamente por digestión ácida (Macro-Kjeldahl) y los extractos leídos por colorimetría en un autoanalizador Technicon II (Technicon Industrial System 1977).

### **5.4.3. Determinación de concentraciones disponibles**

#### **5.4.3.1. Carbono disponible**

La determinación de carbono disponible se obtuvo por medio del método propuesto por Graeme et al. (1995). A partir de la concentración de C total determinado en el suelo, se calculó un equivalente de C total a 15 mg, los cuales se colocaron en tubos para centrifuga, adicionando 25 mL de  $\text{KMnO}_4$  333 mM, se agitaron a 12 rpm durante una hora. Posteriormente, se centrifugaron a 2000 rpm durante 5 minutos. El sobrenadante se filtró con fibra de vidrio y se hizo una dilución 1:250 en agua desionizada. Las diluciones se leyeron en un espectrofotómetro a 565 nm. El C oxidado se estimó mediante los cambios en la concentración de  $\text{KMnO}_4$  333 mM, suponiendo que se consume 1 mM de  $\text{KMnO}_4$  por cada 0.75 mM ó 9 mg de C. Los resultados se expresan como mg de C  $\text{g}^{-1}$  de suelo y se calcularon con la siguiente ecuación:

$$C_{\text{dis}} = ((B-M)*9)/\text{peso en g}$$

Donde:

B = es la concentración del  $\text{KMnO}_4$  del Blanco

M = es la concentración de la muestra

P = peso en gramos de la muestra seca

#### **5.4.3.2. Carbono microbiano**

La concentración de carbono microbiano se determinó con base en la técnica de fumigación y extracción directa (Jordan y Beare, 1991; Vance *et al.*,

1987; Jenkinson y Ladd, 1981). Se utilizaron 20 g de suelo (muestra compuesta) tanto para las muestras fumigadas y las no fumigadas. Las muestras se fumigaron con 80 mL de  $\text{CHCl}_3$  (99.9% de pureza), aplicando vacío durante 45 minutos y se incubaron por 24 horas a temperatura constante  $25^\circ\text{C}$ . Tanto para las muestras no fumigadas (control), como para las fumigadas se extrajo el C microbiano con 80 mL  $\text{K}_2\text{SO}_4$  0.5 M, se agitaron por 30 minutos y el extracto resultante se filtró con papel Whatman del No. 42, el análisis de los extractos se realizó por medio de Coulombimetría en un Analizador de Carbono UIC (CM5012).

Para el cálculo total de carbono microbiano se utilizó la siguiente ecuación:

$$C = (F_c - N_{F_c}) / K_{ec}$$

Donde:

- $F_c$  = La concentración de C extractable de las muestras fumigadas
- $N_{F_c}$  = La concentración de C extractable de las muestras no fumigadas
- $K_{ec}$  = está definido como la eficiencia de la extracción con  $\text{K}_2\text{SO}_4$  (Jordan y Beare, 1991), utilizando el valor de 0.33 propuesto por Jenkinson (1987)

#### 5.4.3.3. Nitrógeno microbiano

La concentración de nitrógeno microbiano se determinó utilizando la técnica de fumigación y extracción directa (Brookes *et al.*, 1985). Se utilizaron 20 g de suelo de la muestra compuesta por parcela, tanto para las muestras fumigadas como las no fumigadas. Las muestras se fumigaron con 80 mL  $\text{CHCl}_3$  (99.9% de pureza), aplicando vacío durante 45 minutos y se dejaron en incubación por 24 horas a temperatura constante  $25^\circ\text{C}$ , posteriormente se hizo la extracción con 80 mL  $\text{K}_2\text{SO}_4$  0.5 M, tanto para las muestras fumigadas y las no fumigadas (control). El extracto resultante se agitó durante 30 minutos y posteriormente se filtró con papel Whatman del No. 1, de éste se utilizaron 30 mL, al que se le agregaron 0.6 mL de  $\text{Cu}_2\text{SO}_4$  y se sometió a una digestión ácida. El extracto resultante se filtró con papel Whatman del No. 1 y se determinó el  $N_t$  utilizando un analizador

colorimétrico automatizado (Technicon Industrial System, 1977).

Los cálculos realizados fueron:

$$BN = (Fn - NFn) / Ken$$

Donde:

BN = Nitrógeno microbiano

Fn = La concentración de N en las muestras fumigadas

NFn = La concentración de N en las muestras no fumigadas

Ken = Los valores de (0.57) son la eficiencia de extracción de N microbiano propuesto por Jenkinson (1987).

#### **5.4.3.4. Nitratos y Amonio**

La concentración de  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NH}_4^+$  se determinó mediante el procedimiento de Maynard y Kalra (1993): se pesaron 5 g de suelo de cada muestra compuesta por parcela y la extracción se realizó con una solución de 2 M KCl, la cual se filtró con papel Whatman 42. Los extractos se leyeron siguiendo los procedimientos rutinarios del autoanalizador Technicon II (Technicon Industrial System, 1977).

#### **5.4.4. Tasas potenciales de inmovilización y mineralización microbiana**

##### **5.4.4.1. Incubación de la muestra**

Las tasas potenciales de inmovilización de C y N, y de mineralización de C y N, se realizaron por medio de una incubación en el laboratorio. Para ello, se pesaron 100 g de suelo de las muestras, sin secar ni tamizar, y se colocaron en tubos de PVC (3.5 cm de diámetro x 10 cm de altura) previamente sellados en su parte inferior con una malla de nylon (apertura de la malla  $>0.17$  mm): para evitar la pérdida de suelo en los tubos. Las muestras se humedecieron con agua

desionizada a capacidad de campo y se colocaron dentro de frascos de 1 L con cierre hermético, colocando dentro de éste un vial con 10 mL de 1 N de NaOH. Posteriormente, se dejaron incubar a temperatura constante de 25°C durante 30 días, los suelos se mantuvieron a capacidad de campo, agregándoles agua desionizada cada ocho días.

#### **5.4.4.2. Tasa potencial de mineralización de carbono y nitrógeno**

Para medir la tasa de mineralización de C, se colocaron en un vial con 10 mL de hidróxido de sodio 0.5 N dentro de los frascos con las muestras, para que ésta solución atrapara el CO<sub>2</sub> producido por la actividad microbiana. Los viales fueron cambiados periódicamente (cada ocho días); el CO<sub>2</sub> producido se precipitó por medio de 1.5 M de BaCl<sub>2</sub> y titulados con ácido clorhídrico 0.5 N. La tasa neta de mineralización de C fue la sumatoria de los valores obtenidos por titulación de C cada ocho días, durante toda la incubación, dividida por el peso seco de la muestra y por los 30 días que duró ésta.

Después de la incubación, al suelo se le determinaron las concentraciones de nitratos y amonio con los procedimientos descritos en la sección 5.4.3.4. Las tasas de amonificación y nitrificación se estimaron con la concentración de amonio y nitrato de las muestras después de incubar, menos la concentración de amonio y nitrato de las muestras antes de incubar, respectivamente. La mineralización potencial neta de N se calculó como la suma de las diferencias de la concentración NH<sub>4</sub><sup>+</sup> y NO<sub>3</sub><sup>-</sup> de las muestras incubadas y no incubadas.

#### **5.4.4.3. Tasa neta de inmovilización microbiana de carbono y nitrógeno**

La tasa neta de inmovilización de C y N en la biomasa microbiana se estimó como la diferencia de la concentración de C y N microbiano al final de la

incubación de 30 días, menos la concentración de C y N microbiano de las muestras sin incubar. Cuando los valores fueron negativos, significó que existió mineralización de C y N de la biomasa microbiana.

#### **5.4.4.4. Determinación del cociente metabólico ( $qCO_2$ )**

Este cociente es un índice de la eficiencia metabólica de la comunidad microbiana del suelo, ya que establece la relación entre el C utilizado para gasto metabólico ( $CO_2-C$ ) y el C utilizado para producir biomasa microbiana (C microbiano). Si el valor es mayor a uno, significa que las poblaciones microbianas tienen una eficiencia metabólica baja. Se utilizó el cociente propuesto por Anderson y Domsch (1990), el cual se estima como la cantidad total de  $CO_2-C$  producido por la respiración microbiana durante la incubación (30 días), dividido entre la concentración de C microbiano al final de la incubación.

#### **5.4.4.5. Análisis de micro-agregados y macro-agregados**

Las muestras de suelo se separaron en dos tamaños de agregados: macro-agregados ( $>250 \mu m$ ) y micro-agregados ( $<250 \mu m$ ) (Tisdall, 1994) utilizando el método propuesto por Elliott (1986). Para ello se utilizaron 100 g de la muestra compuesta de suelo sin secar, ni tamizar, a la cual se le removieron manualmente las raíces y material vegetal. El suelo se secó a  $50^\circ C$  por 24 horas y luego se humedeció con agua desionizada por capilaridad, en un tamiz de apertura de malla de  $50 \mu m$  a temperatura ambiente por seis horas. Posteriormente, se procedió a la separación de las fracciones, moviendo manualmente en agua desionizada el tamiz de  $250 \mu m$  durante 15 minutos. Las partículas o materiales orgánicos suspendidos fueron removidos de la superficie del agua con una esponja de polipropileno. El material remanente sobre el tamiz correspondió a los macro-agregados ( $>250 \mu m$ ), éste fue lavado y secado a  $50^\circ C$  durante 48 horas. Los micro-agregados ( $<250 \mu m$ ) fueron recuperados por centrifugación a 5000 rpm

durante cinco minutos y secados a 50°C por 48 horas. Las muestras secas de ambas fracciones de agregados fueron pesadas y almacenadas para los correspondientes análisis químicos. A estas muestras se les determinaron las concentraciones de C, N y P totales, y C disponible con las técnicas antes descritas.

Los pesos secos de los macro-agregados se ajustaron por arenas de acuerdo al método propuesto por Elliott *et al.* (1991). Para ello, se pesaron 2 g de muestra a la que se le agregó 15 mL de una solución de hexametáfosfato de sodio al 5% y se dejaron en agitación durante 24 horas. Posteriormente, la muestra se pasó por un tamiz de 53  $\mu\text{m}$ . El material retenido en el tamiz correspondió a las arenas, se recuperó por lavado con agua desionizada y se secó a peso constante a 25°C por 24 horas. El contenido de arenas fue restado a la cantidad de suelo asociado a los macro-agregados.

