



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLOGICAS**

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

**“EFECTO DE LA CALIDAD DEL TEJIDO FOLIAR SOBRE EL PROCESO DE
DESCOMPOSICIÓN EN BOSQUES DE PINO-ENCINO, BAJO CONDICIONES
CONTRASTANTES DE PRECIPITACIÓN.”**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLOGICAS

(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

BIOL. ISRAEL CARDENAS CAMARGO

DIRECTOR DE TESIS: Dr. JULIO CAMPO ALVES

MÉXICO D.F.

ENERO, 2008



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Agradecimientos

Al apoyo del CONACYT por haberme otorgado la beca con número 12654 que me permitió realizar los estudios de Maestría.

Al apoyo de la Dirección General de Estudios de Posgrado de la UNAM por haberme otorgado la beca complementaria que me permitió realizar los estudios de Maestría.

Al Instituto de Ecología de la UNAM por haberme dado el honor de recibirme como alumno.

Al municipio de Ixtlán de Juárez, Oaxaca por haberme permitido realizar el estudio de campo en dicho municipio.

Al Dr. Julio Campo Alves por brindarme la oportunidad de ser su alumno de Maestría, dándome siempre su apoyo dentro y fuera del aula, por siempre te estaré en deuda.

A los integrantes del presente Jurado: Dra. Ana Luisa Anaya Lang, Dr. Jorge Dionisio Etchevers Barra, Dr. Felipe García Oliva, en especial quiero agradecer a los Drs. Javier Álvarez Sánchez y Leopoldo Galicia Sarmiento, quienes además de darme sus comentarios para mejorar la presente tesis, me apoyaron como miembros de mi comité tutorial a lo largo de los estudios de Maestría.

Al Dr. Leopoldo Galicia Sarmiento por su gran apoyo en el campo, tanto en el aspecto profesional como en lo personal.

Al M. en C. Enrique Solís Villalpando, por su invaluable ayuda, camaradería y profesionalismo.

A mis compañeros de laboratorio que siempre me hicieron sentir parte de algo especial, las horas en el campo fueron horas de felicidad a su lado: Vinisa Saynes, Rigoberto Romualdo y Arturo Alcántara.

A la M. en C. Mónica Rangel Villafranco por su apoyo en el campo y en la preparación de las muestras.

A Víctor Alfonso Camargo Bravo quien me apoyo de forma decisiva en el campo durante mi tesis de licenciatura, sin embargo lo omití en aquella ocasión y prometí corregir mi error en los estudios de Maestría.

Dedico la presente tesis a los seres que más amo

*A Mónica, por ser mi cómplice en todos estos años, eres la fuente de mi
felicidad*

A Violeta, por darle un nuevo sentido a mi vida y por tus sonrisas al despertar

A mis padres (Julia y Aurelio), por dejarme compartir la vida a su lado

“Son vanas y están plagadas de errores las ciencias que no han nacido del experimento, madre de toda certidumbre”

Leonardo di Ser Piero da Vinci (Anchiano, Italia, 15 de abril de 1452 – Castillo de Clos-Lucé Francia, 2 de mayo de 1519)
Arquitecto, escultor, pintor, naturalista, inventor e ingeniero

“Un científico es un hombre tan endeble y humano como cualquiera; sin embargo, la búsqueda científica puede ennoblecerle, incluso en contra de su voluntad”

Isaac Asimov (2 de enero de 1920 – 6 de abril de 1992),
Escritor y bioquímico estadounidense nacido en Rusia, prolífico autor de obras de ciencia ficción y divulgación científica.

Indice

1.	Introducción	6
1.1	Los bosques de Pino-Encino en México	6
1.2	Productividad y acumulación del carbono	8
1.3	Factores que controlan la descomposición	11
1.4	Liberación de nutrientes	13
1.5	Efectos de la diversidad de especies sobre algunos procesos del ecosistema	14
1.6	Descomposición en bosques templados en experimentos con una sola especie y en forma de mezcla	16
1.7	Justificación	18
2.	Objetivos	19
3.	Métodos	20
3.1	Sitios de estudio	20
3.2	Diseño experimental	21
3.3	Determinación de la masa remanente	23
3.4	Constante de descomposición	24
3.5	Análisis químicos	25
3.6	Análisis estadísticos	25
4.	Resultados	26
4.1	Descomposición in situ de acículas de Pinus y hojas de Quercus	26
4.2	Descomposición de la mezcla de acículas de Pinus y hojas de Quercus	27
4.3	Liberación de N y de P	28
4.4	Liberación de N y de P en condiciones de mezcla de especies	29
5.	Discusión	31
5.1	Descomposición de pino y de encino	31

5.2	Efecto de la mezcla de hojas de pino y encino sobre la descomposición	33
5.3	Liberación de N y de P de acículas de pino y hojas de encino	37
5.4	Efecto de la mezcla de materiales foliares de pino y encino sobre la liberación de N y de P	39
5.5	Efecto de la precipitación sobre la descomposición y liberación de N y de P	41
5.6	Factores controladores de la descomposición y liberación de nutrientes	43
5.7	Efectos no agregados en mezclas de pino y encino	44
5.8	Implicaciones para el manejo	45
6.	Conclusiones	47
7.	Bibliografía	49

Resumen

La descomposición del mantillo constituye uno de los procesos más importantes en los ecosistemas terrestres debido a que alrededor del 90% de la producción primaria neta retorna al suelo vía este proceso. La descomposición tiene importantes implicaciones para el funcionamiento del ecosistema: regula la transformación de la materia orgánica, la liberación nutriente y suministro de energía a los organismos que viven en el suelo. El estudio de este proceso utilizando mezclas de residuos provenientes de diferentes especies podría ayudar a predecir las consecuencias de los cambios en la abundancia y/o composición vegetal. Por lo que este estudio plantea (1) determinar la dinámica de la descomposición y (2) de la liberación de N y P total en residuos tanto de pino como de encino y en su mezcla.

El estudio se realizó en el municipio de Ixtlán de Juárez, Oaxaca. En este municipio se seleccionó dos bosques maduros de pino y de encino. Uno de los bosques presenta una precipitación media anual de 800 mm (sitio seco, SS) y el segundo recibe una precipitación media anual de 1400 mm (sitio húmedo, SH).

Las especies seleccionadas para este estudio fueron *Pinus patula* y *Quercus rugosa* en el SS y *P. patula* y *Q. laurina* en el SH.

En el mes de abril de 2004 se seleccionó en cada sitio 30 individuos maduros a partir de los cuales se tomaron muestras de hojas senescentes para la realización de los experimentos en el campo y para la determinación de la concentración inicial de N y P total. La descomposición se estudió utilizando bolsas de descomposición hechas con malla de nylon con una apertura de 2 mm y con un tamaño de 10 cm. X 10 cm. Se colocaron en el campo un total de 252 bolsas en cada sitio, las bolsas contenían un total de 6 g, siendo las mezclas utilizadas (Pino:Encino) 100:0, 75:25, 50:50, 25:75, 0:100. Estas bolsas de descomposición fueron colocadas *in situ* y de forma recíproca en el mes de mayo de 2004 y colectadas a los 30, 90, 180 y 365 días de iniciado el experimento.

La descomposición en las acículas de pino es más acelerada que la de las hojas de encino, siendo más acelerada en el sitio húmedo que en sitio seco. La de mezcla de acículas de pino y hojas de encino presentó efectos no agregados sobre la pérdida de masa, evidenciando la existencia de interacciones entre los mantillos, siendo efecto que es más evidente el sitio húmedo que en sitio seco. La liberación de N y P total en las acículas de pino es más acelerada que la de las hojas de encino y es más acelerada en el sitio húmedo que en sitio seco. La de mezcla de acículas de pino y hojas de encino presentó efectos no agregados sobre la liberación de N y P total, evidenciando la existencia de interacciones entre los mantillos, siendo efecto que es más evidente el sitio húmedo que en sitio seco.

Summary

The decomposition of litter is one of the most important process in the terrestrial ecosystem because already of 90% of the PPN return of soil by this process. The decomposition has implications important for ecosystem functionally. The study of this process using mixes residues from different species could be help for predicting the consequence for change in the abundancia and composition. This work has the objectives (1) determination of the decomposition dynamics and (2) the release of N and P in Pinus and Quercus and mixer.

This work was in ixtlan of Juarez, Oaxaca. In this place was chosen two forest of *Pinus* and *Quercus*. The first of this forest has a precipitation of 800 mm (dry site, SS) and the second has a precipitation of 1400 mm (wet site SH). The species chosen for this study was *Pinus patula* and *Quercus rugosa* in SS and *P. patula* y *Q. laurina* in SH.

In April 2004, was chosen 30 trees in each site, of this trees were collected senescent leaf for the experiments in the field and determination of N and P initial. The decomposition was study using litter bags (2-mm mesh) of 10 by 10 cm. We put 252 litter bags in the field, each bag containing 6 gr, in the next mixes (*Pinus:Quercus*) 100:0, 75:25, 50:50, 25:75, 0:100. This litter bags was placed in situ and reciprocal form in May 2004 and collected 30, 90, 180 y 360 after days.

The decomposition was more accelerate in *Pinus* than *Quercus*, and more accelerate in the wet site than the dry site. The mix of *Pinus* and *Quercus* in decomposition has non additive effects, showing interactions between the litters, this effect was more intensive in wet site than the dry site. The release of N and P has was more accelerate in *Quercus* than *Pinus*, and more accelerate in the wet site than the dry site. The mix of *Pinus* and *Quercus* in this release has non additive effects, showing interactions between the litters, this effect was more intensive in wet site than the dry site.

1. Introducción

1.1 Los bosques de Pino-Encino en México

Los bosques de pino y encino están constituidos principalmente por comunidades de árboles de los géneros *Pinus* y *Quercus* que se desarrollan desde sitios a nivel del mar hasta 3000 m de altitud a lo largo del país (Figura 1). En los bosques de pino y encino la temperatura media anual varía entre los 12° y 18° C, siendo su precipitación media anual de entre los 350 mm y 2000 mm (Challenger, 1998). La distribución de estos bosques es muy variable, por ejemplo en estados como Chihuahua cubren 66434 km², mientras que estados

como Quintana Roo y Yucatán no se presenta esta vegetación (Cuadro 1) (Velásquez *et al.*, 2003).

Se estima que estos bosques cubrían en el estado 22% del territorio nacional (~433 960 km²) (SEMARNAT, 2000). De esta superficie solamente 52% se conserva el 52% con vegetación primaria (225660 km²), el 30% es ocupada por vegetación secundaria (130188 km²) y el 18% ha desaparecido (78113 km²) (SEMARNAT, 2000). La tasa anual de deforestación ha ido en aumento en los últimos años, en el periodo 1976-1993 era igual a 0.2%, mientras que en el periodo 1993-2000 fue de 0.8% (SEMARNAT, 2000). Los estados que presentan la mayor tasa de deforestación anual del país son Nayarit y Estado de México con valores de 1.3%. Otros estados con tazas altas son Chihuahua, Durango, Jalisco, Guanajuato e Hidalgo con valores entre 1.2 y 1.3%, mientras que en el caso particular de Oaxaca la tasa es de 0.5%. (SEMARNAT, 2000) (Figura 2). Sin embargo, la tasa real de deforestación pudiese ser mayor a la presentada en datos oficiales; p.e., Velásquez *et al.* (2003) estimaron que la tasa de deforestación en el estado de Oaxaca podría llegar al 1% anual.

Existen diferentes causas para la deforestación de estos ecosistemas, entre estas se encuentran: (1) la introducción de ganado, lo cual ha traído como consecuencia la transformación de bosques primarios a bosques secundarios y a su vez en pastizales (se considera a esta práctica como la principal causa de la destrucción de los bosques de pino y encino, ya que el 80% del área cubierta por bosques es sometida a quemadas recurrentes para facilitar esta actividad, (2) la tendencia al establecimiento de asentamientos humanos, debido a su suelo

fértil, clima agradable y estaciones bien definidas; (3) la introducción de actividades agrícolas (Ramamoorthy *et al.*, 1998) y, (4) la explotación comercial maderera (legal o ilegal) que va desde la extracción de madera para carbón hasta productos para la industria papelera (Challenger, 1998). El proceso de deforestación produce pérdidas en la biodiversidad, altera el funcionamiento del ecosistema y reduce los capitales de carbono y nutrientes lo que lleva a cambios en el funcionamiento del ecosistema.

1.2 Productividad y acumulación del carbono

La cantidad de carbono (C) fijado por las plantas a través de la fotosíntesis provee de energía para los procesos bióticos (Eviner y Chapin, 2003) y genera la acumulación de biomasa (Landsberg y Gower, 1997). El balance de C en un bosque es el resultado de la absorción de CO₂ mediante la fotosíntesis y la liberación de bióxido de carbono (CO₂) como producto de la respiración (Berg y Laskowski, 2006). Este balance de C en el ecosistema determina la cantidad y la disponibilidad de energía que sostiene a todos los organismos de la biosfera (Falkowsky *et al.*, 2000). Una parte importante del C fijado por las plantas es transferido al suelo cada año en forma de hojarasca y se acumula en el piso

forestal donde sufre procesos de transformación tanto químicos como físicos que llevan a la formación de la materia orgánica del suelo (MOS) (Berg y Laskowski, 2006).

La MOS está constituida por residuos de plantas y de animales en varias etapas de descomposición y resíntesis (Chapin *et al.*, 2002). La concentración de la MOS se encuentra generalmente entre 0.5 y 5% del peso del suelo, pudiendo ser mayor en suelos orgánicos (Eviner y Chapin, 2003). Aunque la materia orgánica representa una fracción pequeña del peso del suelo tiene importantes efectos en sus propiedades químicas, físicas e hidrológicas y un papel crítico en la nutrición del bosque (Landsberg y Gower, 1997).

La descomposición de la materia orgánica es consecuencia de la interacción de procesos físicos y químicos que ocurren dentro y fuera de los organismos (Cadisch y Giller, 1997). Los materiales vegetales muertos y residuos de animales (mantillo) son gradualmente descompuestos hasta que su identidad es irreconocible (Landsberg y Gower, 1997). Este proceso es el resultado de tres procesos: lixiviación o lavado, fragmentación y alteración química (Chapin *et al.*, 2002) (Figura 3).

La lixiviación es el proceso físico por medio del cual los componentes orgánicos solubles en agua son disueltos y liberados al suelo (Schlesinger, 1991). Los componentes lavados desde el mantillo, incluyen compuestos como azúcares simples, ácidos grasos simples y, remanentes de proteínas como aminoácidos y péptidos (Berg y Laskowski, 2006). Estos compuestos lixiviados pueden soportar el crecimiento y actividad microbiana durante los periodos de sequía

(Cousteaux *et al.*, 1995). Existe una marcada diferencia en la susceptibilidad de cada nutriente de ser lixiviado; por ejemplo, los elementos que se encuentran principalmente en forma iónica o inorgánica como son el potasio (K), el magnesio (Mg) y el fósforo (P) son susceptibles de ser lavados; otros como el nitrógeno (N) cuyo contenido en los tejidos en forma inorgánica y orgánica es más variable y pueden ser menos propensos a ser lixiviables, y otros elementos estructurales como el calcio (Ca) son los menos susceptibles de ser lavados (Aerts y Chapin *et al.*, 2002).

La fragmentación del residuo expone una superficie a la colonización microbiana e incrementa la relación superficie:masa para el ataque microbiano (Wachendorf *et al.*, 1997). La fragmentación, favorece la descomposición al alterar estructuras que limitan el acceso microbiano como p.e. la pared celular, siendo la fauna del suelo los principales agentes de la fragmentación del mantillo (Cousteaux *et al.*, 1995).

Los cambios químicos que sufre la MOS son consecuencia principalmente de la actividad bacteriana y fúngica (Berg y Laskowski, 2006). En el proceso se incluye la mineralización de la materia orgánica y de los nutrientes, y la formación de la materia orgánica (Aerts, 1997).

