



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN
CIENCIAS BIOLÓGICAS

CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS

DINÁMICA DEL C Y N EN EL MANTILLO DE UN
BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO EN JALISCO, MÉXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTOR EN CIENCIAS

P R E S E N T A

CARLOS ANTONIO ANAYA MERCHANT

DIRECTOR DE TESIS: DR. FELIPE GARCÍA OLIVA

MÉXICO, D. F.

NOVIEMBRE DE 2007



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.

A mi Mamá, por ser ... siempre

A la memoria de mi Padre, que siempre está ahí

A Lyliana, mi amor

A Dany, mi sol, mi alegría, mi vida ... todo

Morelia, Michoacán, México. Noviembre de 2007

AGRADECIMIENTOS

Toda tesis es una conciliación de esfuerzos, apoyos y discusiones y ésta no es la excepción. Quiero agradecer a todos los que contribuyeron en alguna medida a este trabajo.

Esta tesis no hubiera sido posible sin el soporte de mis tutores el Dr. Felipe García Oliva y el Dr. Víctor Jaramillo Luque, con quienes estoy enormemente agradecido. A Felipe porque desde el inicio del proyecto me contagió su entusiasmo sobre el estudio de los procesos biogeoquímicos. A Víctor por la oportunidad de trabajar en un proyecto de investigación a largo plazo, por sus enseñanzas del problema de escala en ecología y de la teoría jerárquica de los ecosistemas. En ambos siempre encontré apoyo y disposición para discutir asuntos relacionados con este trabajo. Muchos de los aciertos de esta tesis se deben a sus sugerencias y a su análisis crítico de los resultados. Gracias también a ambos por su calidad humana y su amistad.

Además de mis asesores principales, el Dr. Juan José Peña Cabriales y la Dra. Angelina Martínez-Yrizar contribuyeron substancialmente con ideas durante todo el proceso de investigación. Gracias por sus sugerencias, apoyo y disponibilidad para tratar problemas de esta tesis, y por enriquecer mi desarrollo profesional.

A mi jurado de examen, Dr. Javier Álvarez, Dr. Leopoldo Galicia y Dra. Elisabeth Huber, quienes con sus observaciones y sugerencias contribuyeron a mejorar esta tesis en su versión final. Gracias también por revisar con oportunidad este trabajo. Al Dr. Diego Pérez por su disposición para discutir problemas estadísticos de este trabajo.

A Maribel Nava por su asesoría técnica en laboratorio. A Raúl Ahedo y Heberto Ferreira por su soporte técnico en cómputo. A Salvador Araiza y Abel Verduzco por su apoyo técnico en campo. A Enrique Tapia por su apoyo en laboratorio y sus relajadas charlas durante las cuantiosas horas de trabajo en el laboratorio.

A Lilia Espinosa, Carolina Espinosa y Dolores por el apoyo administrativo durante el doctorado.

Al Dr. Manuel Maass por contagiarnos su entusiasmo por los estudios ecológicos de largo plazo, por promover nuestra participación en los “Seminarios de Cuencas” y por sus ilustrativas pláticas.

Al Dr. Omar Masera y a René Martínez por darme la oportunidad de trabajar en su equipo, me sacaron de apuros en uno de los momentos más difíciles, me devolvieron la confianza y me enseñaron otra perspectiva de ver el trabajo científico. A Omar que con su visión, sus ideas y su generosidad me han inspirado para seguir a delante con audacia. A René por su entusiasmo y su pasión por la biología que me devolvieron el gusto por ella en algunos momentos de desencanto.

A todos mis amigos del cubículo de cuencas, del laboratorio de bioenergía y del CIEco en general: Noé, Beto, Ana, Raúl, Tamará, Andrés, René, Gaby, Cynthia, Alfredo, Adrián, Benjamín, Yancuik, Manu, Sandro, Carmen, Toño, Chucho, Fernando, por todo lo que ha implicado el trabajar y aprender juntos, superar dificultades de todo tipo, discutir, convivir Gracias por todos los buenos momentos que hemos pasado.

A mis hermanos: Alberto, Luis, Leticia, Jorge y Beto, quienes han sido mis compañeros y amigos inseparables por siempre.

A mi segunda familia: Lidia, Gerardo y Beto por el ánimo y apoyo que me dieron en todo momento.

Agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México por la oportunidad brindada. Al Centro de Investigaciones en Ecosistemas y a la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala por el soporte logístico de sus instalaciones. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (153968) y a la Dirección de Estudios de Posgrado, UNAM por las becas que me otorgaron para realizar esta tesis. El presente estudio fue financiado por el CONACYT a través del proyecto G27674-N, el Programa de Apoyo a Estudiantes de Posgrado, UNAM, y por la UNAM a través del presupuesto operativo de mis tutores: Dr. Víctor Jaramillo y Dr. Felipe García

CONTENIDO

RESUMEN

INTRODUCCIÓN

- Presentación
- Definiciones de conceptos
- Antecedentes
- Objetivos

CAPÍTULO I

- Rainfall and labile carbon availability control litter nitrogen dynamics in a tropical dry forest

CAPÍTULO II

- Variación temporal y espacial de los almacenes de carbono, nitrógeno y fósforo en el mantillo de un bosque tropical caducifolio

CONSIDERACIONES FINALES

RESUMEN

La descomposición del mantillo es un proceso clave en los ciclos biogeoquímicos de los elementos en los ecosistemas terrestres. Este trabajo tuvo dos objetivos generales enfocados a caracterizar la dinámica de los nutrientes en el mantillo de un bosque tropical caducifolio: (a) analizar la variación estacional de las transformaciones del nitrógeno y su relación con la actividad y la biomasa microbianas, y (b) a través de un estudio de largo plazo (8 años), caracterizar la variación estacional, interanual y espacial a nivel de paisaje de la dinámica del carbono (C), nitrógeno (N) y fósforo (P).

La variación estacional de la precipitación controla la actividad microbiana y las transformaciones de los elementos químicos en el mantillo. Los contenidos de los elementos fueron mayores al final de la estación seca, decrecieron durante la estación de lluvias por descomposición y aumentaron al inicio de la estación de seca cuando ocurre el pico de producción de hojarasca. En la estación seca, la descomposición y las transformaciones del N son severamente restringidas debido a que la nula disponibilidad de agua limita la actividad microbiana. Consecuentemente, en esta estación ocurren las menores concentraciones de N microbiano y nitratos, y las mayores de C y N orgánicos solubles. El humedecimiento del mantillo al inicio de la estación de lluvias disuelve la materia orgánica soluble acumulada en la estación seca, haciéndola accesible a los microbios, mismos que responden aumentando su actividad. La tasa de mineralización de C es máxima en esta estación, al igual que la tasa de inmovilización de N debido a que la alta disponibilidad de C incrementa la demanda de N por los microbios heterótrofos. Sin embargo, a pesar de la inmovilización, también hay una mineralización neta de N como resultado de la gran actividad microbiana. Durante la estación de lluvias la descomposición reduce la concentración de la materia orgánica lábil, y en consecuencia las tasas de mineralización de C y N disminuyen, pero aumenta la nitrificación. La biomasa microbiana libera una fracción significativa del N conforme avanza la estación de lluvias. Al inicio de la estación seca, la producción de hojarasca renueva la capa del mantillo, lo cual, junto con la humedad remanente,

favorecen cierta actividad microbiana y una ligera inmovilización y mineralización de N. El C microbiano (biomasa microbiana) es generalmente mayor en la estación seca que al final de la estación de lluvias y no muestra una marcada relación con la actividad microbiana y las transformaciones del N.

Los tiempos medios de residencia del C, N y P sobre el piso del bosque son 1.2, 1.1 y 1.0 años, respectivamente. Sin embargo, la variación anual de los tiempos de residencia es alta y puede ser influenciada por la variación del patrón de lluvias entre años, como lo sugiere la correlación positiva y significativa entre la tasa de mineralización de C del periodo de lluvias y el número de días con eventos de lluvia con un volumen ≥ 5 mm. Estos cambios en la liberación de los elementos inducen una alta variabilidad de los almacenes de los mismos en el mantillo, teniendo el C un coeficiente de variación de 14% y los nutrientes de 24%. Los cambios interanuales de los contenidos oscilaron alrededor de un valor promedio. Este patrón puede ser esperado para un bosque maduro, donde los flujos de entrada y salida de materia del mantillo son proporcionales. Los tiempos de residencia de los elementos son menores en la parcela Baja (ubicada al pie del monte) debido a la mayor humedad del suelo en ésta. Sólo el almacén de P mostró diferencias entre las parcelas, siendo mayor en la parcela Baja, donde la disponibilidad de dicho elemento en el suelo y la productividad primaria son mayores.

Este estudio muestra que a una escala estacional las transformaciones del C y N son determinadas por la variación estacional en la precipitación y por la disponibilidad de carbono lábil para la actividad microbiana, mientras que a escala anual la tasa de mineralización de C es afectada por la frecuencia de eventos de lluvia ≥ 5 mm. Las diferencias entre las parcelas con diferente ubicación espacial indicaron que la posición en el relieve y la disponibilidad de agua en el suelo promueven la variabilidad espacial de las tasas de liberación y de los almacenes de los elementos en el mantillo, aunque este efecto es diferencial entre elementos, siendo más pronunciado para el P. Este trabajo ilustra como un estudio realizado a diferentes escalas temporales y espaciales

ofrece una perspectiva más completa de la dinámica de los nutrientes y de los factores que la regulan.