## **5.5. Análisis Estadísticos**

Todas las variables obtenidas fueron sujetas a un análisis de varianza de una vía con medidas repetidas en el tiempo ( $n=7$ ). La estimación de la probabilidad del rechazo de la hipótesis nula, fue corregida con el método de Greenhouse-Geisser para el factor de tiempo. Los análisis se realizaron con el paquete estadístico SYSTAT 5.0 para Windows (SYSTAT Inc. 1990–1992) y STATISTIX. Cuando el ANOVA indicó un efecto significativo, las diferencias entre los valores promedio se probaron con la prueba de Tukey. El análisis del porcentaje de masa de suelo en los agregados y para el porcentaje de humedad, se utilizó un análisis de varianza no paramétrico Kruskal-Wallis. Se realizaron análisis de correlación de Pearson entre los valores iniciales de C y N microbiano con sus respectivas tasas de inmovilización y mineralización (por ejemplo, C microbiano inicial con tasa neta de inmovilización de C microbiano).

Se hicieron regresiones lineales entre el  $q\text{CO}_2$  como variable independiente y como variables dependientes: la tasa neta de mineralización de nitrógeno, tasa neta de amonificación y tasa neta de nitrificación.

## 6. RESULTADOS

### 6.1. Valores pH y humedad del suelo

En la tabla 2 se muestran los valores del pH y la humedad del suelo en las distintas fechas de muestreo. El pH fue neutro a ligeramente alcalino, teniendo valores entre 7.1-7.9 y no se presentaron diferencias entre las fechas de muestreo. En cambio, el porcentaje de humedad del suelo sí presentó diferencias estacionales ( $p < 0.0001$ ), teniendo el valor más alto durante la temporada de lluvias (septiembre 1998) y los valores más bajos en los meses secos (abril de 1998 y marzo 1999) del año de muestreo.

**Tabla 2.** Parámetros del del pH, porcentaje de humedad del suelo, carbono total ( $\mu\text{g C g}^{-1}$ ), nitrógeno total ( $\mu\text{g N g}^{-1}$ ), fósforo total ( $\mu\text{g P g}^{-1}$ ) y los cocientes C:N, C:P y N:P ( $n=7$ ). Valores de cada parámetro con letras similares no difirieron significativamente con la prueba de Tukey ( $p=0.05$ ). Promedio y error estándar (entre paréntesis).

| Parámetro         | Abril 1998                     | Julio 1998                     | Septiembre 1998                | Marzo 1999                     |
|-------------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|
| pH                | 7.1 <sup>a</sup><br>(0.07)     | 7.5 <sup>a</sup><br>(0.16)     | 7.1 <sup>a</sup><br>(0.13)     | 7.9 <sup>a</sup><br>(0.13)     |
| Humedad del suelo | 2.4 <sup>b</sup><br>(0.9)      | 6.2 <sup>ab</sup><br>(0.5)     | 11.6 <sup>a</sup><br>(1.7)     | 1.7 <sup>b</sup><br>(0.4)      |
| Carbono total     | 30,600 <sup>a</sup><br>(3,470) | 25,740 <sup>a</sup><br>(2,415) | 23,160 <sup>a</sup><br>(1,993) | 32,100 <sup>a</sup><br>(3,325) |
| Nitrógeno total   | 1,280 <sup>a</sup><br>(104)    | 1,150 <sup>a</sup><br>(106)    | 1,060 <sup>a</sup><br>(60)     | 1,150 <sup>a</sup><br>(115)    |
| Fósforo total     | 320 <sup>a</sup><br>(113)      | 290 <sup>a</sup><br>(133)      | 390 <sup>a</sup><br>(85)       | 310 <sup>a</sup><br>(135)      |
| C:N               | 25.1 <sup>a</sup><br>(4.0)     | 22.6 <sup>a</sup><br>(1.2)     | 21.7 <sup>a</sup><br>(1.0)     | 27.9 <sup>a</sup><br>(1.8)     |
| C:P               | 95 <sup>a</sup><br>(13)        | 88 <sup>a</sup><br>(8)         | 59 <sup>a</sup><br>(9)         | 103 <sup>a</sup><br>(12)       |
| N:P               | 4.0 <sup>a</sup><br>(0.4)      | 3.9 <sup>a</sup><br>(0.3)      | 2.7 <sup>a</sup><br>(0.4)      | 3.7 <sup>a</sup><br>(0.4)      |





BIBLIOTECA  
INSTITUTO DE ECOLOGIA  
*UNAM*

## **6.2. Concentraciones de carbono, nitrógeno y fósforo totales**

Los contenidos totales de C ( $p=0.13$ ), N ( $p=0.53$ ) y P ( $p=0.33$ ) del suelo no fueron afectados por la estacionalidad, confirmado por los siguientes cocientes C:N ( $p=0.24$ ), C:P ( $p=0.59$ ) y N:P ( $p=0.26$ ) los cuales tampoco cambiaron por la estacionalidad. Sin embargo, la tendencia para dos elementos fue que el valor más alto se presentó en la estación seca (abril 1998 y marzo de 1999), mientras que los valores más bajos fueron durante la temporada de lluvias (julio 1998 y septiembre de 1998, Tabla2).

## **6.3. Concentraciones de carbono y nitrógeno microbianos**

### **6.3.1 Cambios estacionales de las concentraciones microbianas**

En la tabla 3 se presentan los cambios estacionales de las concentraciones de C y N microbianos y C disponible en el suelo. A diferencia de las concentraciones microbianas, el carbono disponible no presentó cambios significativos entre fechas ( $p=0.39$ ), pero su valor más alto fue en abril de 1998 (secas), representando el 4% del carbono total. En el mes de marzo de 1999 el carbono microbiano fue significativamente ( $p<0.0001$ ) más alto que las otras tres fechas, llegando a representar el 11% del C total del suelo. La correlación entre el C microbiano y el C disponible no fue significativa ( $p=0.29$ ). El nitrógeno microbiano no fue afectado significativamente por la estacionalidad ( $p=0.37$ ), teniendo los valores más bajos en abril, representando sólo el 3% del nitrógeno total llegando al 9% en el mes de marzo de 1999. A pesar de que la diferencia entre fechas del cociente  $C_{mic}:N_{mic}$  no fue significativo ( $p=0.63$ ), el valor más alto correspondió al mes de septiembre, debido a que el N microbiano fue menor con relación al C microbiano.

**Tabla 3.** Parámetros de las concentraciones microbianas y disponibles del suelo: Carbono disponible ( $\mu\text{g Cdis g}^{-1}$ ), Cociente Carbono disponible:Carbono total, Carbono microbiano ( $\mu\text{g Cmic g}^{-1}$ ), Nitrógeno microbiano ( $\mu\text{g Nmic g}^{-1}$ ), Nitratos ( $\mu\text{g NO}_3^- \text{ g}^{-1}$ ), Amonio ( $\mu\text{g NH}_4^+ \text{ g}^{-1}$ ), cociente Cmic:Nmic, cociente Cmic:C total, cociente Nmic:N total, cociente Amonio:Nitratos, cociente Nitrógeno mineral:Nitrógeno total (n=7). Valores con letras similares no difirieron significativamente con la prueba de Tukey ( $p=0.05$ ). Promedio y error estándar (entre paréntesis).

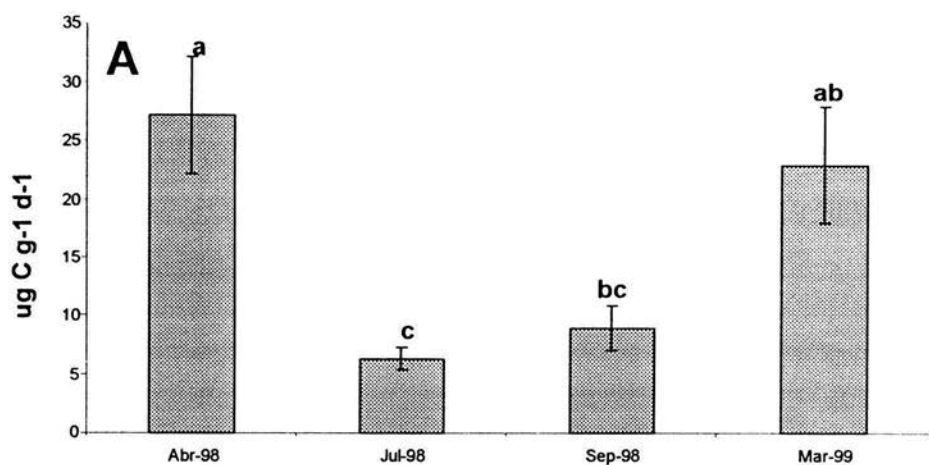
| Parámetro  | Abril 1998                  | Julio 1998                  | Septiembre 1998             | Marzo 1999                  |
|--|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| C disponible   | 1,150<br>(187)              | 953<br>(84)                 | 956<br>(1556)               | 813<br>(82)                 |
| C disponible: C total  | 0.045                       | 0.039                       | 0.047                       | 0.026                       |
| C microbiano   | 1,312 <sup>b</sup><br>(137) | 1,756 <sup>b</sup><br>(129) | 1,300 <sup>b</sup><br>(123) | 3,090 <sup>a</sup><br>(189) |
| N microbiano   | 65 <sup>a</sup><br>(21)     | 68 <sup>a</sup><br>(8)      | 52 <sup>a</sup><br>(24)     | 85 <sup>a</sup><br>(12)     |
| NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>                                     | 1.5 <sup>bc</sup><br>(0.6)  | 8.6 <sup>a</sup><br>(1.2)   | 4.3 <sup>ab</sup><br>(0.4)  | 0.96 <sup>c</sup><br>(0.2)  |
| NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>                                     | 11.9 <sup>b</sup><br>(1.6)  | 4.2 <sup>c</sup><br>(0.9)   | 4.5 <sup>c</sup><br>(1.0)   | 27.2 <sup>a</sup><br>(4.5)  |
| Cmic:Nmic  | 25.5 <sup>a</sup><br>(6.7)  | 27.8 <sup>a</sup><br>(3.2)  | 25 <sup>a</sup><br>(27.1)   | 43.3 <sup>a</sup><br>(6.7)  |
| Cmic:Ct  | 0.04 <sup>b</sup><br>(0.01) | 0.07 <sup>b</sup><br>(0.00) | 0.06 <sup>b</sup><br>(0.01) | 0.10 <sup>a</sup><br>(0.01) |
| Nmic:Nt  | 0.03<br>(0.01)              | 0.05<br>(0.01)              | 0.04<br>(0.01)              | 0.05<br>(0.01)              |
| NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> :NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>       | 11.7 <sup>b</sup><br>(2.1)  | 0.56 <sup>b</sup><br>(0.2)  | 1.14 <sup>b</sup><br>(0.3)  | 36.0 <sup>a</sup><br>(10.9) |
| (NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> +NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> )/Nt | 0.01 <sup>b</sup>           | 0.00001 <sup>b</sup>        | 0.00001 <sup>b</sup>        | 0.03 <sup>a</sup>           |