Diferentes trabajos (Martín *et al.*, 1997; Salamanca *et al.*, 2003; Heim, 2004) han demostrado que la degradación de la materia orgánica sigue una curva exponencial (Figura 3). La tasa de pérdida de peso se mantiene como una proporción constante respecto al peso restante en un momento dado, por lo que la pérdida absoluta de peso es más acelerada en las primeras etapas de la

descomposición y disminuye conforme avanza el tiempo (Binkley, 2001). Por ello, la utilización de un modelo exponencial permite calcular la constante de descomposición (k) (Olsen, 1963). Con esta constante (k) se puede comparar el proceso en diferentes lugares (Binkley, 1993). En el caso de las hojas, éstas pierden parte de su masa en el primer año, entre el 1% y 10% en climas fríos (Heim y Frey, 2004) hasta 30% y 70% en climas tropicales (Palm y Sanchez, 1990).

1.3 Factores que controlan la descomposición

Lavelle *et al.* (1993) y Couteaux *et al.* (1995) proponen un modelo jerárquico de los factores que influyen en la descomposición, e identifican factores (1) climáticos, (2) características químicas del residuo y, (3) la actividad de la comunidad de microorganismos del suelo.

Los principales factores climáticos que afectan la descomposición son la cantidad de precipitación y la temperatura (Couteaux, *et al.*, 1995). La precipitación favorece la actividad microbiana y controla el proceso de lavado, acelerando el rompimiento de la superficie del residuo (Austin, 2002). En el caso de los bosques templados, la descomposición aumenta a lo largo de un gradiente

de lluvia (870 a 1000 mm) (Regina *et al.*, 1997). En cuanto al efecto de la temperatura sobre la descomposición ha sido objeto de diferentes estudios. Hoobie (1996) encuentra que en bosques templados el incremento de la temperatura media triplicó la pérdida de masa (de 14 a 40%) en acículas de pino luego de tres años de descomposición.

Los componentes químicos que constituyen el residuo se pueden clasificar en (1) lábiles, como azúcares y amino ácidos; (2) moderadamente lábiles (generalmente estructurales), como son la celulosa y la hemicelulosa y, (3) estructurales recalcitrantes, como la lignina y los polifenoles (Chapin *et al.*, 2002). La proporción de cada uno de estos grupos en la necromasa de componentes influye en la velocidad de descomposición; siendo más lenta cuando adundan los de tipo estructural recalcitrante y son menos los de tipo lábiles (Melillo y Aber, 1982).

La calidad del tejido foliar se refiere entre otras características a la concentración de nutrientes que se encuentran en la materia orgánica. El contenido inicial de N y la relación C:N, fueron considerados como parámetros que permiten predecir la susceptibilidad de un residuo a la descomposición (Cadisch y Giller, 1997). En el caso de los bosques templados el efecto de la concentración inicial de los nutrientes (y particularmente el N) sobre la descomposición ha quedado demostrado para el géneros *Quercus* y *Pinus* (Kaneko y Salamanca, 1999).

Los animales del suelo influyen en la descomposición al fragmentar y transformar el mantillo (Cadisch y Giller, 1997). La fauna del suelo la podemos

dividir en meso- macrofauna (> 2 mm) y micro- (< 2 mm) (Anderson y Swift, 1979). En bosques templados Regina et al. (2001) demuestran que impedir el acceso al residuo por parte de la meso- y macrofauna se reduce la descomposición. Estos organismos influyen en la disponibilidad de recursos al modificar las propiedades físicas del suelo y del mantillo (Chapin *et al.*, 2002). La descomposición del material vegetal es generalmente realizada por hongos y bacterias que usualmente tienen relaciones C:N y C:P menores que las del mantillo (Eviner y Chapin, 2003). Estos microorganismos tienen por ello altos requerimientos de nutrientes y, por lo tanto, preferencias por detritus con altas concentraciones de N y P (Cotrufo *et al.*, 1999).

Los hongos son el principal grupo desintegrador del mantillo fresco; en especial los Basidiomicetes que se encargan de la degradación de la lignina (Chapin *et al.*, 2002). En el caso de las bacterias debido a su gran superficie relativa absorben rápidamente sustancias solubles (Landberg y Gower, 1997).

1.4 Liberación de nutrientes

La descomposición del mantillo y la liberación de nutrientes es un proceso clave en la circulación de elementos en los ecosistemas terrestres (Vitousek *et al.*,

1994; Aerts y Chapin, 2002). La descomposición ocurre en respuesta a la demanda energética y nutricional de los organismos desintegradores (Couteaux *et al.*, 1995).

Chapin *et al.* (2002) consideran que la mineralización de los nutrientes contenidos en el mantillo se produce en tres etapas: (1) en la primera etapa los nutrientes solubles y lábiles, como azúcares y amino ácidos son lavados desde el mantillo pudiendo ser absorbidos de esa forma por los microorganismos del suelo. La cantidad de los nutrientes liberados por la lixiviación varía dependiendo del nutriente (para el N de 10 a 70% y para el P de 1% a 30%), (2) en la segunda etapa, ocurre la inmovilización de nutrientes y/o su mineralización neta y (3) en la tercera etapa se realiza la liberación de las partes más recalcitrantes del mantillo como la celulosa, hemicelulosa y ligninas.

1.5 Efectos de la diversidad de especies sobre algunos

procesos del ecosistema

La relación entre los procesos funcionales del ecosistema (circulación de nutrientes y la descomposición de la materia orgánica) y la diversidad de especies ha sido objeto de diversos estudios (Hooper y Vitousek, 1998; Wardle *et al.*, 1999; Gartner y Cardon, 2004). Diversos trabajos (Rothe y Binkley, 2001; Dangles y Bjorn, 2004; Girisha *et al.*, 2005) se sugieren que el aumento en el número de especies vegetales favorece la eficiencia con que se capturan los recursos y con ello la productividad. Sin embargo, otros autores no encuentran una clara influencia del aumento en el número de especies sobre el funcionamiento de los ecosistemas, y consideran que la relación entre especies es explicada por la identidad de las especies más que por la diversidad *per se* (Wardle *et al.*, 1997; King *et al.*, 2002; Zimmer, 2002).

El papel de la diversidad de especies sobre la descomposición ha sido explorado por diferentes autores. Los estudios de la descomposición de residuos foliares se han enfocado principalmente en explorar los rangos de la descomposición de residuos vegetales de forma individual (i.e., utilizando residuos de una única especie) (Martín *et al.*, 1997; Regina *et al.*, 2001; Heim y Frey, 2004), este enfoque ha permitido identificar el potencial de descomposición de los residuos de cada especie (Girisha, 2003). Sin embargo, el estudio de la descomposición de residuos vegetales de forma individual implica una visión reducida de la realidad al no integrar las comunidades vegetales con varias especies lo cual podría producir interacciones bióticas en los diferentes procesos (Salamanca y Kaneko, 1998; Gartner y Cardon 2004).

La idea de interacción en la descomposición de tejidos senescentes de diversas especies fue introducida por Thomas en 1968. Desde entonces los estudios sobre descomposición donde se utilizan mezclas de mantillo de diferentes especies se han incrementado (Blair *et al.*, 1990; McTiernan *et al.*, 1997; Wardle *et al.*, 1997; Hoornes *et al.*, 2002; 2003; Gartner y Cardon, 2004). Diversos autores han sugerido las posibles interacciones que se presentan en los mantillos de diferentes especies al descomponerse forma conjunta; por ejemplo, Gartner y Cardon (2004) mencionan que los procesos físicos, químicos y biológicos pueden inducir interacciones entre mantillos adyacentes durante la descomposición. Al mezclar hojas de especies con diferentes calidades y diferencias en estructura de hoja se cambia la química ambiental y se altera la superficie del mantillo (McTiernan *et al.*, 1997; Prescott *et al.*, 2000; Girisha *et al.*, 2005). Kaneko y Salamanca (1999) mencionan tres posibles interacciones en los mantillos que presentan mezclas de más de una especie: (1) cambios en la calidad del mantillo, como translocación de nutrientes desde el mantillo más rico en elementos químicos hacia el más pobre; (2) inhibición de la descomposición por sustancias provenientes de la combinación del mantillo de diferentes especies y (3) cambios en las condiciones microclimáticas en la mezcla del mantillos, produciendo cambios en la estructura física del mantillo.

1.6 Descomposición en bosques templados en

experimentos con la materia orgánica de una sola especie y

en la mezcla de varias

La descomposición de hojas provenientes de especies arbóreas en bosques templados ha sido estudiada por diversos autores (Cuadro 2). La pérdida de masa en acículas de *Pinus*, luego de un año de descomposición varía de 11 a 50% de su peso original. En el caso del género *Quercus* la pérdida de masa varió en el mismo periodo de tiempo entre el 20% y 40%. Edmonds y Thomas (1995) encuentran que la mayor parte de la descomposición de las acículas de *Pinus* y de las hojas de *Quercus* (50% cada una) ocurre en los primeros 12 meses y establecen que para estos bosques la temperatura juega un papel crucial en el proceso.

En estos experimentos es importante determinar si los resultados son efecto de la mezcla de especies en sí o son consecuencia de la suma de los efectos de cada una de ellas por separado. Los estudios de descomposición con mezclas

consideran que (1) cuando la pérdida de masa en las bolsas que contienen mezclas coincide con los valores esperados a partir de experimentos con una única especie la respuesta es agregada y (2) si éstos no coinciden la respuesta es considerada como no agregada. En este caso de respuesta no agregada el valor puede sobreestimar la descomposición (respuesta sinérgica) o subestimarla (respuesta antagónica) (Gartner y Cardon, 2004). Diversos estudios han reportado efectos no agregados en la descomposición del mantillo en forma de mezcla (Klemmedson, 1987; Chadwick, 1998; Gartner y Cardon, 2004). La mayoría de estos estudios utilizan una sola proporción de mezcla entre especies (50% de cada especie). Sin embargo, existen algunos estudios donde se consideran proporciones diferentes (Blair *et al.*, 1990; Kaneko y Salamanca, 1999; Salamanca y Kaneko, 1998; 2003), y sus resultados también un efectos positivos (i.e., acelera la descomposición; Cuadro 2).

Diferentes autores mencionan que la liberación anual de nutrientes varía entre elementos y entre especies. En el caso del N y del P las acículas de pino varía de 10 a 70%, y 10 a 40% respectivamente; mientras que en hojas de encino los rangos son de 10% a 80% y 10% a 68%, para N y para P, respectivamente (Cuadro 3). La liberación de N y de P cuando las hojas se ponen a descomponer en forma de mezclas ha sido menos explorada. Blair *et al.* (1990) al combinar *Acer rubrum* y *Quercus prinus* reportan que luego de poco más que un año la concentración de N aumentó (inmovilización) entre 5 y 25%, respecto a los valores promedio de las especies por separado. En contraste, Girisha *et al.* (2005) reportan un incremento en las pérdidas de N de 38% después de 10

meses y de 80% en el P cuando se mezclaron las especies *Pinus radiata* y *Ulex europaeus*.

1.7 Justificación

En México los estudios sobre descomposición de la materia orgánica principalmente se han enfocado a las zonas trópicas y semitropicales (Cardenas y Campo, 2007; Álvarez-Sánchez, 2001) dejando de lado los bosques templados a pesar de su gran extensión. La dinámica, velocidad del proceso y el papel que juegan la precipitación, temperatura y calidad química del residuo sobre la descomposición y liberación de nutrientes en los bosques templados son poco conocidos, así como la posible la relación que existe entre la diversidad de especies y el funcionamiento estos bosques, por lo que se hace primordial realizar estudios en este sentido.

El adecuado conocimiento de estos procesos nos podría proveer de información crítica sobre el funcionamiento de estos ecosistemas y contribuir a la comprensión de las potencialidades para la acumulación de materia orgánica en el suelo que tienen estos bosques.

2. Objetivos

En el presente trabajo se plantearon como objetivos:

1. Determinar la dinámica de la descomposición en acículas de pino y en hojas de encino, bajo condiciones contrastantes de precipitación.
2. Determinar los efectos de la mezcla de acículas de pino y hojas de encino sobre la descomposición, bajo condiciones contrastantes de precipitación.
3. Determinar la dinámica de la liberación de N y P total en acículas de pino y en hojas de encino, bajo condiciones contrastantes de precipitación.
4. Determinar los efectos de la mezcla de acículas de pino y hojas de encino sobre la liberación de N y P total, bajo condiciones contrastantes de precipitación.
5. Comparar estos efectos entre sitios con condiciones contrastantes de precipitación.

3. Métodos

3.1 Sitio de estudio

El presente estudio se realizó en el municipio de Ixtlán de Juárez, Oaxaca. Este municipio se encuentra incluida en la provincia fisiográfica denominada Sistema Montañoso del Norte de Oaxaca ($17^{\circ} 18'16''$ a $17^{\circ} 34'00''$ N y $96^{\circ} 21'29''$ a $96^{\circ} 20'00''$ O; Figura 4).

El clima en la región es templado subhúmedo con régimen de lluvias de verano (Cw) (junio a octubre); la temperatura media mensual varía entre 15 y 18° C (INEGI 2004). Si bien el patrón de lluvias en toda la región es marcadamente estacional existen condiciones climáticas contrastantes como

consecuencia de diferencias en la cantidad de precipitación anual. El Este de la sierra Norte de Oaxaca está bajo influencia del Golfo de México y recibe aproximadamente 800 mm de precipitación anual (será denominado como sitio seco, abreviado SS). La porción Oeste de la sierra se encuentra bajo la influencia del océano Pacífico y recibe aproximadamente 1400 mm de lluvia anual (será denominado como sitio húmedo, abreviado SH).

La topografía presenta pendientes entre 40% y 60 % y la altitud varía entre 2200 y 2800 m.s.n.m (INEGI, 2004). El suelo dominante es *Luvisol vértico* con acumulación de arcilla en el subsuelo, de colores rojos o claros, moderadamente ácidos y de textura fina (INEGI 1996).

Los tipos de vegetación predominante en Ixtlán de Juárez son el bosque templado de pino·encino, el bosque mesófilo de montaña y la selva húmeda perennifolia (Cuadro 4). En el bosque templado las especies más abundantes son *Pinus oaxacana* (Lindler), *P. pseudostrobus* (Lindler), *P. patula* (Shiede et Deppe) y *P. rudis* (Ende) y *Quercus crassifolia* (Humb et Bonpl), *Q. rugosa* (Nee) y *Q. laurina* (Humb et Bonpl) (Ixtlán, 2001). Las principales características en los dos sitios se presentan en el Cuadro 5.

3.2 Diseño experimental

En el municipio de Ixtlán de Juárez, Oaxaca se seleccionó dos parcelas de bosques maduros de pino y encino, de un tamaño de 50 m por 50 m, uno en cada sitio con diferente cantidad de precipitación (*i.e.*, uno en el *SS* y otro *SH*). En cada sitio se seleccionaron las especies más abundantes determinadas con base en un estudio previo sobre el valor de importancia (López, 2005). Las especies seleccionadas fueron *Pinus patula* y *Quercus rugosa* en el *SS* y *P. patula* y *Q. laurina* en el *SH* (Figura 3).

En el mes de abril de 2004 se seleccionó en cada sitio 30 árboles de cada especie, estos tenían un diámetro a la altura del pecho (DAP) ~ 30 cm. De cada árbol se colectó hojas senescentes de la parte superior, las características que se tomaron en cuenta para su selección es que fueran hojas completas y de color amarillento. Estas hojas se llevaron al laboratorio de *Biogeoquímica Terrestre y Clima* del *Instituto de Ecología* de la *Universidad Nacional Autónoma de México*. En el laboratorio las hojas fueron secadas a 40° C durante 48 hrs. De estas hojas se hizo una selección al azar de 10 por cada árbol (300 hojas por sitio). Estas se mezclaron y molieron para realizar los análisis iniciales de N total y P total (Cuadro 6). El resto de las hojas fueron utilizadas para elaborar las bolsas de descomposición.

Las bolsas de descomposición fueron hechas con malla de nylon, de una apertura de 2 mm, las bolsas tenían un tamaño de 10 cm X 10 cm. El total de bolsas construidas fue de 500, cada una contenía 6 g de tejido foliar con las siguientes mezclas de material:

- Mezcla 100%:0%: 6 g de acículas de pino.