INTRODUCCIÓN

Presentación

La descomposición del mantillo tiene un papel central en la regulación de la dinámica de los nutrientes y en la redistribución de la energía en el ecosistema. Por un lado, la descomposición libera nutrientes en formas disponibles para las plantas y da lugar a la materia orgánica del suelo, y por otro, los microorganismos (bacterias y hongos) producen biomasa susceptible a ser almacén y fuente de nutrientes, son alimento de la fauna del suelo y actúan como vínculo entre la producción primaria y secundaria (Swift et al. 1979; Chapin et al. 2002; Berg y Laskowski 2006). La descomposición es, por lo tanto, un proceso ecosistémico con importancia equiparable a la producción primaria; de hecho, se propone que un ecosistema puede funcionar indefinidamente sólo con el subsistema productor y el descomponedor (Swift et al. 1979).

A pesar de su importancia en el funcionamiento de los ecosistemas, la descomposición y los procesos subyacentes de mineralización e inmovilización de nutrientes han sido pobremente caracterizados en bosques tropicales caducifolios (BTC; Martínez-Yrizar 1995; Jaramillo y Sanford 1995), en comparación con los bosques templados (Berg y Laskowski 2006) y los tropicales húmedos (Vitousek y Sanford 1986). Esta falta de información ha permitido que en los BTC permanezca una discusión sobre la importancia de la descomposición del mantillo como fuente de nutrientes para el crecimiento de los árboles en distintas épocas del año (Kundu 1990; Raghubanshi et al. 1990).

El BTC es uno de los biomas que se encuentra especialmente amenazado por el cambio de uso de suelo hacia sistemas agropecuarios y por el cambio climático global (Maass 1995; Trejo y Dirzo 2000; Miles et al. 2006). Ello hace necesario y urgente tener un conocimiento claro sobre procesos ecosistémicos claves para buscar alternativas de manejo que sean conservadoras de los servicios de soporte y regulación que prestan estos bosques, así como para producir escenarios sobre el efecto de los cambios en el clima sobre su estructura y sobre sus intercambios de carbono con la atmósfera (Vitousek et al. 1997, Shaver et al. 2000; Weltzin et al. 2003). Este trabajo

estudia la dinámica del carbono (C), nitrógeno (N) y fósforo (P) en el mantillo de un bosque tropical caducifolio. La investigación se enmarca en el contexto de un estudio ecosistémico de largo plazo que desde 1982 se lleva a cabo en el bosque tropical caducifolio de Chamela, Jalisco, México, y entre cuyos intereses principales están el cuantificar los flujos y los almacenes de agua, carbono y nutrientes para calcular sus balances a nivel de cuenca y caracterizar su variación en el tiempo (Maass et al. 2002).

Definiciones de conceptos

Funcionamiento del ecosistema

La ecología de ecosistemas brinda un marco teórico-conceptual para el estudio de la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas (Chapin et al. 2002). Esta disciplina se caracteriza por tener un enfoque proceso-funcional en donde la biota y el ambiente son vistos como parte integral del ecosistema. Toma como punto de entrada al análisis funcional de los ecosistemas a la energética y a los ciclos biogeoquímicos (Maass y Martínez-Yrizar 1990). La ecología de ecosistemas, por lo tanto, se centra en el estudio de procesos funcionales como la productividad primaria, la evapotranspiración y la descomposición, que son la base de los servicios de soporte y regulación que prestan los ecosistemas (Chapin et al. 2002).

El funcionamiento de los ecosistemas se ha estudiado mediante el análisis de sistemas (O'Neill et al. 1986; Maass y Martínez-Yrizar 1990). El fundamento de este enfoque es la organización jerárquica de los sistemas, que en el caso de los ecosistemas se define con base en los patrones de flujo de energía, y de circulación de agua y elementos químicos entre sus componentes (Maass y Martínez-Yrizar 1990). En los ecosistemas terrestres, los elementos esenciales se encuentran almacenados en tres compartimentos principales: atmósfera, biosfera, y litosfera. La circulación de nutrientes entre estos compartimentos es lo que se reconoce como ciclos biogeoquímicos. Los flujos de los elementos químicos proveniente de la atmósfera y del intemperismo del suelo mineral forman parte del ciclo externo de dichos elementos, el cuál es importante para el desarrollo a largo plazo de los ecosistemas. En contraste, el movimiento de los nutrientes entre la vegetación, los detritos y el suelo constituye el ciclo interno. Éste determina la disponibilidad de nutrientes para la productividad primaria anual del ecosistema (Chapin et al. 2002).