Las concentraciones inorgánicas del N también fueron afectadas significativamente por la estacionalidad ( $p>0.001$  para ambos NO<sub>3</sub><sup>-</sup> y NH<sub>4</sub><sup>+</sup>). En el inicio de secas (marzo de 1999) se presentaron los valores mayores de amonio, mientras que para los nitratos fue en la temporada de lluvias (julio y septiembre de 1998). Esto sugiere que las interacciones involucradas en cada una de las

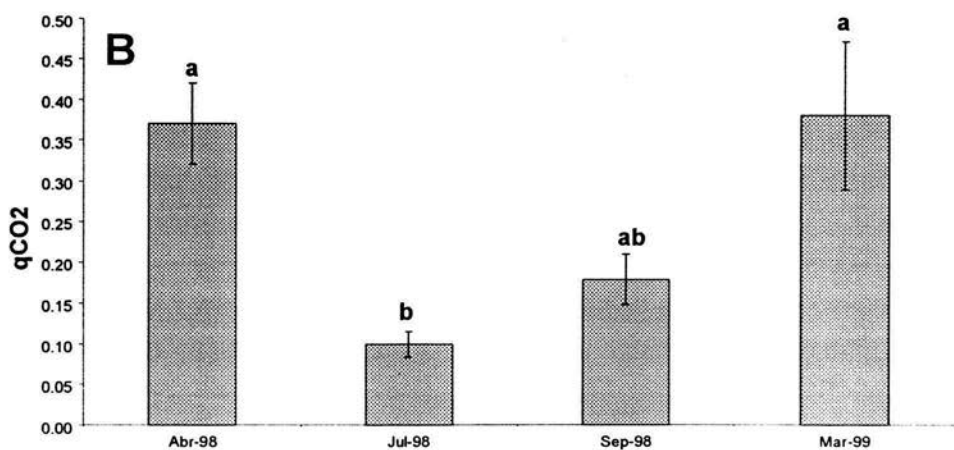
fracciones inorgánicas del nitrógeno fueron diferentes para la época de lluvias y secas, y se expresó en el cociente  $\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$  ( $p=0.02$ ), dominando el amonio en los meses de secas (abril 1998 y marzo 1999) y el nitrato al inicio de las lluvias. Con base en lo anterior, se puede decir que las concentraciones microbianas de N y del  $\text{NH}_4^+$  tuvieron un patrón parecido entre éstos siendo su máxima concentración a finales de un año muy húmedo (1998 y 1999) y los valores mínimos correspondieron a la época de lluvias del año (principalmente septiembre 1998).

### **6.3.2. Tasas de mineralización y de inmovilización microbiana**

En la figura 3a se presentan los valores de la tasa potencial de mineralización de C, donde se ve que los meses secos (27.2 y 22.9  $\mu\text{g C g}^{-1}\text{d}^{-1}$  para abril de 1998 y marzo de 1999, respectivamente) tuvieron una tasa potencial de mineralización cuatro veces más alta que al inicio de lluvias (julio con 6.3  $\mu\text{g C g}^{-1}\text{d}^{-1}$ ,  $p=0.0009$ ). Asimismo, la tasa neta de inmovilización de C microbiano fue afectada por la estacionalidad ( $p<0.0001$ ), teniendo su mayor valor en secas (803  $\mu\text{g C g}^{-1}$  en abril de 1998, Figura 4a) y presentando incluso mineralización del C microbiano al inicio de la temporada de secas (-1,348  $\mu\text{g C g}^{-1}$  en marzo de 1999, Figura 4a). Relacionando la inmovilización neta del C microbiano con su gasto metabólico (tasa de mineralización de C), encontramos que el cociente metabólico más eficiente (bajos valores de  $q\text{CO}_2$ ) fue en el mes de julio ( $p=0.002$ , Figura 3b). Las fechas con mayor y menor tasa neta de inmovilización microbiana (abril de 1998 y marzo de 1999, respectivamente, Figura 4a) correspondieron a la mayor y menor cantidad de C lábil (Tabla 3), pero la correlación entre ambas variables no fue significativa ( $p=0.13$ ). Sin embargo, la concentración de C microbiano inicial sí se correlacionó negativamente ( $r^2= -0.77$ ,  $p<0.0001$ ) con la tasa neta de inmovilización de C pero no con la tasa potencial de mineralización de C ( $p=0.17$ ). Estos datos sugieren, que la tasa neta de inmovilización de C depende del tamaño de las poblaciones microbianas más que su eficiencia metabólica, ya que a valores bajos de C microbiano se favorecerá la inmovilización del C, independientemente de su gasto metabólico.

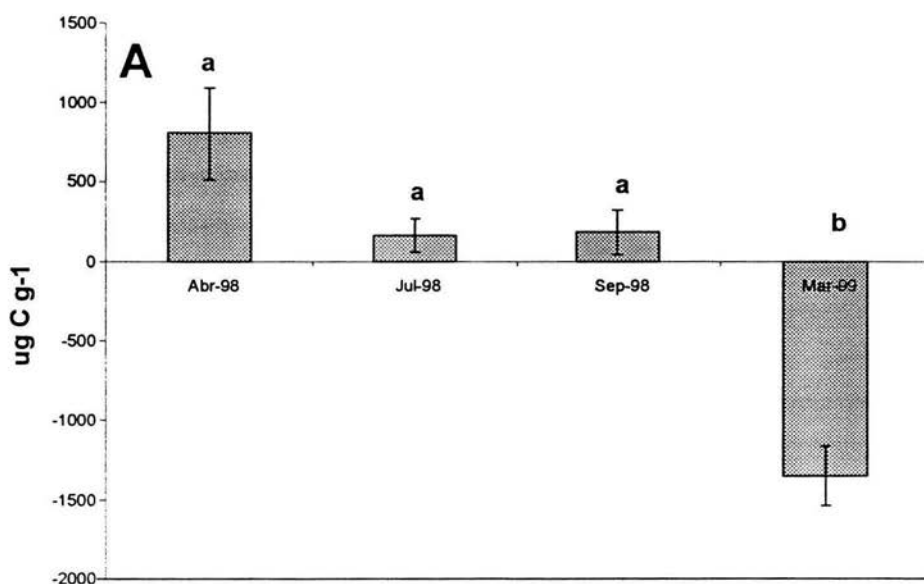


**Figura 3a.** Cambios estacionales de la tasa potencial de mineralización de C ( $\mu\text{g C g}^{-1}\text{d}^{-1}$ ). Las líneas verticales en las barras representan un error estándar. Barras que tengan letras similares, no difirieron significativamente con la prueba de Tukey ( $p=0.05$ ).

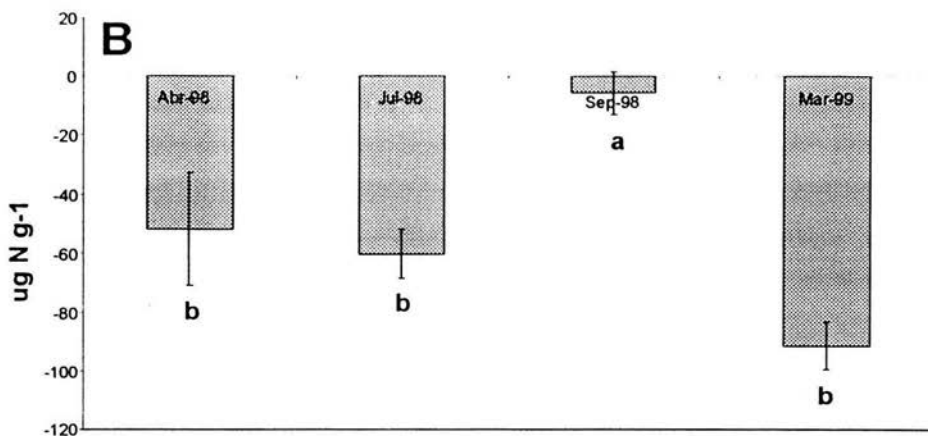


**Figura 3b.** Cociente metabólico ( $q\text{CO}_2$ ). Las líneas verticales en las barras representan un error estándar. Barras que tengan letras similares, no difirieron significativamente con la prueba de Tukey ( $p=0.05$ ).

En la figura 4b se presentan los datos de inmovilización neta de N, donde se observa que en todas las fechas existió mineralización de N de la biomasa microbiana (valores negativos), presentando el valor más pronunciado en el mes de marzo de 1999 (secas) y el valor menos pronunciado fue en septiembre de 1998 presentando diferencias significativas ( $p=0.0001$ ). Al igual que el C microbiano, la concentración de N microbiano inicial se correlacionó negativamente ( $r^2=-0.97$ ,  $p<0.0001$ ) con la tasa neta de inmovilización de N, por lo que a mayor cantidad de N en la biomasa microbiana se presentó una mayor liberación de N microbiano. Asimismo, la tasa de mineralización neta de nitrógeno no se correlacionó con la cantidad de N en la biomasa microbiana.



**Figura 4a.** Cambios estacionales de la tasa neta de inmovilización de C microbiano ( $\mu\text{g C m}^{-1}$ ). Las líneas verticales en las barras representan un error estándar. Barras que tengan letras similares, no difirieron significativa con la prueba de Tukey ( $p=0.05$ ).