- Mezcla 75 %:25 %: 4.5 g de acículas y 1.5 g de hojas de encino
- Mezcla 50%:50%: 3 g de acículas y 3 g de hojas de encino
- Mezcla 25%:75%: 1.5 g de acículas y 4.5 g de hojas de encino
- Mezcla 0%:100%: 6 g de hojas de encino

En mayo del 2004 se colocó en cada sitio 250 bolsas de las cuales 125 bolsas correspondían al experimento *in situ* (bolsas colocadas en su sitio de origen) y las restantes 125 correspondían al experimento recíproco (bolsas colocadas en el sitio contrario a su origen), esto con el fin de poner a prueba la calidad del tejido. Dentro de cada sitio se colocó 5 varillas, las cuales tenían sujetadas las bolsas de descomposición (Figura 6). Cabe señalar que se retiró el mantillo antes de colocar las bolsas de descomposición para un mejor control del experimento. Las bolsas de descomposición fueron colectadas a los 30, 90, 180 y 365 días de iniciado el experimento.

3.3 Especies utilizadas

Pinus patula es un árbol que alcanza 35 a 40 m de altura con un diámetro a la altura del pecho (1.3 m) (DAP) generalmente de 0.9 a 1 m. Presenta corteza

escamosa y rojiza, acículas en número de 3 a 5, midiendo de 15 a 30 cm de largo, las que persisten en el árbol de 2 a 3 años (Benitez, 1986). *Quercus laurina* es un árbol de 4 a 20 m de altura, de DAP generalmente menor o igual a 1 m. Las hojas son de forma lanceolada elíptica con la parte superior lustrosa y la inferior presenta manchones de pelos colocados en ángulos que se forman entre el nervio central y las laterales (Benitez, 1986). *Quercus rugosa* es un árbol que alcanza 20 m de altura con un tronco de hasta 1 m de DAP. Las hojas de color ámbar, elípticas, grandes y gruesas, rígidas y coráceas, de margen engrosado y dentado, y presentan en la parte inferior pelos (Benitez, 1986).

3.4 Determinación de la masa, N y P remanente

El material de cada bolsa de descomposición colectada en el campo fue secado a 40° C durante 48 h. Posteriormente se pesó el contenido de cada bolsa para determinar la masa remanente (porcentaje de la masa puesta inicialmente).

Con el fin de poder identificar si existe un efecto de la mezcla de especies sobre la descomposición (ya sea sinérgico o antagónico) o si sería suficiente con hacer combinaciones de los datos obtenidos con las bolsas que contienen

únicamente pino o encino fue necesario calcular dos valores: el valor observado y el valor esperado.

El valor observado fue obtenido a través de la siguiente fórmula: ,

$$VO = ((P_p) * (MR_{p_m})) + ((P_e) * (MR_{e_m}))$$

donde: VO , es el valor observado; P_p , la proporción inicial de masa de pino en la mezcla; MR_{p_m} , la masa remanente de pino en la mezcla; P_e , la proporción inicial de masa de encino en la mezcla; MR_{e_m} , la masa remanente de encino en la mezcla.

El valor esperado fue obtenido a partir las bolas que únicamente contenían acículas u hojas de encino, esto a través de la siguiente fórmula:

$$VE = ((P_p) * (MR_{p_e})) + ((P_e) * (MR_{e_e}))$$

donde: VE , es el valor esperado; P_p , proporción inicial de masa de pino en la mezcla; MR_{p_e} , la masa remanente de pino en el experimento con una única especie; P_e , la proporción inicial de masa de encino en la mezcla; MR_{e_e} , la masa remanente de encino en el experimento con una única especie.

El N y P remanente fue calculado de forma igual, sustituyendo en las formulas la masa remanente (MR) por el nutriente correspondiente.

3.5 Constante de descomposición

Con los datos de la masa remanente de cada muestreo se calculó la constante de descomposición k (Olson, 1963):

$$X = X_0 e^{-kt}$$

donde: X , es el porcentaje de masa remanente; t es el tiempo; X_0 , es la masa inicial; k , es la constante de descomposición.

3.6 Análisis químicos

Para determinar la liberación de N y de P total se utilizó una muestra de 0.25 g de cada material foliar, la cual fue molida y colocada en tubos digestores de 75 ml. A cada tubo se le agregó 0.1 g de mezcla digestora (90% de NaSO_4 y 10% de CuSO_4), 7 ml de H_2SO_4 al 100% y 3 ml de H_2O_2 al 30%. Cada submuestra fue

digerida durante 4 h a 380 °C. Posteriormente, se aforó cada tubo con agua desionizada y las digestiones fueron filtradas con papel Whatman N° 1, para ser analizadas de forma automatizada (A2 Bran+Luebbe).

3.7 Análisis estadísticos

Para evaluar las diferencias en la pérdida de masa (y su correspondiente constante de descomposición) tanto entre sitios como entre proporciones de la mezcla utilizadas, se realizó un análisis de varianza (ANOVA) de dos factores; siendo los sitios y las mezclas los efectos principales. Cuando un efecto o la interacción de factores fueron significativos ($P < 0.05$), se realizó la comparación de medias mediante la prueba de Tukey. Para comparar los valores obtenidos en las mezclas con los esperados se realizó una prueba de t . El efecto de la concentración inicial de nutrientes sobre la pérdida de masa se analizó mediante regresión lineal entre estas variables. Todos los análisis se realizaron usando el programa STATISTICA (versión 7.0).

4. Resultados

4.1 Descomposición *in situ* de acículas de *Pinus* y hojas de

Quercus

La masa remanente en campo después de un año fue menor en acículas (48.35%) que en hojas encino (53.3%) (Cuadro 7 y 8). Sin embargo, la constante

de descomposición (k) no difirió de forma significativa entre las especies dentro de un mismo sitio (Cuadros 7 y 8) (Figura 7). El tiempo estimado para la pérdida del 95% de la masa fue mayor en el SH (~2 años) que en el SS (~1.3 años).

El patrón temporal que siguió la pérdida de masa en campo fue similar entre especies tanto en el SS como en el SH (Figura). En los primeros 90 días, existió una pérdida de masa acelerada (SS: 30% en *P. patula* y 20% en *Q. rugosa*; SH: 50% en *P. patula* y 30% en *Q. laurina*) para luego continuar esta pérdida pero de forma más lenta. La descomposición evidenciada por la masa remanente fue más acelerada en el SH (43.1%) que en el SS (58.55%) (Cuadros 7 y 8), y la constante de descomposición también fue mayor en el SH (0.76) que en el SS (0.51) (Cuadros 7 y 8).

Existió una correlación significativa entre la concentración inicial de N total de hojas y acículas, y la pérdida de masa ($R^2= 0.85$, $F= 60.54$ y $P<0.0001$) (Figura). Así mismo para el caso de la concentración inicial de P total ($R^2= 0.77$, $F= 57.30$ y $P<0.0001$) (Figura 8 y 9).

4.2 Descomposición de la mezcla de acículas de *Pinus* y

hojas de *Quercus*

En el SS la pérdida de masa solo la difirió en la mezcla 100:0, las restantes mezclas no presentaron diferencias significativas entre ellas (Cuadros 9 y 10). Sin embargo, en el SH las mezclas 100:0 y 0:100 presentaron las menores masas remanentes que las mezclas 75:25, 50:50 y 25:75 (Cuadros 9 y 10) (Figuras 10 y 11). En ambos sitios el valor de masa remanente la masa remanente fue mayor que el valor esperado luego de un año (Cuadros 9 y 11).

En el SS la k fue mayor en las mezclas 75:25 y 25:75, mientras que en el SH lo fue en las mezclas 75:25 y 50:50 (Cuadro 9). El patrón temporal de pérdida de masa fue similar entre mezclas pero siendo estos valores intermedios respecto a los obtenidos para cada especie por separado (Figuras).

La pérdida de masa en las mezclas fue más acelerada en el SH que en el SS (Cuadro 9 y 10). De igual forma, la k fue mayor en el SH que en el SS.

4.3 Liberación de N y de P

En ambos sitios, después de un año el N y P remanente en las acículas de pino (26.5%) fue significativamente menor que en las hojas de encino (33.5%) (Cuadros 12 y 13). La constante de liberación fue mayor para el N que para el P dentro de un mismo sitio. La constante de liberación de N en el SS no presentó diferencias entre acículas y hojas, mientras que en el SH fue mayor para las acículas (Cuadro 12 y 13). De forma consistente la constante de liberación de P, fue mayor en las acículas que en los encinos en ambos sitios (Cuadro 12 y 13).

El patrón de liberación de N fue similar entre especies dentro de un mismo sitio, pero diferente si se compara el SS con el SH (Figura 12). Para ambos residuos, en el SS la concentración del N aumentó significativamente a los 90 días. En cambio, en el SH la concentración de N en ambos residuos disminuyó a lo largo del tiempo (Figura 12).

La liberación de P fue similar entre hojas de encinos de ambos sitios, con una gran pérdida en los primeros 30 días para desde entonces mantenerse relativamente constante hacia el final del experimento (Figura 13). La liberación de P desde las acículas de pino siguió un patrón similar en ambos sitios en los primeros 180 días. Luego, la concentración de P se incrementó en el SS, mientras que esta disminuyó en el SH.

La liberación de N y de P fue mayor en el SH que en el SS (50% en el caso del N y entre 15 y 60% en el caso del P). La concentración de N en la SH fue mayor al inicio que en el SS, pero a los 90 días la situación se invirtió, para después mantenerse sin diferencias significativas entre sitios. En cambio, la concentración de P siempre fue mayor en el SH que en el SS.

4.4 Liberación de N y de P en condiciones de mezcla de

especies

La liberación de N presentó en ambos sitios valores similares para las mezclas pino: encino de 75:25 y 50:50, siendo la mezcla 25:75 la que presentó valores significativamente mayores en ambos sitios, lo que se reflejó al momento de calcular la constante de liberación, (Cuadros 14 y 15). La liberación de P en ambos sitios fue similar para las mezclas 75:25 y las 50:50, y mayor en la mezcla 25:75 (Cuadros 14 y 16).

La liberación de N presentó un efecto agregado en el SS (i.e., los valores obtenidos no presentaron diferencias significativas comparados con los estimados), mientras que en el SH la liberación del nutriente presentó un efecto no agregado de tipo sinérgico (i.e., los valores obtenidos fueron significativamente diferentes a los esperados, siendo la liberación más acelerada de lo que se podía predecir) (Cuadros 14 y 17). En cuanto a la liberación de P esta presentó un efecto no agregado de tipo antagónico (i.e., los valores obtenidos fueron significativamente diferentes a los esperados, siendo la liberación más lenta de lo que se podía predecir) (Cuadros 6 y 8).

El patrón de la pérdida de N en el SS de las tres mezclas fue similar (Figura 5a). Las tres mezclas presentaron una pérdida inicial (a los 30 días) de 30%, para luego a los 90 días presentar un aumento de hasta 150%, para de ahí disminuir de forma constante hasta el final del experimento. Este aumento presentado a los 90 días es mostrado también al analizar las concentraciones de N en todas las mezclas (Cuadros 18). En cuanto el SH, el patrón de liberación de N presentó disminuciones durante todo el tiempo de experimentación, presentando pérdidas importantes a los 30 días 40% y durante el tiempo entre

los 180 días y los 365 días 30% (Figura 5b). Este patrón de pérdida se confirma con pequeñas disminuciones en la concentración de N de cada una de las mezclas durante el tiempo de experimentación (Cuadros 18).

Dentro de cada sitio, el patrón de liberación de P fue similar para las tres mezclas utilizadas (Figura 6). En el SS la pérdida del nutriente en los primeros 90 días fue de ~40% para mantenerse relativamente constante hasta el final del experimento. La concentración de P en las tres mezclas presentaron disminuciones desde los primeros 30 días para a partir de ahí mantenerse relativamente constantes (Cuadros 18). En el SH todas las mezclas presentaron una disminución importante a los 30 días de aproximadamente 60% y desde entonces se mantuvo constante a lo largo del tiempo. En general las mezclas presentaron las mayores concentraciones al inicio del experimento y a los 365 días (Cuadros 18).

5. Discusión

5.1 Descomposición de pino y de encino

El porcentaje de masa remanente de las acículas de *P. patula* después de un año se encuentra por debajo de la reportada para otras especies del mismo género (*P. silvestris* 65%, Chadwick *et al.*, 1998; *P. radiata* 50%, Girisha *et al.*, 2003; *P. radiata* 65%, Girisha *et al.*, 2005). La misma situación ocurre en el caso de los encinos (*Q. laurina* y *Q. rugosa*), cuyos valores de pérdida de masa se encuentran por debajo de lo reportado para otras especies de *Quercus* en otros bosques templados (*Q. pyrenaica* y *Q. lanuginosa*, 65%, Martín *et al.*, 1994; *Q.*

pyrenaica 70%, Martín *et al.*, 1997; *Q. serrata* 70%, Salamanca *et al.*, 1998).

Estas diferencias en la velocidad de descomposición podría ser consecuencia de diferencias entre especies, sitios y estados de senescencia del material original.

Los resultados obtenidos indican que la descomposición en las acículas ocurre de forma más acelerada que en las hojas de encino. Las diferencias en la pérdida de masa entre *P. patula*, *Q. laurina* y *Q. rugosa*, podrían deberse a diferencias en la concentración total inicial de N y de P totales, como lo demuestra el análisis de regresión lo cual es consistente con lo propuesto por otros autores (Chapin *et al.*, 2002). En particular, para especies leñosas de zonas templadas se ha reportado que la concentración inicial de N es adecuada para predecir de la descomposición en sus primeras etapas (Enriquez *et al.*, 1993; Cotrufo *et al.*, 1999).

La pérdida de masa siguió una tendencia exponencial a lo largo del tiempo para los tejidos de las tres especies estudiadas, como ha sido reportado para otras especies de pinos y de encinos (Melillo y Aber, 1982; Martín *et al.*, 1994; Girisha *et al.*, 2005). Para comprender este patrón en el presente estudio se debe indicar que la colocación de las bolsas de descomposición en el campo (mayo) y las primeras colectas (junio y agosto) coincidió con el fin de la época seca y el comienzo de la temporada de lluvias, respectivamente. El inicio de las lluvias favorece la descomposición al aumentar la actividad de los microorganismos del piso forestal (Aerts, 1997; Chapin *et al.*, 2002; Salamanca *et al.*, 2003). En las siguientes dos colectas (en los meses de noviembre y mayo) se evidenció que la pérdida de masa disminuye, posiblemente por una reducción

en los almacenes lábiles de nutrientes presentes en el mantillo y un incremento en la concentración de compuestos recalcitrantes, lo que provoca que la descomposición proceda de forma más lenta (Cádisch y Giller, 1997). Por ejemplo, Girisha *et al.* (2003) señalan aumentos en la concentración de lignina (de 230 mg g⁻¹ a 500 mg g⁻¹) en acículas de *P. radiata* después de 10 meses de iniciada la descomposición, y Cotrufo *et al.* (1999) encuentran incrementos en la concentración de ésta molécula (de 25 a 35%) en hojas senescentes de *Q. pubescens* luego de 2 años de descomposición.

En el presente estudio, la constante de descomposición (*k*) para las acículas de *P. patula* tuvo un valor mayor que el reportado para otras especies del género (*P. densiflora*, 0.48, Kawahara, 1975; *P. densiflora*, 0.30, Takeda, 1988; *P. densiflora* 0.25, Salamanca *et al.*, 1998). En el caso de las hojas de *Q. laurina* y *Q. rugosa*, la *k* también tuvo un valor mayor que el reportado para otras especies de encinos (*Q. serrata* 0.52, Kawahara, 1975; *Q. prinus* 0.33, Blair *et al.*, 1990; *Q. serrata* 0.32 Salamanca *et al.*, 1998, *Q. cautissima* 0.43, Salamanca *et al.*, 2003). Las diferencias entre los valores calculados en este estudio con respecto a los otros ya mencionados pueden deberse a (1) diferencias en la composición química de las hojas de las especies utilizadas, p. e. *Q. serrata* y *Q. prinus* tienen hojas más cariaceas que *Q. laurina*; (2) la rápida pérdida de masa observada al comienzo del estudio lo cual se ve reflejado en el valor numérico de la constante y, (3) a las diferentes condiciones climáticas entre los sitio del presente estudio y las correspondientes a otras localidades, ya que en Ixtlán de Juárez la precipitación anual y la temperatura media anual son

mayores que en los bosques de España, Japón o Canadá (lugares donde se realizaron los estudios mencionados).