En el ecosistema, la ganancia anual de materia y energía por el subsistema vegetal (producción primaria neta) se distribuye en varias direcciones: una parte es almacenada en la vegetación, otra es consumida y almacenada por los herbívoros, y una porción importante cae al suelo en forma

de hojarasca, dando lugar a la capa de detritos que yace sobre el suelo conocida como mantillo. El grosor de esta capa depende de la entrada de hojarasca y de las salidas de materia por descomposición. Este último proceso conduce a la transformación de los nutrientes hasta sus formas minerales, las cuales pueden ser aprovechadas por las plantas y los microorganismos, adsorbidos por las arcillas minerales y movilizadas fuera del ecosistema por volatilización o lixiviación (Swift et al. 1979).

Proceso de descomposición

La descomposición es el rompimiento o desagregación de los detritos hasta sus componentes químicos esenciales, por lo que causa tanto un decremento de la masa como un cambio químico en la materia orgánica remanente (Swift et al. 1979). La descomposición resulta de tres tipos de procesos con diferentes factores que la controlan y con diferentes consecuencias: la lixiviación, la fragmentación y el catabolismo (Swift et al. 1979). La lixiviación es el proceso por el cual los compuestos orgánicos solubles y los iones se disuelven en el agua y se mueven a través de las matrices del mantillo y el suelo. La lixiviación en el mantillo es determinada por la frecuencia e intensidad de la precipitación y por algunas características superficiales de los detritos, como la presencia de una capa cerosa (Swift et al. 1979). Dado su pequeño tamaño ($<0.45 \mu\text{m}$), los compuestos solubles pueden ser absorbidos directamente por los microorganismos y degradados con facilidad, aunque dicha fracción también incluye compuestos difíciles de degradar y tóxicos (Qualls, 2000; Neff y Asner 2001). La fragmentación es el rompimiento de los detritos en unidades más pequeñas sin un cambio en su composición química original. Su importancia reside en la exposición e incremento de superficies susceptibles de ser colonizadas por los microorganismos (Waring y Schlesinger 1985; Anderson y Ineson 1983). Los invertebrados del suelo son los principales agentes de la fragmentación, pero también ocurre fragmentación por procesos físicos como los ciclos de secado-humedecimiento y de congelación-descongelación (Waring y Schlesinger 1985; Anderson y Ineson 1983).

El catabolismo es el término bioquímico que describe la transformación de la materia a través de reacciones enzimáticas que transfieren energía. Generalmente involucra la transformación de compuestos orgánicos complejos a moléculas más simples y pequeñas, y su objetivo final es la obtención de energía y nutrientes para el mantenimiento y crecimiento de los organismos. Las primeras reacciones del catabolismo microbiano se pueden desarrollar de manera extracelular, cuando los polímeros complejos (ej. celulosa, proteínas) son degradados por enzimas a moléculas más simples y solubles que pueden ser absorbidas por los microorganismos (ej. azúcares, aminoácidos). A este proceso se le conoce como despolimerización. Recientemente se le ha revalorizado desde una perspectiva biogeoquímica con el reconocimiento de que la materia orgánica disuelta es una de las principales formas en las que se mueven los nutrientes en el ecosistema (Qualls, 2000; Neff y Asner 2001), además de que algunas plantas pueden captar nutrientes en formas orgánicas disueltas a través de su asociación con hongos ectomicorrízicos (Schimel y Benett 2004). Las subsiguientes transformaciones pueden ser extracelulares para la obtención de nutrientes e intracelulares para la obtención de energía y nutrientes (Paul y Clark 1989). Cuando los nutrientes son incorporados a las células microbianas se dice, desde una perspectiva biogeoquímica, que son inmovilizados en la biomasa microbiana dado que no son susceptibles de ser absorbidos por otros organismos o de ser perdidos del ecosistema. Otro término importante es el de la mineralización, que consiste en la transformación de los elementos de formas orgánicas a formas inorgánicas. La mineralización y la inmovilización ocurren simultáneamente, y cuando la primera domina sobre la segunda se dice que hay una mineralización neta del elemento. La mineralización puede ser un proceso biológico o bioquímico (Tate 1992). La mineralización biológica es aquella que se lleva a cabo al interior de las células microbianas y consiste en la oxidación de las formas orgánicas a una forma inorgánica para la obtención de energía. El nitrógeno (N) por estar unido al carbono (C) en grupos amino (-C-NH₂) es mineralizado de manera biológica. En contraste, la mineralización bioquímica se lleva a cabo afuera de las células

microbianas por enzimas extracelulares. El fósforo (P) y algunas moléculas de azufre (S) son mineralizados así por formar uniones estéricas (C-O-P y C-O-S; Paul y Clark 1989). Las formas minerales de los elementos son susceptibles de ser aprovechadas por las plantas y los microorganismos, de ser inmovilizadas por procesos geoquímicos o de salir del ecosistema vía lixiviación o volatilización, por lo que el proceso de mineralización es fundamental en el movimiento de los elementos químicos.