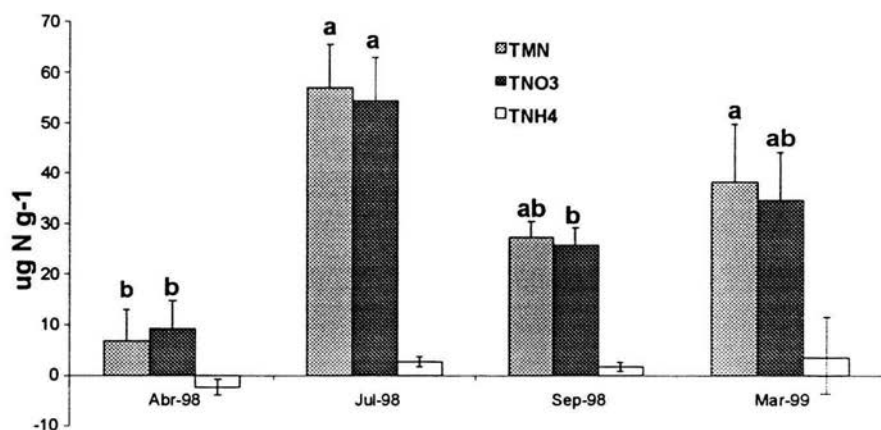


**Figura 4b.** Tasa neta de inmovilización de nitrógeno microbiano ( $\mu\text{g Nmic g}^{-1}$ ). Las líneas verticales en las barras representan un error estándar. Barras que tengan letras similares, no difirieron significativa con la prueba de Tukey ( $p=0.05$ ).

La tasa neta de mineralización dependió básicamente de la nitrificación (Figura 5), ya que la tasa neta de amonificación fue menor a  $3.4 \mu\text{g NH}_4^+ \text{g}^{-1}$ , incluso siendo negativa en secas (abril de 1998). En cambio, la tasa neta de nitrificación siguió el patrón de la tasa neta de mineralización de N: el máximo valor correspondió al inicio de lluvias ( $54 \mu\text{g NO}_3^- \text{g}^{-1}$  en julio de 1998) y el valor más bajo fue en secas ( $9.1 \mu\text{g NO}_3^- \text{g}^{-1}$  en abril de 1998,  $p=0.002$ ). Por ello es que la incorporación más importante de formas inorgánicas de N se presentó al inicio de lluvias (julio de 1998).

El N en la biomasa microbiana es una fuente importante de las formas inorgánicas de N, principalmente nitratos. Sin embargo, las muestras de secas (abril de 1998) no confirman este patrón, ya que los valores de la tasa neta de nitrificación fue alto (Figura 5) y los valores de la mineralización del N de la biomasa microbiana fueron bajos (Figura 4b). Para dar una explicación a estos resultados, se hizo una regresión lineal entre la eficiencia metabólica ( $q\text{CO}_2$ ) y la tasa neta de nitrificación (Figura 6), donde se encontró una correlación débil, pero

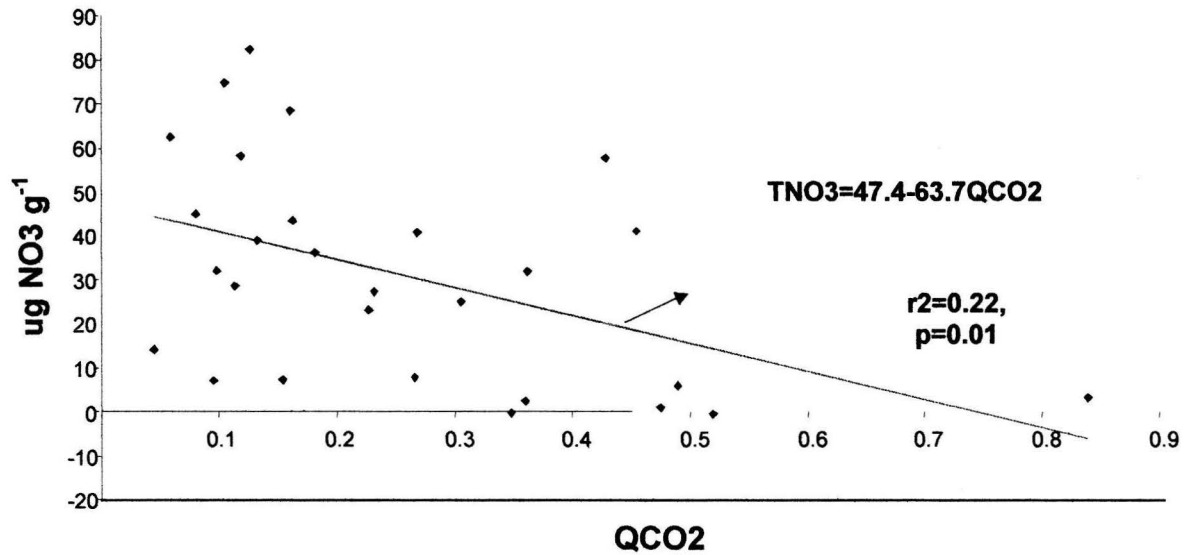
significativa ( $p=0.01$ ). En contraste, la correlación entre  $qCO_2$  y la tasa neta de amonificación no fue significativa ( $p=0.32$ ). Lo anterior sugiere que la eficiencia metabólica microbiana afecta débilmente a la tasa neta de nitrificación. En el mes de abril de 1998 y marzo 1999 se encontró la eficiencia metabólica más baja (altos valores de  $qCO_2$ , Figura 3b).



**Figura 5.** Cambios estacionales de la tasa neta de mineralización de nitrógeno (TMN  $\mu\text{g N g}^{-1}$ ), tasa de amonificación ( $\text{TNH}_4^+$   $\mu\text{g NH}_4^+ \text{g}^{-1}$ ) y tasa de nitrificación ( $\text{TNO}_3^-$   $\mu\text{g NO}_3^- \text{g}^{-1}$ ). Las líneas verticales en las barras representan un error estándar. Para cada variable que tengan letras similares, no difirieron significativamente con la prueba de Tukey ( $p=0.05$ ), si las letras son diferentes indica que hay diferencias significativas.



Fe de errata: Ecuación completa de la figura 6



**Figura 6.** Regresión lineal entre el  $qCO_2$  y la Tasa de Nitrificación ( $TNO_3^-$ ) de las muestras de suelo colectadas en los meses de abril, julio, septiembre (1998) y marzo (1999).

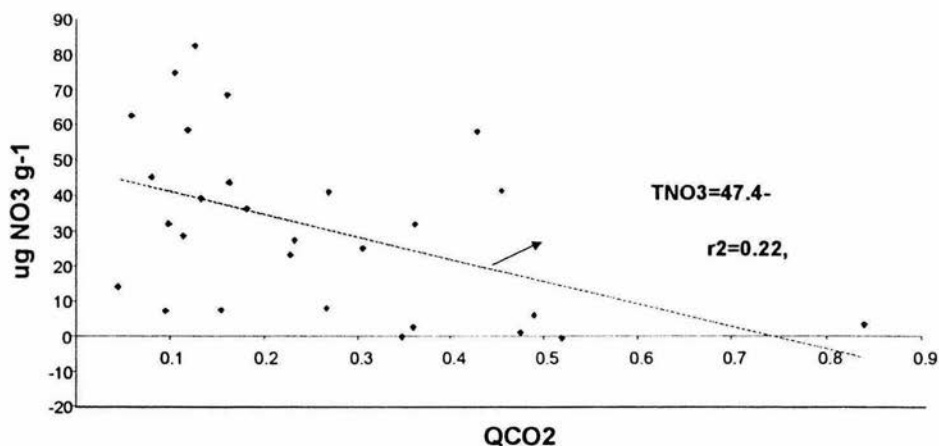
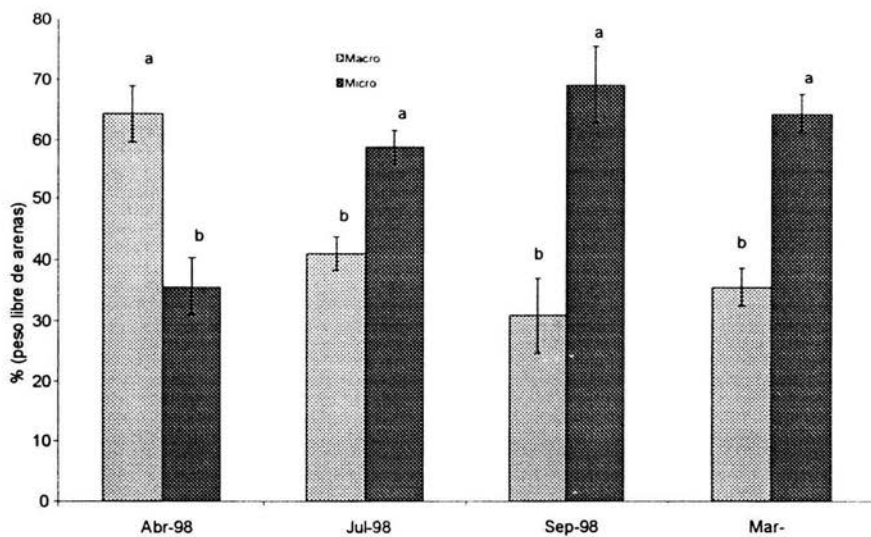


Figura 6. Regresión lineal entre el  $qCO_2$  y la Tasa de Nitrificación ( $TNO_3$ ) de las muestras de suelo colectadas en los meses de abril, julio, septiembre (1998) y marzo (1999).

#### 6.4. Dinámica de nutrientes asociados a micro-agregados y macro-agregados

##### 6.4.1. Distribución de masa del suelo entre las dos fracciones de agregados

La masa de las dos fracciones libres de arenas fue afectada por la estacionalidad ( $p < 0.0001$ ): las muestras de abril 1998 presentaron un mayor porcentaje de macro-agregados comparada con las muestras de las otras fechas en las que se presentó el patrón inverso en los micro-agregados. Esta última fracción dominó desde julio hasta marzo de 1999 (Figura7).