5.2 Efecto de la mezcla de hojas de pino y encino sobre la

descomposición

Los resultados encontrados indican que en estos bosques (tanto en el SS como en el SH) la descomposición en forma de mezcla de acículas de pino y hojas de encino (valor observado) ocurre de forma más lenta de lo que se podría esperar a partir de los experimentos aislados (valor esperado). Esta diferencia ha sido denominada por Gartner y Cardon (2004) como respuesta no agregada y de tipo antagónica (*i.e.*, la masa remanente del valor observado es menor que el valor esperado). La respuesta no agregada ha sido reportada en varios bosques

templados al mezclar mantillos de diferentes especies (Salamanca *et al.*, 1998; Kaneko y Salamanca, 1999; Conn y Dighton, 2000; Prescott *et al.*, 2000). Sin embargo, la respuesta antagónica ha sido reportada para el caso de mezcla de acículas de pino y especies rastreras (Girisha *et al.*, 2005). Las diferencias existentes en la concentración inicial de los nutrientes en los tejidos puestos a descomponer (principalmente en P) entre acículas de pino y hojas de encino podrían explicar las diferencias observadas en la pérdida de masa. La mezcla de mantillo con diferente calidad química y estructura de la hoja podría cambiar el ambiente químico y físico en que ocurre la descomposición, y también altera la superficie expuesta (ver McArthur *et al.*, 1994; Salamanca *et al.*, 1994; Chadwick *et al.*, 1998; Hansen y Coleman, 1998; Hector *et al.*, 2000). En diferentes trabajos se ha indicado que la descomposición del mantillo en sus primeras etapas está principalmente controlada por la concentración inicial de N (Binkley, 1993; Wardle *et al.*, 1997). Tal es el caso de este estudio donde las acículas de pino presentan una concentración inicial 15% mayor que las hojas de encino.

Esta diferencia química es más marcada en el caso de la concentración de P entre pino y encino, en las acículas es aproximadamente 25% mayor que en hojas de encino, siendo la disponibilidad de éste nutriente un factor muy importante para descomposición cuando la concentración de N es similar (Hoorens *et al.*, 2003). Fyles y Fyles (1993) en sus experimentos con mezclas de especies, reportaron que la concentración inicial de P es el parámetro más

importante para predecir la descomposición de tejidos foliares en bosques templados.

Diferentes investigaciones han sugerido que los efectos no agregados encontrados al mezclar acículas de pino y hojas planifolias (ya sean de encino u otras) pueden deberse (1) a cambios en la abundancia y actividad de los desintegradores (Hansen y Coleman, 1998; Wardle, 2002), y (2) al movimiento de nutrientes y compuestos secundarios entre los mantillos causado simplemente por el lavado (Fyles y Fyles, 1993) tal es el caso de compuestos inhibitorios secundarios liberados de hojas de encino (*Q. nigra*) hacia hojas de liquidambar (*Liquidambar styraciflua*) (McArthur *et al.*, 1994). Esto último podría explicar porque al mezclar hojas de encino con acículas de pino (mezclas 75% pino: 25% encino) desacelera la pérdida de masa de forma importante.

En una revisión sobre estudios de descomposición donde se utilizan mezclas de especies (Gartner y Cardon, 2004) se reporta que la mayoría de los estudios de descomposición han usado mezclas que contienen la misma proporción entre los diferentes mantillo a pesar que las respuestas son diferentes al utilizar diferentes proporciones en la mezcla (Fyles y Fyles, 1993; Salamanca *et al.*, 1998; Salamanca *et al.*, 2003). Las proporciones y los géneros utilizados en este estudio permiten comparar los resultados obtenidos con aquellos reportados por Salamanca *et al.* (1998). Estos autores, reportan que la masa remanente luego de un año de descomposición varió de 72% a 88% para la proporción 75:25 de pino:encino, fue muy poco variable cuando la mezcla fue 50:50 (70 a 71%) e igualmente variable para la proporción 25:75 (de 67 a 82%).

Los resultados del presente trabajo indican que la pérdida de masa fue aproximadamente entre 15 y 30% mayor que en España. La mayor pérdida de masa en este estudio podría deberse a las diferencias en la concentración inicial de N, ya que Salamanca *et al.* (1998) reportan una concentración de N para *Q. serrata* de 6.2 mg g⁻¹ y para *P. densiflora* de 3.2 mg g⁻¹, las cuales son entre 2 y 3 veces menores que las reportadas en este estudio.

5.3 Liberación de N y de P de acículas de pino y hojas de

encino

La liberación de N y de P de las acículas de pino fue mayor a la presentada por las hojas de encino, siendo el N el nutriente que más rápido se liberó en comparación con el P. Los resultados del presente estudio indican que el patrón

de liberación de N y de P durante un año de experimentación es similar entre las especies seleccionadas aunque sus magnitudes y velocidades sean diferentes. Luego de un año el valor porcentual de N remanente en las acículas es inferior al reportado para otras especies de pino (Hendriks et al., 2002; 70%; Girisha et al., 2005, 50%). En cambio, el P remanente resulta comparable al promedio reportado para otras especies de pino (Girisha et al., 2005, 40%). También, el porcentaje de N remanente en las hojas de encino se encuentra por debajo del reportado para otras especies del género (Regina et al., 1997, 88%; Henegham et al., 1999, 45%), y en cuanto al P es similar (Regina et al., 1997; 68%).

La mayor liberación de N y de P de las acículas respecto a las hojas podría deberse a las diferencias que existen en la concentración total inicial de ambos nutrientes en los tejidos utilizados en el experimento. Las acículas de pino presentaron mayores concentraciones de N y de P que las hojas de encino lo cuál parece favorecer la liberación de nutrientes durante la descomposición (Aerts, 1997; Aerts y Chapin, 2002).

La inmovilización o la liberación de un nutriente durante la descomposición determina su disponibilidad para los microorganismos (su estatus como nutriente limitante) (Cadisch y Giller, 1997; Girisha et al., 2003 y 2005). El patrón temporal presentado por el N fue similar en las 3 especies seleccionadas. Sin embargo fue diferente entre sitios, lo que sugiere que la cantidad de precipitación es un elemento clave en la liberación de nutrientes en los bosques estudiados, lo cual es consistente con lo planteado por Berg y Laskowski (2006) para bosques templados del mundo. En el SS existió

inmovilización de N (aumento en su concentración total) en los residuos de ambas especies durante los primeros 90 días lo que sugiere que el suministro del nutriente pudiera ser insuficiente para satisfacer la demanda microbiana, no se debe descartar la posibilidad de una colonización por hongos y bacterias que se unen a las hojas.

Este aumento en la concentración de N durante la descomposición ha sido reportado en otros estudios realizados en bosques templados (Briones y Ineson, 1996; Kaneko y Salamanca, 1999; Conn y Dighton, 2000; Berg y Laskowski, 2006). Este incremento parece darse junto con una disminución en la relación C:N. Una posible explicación para éste aumento es que al mismo tiempo que el N es liberado desde el residuo en descomposición, la biomasa microbiana y la micro y meso fauna transportan N desde el suelo al mantillo e igual puede ocurrir fijación de N atmosférico (Berg y Laskowski, 2006).

El patrón temporal presentado por el P en los residuos fue similar entre especies y sitios. En general, se presentaron pérdidas del nutriente a los 90 días, probablemente como consecuencia del inicio del período de lluvias. En las siguientes dos colectas durante la estación seca, los almacenes de P no cambiaron, posiblemente como efecto de la falta de factores de lixiviación (ver Campo et al., 1998).

5.4 Efecto de la mezcla de materiales foliares de pino y

encino sobre la liberación de N y de P

La mezcla de acículas y de hojas afectó la dinámica del N de forma diferente a la del P. Para el SH las diferentes proporciones de la mezcla de acículas y hojas tuvieron un efecto no agregado de tipo antagónico sobre la dinámica del N. Los valores obtenidos en éste trabajo sugieren que la liberación de N ocurre de forma más lenta de lo esperado a partir de experimentos sin mezclar ($\approx 25\%$), este tipo de respuesta que es consistente con lo reportado en otros trabajos, incluyendo estudios realizados en bosques templados (Blair *et al.*, 1990; Briones y Ineson, 1996; McTiernan *et al.*, 1997; Wardle *et al.*, 1997; Kaneko y Salamanca, 1999; Robinson *et al.*, 1999; Conn y Dighton, 2000; Hoorens *et al.*, 2003).

Gartner y Cardon (2004) en una revisión realizada sobre trabajos de descomposición con mezclas de especies encuentran que han sido reportados tanto aumentos como disminuciones en las concentraciones de N teniendo diferencias desde 0.25 a 100% con respecto a los valores esperados. Sin embargo, al igual que en el presente trabajo casi siempre la mezcla de hojas anchas y acículas incrementa la inmovilización de N (Fyles y Fyles, 1993; McTiernan *et al.*, 1997; Kaneko y Salamanca, 1999; Conn y Dighton, 2000). Este efecto ha sido asociado a las diferencias en la calidad química de los componentes de las hojas (Gartner y Cardon, 2004), a cambios en la abundancia y a la actividad de los desintegradores (Hansen y Coleman 1998; Wardle, 2002) y/o movimiento de nutrientes y compuestos secundarios entre los diferentes componentes del mantillo causados por el lavado (Fyles y Fyles, 1993; Briones y Ineson, 1996). Wardle *et al.* (1997) demostraron que las comunidades microbianas de las acículas de pino pueden inmovilizar nutrientes desde las hojas adyacentes.

A diferencia del N, la dinámica del P en las mezclas utilizadas en ambos sitios presentó efectos no agregados, excepto en la mezcla 50:50 en el SH. En el SS se presentó un efecto no agregado de tipo sinérgico, ya que el valor observado en los experimentos es en promedio 13% menor que el esperado; y en contraste en el SH, el efecto fue no agregado de tipo antagonista. Gartner y Cardon (2004) encuentran que los efectos no agregados de tipo sinérgico (como el caso observado en SS) son más frecuentes que los de tipo antagonista. La estimulación producida por mezcla de especies en la dinámica del P puede

deberse a posibles cambios en el ambiente químico y físico que altera la superficie expuesta al ataque microbiano (McArthur *et al.*, 1994; Hector *et al.*, 2000) lo cual favorece la abundancia y actividad de los microorganismos (Hansen y Coleman, 1998). El efecto antagónico del P del sitio húmedo ha sido reportada también en otros trabajos (Wardle *et al.*, 1997; Robinson *et al.*, 1999; Hoorens *et al.*, 2003). Este tipo de respuesta ha sido asociada a altos contenidos de compuestos secundarios, como fenoles que pueden formar compuestos muy estables con las proteínas, haciendo más lenta la descomposición y la liberación de nutrientes (Hattenschwiler y Vitousek, 2000).

5.5 Efecto de la precipitación sobre la descomposición y

liberación de N y de P

Los resultados obtenidos sugieren que la precipitación tiene un papel muy importante sobre la descomposición y la liberación de N y de P. Los experimentos realizados demuestran que el SH favorece tanto la descomposición y la liberación de N como la del P, este patrón fue confirmado tanto en los experimento *in situ* como en los experimentos recíproco.

Este efecto de la lluvia sobre la descomposición, ha sido descrito para otros ecosistemas (Austin y Vitousek, 2000; Schuur, 2001; Austin, 2002). De forma general, la descomposición es más acelerada conforme la precipitación aumenta en un rango de lluvia comprendido entre los 500 y los 5000 mm. Los cambios en la velocidad en que se descomponen los residuos vegetales son asociados a (1) un aumento en la actividad desintegradora cuando hay mayor humedad (ver Berg y Laskowski, 2006), (2) a que la precipitación controla el proceso de lavado de los contenidos de los residuos y (3) al hecho que una gran cantidad de lluvia puede aumentar la fragmentación del mantillo (Chapin et al., 2002). En el caso de bosques templados Martín et al. (1997) realizaron un estudio sobre la descomposición de hojas de *Q. pyrenaica* a lo largo de un gradiente de precipitación (720 a 1580 mm) encontrando que la descomposición presenta una relación positiva con la cantidad de lluvia anual. Sin embargo, las diferencias entre los sitios fueron menores (la descomposición fue 4% más acelerada en el SH que en el SS) que las reportadas en este estudio. Estas diferencias entre ambos estudios, puede deberse a la menor temperatura media (5.5°C) en los sitios del estudio asociado con la disminución de la velocidad de descomposición (Cousteaux et al., 1995).

El efecto de la cantidad de precipitación sobre la dinámica de los nutrientes en el piso forestal ha sido demostrado en los bosques templados (Edmonds y Thomas, 1995) en la misma dirección que el encontrado en el presente estudio. Además, cabe señalar el marcado efecto estacional en el proceso de liberación de N y de P, siendo en la época de lluvias cuando se realiza la mayor liberación debido principalmente a la lixiviación de los nutrientes y posiblemente a un aumento en la actividad microbiana como señalan Cadisch y Giller (1997).

5.6 Factores controladores de la descomposición y

liberación de nutrientes

Los resultados obtenidos en éste estudio sugieren que la precipitación (y no la calidad inicial del tejido) es el factor que más influye en los procesos de descomposición y de liberación de nutrientes. Este estudio apoya la idea

propuesta por Austin y Vitousek (2000) y por Austin (2002), quienes señalan que los factores que controlan la descomposición, tienen diferentes grados de influencia dependiendo de la escala a la que se estudie este proceso.

Las acículas de pino y las hojas de encino dentro de un mismo sitio, presentaron en general concentraciones de N y de P similares. Existen diferencias si se comparan las concentraciones de ambos nutrientes en hojas de un mismo género pero procedentes de diferente lugar de origen. Así, la concentración total de N y la de P son mayores (entre 20 y 30% para el N y, de 30 a 50%, para el P) en las especies que crecen en el SH respecto a aquellas que lo hacen el SS. La diferencia en la concentración de N parece vincularse con la disponibilidad del nutriente en el suelo para las plantas. Lamentablemente no se disponen de datos sobre la disponibilidad de P para corroborar si ocurre lo mismo.

La similar concentración inicial de nutrientes entre las especies que se desarrollan en un mismo sitio fue acompañada con similitudes en pérdida de masa y liberación de nutrientes durante la descomposición. Sin embargo, si se comparan los resultados de un mismo género para los diferentes sitios, la descomposición y liberación de nutrientes demostró ser sensible al efecto región climática, siendo favorecidos por la mayor cantidad anual de lluvia.

5.7 Efectos no agregados en mezclas de pino y encino

Los resultados presentados en éste trabajo sugieren que en general la mezcla de acículas de pino con hojas de encino presenta un efecto no agregado tanto para la pérdida de masa como para la liberación de nutrientes. Estos efectos presentaron direcciones diferentes dependiendo del sitio y del experimento. En general el efecto antagónico fue el efecto más común, sugiriendo que la pérdida de masa y la liberación de N ocurren de manera más lenta que de lo que se podría esperar. Sin embargo, la mezcla de acículas y de hojas en el SS parece favorecer la liberación de P. Estos cambios dejan claro la diferente sensibilidad a la riqueza de especies en los mecanismos que controlan la dinámica del N y del P en el piso forestal. Un aspecto que sin duda exige más investigación.

Uno de los principales factores que se han postulado para explicar los efectos no agregados ha sido las diferencias en la calidad química del mantillo principalmente diferencias en la concentración inicial de N (Wardle *et al.*, 1997). Sin embargo, caracterizar los mantillos únicamente con un solo parámetro podría tener cuando menos dos limitaciones; excesiva simplificación al excluir parámetros como elementos resistentes al ataque microbiano y, no considerar

las potenciales interacciones entre elementos que ocurren durante los procesos ecológicos (Hoorens *et al.*, 2003). Estas limitaciones cobran aún mayor valor cuando se realizan estudios de descomposición en forma de mezcla de residuos, los mantillos involucrados no presentan diferencias significativas en la concentración de N y sin embargo, presentan efectos “no agregados” (McTierman *et al.*, 1997, Hoorens *et al.*, 2003). Las causas que producen los efectos no agregados en mantillos similares no quedan claros aún, siendo posibles explicaciones que diferentes mantillos provoquen cambios en la diversidad y abundancia de organismos desintegradores (Blair *et al.*, 1990) o que diferencias en la estructura de las hojas de los mantillos involucrados cambien el ambiente químico y físico, alterando la superficie del mantillo donde la descomposición ocurre (Salamanca *et al.*, 1998; Hector *et al.*, 2000). Por lo tanto podemos considerar que los efectos no agregados observados en éste estudio pudieran no ser explicados solo por las diferencias encontradas en la calidad química (concentración de N y de P) entre tejidos foliares.