Los compuestos minerales pueden sufrir transformaciones subsecuentes de importancia biogeoquímica. En el caso particular de los compuestos de nitrógeno (N) el amonio (NH_4^+), que es el primer compuesto derivado de la mineralización de las moléculas orgánicas nitrogenadas, puede ser absorbido por los microorganismos y las plantas o ser oxidado a nitrato (NO_3^-) por bacterias quimioautótrofas para la obtención de energía, proceso conocido como nitrificación. El nitrato es tomado por las plantas y los microbios, pero también dada su carga negativa tiene un alto potencial de ser movilizado fuera del ecosistema por lixiviación. Mediante la nitrificación se produce óxido nitroso (N_2O) y óxido nítrico (NO), compuestos volátiles y por lo tanto fuentes importantes de pérdida de N del ecosistema. El nitrato es transformado a NO, N_2O y N_2 mediante el proceso de denitrificación. Éste es el proceso donde el nitrato reemplaza al oxígeno como un aceptor de electrones en la respiración microbiana por lo que se reduce en varios pasos: $\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NO}_2^- \rightarrow \text{NO} \rightarrow \text{N}_2\text{O} \rightarrow \text{N}_2$. Esto ocurre cuando las tasas de difusión del oxígeno son insuficientes para cubrir la demanda de oxígeno por los microorganismos o también cuando hay una abundancia de carbono orgánico lábil para la actividad de los heterótrofos (Killham 1994). La denitrificación es el principal proceso que devuelve el N_2 a la atmósfera, completando el ciclo del nitrógeno.

Factores que determinan la descomposición

Las tasas de descomposición y de mineralización son reguladas por el ambiente, la composición química de la materia orgánica (calidad química) y la comunidad de organismos desintegradores (Swift 1979). Se ha propuesto que

estos factores actúan jerárquicamente a través de su efecto sobre la actividad microbiana a una escala de tiempo y espacio decreciente (Lavelle et al. 1993). Simplificando, el control de la descomposición se ejerce a tres niveles: clima > calidad química > microorganismos desintegradores. El clima determina directamente a la descomposición por medio del efecto de la temperatura y de la humedad sobre la actividad microbiana, pero también ejerce un control indirecto a través de la influencia que ejerce sobre la formación del suelo y la estructura de la vegetación, que determinan a su vez la composición química de los detritos (Lavelle et al. 1993).

La calidad química de la materia orgánica como sustrato ha sido relacionado con cinco propiedades: el tamaño de las moléculas, el tipo de uniones químicas, la regularidad de las estructuras, la toxicidad y la concentración de nutrientes (Chapin et al. 2002). Las moléculas pequeñas como aminoácidos pueden ser absorbidas directamente por los microorganismos, pero las grandes tienen que ser procesadas fuera de las células por exoenzimas antes de ser tomadas. Algunas uniones son fáciles de romper, pero otras como la lignina tienen una estructura irregular que dificulta la unión de las enzimas con los sitios activos y en consecuencia su rompimiento. Compuestos como los fenoles y los alcaloides son tóxicos y pueden matar o reducir la actividad de los microorganismos. El N y el P son nutrientes fundamentales para los procesos metabólicos y con frecuencia se encuentran en bajas concentraciones en la materia orgánica por lo que pueden restringir el crecimiento de los microorganismos.

En la descomposición participa una compleja comunidad de organismos, que incluye microorganismos (bacterias y hongos) y la fauna del suelo. Los microorganismos son los principales agentes de la descomposición, mineralizando tanto como el 95% del carbono (Waring y Schlesinger 1985; Berg y Laskowski 2006). La composición de la comunidad microbiana es importante debido a que ésta influye sobre el tipo y las tasas de producción de enzimas y por lo tanto en las tasas a las que los sustratos son degradados. Las enzimas que rompen sustratos comunes como proteínas y celulosa son producidas por

muchos tipos de microbios por lo que ocurren en todos los suelos. Las enzimas involucradas en procesos que se presentan en ambientes específicos, como aquellos en los que se producen metano, parecen más sensibles a la composición de la comunidad microbiana. Los microorganismos suelen agregarse en consorcios para la degradación de los substratos. Por ejemplo, algunas bacterias no producen todas las enzimas necesarias para degradar la celulosa por lo que para ganar energía del rompimiento de este compuesto se asocian con los hongos (Paul y Clark 1989).

Se estima que los microorganismos representan entre 0.3 y 5% del carbono y entre 0.5 y 15% del N del total de dichos elementos en el suelo (Waring y Schlesinger 1985; Paul y Clark 1989; Tate 1992). La concentración de carbono en los hongos y las bacterias es similar (45%), pero la concentración de N es menor en los hongos (3-9%) que en las bacterias (9-15%) por lo que estas últimas demandan más N. Dada la alta concentración de N en los microorganismos con respecto a la de los residuos vegetales, la degradación de sus células después de muertos puede resultar en una mineralización neta de dicho nutriente. Un paso crítico en el ciclo de los nutrientes es la liberación de nutrientes por los microorganismos. Esta involucra procesos abióticos como ciclos de secado-humedecimiento y ciclos de congelamiento-descongelación que ocurren en sitios sujetos a un clima variable, y los procesos bióticos como la microbivoría (Paul and Clark 1989; Wardle 1992).