**Figura 7.** Cambios estacionales del porcentaje de la masa de suelo libres de arenas de micro-agregados (<250  $\mu\text{m}$ ) y macro-agregados (>250  $\mu\text{m}$ ). Las líneas verticales sobre las barras representan un error estándar. Barras que tengan letras similares, no difirieron significativamente con la prueba de Alfa ( $p=0.05$ )

## 6.5. Distribución de C, N y P entre las dos fracciones de agregados

En general, la concentración de C fue mayor en los macro-agregados que en los micro-agregados ( $p=0.08$ ), la concentración de N fue mayor en los micro-agregados ( $p=0.0001$ ) y no hubo diferencias en la concentración de P entre los dos tamaños de agregados ( $p=0.13$ ). Sin embargo, la concentración de C asociado a cada fracción no fue afectada por la estacionalidad ( $p=0.28$  y  $p=0.08$  para macro-agregados y micro-agregados, respectivamente), al igual que el P ( $p=0.81$  y  $p=0.98$  para macro-agregados y micro-agregados, respectivamente). En contraste, la concentración de N presentó cambios significativos en ambas fracciones (Tabla 3): las muestras de inicio de secas (marzo de 1999) presentaron mayor concentración de N que las muestras de secas asociada a los macro-agregados (abril de 1998,  $p=0.02$ ) y las muestras de secas (abril de 1998)

presentaron una menor concentración de N que las otras fechas asociada a los micro-agregados ( $p=0.0001$ ). Esto indica, que los valores más bajos de N fueron en secas en ambos tamaños de agregados. Como consecuencia, el cociente C:N fue afectado por la estacionalidad, presentando sus mayores valores en el mes de abril de 1998 (18.8 y 14.7 para macro-agregados y micro-agregados, respectivamente).

**Tabla 4.** Promedio y error estándar (entre paréntesis) de la concentración de las formas totales de carbono ( $\mu\text{g C g}^{-1}$ ), nitrógeno ( $\mu\text{g N g}^{-1}$ ), fósforo total ( $\mu\text{g P g}^{-1}$ ) y los cocientes C:N, C:P y N:P en los macro-agregados ( $>250 \mu\text{m}$ ) y micro-agregados ( $<250 \mu\text{m}$ ). Valores con letras similares no difirieron significativamente con la prueba de Tukey ( $p=0.05$ )

| Elemento y cocientes   | Abril 1998                     | Julio 1998                     | Septiembre 1998                | Marzo 1999                     |
|------------------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|
| <b>Macro-agregados</b> |                                |                                |                                |                                |
| Ct                     | 31,462 <sup>a</sup><br>(2,135) | 27,885 <sup>a</sup><br>(2,505) | 27,773 <sup>a</sup><br>(2,746) | 33,492 <sup>a</sup><br>(2,262) |
| Nt                     | 1,691 <sup>b</sup><br>(104)    | 2,546 <sup>ab</sup><br>(460)   | 2,562 <sup>ab</sup><br>(429)   | 3,357 <sup>a</sup><br>(262)    |
| Pt                     | 347 <sup>a</sup><br>(114)      | 575 <sup>a</sup><br>(218)      | 503 <sup>a</sup><br>(190)      | 496 <sup>a</sup><br>(135)      |
| Ct:Nt                  | 18.8 <sup>a</sup><br>(1.3)     | 12.4 <sup>b</sup><br>(2.2)     | 12.6 <sup>ab</sup><br>(1.8)    | 10.2 <sup>b</sup><br>(2.5)     |
| Ct:Pt                  | 132 <sup>a</sup><br>(26)       | 74 <sup>a</sup><br>(30)        | 90 <sup>a</sup><br>(4)         | 87 <sup>a</sup><br>(8)         |
| Nt:Pt                  | 6.7 <sup>a</sup><br>(1.1)      | 5.9 <sup>a</sup><br>(1.1)      | 6.9 <sup>a</sup><br>(0.4)      | 8.4 <sup>a</sup><br>(0.8)      |
| <b>Micro-agregados</b> |                                |                                |                                |                                |
| Ct                     | 31,375 <sup>a</sup><br>(3,463) | 22,934 <sup>a</sup><br>(3,530) | 21,198 <sup>a</sup><br>(3,690) | 30,514 <sup>a</sup><br>(2,051) |
| Nt                     | 2,113 <sup>b</sup><br>(171)    | 3,942 <sup>a</sup><br>(339)    | 4,100 <sup>a</sup><br>(369)    | 3,893 <sup>a</sup><br>(234)    |
| Pt                     | 605 <sup>a</sup><br>(167)      | 661 <sup>a</sup><br>(177)      | 650 <sup>a</sup><br>(89)       | 692 <sup>a</sup><br>(151)      |
| Ct:Nt                  | 14.7 <sup>a</sup><br>(0.7)     | 5.7 <sup>b</sup><br>(1.6)      | 6.1 <sup>b</sup><br>(0.5)      | 8 <sup>b</sup><br>(0.8)        |
| Ct:Pt                  | 76 <sup>a</sup><br>(17)        | 41 <sup>ab</sup><br>(18)       | 34 <sup>b</sup><br>(5)         | 51 <sup>ab</sup><br>(6)        |
| Nt:Pt                  | 5.2 <sup>a</sup><br>(1.2)      | 7.5 <sup>a</sup><br>(1.2)      | 6.9 <sup>a</sup><br>(1.1)      | 6.6 <sup>a</sup><br>(1.3)      |

## 7. Discusión

### 7.1. Concentraciones totales

Los resultados presentados en la Tabla 2 y descritos en la sección 6.1 y 6.2, muestran que no hubo cambios significativos a lo largo del ciclo estacional, para las concentraciones totales de nutrientes y el pH, lo cual indica que éstos almacenes no son sensibles a cambios drásticos como el manejo agropecuario en este sistema estudiado, aunque Gupta y Germida (1988), Singh y Singh (1995) y Elliott (1986) han reportado lo contrario, es decir, que los almacenes totales de C, N y P si son afectados en los ETE de la India. Los cocientes de los nutrientes totales del suelo encontrados en el presente trabajo fueron relativamente altos comparados con los reportados para un sitio en la India, (C:N= 21-28, C:P= 69-92 y N:P= 3-4; Tabla 2) y sólo el primer cociente fue superior a los descritos para un ecosistema tropical estacional de la India (C:N= 9-11, C:P= 61 y N:P= 4-7; Srivastava y Singh, 1991). Estos cocientes altos, representan altas tasas de recambio de C, N y P en el suelo, siendo necesaria una gran cantidad de carbono (energía) en el sistema, para permitir la disponibilidad del N y P, ya que éstos elementos tienen que ser biológicamente procesados (Neill et al., 1996). Los cambios drásticos como la roza, tumba y quema destruye los macro-agregados del suelo como ocurre en la región de Chamela (García-Oliva et al., 1999b), facilitando de esta manera una mayor tasa de mineralización de los compuestos orgánicos del suelo. La reducción de los mecanismos de protección de la MOS genera una reducción rápida de la misma después de la transformación de la selva. Por ejemplo, García-Oliva et al. (1994) reportan que se pierde el 35% de la MOS después de siete años de uso continuo de la pradera y resultados similares fueron reportados para praderas en la India por Srivastava y Singh (1989).

En cuanto a las concentraciones C, N y P totales los valores máximos de se encontraron para la época seca (marzo 1999) y los más bajos para la época de lluvias (septiembre 1998). Estos resultados son similares a lo descrito por varios

autores que mencionan que el flujo de C, N y P totales de la vegetación al suelo por vía de la hojarasca llega a un valor máximo durante el período seco, entre los meses de noviembre y febrero, acoplado al máximo de caída de hojas de las especies caducifolias en esta época (Maass *et al.*, 2000; Jaramillo y Sanford, 1995; Srivastava, 1992; Singh *et al.*, 1989). Esto genera una acumulación de los compuestos orgánicos durante los meses secos que se reduce durante la temporada de lluvias, favoreciendo la entrada de nutrientes disponibles para el crecimiento de las poblaciones microbianas y de las plantas (Maass *et al.*, 2000; Lodge *et al.*, 1994; Singh *et al.*, 1989). En estos ecosistemas existe una sincronía entre la actividad vegetal y la disponibilidad de agua, así como de la acumulación de nutrientes en compuestos solubles durante la estación seca (Campo, 1995). Estos ciclos se ven afectados marcadamente por fenómenos meteorológicos, como el evento La Niña, que generó lluvias copiosas excepcionales durante los meses de muestreo de 1998 y 1999 (Tiscareño y Báez, 2002). La estacionalidad es uno de los factores más importantes en los ETE, ya que produce ciclos de secado y humedecimiento del suelo, los cuales modifican el tamaño de las poblaciones microbianas y promueven los pulsos de liberación de nutrientes de origen microbiano potencialmente disponibles para las plantas y las poblaciones microbianas sobrevivientes (González, 1997). Si la disponibilidad de nutrientes es una limitante para el crecimiento de las plantas, entonces la sincronización entre la mineralización de los nutrientes y la absorción de éstos por las plantas, puede ser especialmente crítica para las plantas, pues éstas tienen que maximizar la toma de nutrientes del suelo y acumular los esenciales para su desarrollo, con mecanismos para evitar la competencia con las poblaciones microbianas o prevenir la pérdida de éstos, a través de los procesos del suelo (Lodge *et al.*, 1994). Con base en los resultados obtenidos para los almacenes totales de C, N y P podemos decir que la cuantificación de éstos, no resultaron ser indicadores adecuados para describir los procesos de degradación del sistema estudiado en este caso, por lo que parte de la primera hipótesis es rechazada.

## 7.2. Concentraciones de carbono y nitrógeno microbianos y disponibles

El balance entre la mineralización y la inmovilización microbianas de los nutrientes determina el flujo y disponibilidad de formas móviles de los nutrientes en el suelo. La biomasa microbiana es un importante agente de cambio por su actividad, ya que es la encargada de la liberación de los nutrientes a partir de los residuos y de la materia orgánica de los suelos, así como también representa un eslabón muy importante en la incorporación de elementos inorgánicos pasivos a elementos activos de varios nutrientes (Jarvis, 1996).