5.8 Implicaciones para el manejo

La utilización de diferentes proporciones en la mezcla de acículas de pino y hojas de encino puede servir como un modelo a escala para predecir lo que podría suceder si se cambiara la relación de abundancia de especies del bosque. Las proporciones utilizadas en éste estudio indican que la disminución en la proporción de la mezcla de las acículas de pino (o el aumento de la proporción de hojas de encino) reduce la descomposición y la liberación de nutrientes. Datos obtenidos en el campo (J. Campo com. pers.) sugieren que en ambos sitios la proporción del mantillo es aproximadamente 75% de acículas de pino y 25% de hojas de encino. Sin embargo, el aprovechamiento de estos bosques favorece la extracción principalmente de pino, lo que produce cambios en las relaciones de abundancia entre especies, lo que provocaría de acuerdo con este estudio que la descomposición y la liberación de nutrientes fueran más lentas. En estos posibles escenarios a corto plazo, se debe considerar las diferencias naturales que ocurren entre sitios húmedos y secos.

Finalmente, ha sido ampliamente documentado que la descomposición y la liberación de nutrientes son más aceleradas conforme la riqueza de especies aumenta (Hooper y Vitousek, 1998; Dangles y Borjn, 2004; Girisha *et al.*, 2005). por lo que la pérdida de especies o cambios en sus abundancias pueden tener una gran importancia para el funcionamiento del ecosistema. Este trabajo demuestra que las posibles consecuencias de estos cambios en los bosques templados de la Sierra Norte de Oaxaca serían sensibles a la identidad de la especie afectada.

6. Conclusiones

Los resultados obtenidos en este trabajo permiten concluir para los bosques templados de Ixtlán de Juárez, Oaxaca:

1. La descomposición en las acículas de pino es más acelerada que la de las hojas de encino
2. La descomposición es más acelerada en el sitio húmedo que en sitio seco
3. La de mezcla de acículas de pino y hojas de encino presentó efectos no agregados sobre la pérdida de masa, evidenciando la existencia de interacciones entre los mantillos, siendo efecto que es más evidente el sitio húmedo que en sitio seco
4. La precipitación es el factor principal en la descomposición de las acículas de pino y de las hojas de encino.
5. La liberación de N y P total en las acículas de pino es más acelerada que la de las hojas de encino

6. La liberación de N y P total es más acelerada en el sitio húmedo que en sitio seco
7. La de mezcla de acículas de pino y hojas de encino presentó efectos no agregados sobre la liberación de N y P total, evidenciando la existencia de interacciones entre los mantillos, siendo efecto que es más evidente el sitio húmedo que en sitio seco

7. Bibliografía

- Aerts R (1997) Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos* 79:439-449
- Aerts R y Chapin RF III (2002) The mineral nutrition of wild plants, revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research* 30:1-67
- Álvarez-Sánchez J (2001) Descomposición y ciclo de nutrientes en ecosistemas terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana* 1:11-27
- Austin AT (2002) Differential effects of precipitation, production and decomposition along rainfall gradient in Hawaii. *Ecology* 83: 328-338.
- Benites BG (1986) Árboles y flores del Ajusco. INE. México DF. P183.
- Berg B y Laskowski R (2006) Introduction. En: Berg B y Laskowski R. *Litter Decomposition: A guide to Carbon and Nutrient Turnover*. *Advances in Ecological Research* 38:1-12.
- Blair JM, Parmelle RW, Beare MH (1990) Decay rates, nitrogen fluxes and decomposer communities in single and mixed-species foliar litter. *Ecology* 71: 1976-1985.
- Binkley D (1993) *Nutrición forestal: Prácticas de manejo*, Limusa México DF, p 300.
- Briones MJ y Ineson P (1996) decomposition of eucalyptus leaves in litters mixtures. *Soil Biology and Biochemistry* 28:1381-1388.
- Cardenas I y Campo J (2007) Foliar nitrogen and phosphorus and decomposition in the nitrogen-fixing tree *Lysiloma microphyllum* in primary and secondary seasonally tropical dry forest in Mexico. *Journal of Tropical ecology* 23:107-113
- Campo J, Mass M, Jaramillo VJ (1998) Pulses of soil phosphorus availability in a Mexican tropical dry forest: effects of seasonally and level of wetting. *Oecologia* 115:167-172.
- Canto VJ (2004) *Capitales de carbono, nitrógeno y fósforo del suelo en bosques templados de la sierra norte de Oaxaca*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Filosofía y Letras-colegio de Geografía p117
- Coleman DC y Crossley DA (1996) *Fundamentals of Soil Ecology*, Academia Press, Sandiego USA, p 205

- Cadisch G y Giller KE (1997) Driven by nature: Plant litter quality and decomposition, CAB International, USA pp 402.
- Cotrufo MF, Raschi A, Lanini M y Ineson P (1999) Decomposition and nutrient dynamic of *Quercus pubescens* leaf litter in a naturally enriched CO₂ Mediterranean Ecosystem. *Functional Ecology* 13:343-351.
- Couteaux MM, Botterner P, Berg B, (1995) Litter decomposition, Climate and Litter Quality. *Trends in Ecology and Evolution* 10:63-66.
- Conn C y Dighton J (2000) Litter quality influences on decomposition, ectomycorrhizal community structure and mycorrhizal root surface acid phosphatase activity. *Soil Biology & Biochemistry*, 32: 489-496.
- Chapin RF III, Matson PA y Money HA (2002) Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. Springer, USA New York.
- Chadwick DR (1998) Decomposition of *Pinus sylvestris* litter in litter bags: influence of underlying native litter layer. *Soil Biology Biochemistry* 30:47-55.
- Challenger A (1998) Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: Pasado, presente y futuro. CONABIO-UNAM-INSITUTO DE BIOLOGIA, México DF.
- Dangles O y Bjorn M (2004) Species richness-decomposition relationships depend on species dominance. *Ecology Letters* 7:395-402.
- Edmonds R y Thomas TB (1995) Decomposition and nutrient release from green needles of western hemlock and Pacific silver fir in an old-growth temperate, Olympic National Park, Washington. *Canadian Journal Forest Research* 23:1049-1057
- Enriquez S, Duarte CM y Sand-Jensen K (1993) Patterns in decomposition rates among photosynthetic organisms: the important of detritus C N P content. *Oecologia* 94 457-471
- Eviner VT y Chapin FSII (2003) Funtional matriz: a conceptual framework for prediction multiple plans effects on ecosystems processes. *Annual Review Ecological Evolution System* 34:455-485.
- Falkowski P, Scholes RJ, Boyle E, Canadell J, Canfield D, Elser J, Gruber N, Hibbard K, Högberg P, Linder S, Mackenzie FT, Moore B III, Pedersen T, Rosenthal Y, Smetacek S, Steffen W. (2000) The Global Carbon Cycle: A Test of Our Knowledge of Earth as a System Science Vol. 290. no. 5490, pp. 291 – 296
- Fyles JW y Fyles IH (1993) Interaccion of Douglas-fir with red alder and sal foliage litter during Decomposition. *Canadian Journal Forest Reserch* 23:358-361.
- Gallardo JF, Martin A, Moreno G y Regina I (1998) Nutrient cycling in deciduous forest ecosystems of sierra de Gata mountains: nutrient supplies to the soil through both litter and through fall. *Annual Science Forest* (55) 771-784.
- Gartner TB y Cardon ZG (2004) Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos* 104:230-246.
- Girisha GK, Condrón LM, Clinton PW, Davis MR (2003) Decomposition and nutrient dynamics of green and freshy fallen radiata pine (*Pinus radiata*) needles. *Forest Ecology and Management* 179:169-181.
- Girisha GK, Condrón LM, Clinton PW, Davis MR (2005) Effect of mixing radiate pine needles and understory litters on decomposition and nutrient release. *Biology Fertility and Soil* 41: 310-319.
- Hansen RA y Coleman DC (1998) Litter complexity and composition are determinants of the diversity and species composition of orabaitd mites in litterbags. *Applied Soil Ecology* 9: 17-235

- Hattenschwiler S y Vitousek PM (2000) The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling. *Trend in Ecological and Evolution* 15:238-243.
- Hector A, Beale AJ, Minns A, Otway SJ y (2000) Consequences of the reduction of plant diversity for litter decomposition: effects through litter quality and microenvironment. *Oikos* 90:357-371.
- Heim A y Frey B (2004) early stage litter decomposition rates for Swiss forest. *Biogeochemistry* 70:301-315.
- Hendriks JJ, Wilson, CA y Boring LR (2002) Foliar litter position and decomposition in a fire-maintained longleaf pine-wiregrass ecosystem. *Canadian journal of forest* 32:928-941.
- Henegham L, Coleman DC, Crossley DA y Xiaoming Z (1999) Nitrogen dynamics in decomposing chestnut oak (*Quercus Prinus L*) in mesic temperate and tropical forest. *Applied Soil Forest* 13:169-175.
- Hoobie S (1996) Temperature and Plant Species Control Over Litter Decomposition in Alaskan Tundra. *Ecological Monographs*, 66:503-522
- Hoorens B, Aerts R, Stroetenga M (2002) Litter quality and interactive effects in litter mixtures: more negative interaction under elevated CO₂? *Journal of Ecology* 90: 1009-1016
- Hoorens B, Aerts R, Stroetenga M (2003) Does initial litter chemistry explain mixture effects on decomposition? *Oecologia* 442: 578-586
- Hoorens B, Aerts R, Stroetenga M (2003) Does initial litter chemistry explain mixture effects on decomposition? *Oecologia* 442: 578-586.
- INEGI (1996), Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática. Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad. Clasificación del hábitat y uso del suelo. Mapa 1:1000000
- INEGI (2004), Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática. Mapa Digital de México. Espacio mapa del estado de Oaxaca
- Kaneko N y Salamanca E(1999) Mixed leaf litter effects on decomposition rates and soil microarthropod communities in an oak-pine stand in Japan. *Ecological Research* 14:131-138
- Kawahara T (1975) Decomposition of litter on forest floor. *Japan Journal of Ecology* 25:71-75.
- King RF, Dromph KM y Bardget RD (2002) Changes in species evenness of litter have no effect on decomposition processes. *Soil Biology and Biochemistry* 34: 1959-1963.
- Klemmedson JO (1987) Oak influence on nutrient availability in pine forest of central Arizona. *Soil Science Society American Journal*. 51:248-253.
- Landsberg J y Gower S., (1997) Applications of Physiological Ecology to Forest Management. Academic Press, USA p354
- Lavelle P, Blanchart E, Martin E, Spain AV, Toutain F (1993) A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: applications to soils of humid tropics. *Biotropica*. 25:130-150
- Lopez MR (2005) Efecto del manejo forestales la diversidad, composición, estructura y regeneración de especies en un bosque templado en la sierra norte de Oaxaca. Tesis de Licenciatura, Facultad de Filosofía y letras. UNAM
- Martín A, Gallardo JF, Regina IS (1997) Long-term decomposition process of leaf from *Quercus pyrenaica* forest across a rainfall gradients (Spanish Central system). *Annual Science Forest* 54: 191-202.

- McArthur JV, Aho JM, Rader RB (1994) Interspecific leaf interactions during decomposition in aquatic and floodplain ecosystem. *Journal American Benthology* 13: 57-67.
- McTiernan KB, Ineson P, Coward PA (1997) Respiration and nutrient release from tree leaf litter mixtures. *Oikos* 78 527-538
- Melillo JR y Aber JD (1982) Nitrogen and Lignin control hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* 63 (3):621-626
- Osuna M y Perez-Amador C (2000) Metabolitos primarios y secundarios en la descomposición.
- Olson JS (1963) Energy storage and the balance of producer and decomposers in terrestrial ecosystem. *Ecology* 42: 322-331.
- Palm CA y Sanchez PA (1990) Decomposition and Nutrient Release Patterns of the Leaves of Three Tropical Legumes. *Biotropica* 22: 330-338.
- Prescott CE, Zabek LM, Staley CL y Kabzems R (2000) Decomposition of broadleaf and needle litter in forest of British Columbia: influence of litter type, forest type and litter mixtures. *Canadian Journal Forest. Research* 30:1742-1750.
- Ramamoorthy, T.P., Bye, R., Lot, A., Fa, J., (1998) Diversidad Biológica de México: orígenes y distribución. Instituto de Biología UNAM, México, DF.
- Regina S, Rapp M y Gallardo JF (1997) Nutrient release dynamics in decomposing leaf litter in two Mediterranean deciduous oak species. *Annual. Scie. Forest* 54: 747-760.
- Robinson CH, Dirham JB y Littlewood R (1999) Decomposition of root mixtures from high arctic plants: a microcosm study. *Soil Biology and Biochemistry* 31: 1101-1108.
- Rothe A, Binkley D (2001) Nutritional interactions in mixed species forest: a synthesis. *Canadian Journal Forest.* 31: 1855-1870
- Salamanca EF, Kaneko N, Katagiri S (1998) Effects of leaf litter mixtures on the decomposition of *Quercus serrata* and *Pinus densiflora* using field and laboratory microcosm methods. *Ecological Engineering* 10:53-73.
- Salamanca EF, Kaneko N, Katagiri S (2003) Rainfall manipulation effects on litter decomposition and the microbial biomass of the forest floor. *Applied Soil and Ecology* 22:271-281.
- Schlesinger W (1991) *Biogeochemistry: An analysis of global change.* Academic Press Inc. USA pag 438.
- SEMARNAT (2000) *Inventario Forestal Nacional*
- Schuur The effect of water on decomposition dynamics in mesic to wet Hawaiian mountain Forest. *Ecosystems* 4:259-273.
- Swift MJ, Heal OW y Anderson JM (1979) *Decomposition in terrestrial ecosystem,* Oxford: Blackwell Science.
- Takeda H (1988) A 5 year study of pine needle litter decomposition in relation to mass loss and fauna abundance. *Pedobiology* 32: 222-226.
- Velásquez A, Durán E, Ramírez I, Mas J, Bocco G, Ramírez G, Palacio J (2003) Land use-cover change processes in highly diverse areas: the case of Oaxaca, México. *Global Environmental Change* 13: 175-1
- Vitousek PM, Turner DR, Parton WJ, Sanford RS (1994) Litter Decomposition on the Mauna Loa Environmental Matrix, Hawai'i: Patterns, Mechanisms, and Models. *Ecology*, 5: 418-429.

- Wardle DA, Bonner KI, Nicholson KS (1997) Biodiversity and plant litter: experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function. *Oikos* 79: 274-258.
- Wardle DA, Bonner KI, Nicholson KS (1999) Biodiversity and plant litter: experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function. *Oikos* 79: 274-258.
- Wardle DA, Bonner KI, Barker GM (2002) linkages between plant litter decomposition, litter quality, and vegetation responses to herbivores. *Functional Ecology* 16: 585-595.
- Wachendorf C, Irmer U, Blume Hp (1997) Relationships between litter fauna and chemical changes of litter during decomposition under different moisture conditions. En Cadisch G y Giller KE (1997) *Driven by nature: Plant litter quality and decomposition*, CAB International, USA Capitulo 10 135-144.
- Zimmer M (2002) Is decomposition of woodland leaf litter influenced by its species richness? *Soil Biology and Biochemistry* 34:227-284.

Cuadro 1.- Superficie por entidad federal entidad federativa de los bosques templados (Velazquez *et al.*, 2000).