Patrones temporales y espaciales

Un aspecto fundamental en la dinámica de los nutrientes es su variación temporal y espacial. La evaluación de esta variabilidad implica la identificación de patrones que pueden ser caracterizados dentro del ecosistema. Entender los patrones en términos de sus causas y consecuencias es fundamental para la comprensión del funcionamiento del ecosistema y es clave para el desarrollo de principios para el manejo (Levin 1989). La variabilidad ocurre a diferentes escalas espaciales y temporales, por lo que la identificación de un patrón requiere en primera instancia de la determinación de una escala. La variabilidad

temporal en un proceso puede ser inducida por cambios externos al sistema, como variaciones en el clima, y por fluctuaciones en la dinámica interna del ecosistema, como la sucesión vegetal (Chapin et al. 2002). Las variaciones en el clima a escalas estacional y anual ejercen un fuerte efecto sobre la actividad de los organismos y en consecuencia sobre los procesos ecosistémicos mediados por ellos, por lo que es importante incluir estas escalas en los estudios funcionales del ecosistema (Martínez-Yrizar 1995; Waring y Running 1998; Fahey et al. 2005).

La heterogeneidad espacial genera parches en la matriz del paisaje que pueden ser diferenciados por una estructura o composición biótica o abiótica, que a su vez influyen y/o están correlacionados con parámetros ecológicos. Cómo están estructurados estos parches y qué relación guardan entre ellos, son cuestiones importantes para entender la estructura de los ecosistemas y por lo tanto son preguntas relevantes en la investigación ecológica. Una de las escalas más frecuentemente estudiadas para evaluar la heterogeneidad espacial por su importancia en el manejo de recursos es la de parcelas de vegetación dentro de una cuenca o región (Chapin et al. 2002). A esta escala, en la que el clima y el material parental son homogéneos, se han registrado cambios en procesos del ecosistema asociados con variaciones en la profundidad del suelo (Roy y Singh 1994), la disponibilidad de agua en el suelo (Martínez-Yrizar et al. 1999, Martínez-Yrizar et al. 1996) y la estructura y composición de la vegetación (Burghouts et al. 1998), entre otros factores.

Antecedentes

El objetivo general de este trabajo es estudiar la dinámica de los nutrientes en el mantillo de un bosque tropical caducifolio (BTC). Este tipo de ecosistema tiene su distribución en la región intertropical y subtropical del planeta, donde la temperatura media anual es mayor a 17° C, la precipitación anual está entre 250 y 2000 mm y se concentra en un periodo de 4 – 6 meses, y el cociente evapotranspiración potencial / precipitación excede la unidad (Murphy y Lugo 1986). Son ecosistemas con una alta diversidad vegetal (Gentry 1995; Quigley y Platt 2003) en los que los árboles presentan interesantes adaptaciones acopladas a ritmos marcados por la disponibilidad de agua (Murphy y Lugo 1986).

De acuerdo con Miles y colaboradores (2006), el BTC ocupa 105 millones de hectáreas en el mundo. Las principales regiones en donde se ubica son Sudamérica (54%), Norte y Centro América (13%), África (13%) y Eurasia (16% Miles et al. 2006). En México se distribuye en la vertiente del Pacífico desde Sonora hasta Chiapas, la cuenca del Río Balsas, y en áreas discontinuas en Tamaulipas, Veracruz y la Península de Yucatán (Trejo y Dirzo 2000). El presente trabajo se desarrolló en el BTC de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco, la cual cubre una extensión de 13,142 ha (Noguera et al. 2002), principalmente de lomerios con una altitud menor a 600 msnm (Cotler et al. 2002).

Los factores que influyen sobre la descomposición en el BTC son los mismos que en otros ecosistemas pero sus importancias relativas son distintas. En los bosques tropicales en general se considera que la temperatura tiene un nivel benéfico para la actividad de los organismos a lo largo de todo el año, por lo que se juzga que en ellos dicha variable no influye de manera importante sobre el proceso de descomposición (Arnason y Lambert 1982; Vogt et al. 1986). En los BTC, la precipitación se presenta como el principal factor abiótico que determina la descomposición (Lugo y Murphy 1986; Martínez-Yrizar 1995). La distribución de las lluvias determina los patrones estacionales de la descomposición al interior de los BTC (Martínez-Yrizar 1995). Diversas