Algunos trabajos entre los que destacan el de Jaramillo y Sanford (1995), Lodge *et al.* (1994), Raghubanshi *et al.* (1990), Singh *et al.* (1989) y Jenkinson y Ladd, (1981) han propuesto que la biomasa microbiana del ETE es la fuente principal de nutrientes para el crecimiento de las plantas al inicio de la temporada de lluvias, así como un mecanismo importante de protección de nutrientes disponibles durante la estación seca. Es así, que la concentración más alta de C, N y P microbianos se presenta durante la estación seca, mientras que los valores más bajos se encuentran en la estación húmeda, cuando el crecimiento de las plantas es más activo y la mineralización del N y P es alta. Sin embargo, la dinámica de las poblaciones microbianas se ve altamente afectada al ser transformada la selva a pradera, reduciendo su biomasa y por tanto, la disponibilidad de macro nutrientes en el suelo (Prasad *et al.*, 1994; Basu y Behera, 1993). Por ejemplo, Srivastava y Singh (1991) mencionan que la transformación de bosques tropicales caducifolios a tierras para arado y pradera, ha dado lugar a la pérdida de un 59% del carbono de origen microbiano.

Los valores encontrados en el presente trabajo presentan el mismo patrón descrito por los autores anteriores, con las concentraciones más altas de C (3,213  $\mu\text{g C g}^{-1}$ ) y N (100  $\mu\text{g N g}^{-1}$ ) microbiano en la época seca (marzo de 1999) y los valores más bajos en la época húmeda (septiembre de 1998, C:1300  $\mu\text{g C g}^{-1}$  y N:52  $\mu\text{g N g}^{-1}$ ). Al igual que los cocientes de nutrientes de las concentraciones totales, el cociente  $C_{mic}:N_{mic}$  (21-42) fue relativamente alto comparado con el

reportado para un ETE en la India (Cmic:Nmic:7.4-13.1; Srivastava, 1992). Esto sugiere que la inmovilización de C y N por la biomasa microbiana es mayormente afectada en los suelos de la pradera estudiada, que en aquellos de las praderas de la India, y que la biomasa microbiana total cambia rápidamente en respuesta directa a la disponibilidad de humedad en el suelo (Lodge et al., 1994).

Los contenidos de  $\text{NO}_3^-$  fueron mayores en la época de lluvias (julio y septiembre 1998;  $4\text{--}7 \mu\text{g NO}_3^- \text{ g}^{-1}$ ) y menores en la época de secas ( $0.9\text{--}1.5 \mu\text{g NO}_3^- \text{ g}^{-1}$ ). Asimismo, la concentración más alta de  $\text{NH}_4^+$  se detectó en la época de secas ( $11.9$  y  $27.2 \mu\text{g NH}_4^+ \text{ g}^{-1}$ , para abril de 1998 y marzo de 1999, respectivamente) y la más baja en lluvias ( $4\text{--}4.5 \mu\text{g NH}_4^+ \text{ g}^{-1}$ ). Lo anterior nos indica que en la época de lluvias domina la nitrificación, mientras que en la época de secas dominan los procesos de amonificación. Un patrón parecido es el descrito por Raghubanshi (1991) para suelos de la India, en el que se menciona que existe una estrecha relación en la dinámica de los nutrientes con la variación estacional, principalmente con la temperatura y la humedad. Por ejemplo, el valor más alto del cociente  $\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$  se presentó en la época seca ( $11.7\text{--}36$ ), lo cual indica que el  $\text{NH}_4^+$  acumulado durante la época seca es rápidamente transformado a  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NO}_2^-$ ,  $\text{N}_2\text{O}$  ó  $\text{N}_2$ , favoreciendo la desnitrificación y por lo tanto, existiendo pérdida del N del suelo por vía atmosférica (Jarvis, 1996; García-Méndez *et al.*, 1991). En cambio, el incremento del  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  durante el período de secas puede ser debido a la liberación de amonio libre y la mineralización de formas orgánicas disponibles, como los aminoácidos (Singh *et al.*, 1991).

Los valores encontrados en las tasas potenciales de inmovilización ( $803 \mu\text{g C g}^{-1}$  en abril de 1998;  $165 \mu\text{g C g}^{-1}$  en julio de 1998,  $187 \mu\text{g C g}^{-1}$  septiembre 1998 y  $-1,348 \mu\text{g C g}^{-1}$  en marzo de 1999) y mineralización ( $272 \mu\text{g C g}^{-1}$  en abril de 1998,  $6.3 \mu\text{g C g}^{-1}$  en julio de 1998;  $8.96 \mu\text{g C g}^{-1}$  en septiembre de 1998 y  $22.92 \mu\text{g C g}^{-1}$  en marzo de 1999) bajo condiciones de laboratorio que se realizaron en el presente trabajo; demuestran que durante la época de lluvias tiende a dominar la tasa potencial de mineralización de nutrientes sobre la inmovilización microbiana y durante la época de secas se da el patrón inverso.



Esto nos sugiere que la estacionalidad en este tipo de ecosistemas, es un importante factor que regula la mineralización e inmovilización -acumulación por las bacterias de C, N y P-, ya que la estructuración de las comunidades microbianas se ve influida por quiénes llegan primero al sistema, a partir de sus relaciones funcionales, su adaptación al medio, siendo indispensables para la disponibilidad y reciclaje de nutrientes en las comunidades vegetales

Lo que sugiere que cuando los bosques son transformados a praderas, ocurren cambios importantes en la mineralización neta del N y las tasas de nitrificación, con repercusiones significativas en la biogeoquímica del nitrógeno. Con base en los resultados descritos anteriormente, podemos decir que las formas disponibles y microbianas de los nutrientes resultaron ser un mejor indicador sobre la disponibilidad y reciclaje de nutrientes en este sistema. Asimismo, esto nos sugiere que las formas disponibles y microbianas son sensibles a los cambios estacionales y al manejo agropecuario del sistema estudiado, ya que para los almacenes totales no se cumplió, pues al parecer éstos no fueron afectados por los cambios producidos en este sistema.

### **7.3. Distribución de nutrientes en los macro-agregados y micro-agregados del suelo**

El manejo de los suelos es la mayor causa de la reducción de los macro-agregados del suelo, cuando los ecosistemas naturales son transformados a sistemas agrícolas y agropecuarios (Woomer *et al.*, 2000; Lal, 2000; Gupta y Germida, 1988; Elliot, 1986;). En el presente trabajo se encontró que el valor más alto de macro-agregados (64% en el mes de abril) fue menor a los valores reportados para suelos de selva, sin perturbar en el mismo sitio de estudio (>80%; García-Oliva y Paz, 2001; García-Oliva *et al.*, 1999a). García-Oliva *et al.* (1999a) mencionan que durante la quema no se rompen los macro-agregados, pero sí se pierden los mecanismos que los estabilizan, debido a la volatilización del C durante la quema. Por lo que en la primera temporada húmeda, los macro-agregados se rompen debido a su rehidratación, reduciéndose hasta en un 50%.

La estacionalidad también afectó la distribución de la masa de las dos fracciones de agregados, ya que el mayor porcentaje de macro-agregados se presentó en la época de secas (abril con 64%) y su valor más bajo fue durante la época de lluvias (septiembre con 31%). Estos cambios estacionales ya han sido reportados para macro-agregados en suelos bajo condiciones de selva sin perturbar presentándose un 80% de macro-agregados y la concentración de C y N fue de 37,380  $\mu\text{g C g}^{-1}$  y 4,120  $\mu\text{g N g}^{-1}$  respectivamente, superior a la reportada en este trabajo (García-Oliva *et al.*, 1999a, 2003). Con respecto a los micro-agregados, se reporta >20% en condiciones naturales y para las praderas se determinó un porcentaje mayor de micro-agregados (35%, 1998 a 70%, 1999 en secas y de un 60% a 70% en lluvias 1998); esto sugiere que los mecanismos de estabilización de los macro-agregados se han alterado o perdido, posiblemente como consecuencia i) del cambio de tipo de vegetación, reduciendo la cantidad de C que entra al suelo. Por ejemplo, Jaramillo *et al.* (2003) estimaron un contenido de C en la biomasa de 193 y 12 Mg ha<sup>-1</sup> para la selva sin perturbar y la pradera, respectivamente; ii) el rehumedecimiento rápido del suelo al inició del período de lluvias rompe los macro-agregados, debido a la fuerza ejercida por el aire que es desplazado por el agua (Haynes y Swift, 1990; Oades, 1984; Tisdall y Oades, 1982), situación que se presenta en el inicio de la temporada de lluvias en los suelos de Chamela; y iii) aunado a estos cambios drásticos existe una baja biomasa de raíces finas al inició de esta temporada (García-Oliva y Paz, 2001; Castellanos *et al.*, 2001; Kummerow *et al.*, 1990), por lo que no pueden evitar el rompimiento de los agregados.

La concentración de C fue mayor en los macro-agregados que en los micro-agregados y la concentración de N fue mayor en los micro-agregados, pero la concentración de P no presentó diferencias entre los dos tamaños. Estos resultados confirman que los macro-agregados tienen una mayor concentración de C y un cociente C:N mayor que los micro-agregados, debido a que la materia orgánica asociada a los primeros está dominada por material no humificado, mientras que la MO asociada a los micro-agregados está más procesada, principalmente de origen microbiano (Lal, 2000; Gupta y Germida, 1988; Elliot,

1986). A pesar que el porcentaje de masa de los dos tamaños de agregados fue afectado por la estacionalidad, sólo la concentración de N se vio afectada para ambos tamaños de agregados. Los valores más bajos de N se presentaron en el mes de abril, asociado probablemente a que la materia orgánica particulada aún no se ha mineralizado y por lo tanto, no se ha incorporado al suelo. Sin embargo, al considerar el contenido de los nutrientes que se obtiene, multiplicando su concentración por la masa de cada uno de los tamaños de los agregados, los cambios estacionales que se observan están explicados por el patrón estacional de la cantidad de suelo en cada uno de los tamaños de los agregados. Es por esto que la mayoría del contenido de C, N y P del suelo se encuentra principalmente asociado a los micro-agregados en los suelos de las praderas, a diferencia de los suelos bajo condiciones de selva sin perturbar (García-Oliva *et al.*, 1999a y b). Se ha reconocido a los macro-agregados del suelo como un mecanismo clave en la estabilización y protección de la MO del suelo (García-Oliva *et al.*, 1999 a y b; Six *et al.*, 1998). Por lo que la conservación de los macro-agregados es crucial para la protección de C, el cual a su vez es la fuente de energía disponible para los procesos microbianos, esto representa un papel fundamental en la disponibilidad de C, N y P en el suelo en este tipo de ecosistemas (Jaramillo y Sanford, 1995; Raghubanshi *et al.*, 1990; Singh *et al.*, 1989). Por lo que los resultados expuestos anteriormente ratifican la segunda hipótesis planteada en el presente trabajo. Por lo que es importante establecer mecanismos que impidan el proceso de degradación constante a la que están sometidas las praderas de los ETE antes de rebasar la capacidad de recuperación del sistema, como sería: i) la utilización de residuos de la misma vegetación presente en las praderas como abono, ii) dejar una mayor cantidad de árboles que sirvan como sistemas de protección de nutrientes y generadores de los mismos, ya que la sola presencia de los pastos no detiene las altas tasas de recambio de los nutrientes, debido a que su capacidad de neutralización de ácidos y bases se ha reducido (Galicia, 2001; Nava-Mendoza *et al.*, 2001), iii) Una vez terminado el período de permanencia del ganado en las praderas, utilizar un sistema de labranza manual, para evitar la compactación del suelo y favorecer la siembra de algún tipo de vegetación propia de los ETE y que

sirva como un mecanismo de protección para evitar la erosión del suelo y favorecer los procesos de agregación del mismo y, iv) Sugiero estudios encaminados a determinar e identificar a las comunidades microbianas presentes en el suelo del ETE natural y perturbado, para poder establecer la relación entre microorganismos, suelo y vegetación.