Estado	Superficie (km ²)
Estados Unidos Mexicanos	328,510
Aguascalientes	975
Baja California	2,050
Baja California Sur	782
Campeche	0
Coahuila de Zaragoza	5,206
Colima	523
Chiapas	17,711
Chihuahua	66,434
Distrito Federal	390
Durango	49,222
Guanajuato	4,358
Guerrero	21,692
Hidalgo	4,543
Jalisco	22,527
México	15,528
Michoacán de Ocampo	472
Morelos	5,988
Nayarit	8,342
Nuevo León	5,848
Oaxaca	33,844
Puebla	5,865
Querétaro de Arteaga	2,577
Quintana Roo	0
San Luis Potosí	4,472
Sinaloa	8,635
Sonora	19,977
Tabasco	25
Tamaulipas	6,046
Tlaxcala	636
Veracruz de Ignacio de la Llave	3,148
Yucatán	0
Zacatecas	10,694

Cuadro 2.- Masa remanente y constante de descomposición (k) proveniente de una especie y en forma de mezcla (más de una especie) de tejidos foliares en bosques templados.

Especie	Tiempo (meses)	Masa remanente individual (%)	Masa remanente (%) y proporción en la mezcla	k individual (año ⁻¹)	k mezcla (año ⁻¹)	Referencia
<i>Pinus densiflora</i>	3	11		ND		Salamanca <i>et al.</i> (2003)
<i>P. densiflora</i>	6	16		ND		Salamanca <i>et al.</i> (2003)
<i>P. densiflora</i>	12	14		ND		Salamanca <i>et al.</i> (2003)
<i>P. densiflora</i>	12	24		ND		Salamanca <i>et al.</i> (1998)
<i>P. radiata</i>	2	40		ND		Girisha <i>et al.</i> (2003)
<i>P. radiata</i>	12	50		ND		Girisha <i>et al.</i> (2003)
<i>P. silvestris</i>	12	22		ND		Wardle <i>et al.</i> (2002)
<i>P. silvestris</i>	12	20		ND		Chadwick <i>et al.</i> (1998)
<i>P. silvestris</i>	24	32		ND		Wardle <i>et al.</i> (2002)
<i>P. silvestris</i>	48	65		ND		Wardle <i>et al.</i> (2002)
<i>Quercus palitris</i>	10	40		ND		Wardle <i>et al.</i> (1999)
<i>Q. palitris</i>	12	17		ND		Wardle <i>et al.</i> (1999))
<i>Q. prinus</i>	12	33		0.329		Blair <i>et al.</i> (1990)
<i>Q. serrata</i>	3	20		ND		Salamanca <i>et al.</i> (2003)
<i>Q. serrata</i>	6	35		ND		Salamanca <i>et al.</i> (2003)
<i>Q. serrata</i>	12	30		ND		Salamanca <i>et al.</i> (2003)

<i>Q. serrata</i>	12	30			Salamanca <i>et al.</i> (1998)
<i>Q. prinus:</i>	12		50:50	0.384	Blair <i>et al.</i> (1990)
<i>Acer rubrus</i>					
<i>Q. serrata :</i>	12		75:25	0.35	Salamanca <i>et al.</i> (1998)
<i>P. densiflora</i>			31		
<i>Q. serrata :</i>	12		50:50	0.31	Salamanca <i>et al.</i> (1998)
<i>P. densiflora</i>			29		
<i>Q. serrata:</i>	12		25:75	0.29	Salamanca <i>et al.</i> (1998)
<i>P. densiflora</i>			26		

Cuadro 3.- Liberación anual de nutrientes en bosques templados.

Nutriente	Especie	Liberación (%)	Referencia
N	<i>Pinus palustris</i>	-10	Hendricks <i>et al.</i> (2002)
	<i>P. silvestris</i>	-50	Girisha <i>et al.</i> (2005)
	<i>P. silvestris</i>	-70	Hendricks <i>et al.</i> (2002)
	<i>Quercus sp.</i>	-80	Regina <i>et al.</i> (1997)
	<i>Q. prunus</i>	10	Hendricks <i>et al.</i> (2002)
P	<i>P. palustris</i>	+10	Hendricks <i>et al.</i> (2002)
	<i>Pinus sp.</i>	-40	Girisha <i>et al.</i> (2005)
	<i>Q. prunus</i>	+10	Hendricks <i>et al.</i> (2002)
	<i>Q. prunus</i>	-68	Regina <i>et al.</i> (1997)

Nota: El signo negativo indica liberación y el positivo inmovilización.

Cuadro 4. Superficie de la cobertura vegetal en Ixtlán de Juárez, Oaxaca.

Cobertura vegetal	Superficie (km ²)	Superficie (%)
Bosque de pino y encino	11, 923	62
Bosque mesófilo de montaña	3, 000	16
Selva húmeda perenifolia	3, 000	16
Bosque de encino	500	3
Selva baja caducifolia	500	3
Agricultura	357	2

Cuadro 5.- Características de los sitios de estudio.

	Sitio Seco (SS)	Sitio Húmedo (SH)
Altitud (msnm)	2200-2800	2200-2800
Temperatura (C°)	12-18	12-18
Precipitación (mm)	800	1400
<i>Suelo</i>		
Tipo de suelo ¹	Luvisol Vértico	Luvisol Vértico
Textura del suelo ¹ (arena:limos:arcillas)	32:33:35	33:49:18
pH	4.3±0	4.1± 0
C orgánico (mg g ⁻¹)	25.0±0.1	17.1±1
N total (mg g ⁻¹)	1.18±0.1	0.95±0
P total (mg g ⁻¹)	0.8±0.5	0.8±2.3
C:N	21	18
NO ₃ (mg g ⁻¹) ¹	0.01	0.03
NH ₄ (mg g ⁻¹) ¹	0.005	0.001
<i>Vegetación</i>		
Densidad (árboles ha ⁻¹)	612±11	434±9
Diámetro (cm)	23±1.1	21±1.2
Area Basal (m ⁻² ha ⁻¹) ¹	15±0.4	19±0.3
Altura (m)	16±0.8	26±1.9
Mantillo (Mg ha ⁻¹) ²	3.3	3.7
Relación masa pino:encino en el mantillo ²	2	3

¹Datos tomados de Canto (2004)

²V. Saynes comunicación personal

Cuadro 6.- Concentración inicial de N y de P en hojas de encino y en acículas de pino.

Nutriente	Sitio seco (SS)		Sitio Húmedo (SH)	
	<i>P. patula</i>	<i>Q. rugosa</i>	<i>P. pátula</i>	<i>Q. laurina</i>
N-total (mg g ⁻¹)	8.8 (0.01)	8.2 (0.01)	11.9 (0.01)	10.0 (0.03)
P-total (mg g ⁻¹)	1.05 (0.01)	0.81 (0.01)	2.04 (0.02)	1.26 (0.02)
Ntotal:Ptotal	8.5 (0.2)	10.3 (0.6)	5.8 (0.3)	7.9 (0.5)

Los datos son medias de n= 5 y entre paréntesis se indica 1 E.E.

Letras diferentes en una misma fila indican diferencias significativas ($P < 0.05$) para un mismo parámetro.

Cuadro 7.- Masa remanente, constante de descomposición y tiempo necesario para desintegrar el 95% de la masa

	Sitio seco (SS)		Sitio Húmedo (SH)	
	<i>P. patula</i>	<i>Q. rugosa</i>	<i>P. patula</i>	<i>Q. laurina</i>
Masa Remanente (%)	56.1 (1.92) 1b	61.0 (1.90) 1a	40.6 (0.73) 2b	45.6 (1.55) 2a
<i>k</i> (año ⁻¹)	0.51 (0.03) 2	0.51 (0.03) 2	0.76 (0.02) 1	0.76 (0.05) 1
Tiempo estimado para la pérdida del 95% de masa (años)	1.9	1.9	1.3	1.3

Los datos son medias de n= 5 y entre paréntesis se indica 1 E.E.

Letras diferentes en una misma fila indican diferencias significativas ($P < 0.05$) para un mismo parámetro.

Cuadro 8.- Análisis de varianza de 2 factores ANOVA para la evaluación de la pérdida de masa y contante de descomposición (k) después de un año de experimentación,

	Factor	F	P
MR	Especie	467.1	***
	Región	46.89	***
	Especie*Región	0.002	0.963
k	Especie	215.4	***
	Región	0.029	0.866
	Especie*Región	0.010	0.921

* $P < 0.05$

*** $P < 0.001$

Cuadro 9.- Valor observado y esperado de la masa remanente en los experimentos de mezclas de acículas de pino y hojas de encino (masa:masa), puestas a descomponer durante un año.

Sitio	Mezcla (pino:encino)	k (año ⁻¹)	Valor observado (%)	Valor esperado (%)
Seco (SS)	100-0	0.515 (0.03) a2	56.13 (1.92) b1	
	75-25	0.491 (0.02) a2	60.60 (1.04) a1	57.35**
	50-50	0.425 (0.04) b2	63.73 (2.35) a1	58.57**
	25-75	0.484 (0.03) a2	63.02 (2.33) a1	59.79**
	0-100	0.511 (0.03) a2	61.00 (1.90) a1	
Húmedo (SH)	100-0	0.763 (0.02) a1	40.63 (0.73) c2	
	75-25	0.602 (0.04) b1	51.00 (1.25) b2	41.87**
	50-50	0.611 (0.05) b1	51.13 (2.24) b2	43.43**
	25-75	0.524 (0.03) c1	55.62 (1.78) a2	44.33**
	0-100	0.762 (0.05) a1	45.57 (1.55) b2	

Los datos son medias (error estándar). Letras diferentes en una columna indican diferencias significativas ($P < 0.05$), entre mezclas.

Diferentes números indican diferencias significativas ($P < 0.05$), entre regiones.

**Indica diferencias significativas de la masa remanente entre mezcla observada y mezcla predicha

Cuadro 10.- Análisis de varianza de 2 factores ANOVA para la evaluación de la pérdida de masa y contante de descomposición (k) en mezcla después de un año de experimentación,

	Factor	F	P
K mezcla	Especie	31.28	***
	Región	261.2	***
	Especie*Región	15.59	***
MR mezcla	Especie	56.09	***
	Región	572.1	***
	Especie*Región	10.00	**

* $P < 0.05$

*** $P < 0.001$

Cuadro 11.- Prueba de distribución t para estimar las diferencias entre valores observados y esperados.

Región	Mezcla	Gl	t	P
Seca	75-25	14	3.737	***
	50-50	14	4.113	**
	25-75	14	2.544	*
Húmeda	75-25	14	14.46	***
	50-50	14	6.768	***
	25-75	14	11.87	***

* $P < 0.05$

** $P < 0.01$

*** $P < 0.001$

Cuadro 12.- Contenido remanente de N y de P, constante de liberación (*k*) y tiempo necesario para liberar el 95% del contenido de cada nutriente desde acículas de pino y hojas de encino, después de un año.

	Sitio seco (SS)		Sitio Húmedo (SH)	
	<i>P. patula</i>	<i>Q. rugosa</i>	<i>P. patula</i>	<i>Q. laurina</i>
N remanente (%)	36.3 (0.05) 1b	42.8 (0.85) 1 a	16.7 (0.04) 2b	23.5 (0.86) 2a
k N (año-1)	0.85 (0.04) 2	0.85 (0.03) 2	1.61 (0.03) 1a	1.23 (0.05) 1b
Tiempo estimado para la liberación del 95% del N (años)	3.5	3.5	1.9	2.4
P remanente (%)	70.5 (3.76) 1b	79.8 (2.85) 1a	31.1 (4.03) 2b	61.0 (6.05) 2a
k P (año-1)	0.26 (0.04) 2	0.16 (0.06) 2	0.63 (0.09) 1	0.17 (0.03) 1
Tiempo estimado para la liberación del 95% del P (años)	11.5	18.7	4.8	17.6

Los datos son medias de n= 5 y entre paréntesis se indica 1 E.E.

Letras diferente en una misma fila indican diferencias significativas ($P < 0.05$) para un mismo parámetro.

Cuadro 13.- Análisis de varianza de 2 factores ANOVA para la evaluación de N y P remanente y constante de liberación de N y P

	Factor	F	P
N remanente	Especie	879.3	***
	Región	102.2	***
	Especie*Región	0.035	0.8538
kN	Especie	1150.0	***
	Región	125.1	***
	Especie*Región	127.8	***
P remanente	Especie	225.6	***
	Región	101.5	***
	Especie*Región	28.28	**
kP	Especie	24.42	***
	Región	30.56	***
	Especie*Región	89.27	***

* $P < 0.05$

*** $P < 0.001$

Cuadro 14.- Valor observado y esperado del N y P remanente en los experimentos de mezclas de acículas de Pino y hojas de Encino (masa:masa), puestas a descomponer durante un año.

Sitio	Mezcla (pino-encino)	N remanente observado (%)	N remanente esperado (%)	P remanente observado (%)	P remanente esperado (%)
Seco (RS)	100-0	36.33 (0.05) b1		70.59 (3.38) ab1	
	75-25	38.81 (0.54) b1	37.96 NS	63.04 (2.30) bc1	72.64**
	50-50	38.55 (1.69) b1	39.59 NS	63.80 (6.16) c1	74.68**
	25-75	41.94 (1.42) a1	41.23 NS	41.02 (2.97) d1	76.72**
	0-100	42.84 (0.85) a1		78.76 (3.52) a1	
Húmedo (RH)	100-0	16.75 (0.04) c2		31.15 (4.03) d2	
	75-25	24.65 (1.11) bc2	18.44**	55.11 (2.70) bc2	38.60**
	50-50	21.95 (1.72) bc2	19.61**	49.69 (3.38) c2	46.06**
	25-75	26.26 (0.41) a2	21.82**	71.86 (2.94) a2	53.51**
	0-100	23.51 (0.86) bc2		60.97 (6.05) b2	

Los datos son medias (error estándar). Letras diferentes en una columna indican diferencias significativas ($P < 0.05$), entre mezclas.

Diferentes números indican diferencias significativas ($P < 0.05$), entre regiones.

**Indica diferencias significativas de la masa remanente del nutriente entre mezcla observada y mezcla predicha

Cuadro 15.- Constantes (*k*) y tiempo estimado para la de liberación de N y de P en la mezcla de acículas y hojas, después de una año.

Nutriente	Mezcla (%)	Sitio			
		Seca (SS)		Húmedo (SH)	
		<i>k</i> (año-1)	Tiempo estimado (años)	<i>k</i> (año-1)	Tiempo estimado (años)
N	100:0	0.85 (0.04) f	3.5	1.61 (0.03) a	1.9
	75:25	0.78 (0.05) b	3.8	1.16 (0.04) b	2.6
	50:50	0.91 (0.06) d	3.3	1.17 (0.08) b	2.6
	25:75	0.83 (0.03) e	3.6	1.05 (0.05) c	3.0
	0:100	0.85 (0.03) e	3.5	1.23 (0.05) b	2.4
P	100:0	0.17 (0.09) c	17.9	0.63 (0.05) a	4.7
	75:25	0.29 (0.07) b	10.2	0.16 (0.02) c	18.4
	50:50	0.33 (0.08) b	9.2	0.31 (0.09) b	9.7
	25:75	0.69 (0.01) a	4.4	0.02 (0.06) d	122
	0:100	0.12 (0.03) d	26.0	0.23 (0.06) b	13

Los datos son medias (error estándar) n=5

Letras diferentes en una columna indican diferencias significativas, entre mezclas ($P < 0.05$).

Cuadro 16.- Análisis de varianza de 2 factores ANOVA para la evaluación de N y P remanente y constante de liberación de N y P en mezcla

	Factor	F	P
N remanente	Especie	2008.8	***
	Región	48.53	***
	Especie*Región	7.610	***
P remanente	Especie	73.70	***
	Región	30.63	***
	Especie*Región	102.76	***
kN	Especie	827.6	***
	Región	52.41	***
	Especie*Región	47.88	***
kP	Especie	4.174	*
	Región	12.45	***
	Especie*Región	63.14	***

* $P < 0.05$

*** $P < 0.001$

Cuadro 17.- Prueba de distribución t para estimar las diferencias entre valores observados y esperados para el N remanente.