investigaciones muestran que las tasas de descomposición y liberación de nutrientes son mayores en la estación de lluvias cuando las condiciones benéficas de humedad promueven la actividad de los organismos del suelo (Cuevas 1995; Martínez-Yrizar 1995; Singh et al. 1997). Por otra parte, en los BTC la precipitación no tiene una distribución continua durante la estación de crecimiento sino que se caracteriza porque pocos eventos de lluvia aislados aportan un porcentaje significativo de su volumen total anual (Murphy y Lugo 1986; García-Oliva et al. 2002). Por ejemplo, en Chamela García-Oliva y colaboradores (2002) reportan que en promedio ocurren 51 eventos de lluvia al año, de los cuales el 11% (6 eventos) aportan el 50% de la lluvia anual. Este patrón genera variabilidad en la humedad del mantillo, que se manifiesta como ciclos de secado y humedecimiento. Estos ciclos pueden influir sobre la actividad y sobrevivencia de las poblaciones de organismos del suelo (Cuevas 1995; Schwinning y Sala 2004), y en consecuencia sobre los patrones temporales de las tasas de descomposición y liberación de nutrientes (Jaramillo y Sanford 1995; Schwinning y Sala 2004; Schwinning et al. 2004). Sin embargo, este fenómeno no ha sido caracterizado en los BTC en condiciones de campo (Jaramillo y Sanford 1995).

El patrón general de la liberación de N y P durante la descomposición de la fracción foliar del mantillo en bosques templados y boreales involucra un periodo de inmovilización de N y a menudo de P, seguido de un periodo de mineralización neta (Vogt et al. 1986; Berg y Laskowski 2006). En los BTC se ha observado, por el contrario, que la mineralización de N y P tiende a dominar sobre la inmovilización al inicio de la descomposición (Swift et al. 1981; Arnason y Lambert 1982; Sandhu et al. 1990; Singh et al. 1997) aunque también se reportan casos de una inmovilización inicial (Lugo y Murphy 1986). Experimentos de descomposición con bolsas de malla en el BTC han permitido caracterizar el papel de la calidad de los recursos y de la fauna del suelo sobre dicho proceso. Estos estudios muestran que las tasas de descomposición y mineralización de N y P incrementan con altas concentraciones de carbohidratos solubles, N y P, y disminuyen con el aumento de la dureza de las hojas, el cociente C:N y las

concentraciones de lignina y polifenoles (Martínez-Yrizar 1980; Sandhu et al. 1990; Palm y Sanchez 1990; Singh et al. 1999; Lorenger et al. 2002). La fauna del mantillo en los BTC es diversa y abundante (Prueba et al. 1999; González y Seastedt 2000; Palacios-Vargas et al. 2007), y al igual que en otros ecosistemas, puede acelerar las tasas de descomposición y de liberación de nutrientes (Marínez-Yrizar 1980; Swift et al. 1981; González y Seastedt 2000). Sin embargo, en comparación con los bosques tropicales húmedos dicho efecto de la fauna en el BTC puede ser menos importante (González y Seastedt 2000).

El conocimiento de la dinámica de los nutrientes en el mantillo del BTC deriva principalmente de la caracterización de la variación mensual ó estacional de los contenidos de los nutrientes, así como de experimentos de descomposición con bolsas de malla. Cómo se ha mencionado, estos estudios han sido útiles para determinar las tasas de liberación de los elementos y para identificar algunos de los factores que influyen sobre ellas, como la composición química de los detritos y la fauna del suelo. Sin embargo, estos estudios ven al mantillo como una caja negra por lo que no permiten identificar los mecanismos que subyacen a los patrones de liberación de nutrientes. Por ejemplo, a partir de ellos no se puede definir si la pérdida de nutrientes del mantillo en un momento dado deriva de la mineralización de la materia orgánica, de la muerte de los microorganismos, o de la disolución de la materia soluble. Dado este problema, el presente estudio propone asomarse al interior de esta caja negra y estudiar al mantillo de manera mecanicista, como un subsistema reconociendo sus entradas y salidas de materia, algunos de sus componentes más importantes y los procesos que determinan las transformaciones de los nutrientes. Dada la complejidad de este tipo de análisis, esta parte del estudio se centra solamente en la dinámica del nitrógeno (N), que es uno de los elementos más importantes para la productividad primaria neta de los ecosistemas.

Las transformaciones del N en el mantillo no han sido caracterizadas por estudios previos en el BTC, pero se tiene un acercamiento sobre la dinámica del fósforo (P) que sirve como antecedente del conocimiento que se tiene acerca de los mecanismos que pueden controlar dichas transformaciones. Campo y