## 8. CONCLUSIONES

- En cuanto a los almacenes totales en el suelo de C, N y P, no hubo variaciones estacionales. La variación estacional afectó la dinámica y disponibilidad de los nutrientes de origen microbiano y contenidos disponibles, encontrando los valores más altos de las concentraciones microbianas en la época seca, en donde las comunidades microbianas permanecen en estado de latencia y por tanto, se encuentra inmovilizado el C, N y P. Los valores más bajos se obtuvieron en la época de lluvias, donde la mineralización excede a la inmovilización resultando un aumento de nutrientes en el suelo.
- Estrictamente no hubo una correlación entre la reserva de las concentraciones totales del suelo (C, N y P), con respecto a las disponibles ( $C_{\text{disponible}}$ ,  $C_{\text{mic}}$ ,  $N_{\text{mic}}$ ,  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NH}_4^+$ ).
- La proporción de macro-agregados libres de arenas fluctúa entre 30 y 60%, teniendo un valor promedio del 40% en las cuatro fechas de colecta y menores a la aportación en el sitio de selva sin perturbar.
- Los cocientes C:N en los macro-agregados fueron superiores que en los micro-agregados, sugiriendo que la materia orgánica asociada a los primeros está menos humificada que la asociada a los micro-agregados.
- Los resultados obtenidos en este trabajo sugieren que los procesos que dominan en los suelos de la pradera son: altas tasas de recambio de nutrientes, facilitando su pérdida y reduciendo así los mecanismos de estabilización de éstos, asociado principalmente a la pérdida de los macro-agregados del suelo.

- Con base en los resultados obtenidos de las formas disponible y microbiana, resultaron ser buenos indicadores químicos; sin embargo, ninguno de los parámetros determinados por si solos, se pueden considerar como un buen indicador; ya que es el conjunto de parámetros analizados lo que nos permite, hacer una mejor evaluación de la dinámica de nutrientes y analizar la situación actual del sistema e identificar los puntos críticos con respecto a la calidad del suelo, como un medio productivo y un recurso natural importante que hay que preservar.

## 9. REFERENCIAS

- Aguilar, F. M. 2000. *Impacto de la roza, tumba y quema sobre la composición y actividad de los hongos micorrízicos arbusculares de una selva baja caducifolia*. Tesis de Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F.
- Anderson, 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. Aplicación de eco-fisiológicos quotiens ( $qCO_2$  and  $qD$ ) on microbial biomass 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 Fertility Soils* **16**:302-304.
- Beare, H. M., D. C. Coleman, D. A. Crossley Jr., P. F. Hendrix y E. P. Odum. 1995. A hierarchical approach to evaluating the significance of soil biodiversity to biogeochemical cycling. *Plant and Soil* **170**:5-22.
- Brookes, P.C., 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.
- Cambardella, C. A. y E. T. Elliott. 1992. Particulate soil organic-matter changes across a grassland cultivation sequence. *Soil Science Society American Journal* **56**:777-783.
- Campo, J. 1995. *Ciclo del fósforo en un ecosistema tropical estacional*. Tesis Doctoral. Centro de Ecología, UNAM. México, D. F.
- 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 of wetting. *Oecologia* **115**:167-172.
- Campo, J., J. M. Maass, V. J. Jaramillo, A. Martínez Yrizar y J. Sarukhán. 2001. Phosphorus cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem. *Biogeochemistry* **53**:161-179.

- Castellanos, J., V. J. Jaramillo, R. L. Sanford y J. B. Kauffman. 2001. Flash-and-burn effect on fine root biomass and productivity in a tropical dry forest ecosystem in Mexico. *Forest Ecology and Management* **148**:41-50.
- Coleman, D. C. y P. F. Hendrix 1988. Agroecosystem processes. En L. R. Pomeroy, y J. J. Alberts (eds). **Concepts of Ecosystem Ecology**. pp:149-170.
- Coleman D. C. y D. A. Crossley, Jr. 1996. *Fundamentals of soil ecology*. Academic Press. 197.
- Cotler, H., E. Durán y Ch. Siebe. En prensa. Suelos y Geomorfología, en: F. Noguera, R. Ayala y R. N. García-Aldrete (eds). **Historia Natural de Chamela**, Instituto de Biología, UNAM. México.
- Elliott, E.T. 1986. Aggregate structure and carbon, nitrogen, and phosphorus in native and cultivated soil. *Soil Science Society American Journal* **50**:627-633.
- Elliott, E. T. y C. A. Cambardella. 1991. Organic matter and nutrient cycling physical separation of soil organic matter. *Agriculture, Ecosystem and Environment* **34**:407-419.
- Elliott, E. T., C. A. Palm, D. E. Reuss y C. A. Monz. 1991. Organic matter contained in soil aggregates from a tropical chronosequence: correction for sand and light fraction. *Agriculture, Ecosystem and Environment* **34**:443-451.
- Emerson, W. W., R. C. Foster y J. M. Oades. 1986. Organo-mineral complexes in relation to soil aggregation and structure. En P.M. Huang y M. Schnitzer (eds). **Interaction of Soil Minerals with Natural Organics and Microbes**. SSSA Spec. Publ. 17. SSSA, Madison, WI. pp:521-548.
- Galicia, S. L. 2001. **Efecto de dos especies de árboles remanentes en la entrada de C y N al suelo en una pradera de un ecosistema tropical estacional**. Tesis doctoral, Instituto de Ecología, UNAM, México, D. F.



- García-Méndez, G., Maass J. M., Matson P. A. y P. M. Vitousek. 1991. Nitrogen transformations and nitrous oxide flux in a tropical deciduous forest in México. *Oecologia* **88**:362-366.
- García-Oliva, F., E. Ezcurra y L. Galicia. 1991. Pattern of rainfall distribution in the Central Pacific Coast of Mexico. *Geografiska Annaler* **73A** (3-4):179-186.
- García-Oliva, F. 1992. *Erosión y pérdida de nutrientes del suelo en una cronosecuencia de uso agropecuario en un ecosistema tropical estacional mexicano*. Tesis Doctoral. Centro de Ecología, UNAM. México, D. F.
- García-Oliva, F., I. Casar, P. Morales y J. M. Maass. 1994. Forest-to-pasture conversion influences on soil organic carbon dynamics in a tropical deciduous forest. *Oecologia* **99**:392-396.
- García-Oliva, F., Maass J. M. y L. Galicia 1995a. Rainstorm analysis and rainfall erosivity of a seasonal tropical region with a strong cyclonic influence on the Pacific Coast of Mexico. *Journal of Applied Meteorology* **34**:2491-2498.
- García-Oliva, F., Martínez, R. y J. M. Maass. 1995b. Long-term soil erosion as determined by  $^{137}\text{Cs}$  redistribution in an undisturbed and perturbed tropical deciduous forest ecosystem. *Geoderma* **68**:135-147.
- 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 en México. *Boletín Sociedad Botánica de México* **62**:39-48.
- 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** (1): 29-36.
- García-Oliva, F. y M. T. Paz. 2001. Dinámica estacional de la biomasa de las raíces finas asociada a agregados del suelo en un ecosistema tropical estacional. *Boletín de la Sociedad Botánica, México* **69**:15-21.

- García-Oliva, F., A. Camou y J. M. Maass. 2002. El clima de la región central de la costa del Pacífico Mexicano. En: F. Noguera, R. Ayala y R. N. García-Aldrete (eds). **Historia Natural de Chamela**, Instituto de Biología, UNAM. México.
- García-Oliva F., B. Sveshtarova y M. Oliva. 2003. Seasonal effect on soil organic carbon dynamic in a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **19**: 179-188.
- González R. T. 1997. **efecto de la humedad del suelo en la biomasa microbiana de un ecosistema tropical estacional**. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Superiores (ENEP). Los Reyes Iztacala, Estado de México.
- Gupta, V. V. S .R. y J. J. Germida. 1988. Distribution of microbial biomass and its activity in different soil aggregate size classes as affected by cultivation. *Soil Biology and Biochemistry* **20**:777-786.
- Graeme, J. B., R. D. B. Lefroy y L. Lisle. 1995. Soil carbon fractions based on their degree of oxidation and the development of carbon management index for agricultural system. *Australian Journal of Agriculture Research* **46**:1459-1466.
- Harris, C. D. 1992. **Análisis Químico Cuantitativo**. Grupo Editorial Iberoamérica, México, D. F. pp: 435-460
- Haynes, R. J. y R. S. Swift. 1990. Stability of soil aggregates in relation to organic constituents and soil water content. *Journal of Soil Science* **41**:73-83.
- Houghton, R. A., D. S. Lefkowitz y D. L. Skole. 1991a. Changes in the landscape of Latin America between 1850 and 1985 I. Progressive loss of forest. *Forest Ecology and Management* **38**:143-172.
- Houghton, R. A., D. L. Skole y D.S. Lefkowitz. 1991b. Changes in the landscape of Latin America between 1850 and 1985 II. Net release of CO<sub>2</sub> to the atmosphere. *Forest Ecology and Management* **38**:173-199.
- Jaramillo, V. y R. L. Sanford Jr. 1995. Nutrient cycling in tropical deciduous forests. En Stephen H. Bullock, Harold A. Mooney y Ernesto Medina (eds). **Seasonally dry tropical forests**. Cambridge University Press. pp:346-358.