	Región	Mezcla	t	P
N remanente	Seca (RS)	75-25	1.897	0.1306
		50-50	1.393	0.2390
		25-75	0.793	0.2359
	Húmeda (RH)	75-25	16.45	***
		50-50	3.316	*
		25-75	6.633	**
P remanente	Seca (RS)	75-25	8.335	**
		50-50	4.114	**
		25-75	34.33	***
	Húmeda (RH)	75-25	13.04	***
		50-50	4.453	*
		25-75	9.175	***

* $P < 0.05$

** $P < 0.01$

*** $P < 0.001$

Cuadro 18- Concentración de N y P (mg g^{-1}) en acículas y hojas, después de una año

Mezcla (pino:encino)	Tiempo de colecta (días)	Nutriente			
		N-total		P-total	
		Región seca (RS)	Región húmeda (RH)	Región seca (RS)	Región húmeda (RH)
100:0	0	8.90 (0.10) a3	11.90 (0.10) a3	1.05 (0.06) a2	2.04 (0.20) a1
	30	6.10 (0.40) c4	11.90 (0.10) a3	0.87 (0.06) a2	0.95 (0.16) a4
	90	17.10 (0.60) a1	11.26 (0.90) a23	0.54 (0.07) b3	1.24 (0.07) b3
	180	11.11 (0.20) c2	11.32 (0.30) a1	0.67 (0.07) c3	1.66 (0.12) a2
	365	5.70 (0.10) a4	4.90 (0.10) b4	1.34 (0.04) a1	1.56 (0.15) b2
75:25	0	8.50 (0.10) a3	10.90 (0.30) b1	0.93 (0.04) a1	1.65 (0.013) b1
	30	5.00 (0.10) d4	8.70 (0.50) b3	0.61 (0.06) b2	0.70 (0.04) b3
	90	16.30 (0.60) a1	7.70 (0.40) c3	0.67 (0.06) ab2	1.08 (0.04) c2
	180	11.30 (0.10) c2	9.80 (0.20) c2	0.89 (0.06) a1	1.04 (0.04) c2
	365	5.50 (0.10) a4	5.30 (0.10) a4	1.00 (0.01) b1	1.60 (0.04) b1
50:50	0	8.50 (0.10) a3	10.90 (0.30) b1	0.99 (0.10) a1	1.65 (0.013) b1
	30	7.10 (0.20) b4	7.10 (0.20) c2	0.78 (0.06) ab2	0.74 (0.02) a3
	90	17.20 (0.40) a1	6.00 (0.20) d3	0.81 (0.02) a2	1.20 (0.10) b2
	180	12.10 (0.10) b2	11.50 (0.50) b1	0.79 (0.08) b2	1.28 (0.05) b12
	365	5.20 (0.10) a5	4.60 (0.10) b4	1.04 (0.08) b1	1.49 (0.03) b1
25:75	0	8.50 (0.10) a3	10.90 (0.30) b1	0.92 (0.02) a1	1.65 (0.013) b2
	30	6.30 (0.30) c4	7.00 (0.80) c2	0.67 (0.02) b2	0.80 (0.02) a3
	90	15.30 (0.50) b1	6.40 (0.20) d2	0.44 (0.11) c3	1.64 (0.08) a2
	180	11.30 (0.20) c2	8.70 (0.40) d2	0.80 (0.06) b1	1.68 (0.05) a2
	365	5.70 (0.10) a4	5.10 (0.10) a3	0.61 (0.06) c2	2.04 (0.11) a1
0:100	0	8.20 (0.10) b2	10.00 (0.70) c2	0.81 (0.09) a12	1.26 (0.10) c2
	30	7.90 (0.20) a3	8.20 (0.30) b3	0.60 (0.09) b2	0.87 (0.08) a3
	90	16.40 (0.50) a1	9.20 (0.30) b2	0.72 (0.04) a2	1.55 (0.11) a1
	180	14.00 (0.60) a1	13.50 (0.07) a1	1.00 (0.06) a1	1.51 (0.02) a1
	365	5.80 (0.10) a4	5.10 (0.10) a4	1.00 (0.06) b1	1.68 (0.04) b1

Los datos son medias (error estándar). Letras diferentes en una columna indican diferencias significativas entre mezclas dentro de un mismo tiempo ($P < 0.05$). Diferentes números en cada grupo indican diferencias significativas entre tiempos ($P < 0.05$).

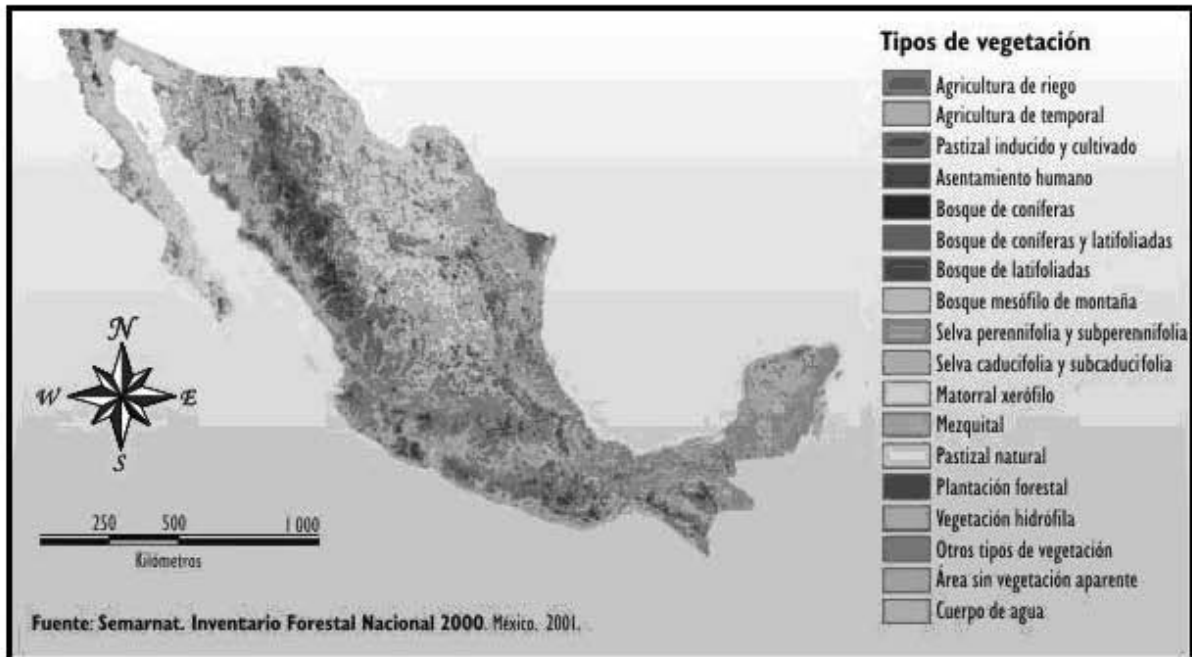


Figura 1.- Principales tipos de vegetación en México (SEMARNAT, 2000).

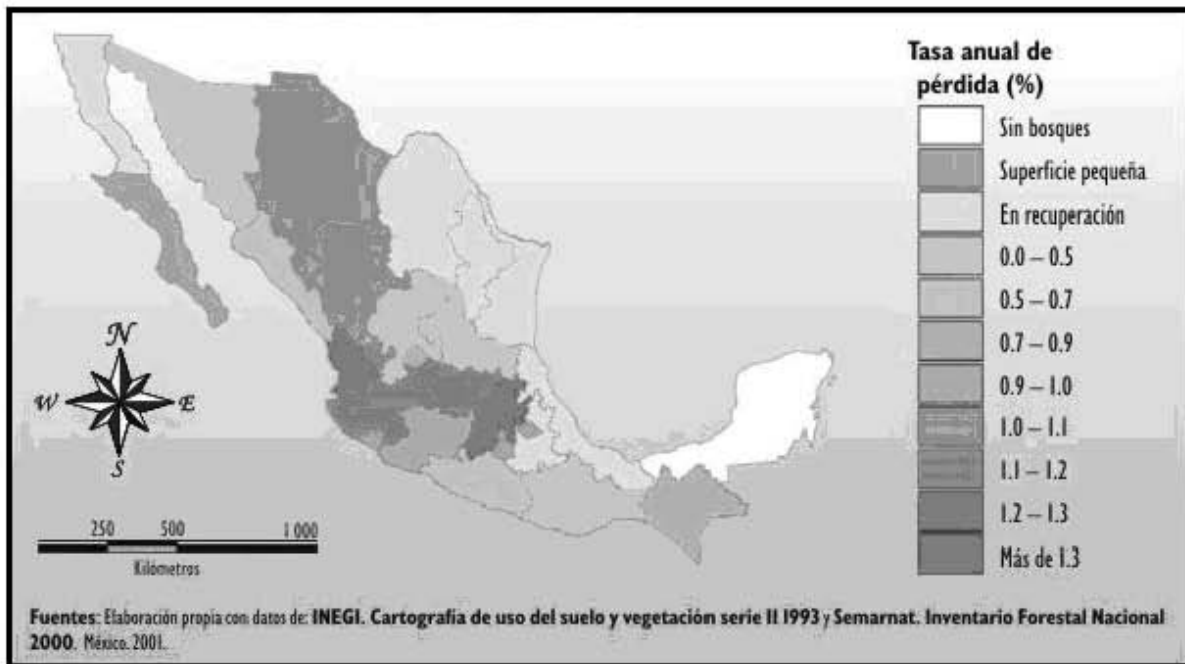


Figura 2.- Tasa de cambio de uso del suelo en bosques por entidad federativa, período 1993-2000 (SEMARNAT, 2000).

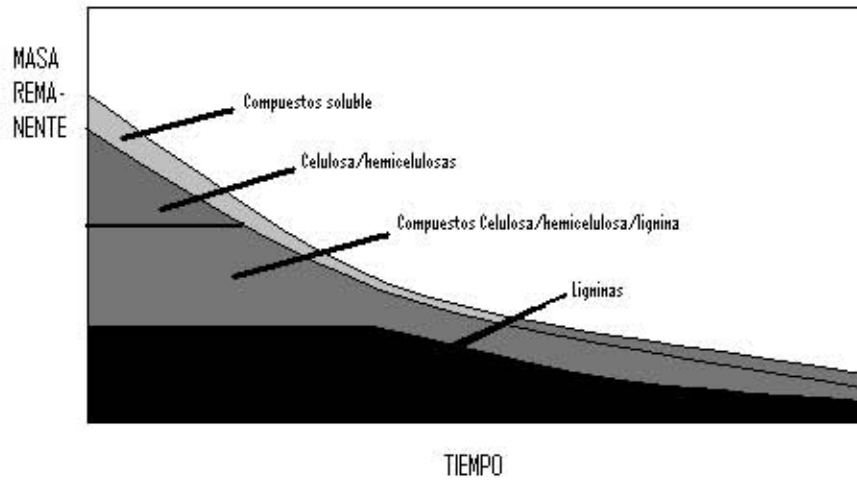
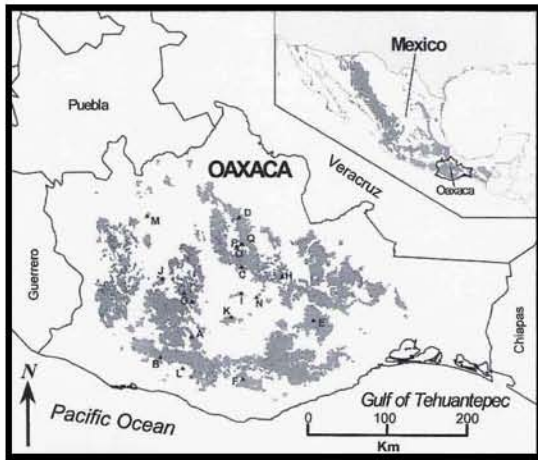
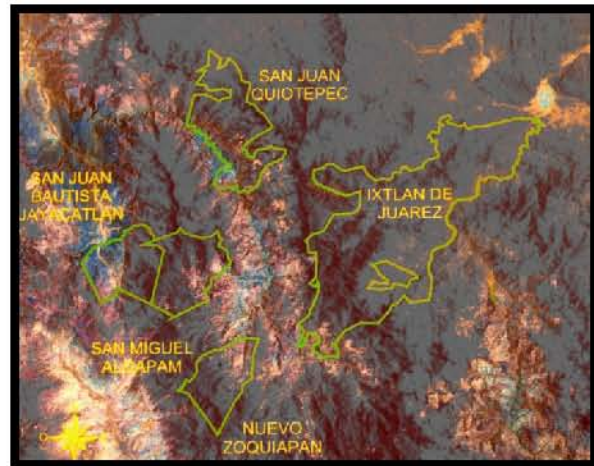


Figura 3.- Dinámica del proceso de descomposición y mineralización de la materia (tomado de Chapin *et al.*, 2002).



(a)



(b)

Figura 4.- Imágenes de (a) el Estado de Oaxaca y (b) del municipio de Ixtlán de Juárez, Oaxaca.

Imagen del árbol



Hoja



(a) *Pinus patula*



(b) *Quercus rugosa*



(c) *Quercus laurina*

Figura 5.- Imágenes de las especies utilizadas en el estudio, *Pinus patula* (a), *Quercus rugosa* (b) y *Quercus laurina* (c).



Figura 6.- Bolsas de descomposición en el campo.

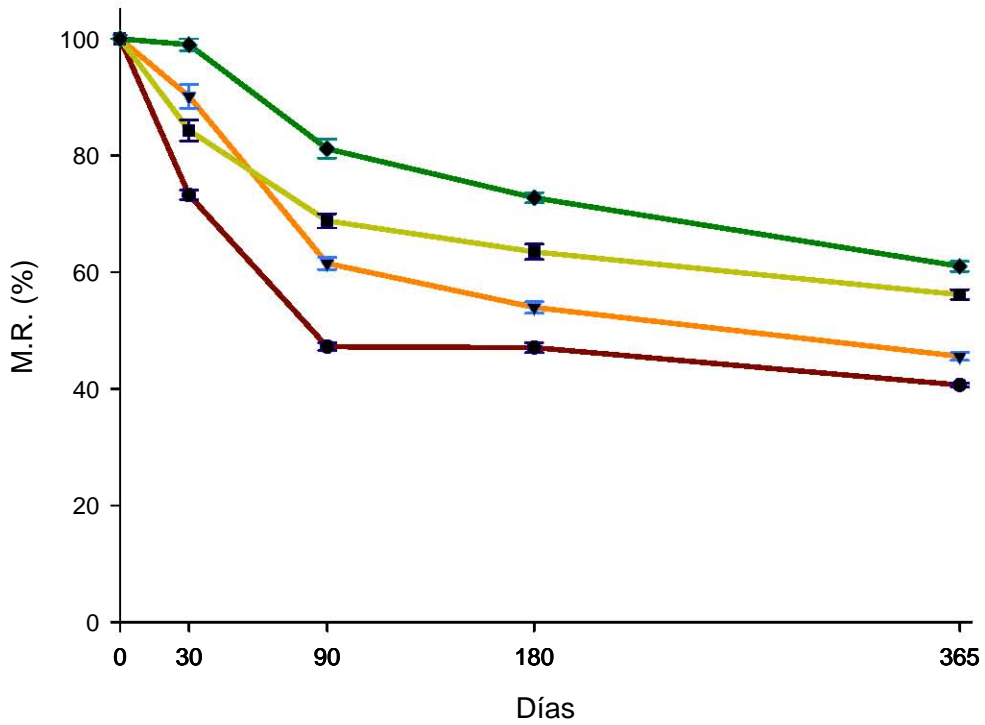


Figura 7.- Masa remanente (% de la masa inicial) de acículas de pino y hojas de encino en el experimento de descomposición *in situ*.

Se señalan las acículas de pino provenientes del SS (800 mm ■) y del SH (1400 mm, ●), así como las hojas de encino proveniente del SS (800 mm, ◆) y del SH (1400 mm, ▼). En barras se indica ± 1 E.E.