- Jaramillo, V.J., J.B. Kauffman, L. Rentarí-Rodríguez, D.L. Cummings y L.J. Ellingson. 2003. Biomass, carbon, and nitrogen pools in Mexican tropical dry forest landscapes. *Ecosystems* **6**: En Prensa.
- Jarvis, S. C. 1996. Future trends in nitrogen research. *Plant and Soil* **181**:47-56.
- Jenkinson, D. S. y J. N. Ladd. 1981. Microbial biomass in soil: measurement and turnover. En E. A. Paul y J. N. Ladd (eds). **Soil Biochemistry**. Marcel Dekker, New York **5**:415-471.
- Jenkinson, D. S. 1987. Determination of microbial biomass carbon and nitrogen in soil. En Wilson, J. R. (ed). **Advances in N cycling in agricultural ecosystem**. CBAT National U. K. pp:368-386.
- Jordan, D. y M. H. Beare. 1991. A comparison of methods for estimating soil microbial biomass carbon. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **34**:35-41.
- Kummerow, J., Castellanos, J., Maass, M y A. Laurigauderie. 1990. Production of fine roots and seasonality of their growth in a Mexican deciduous dry forest. *Vegetatio* **90**:73-80.
- Lal, R. 2000. Soil aggregation and C sequestration. En R. Lal, J. M. Kimble y B. A. Stewart (eds). **Advances in Soil Science: Global Climate Change and Tropical Ecosystems**. pp:317-329.
- Lott, E. J. 1985. Listado florístico de México. III. Las Estación de Biología Chamela, Jalisco. Instituto de Biología, UNAM. México, D. F.
- Lodge, D. J., W. H. McDowell y C. P. McSwiney. 1994. The importance of nutrient pulses in tropical forests. *Tree* **9**(10):384-387.
- Maass, J. M., C. Jordan y J. Sarukhán. 1968. Soil erosion and nutrient losses in seasonal tropical agroecosystem under different management techniques. *Journal of Applied Ecology* **25**:595-607.
- Maass, J. M. 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. En S.H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina (eds). **Seasonally Dry Tropical Forest**. University Press, Cambridge. pp:399-422.

- Maass, J. M., V. Jaramillo, A. Martínez-Yrizar, F. García-Oliva, A. Pérez-Jiménez y J. Sarukhán. 2000. Aspectos funcionales del ecosistema de selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco. En: F. Noguera, R. Ayala y R. N. García-Aldrete (eds). **Historia Natural de Chamela, Instituto de Biología, UNAM. México.**
- Maynard, D. G. y Y. P. Kalra. 1993. Nitrate and Ammonium Nitrogen. En Carter, M. R. (eds). **Soil sampling and methods of analysis.** Lewis Publishers, Boca Raton, Florida, EUA. pp:25- 38.
- Murphy, P. G. y A. E Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**:67-88.
- Nava-Mendoza, M., L. Galicia y F. García-Oliva. 2000. 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 Sociedad Botánica de México* **67**:17-24.
- Neill, Christopher, C. C. Cerri, J. M. Melillo, B. J. Feigl, A. P. Steudler, L. F. J. Morales y C. M. Piccolo. 1996. Stocks and dynamics of soil carbon following deforestation for pasture in Rondonia. En Lal Rattan, Kimble John M., Follet Ronald F. y Stewart Bobby A (eds). **Soil Processes and the carbon cycle.** Lewis Publishers CRC Press LLC. pp:9-29.
- Oades, J. M. 1984. Soil organic matter and structural stability: Mechanisms and implications for management. *Plant Soil* **76**:319-337.
- Oades, J. M. y Waters. 1991. Aggregate Hierarchy in Soil. *Australia Journal Soil Restoration* **29**:815-28.
- Paul, E. A. y F. E. Clark. 1989. *Soil microbiology and biogeochemistry.* Academic Press.
- Parton, W. J., D. S. Ojima, C. V. Cole y D. S. Schimel. 1994. A general model for soil organic matter dynamics: sensitivity to litter chemistry, texture and management. *SSSA Special Publication* **39**:147-167.

- Post, W.M., J. Pastor, A. W. King y W. R. Emanuel. 1990. Aspects of the interaction between vegetation and soil under global change. En: Wisniewski, J., Lugo, A.E. (eds). **Natural sinks of CO<sub>2</sub>**. Kluwer Academic Publishers. Palmas de Mar, Puerto Rico. pp:345-363.
- Prasad, P., S. Basu y N. Behera. 1994. A comparative account of the microbiological characteristics of soil under natural forest, grassland and cropland from Eastern India. *Plant and Soil* **175**:85-91.
- Raghubanshi, A. S., S. C. Srivastava, R. S. Singh y J. S. Singh. 1990. Nutrient release in leaf litter. *Nature* **346**:227.
- Raghubanshi, A. S. 1991. Dynamics of soil biomass C, N and P in dry tropical forest in India. *Biology Fertility Soils* **12**:55-59.
- Rodríguez, R. 1999. **Cartografía mofogenética jerárquica a tres escalas del área del microbloque "El Colorado" Chamela, Jalisco**. Tesis de Licenciatura, Facultad de Filosofía y Letras, UNAM. México, D. F.
- Schlesinger, W. H., 1990. Evidences from chronosequence studies for low carbon-storage potential of soils. *Nature* **348**:232-234.
- Schlesinger, W.H., 1991. **Biogeochemistry. An Analysis of Global Change**. Academic Press, New York. 441
- Siebe, Ch. 1999. Monitoreo edafo-ecológico multiescalar. En Siebe Ch., Rodarte C. H., Toledo G., Etchevers J. y Oleschko K (eds). **Conservación y restauración de Suelos**. Programa Universitario de Medio Ambiente UNAM. México. pp: 263
- Singh, J. S., S. Raghubanshi, R. Singh y S. Srivastava. 1989. Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. *Nature* **338**:499-500.
- Singh, R. S., A. S. Raghubanshi y J. S. Singh. 1991. Nitrogen-mineralization in dry tropical savanna: effects of burning and grazing. *Soil Biology Biochemistry* **23**(3):269-273.
- Singh, S. y J. S. Singh. 1995. Microbial biomass associated with water-stable aggregates in forest, savanna and cropland soils of a seasonally dry tropical region, India. *Soil Biology and Biochemistry* **27**(8):1027-1033.

- Six, J., E. T. Elliott y K. Paustian. 2000. Soil macroaggregate turnover and microaggregate formation: a mechanism for C sequestration under no-tillage agriculture. *Soil Biology Biochemistry* **32**:2099-2103.
- Srivastava, S. C. y J. S. Singh. 1988. Carbon and phosphorus in the soil biomass of some tropical soils of India. *Soil Biology Biochemistry* **20**:743-747.
- Srivastava, S. C. y J. S. Singh. 1989. Effect of cultivation on microbial carbon and nitrogen in dry tropical forest soil. *Biology Fertility Soils* **8**:343-348.
- Srivastava, S. C. y J. S. Singh. 1991. Microbial C, N and P in dry tropical forest soil: effects of alternative land-uses and nutrient flux. *Soil Biology Biochemistry* **23**:117-124.
- Srivastava, S. C. 1992. Microbial C, N and P in dry tropical soils: seasonal changes and influence of soil moisture. *Soil Biology Biochemistry* **24**(7):711-714.
- Tate III, R.L. 1992. **Soil organic matter: Biological y ecological effects**. Krieger Publishing Company Malabar, Florida, USA. pp:291.
- Technicon Industrial System. 1977. Technicon Industrial methods No. 329-74W/B. Individual/simultaneous determinations of nitrogen and/or phosphorus in BD acid digestion. Technicon Industrial System. New York.
- Trejo I. y R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in México. *Biological Conservation* **94**:133-142.
- Tiscareño, L. M. y A. D. G. Báez. 2002. Pronóstico climático. Laboratorio Nacional de Pronósticos de cosechas, Boletín No. 54, junio, INIFAP.
- Tisdall, J. M. y J. M. Oades. 1982. Organic matter and water-stable aggregates in soil. *Journal Soil Science* **33**:141-163.
- Tisdall, J. M. 1994. Possible role of soil microorganisms in aggregation in soils. *Plant and Soil* **159**:115-121.
- Toledo, V. M., J. Carabias, C. Toledo y C. González-Pacheco. 1989. **La producción rural en México: alternativas ecológicas**. Fundación Universo Veintiuno, México.

- Toledo, V. M. 1990. El proceso de ganaderización y la destrucción biológica y ecológica de México. En Centro de Investigaciones Interdisciplinarias en Humanidades UNAM y Miguel Angel Porrúa (eds). **En Medio Ambiente y Desarrollo en México**. México D. F. pp:191-217.
- Townsend, A. R., Vitousek, P. M. y S. E. Trumbore. 1995. Soil organic matter dynamics along gradients in temperature and land use on the island of Hawaii. *Ecology* **76**:721-733.
- Tyagi, S. C., D. L. Sharma, y G. P. Nathani. 1982. Effect of different cropping patterns on the physical properties of médium black soils of Rajsthan. *Curr. Agricultural*. **6**:172-176.
- Vance, E. D., P. C. Brookes y D. S. Jenkinson. 1987. An extraction method for measuring soil microbial biomass. *Soil Biology and Biochemistry* **19**:703-707.
- Woomer, P. L., C. A. Palm, J. Alegre, C. Castillas, D.G. Cordeiro, K. Hairiah, J. Kotto-Same, A. Moukam, A. Riese, V. Rodrigues y M. van Noordwijk. En R. Lal, J. M. Kimble y B. A. Stewart (eds). **Advances in Soil Science: Global Climate Change and Tropical Ecosystems**. pp:99-145.



**BIBLIOTECA**  
**INSTITUTO DE ECOLOGIA**  
***UNAM***