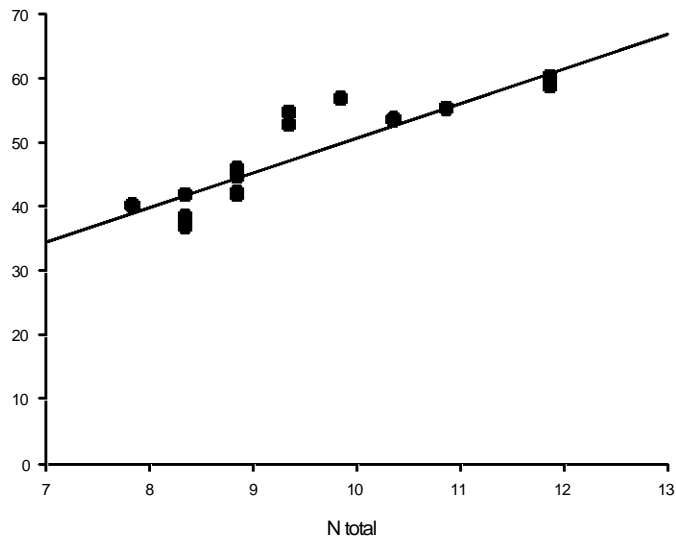


Figura 8.- Correlación entre la pérdida de masa y la concentración inicial de N (mg g^{-1}) en acículas de pino y hojas de encinos

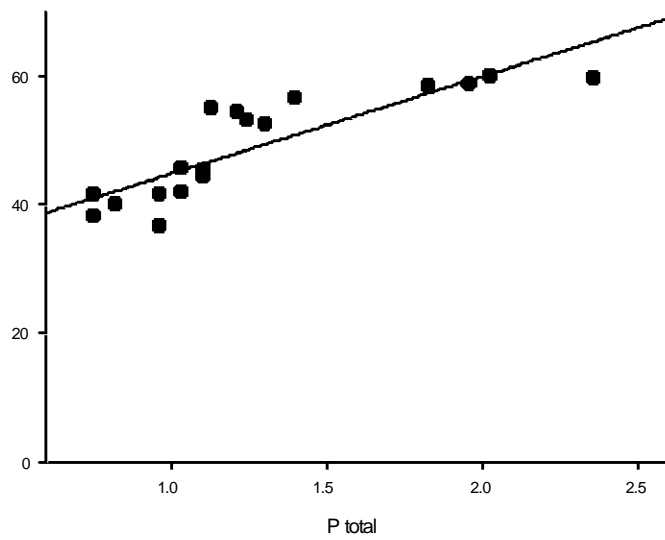


Figura 9.- Correlación entre la pérdida de masa y la concentración inicial de P (mg g⁻¹) en acículas de pino y hojas de encinos

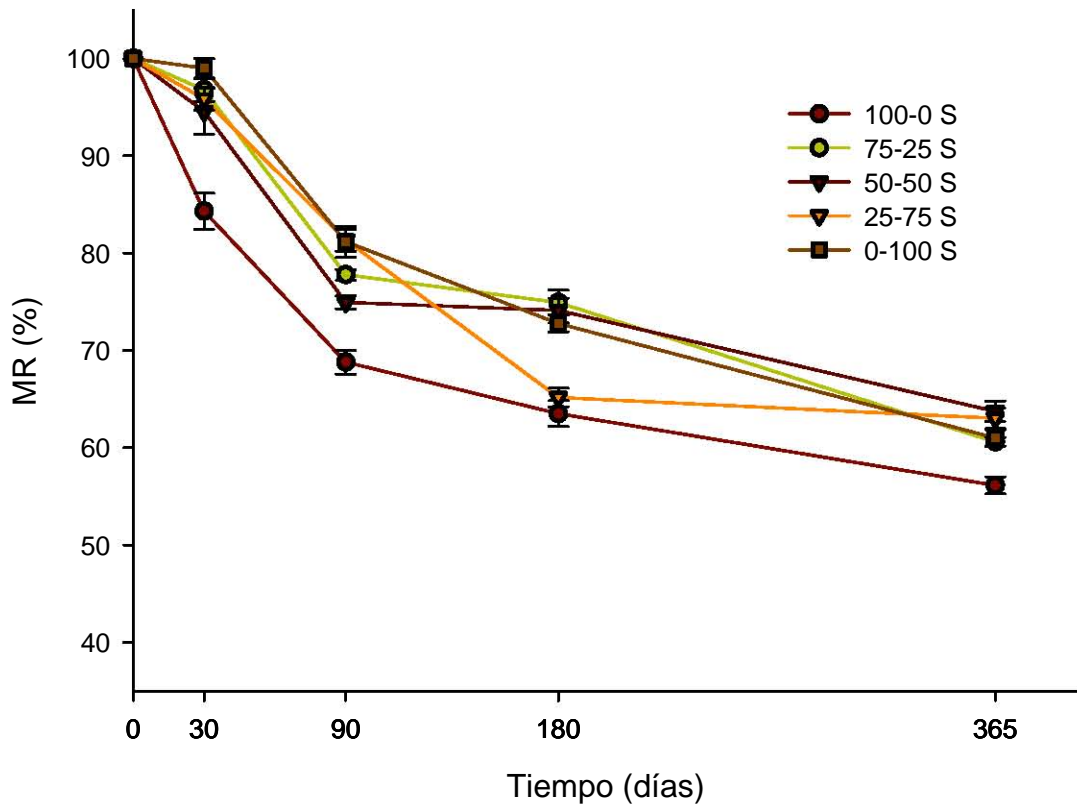


Figura 10.- Masa remanente (% de la masa inicial) en el experimento de la mezclas de tejidos de diferentes especies realizado *in situ* SS (800 mm de lluvia anual). Se indican la relación en masa pino:encino (100:0, 75:25, 50:50, 25:75,0:100). En barras se indica ± 1 E.E.

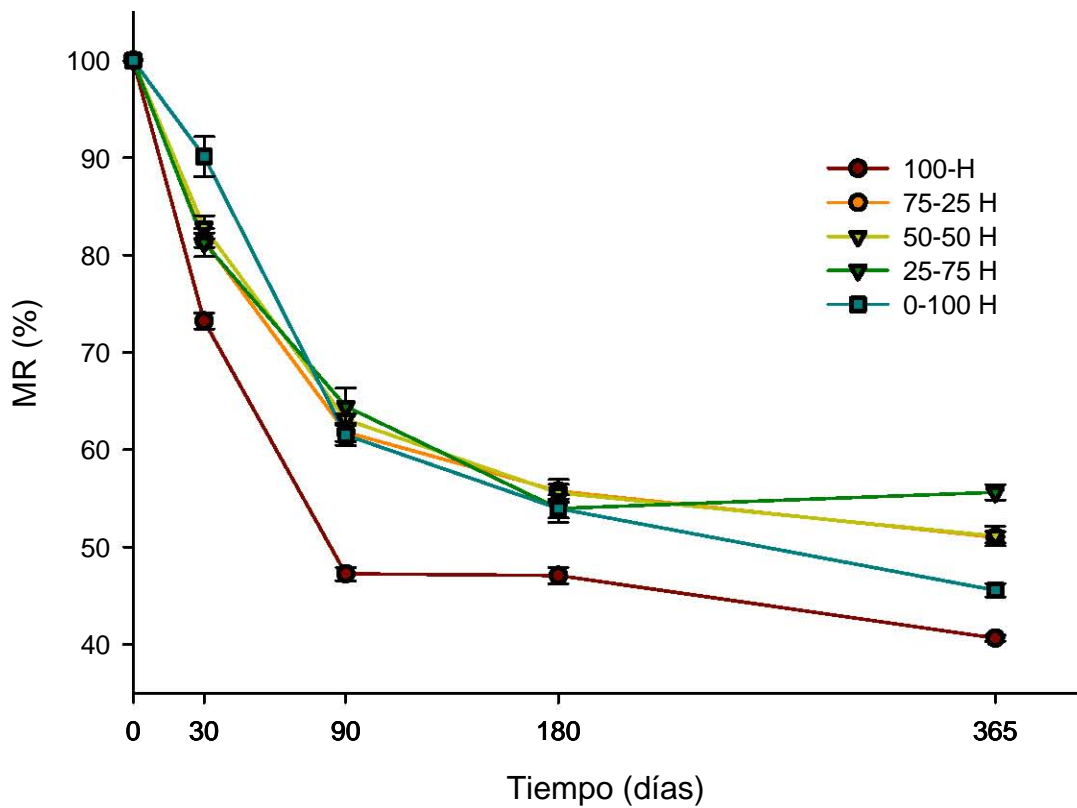
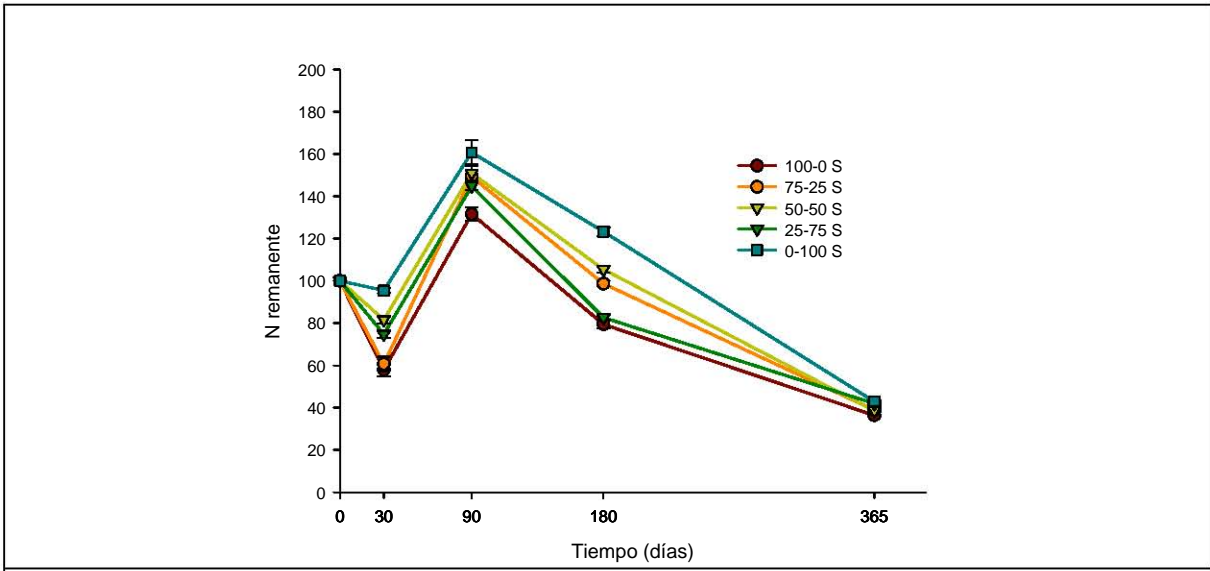
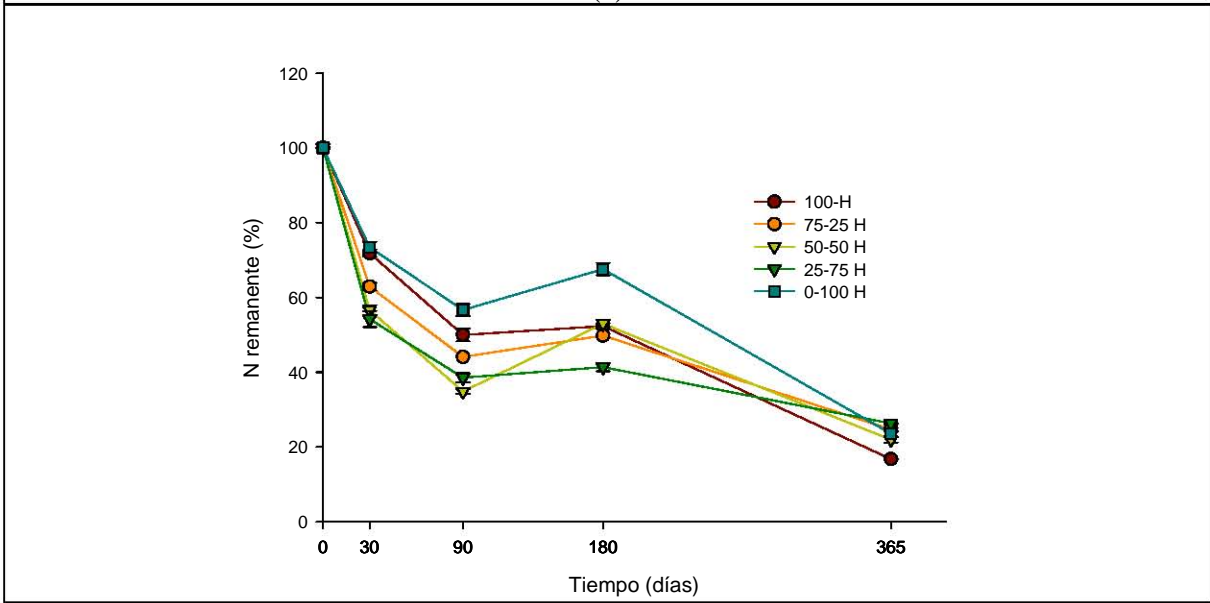


Figura 11.- Masa remanente (% de la masa inicial) en el experimento de la mezclas de tejidos de diferentes especies realizado *in situ* SH (1400 mm de lluvia anual). Se indican la relación en masa pino:encino (100:0, 75-25, 50:50, 25:75,0:100). En barras se indica ± 1 E.E.

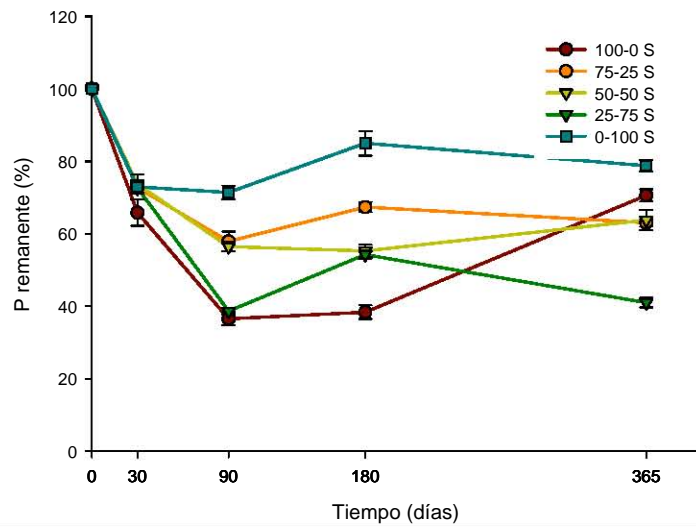


(a)

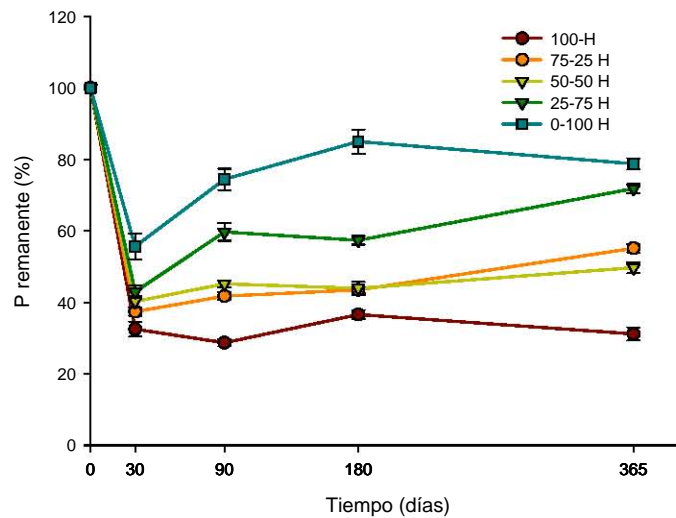


(b)

Figura 12.- Liberación de N (% de la concentración inicial) **(a)** en el experimento de la mezclas de tejidos de diferentes especies realizado *in situ* del SS (800 mm de lluvia anual), y **(b)** en el experimento de la mezclas de tejidos de diferentes especies realizado *in situ* del SH (1400 mm de lluvia anual). Se indican la relación en masa Pino:Encino (100:0, 75-25, 50:50, 25:75,0:100). En barras se indica ± 1 E.E.



(a)



(b)

Figura 13.- Liberación de P (% de la concentración inicial) **(a)** en el experimento de la mezclas de tejidos de diferentes especies realizado *in situ* del SS (800 mm de lluvia anual), y **(b)** en el experimento de la mezclas de tejidos de diferentes especies realizado *in situ* del SH (1400 mm de lluvia anual). Se indican la relación en masa Pino:Encino (100:0, 75-25, 50:50, 25:75,0:100). En barras se indica ± 1 E.E.