colaboradores (1998) mostraron que las concentraciones de P microbiano y P soluble del mantillo y del suelo mineral son mayores en la estación seca que en la estación de lluvias, y que el humedecimiento súbito del mantillo de la estación seca puede producir la liberación del P microbiano a través de la plasmólisis de las células microbianas. Estos resultados llevaron a los autores a sugerir que la biomasa microbiana puede ser un mecanismo de conservación de P importante en la estación seca, y que la disolución del P soluble y la liberación del P microbiano por plasmólisis pueden cubrir las demandas de P por las plantas al inicio de la estación de lluvias. Esta hipótesis del papel de la biomasa microbiana como fuente y reservorio de nutrientes en diferentes épocas del año fue propuesta inicialmente por Singh y colaboradores (1989) en un BTC de la India, quienes también encontraron que el C, N y P en la biomasa microbiana del suelo mineral es mayor en la estación seca que en la de lluvias. Sin embargo, a estos estudios les ha faltado integrar el papel de la disponibilidad de carbono como fuente de energía para los procesos microbianos de inmovilización y mineralización. En este contexto, se puede esperar que los procesos de inmovilización y liberación de N estén determinados por la disponibilidad de carbono lábil y de N para la actividad y crecimiento de los microorganismos (Swift et al. 1979; Paul y Clark 1989, Chapin et al. 2002). Por ejemplo, cuando la disponibilidad de carbono lábil es alta y la de N es baja la inmovilización de N puede dominar sobre la mineralización (Paul y Clark 1989).

En el BTC, la composición química del mantillo tiene cambios significativos durante la estación de lluvias que afectan la actividad microbiana (García-Oliva et al. 2003). En particular, se ha observado que la concentración de carbohidratos solubles y proteínas en el mantillo son mayores al inicio de la estación de lluvias que al final de la misma, y que dichas concentraciones se relacionan de manera positiva con la tasa de mineralización de C, usada ésta tasa como un indicador de la actividad microbiana (García-Oliva et al. 2003). En este contexto, puede esperarse que dichos cambios de la actividad microbiana induzcan variabilidad en las tasas de mineralización e inmovilización de nutrientes, pero ello no ha sido bien caracterizado. Por ello, el presente estudio

analiza la variación estacional de las transformaciones del N conjuntamente con la dinámica del carbono.

Además de la variación estacional, la precipitación exhibe una variación anual significativa en los BTC (Lugo y Murphy 1986). En Chamela, por ejemplo, se reporta un ámbito de variación de 453 a 1400 mm (García-Oliva et al. 2002). Estos cambios en la precipitación pueden influir sobre la variación anual en el crecimiento y la sobrevivencia de los árboles (Borchet 1998; Aiba y Kitayama 2002), la producción de hojarasca (Martínez-Yrizar 1995), la reabsorción foliar de nutrientes (Rentería et al. 2005) y la descomposición del mantillo (Swift 1981). Como la actividad de los microorganismos es determinada por la disponibilidad de agua, puede suponerse que la variación de la precipitación entre años influya de manera directa a la tasa de descomposición del mantillo. Sin embargo, este efecto no ha sido evaluado dada la carencia de estudios ecosistémicos de largo plazo.

Los cambios interanuales en la descomposición influyen sobre la variabilidad de la masa y los contenidos de elementos químicos del mantillo, lo cual puede ser particularmente evidente en el BTC cuyo mantillo tiene un rápido tiempo de recambio. La evaluación de la variabilidad interanual de los almacenes de elementos químicos en el mantillo permite determinar si hay un proceso de acumulación o pérdida de nutrientes en el ecosistema (Yanai et al. 1999; Fahey et al. 2005), además de que sienta una línea base sobre la cual se pueden medir respuestas del ecosistema ante ciertas perturbaciones. En este contexto, el presente estudio evalúa el efecto de la variación anual en la precipitación sobre la tasa de mineralización de carbono y determina los patrones de variación del C, N y P del mantillo.

En México, el BTC suele asentarse en cerros con laderas que tienen pendientes que van de moderadas a fuertes (Trejo 1999). Estos aspectos geomorfológicos tienen una marcada influencia sobre la distribución espacial del agua y los nutrientes (Galicia et al. 1999; Campo 1995). Dentro de una ladera, el agua drena hacia la parte baja, por lo que la disponibilidad es mayor en la parte baja que en la alta. En el BTC, donde el agua es escasa, estos cambios en la

disponibilidad de agua han sido asociados con variaciones en atributos de la vegetación (Balvanera et al. 2002; Segura et al. 2003) y en procesos funcionales (Martínez-Yrizar et al. 1996; Martínez-Yrizar et al. 1999). Por ejemplo, los estudios en Chamela muestran que los sitios ubicados al pie de las laderas y cerca de los arroyos presentan, en comparación con otros sitios ubicados a mayor altitud en la ladera, una mayor biomasa vegetal (Jaramillo et al. 2003), mayor productividad primaria (Martínez-Yrizar et al. 1996), un mayor índice de área foliar (Maass et al. 1995), mayores almacenes de C, N y P en el suelo (Solís 1993; Campo 1995; Jaramillo et al. 2003) y una distinta composición y estructura de la vegetación (Balvanera et al. 2002; Segura et al. 2003). Cómo es que estos cambios en la vegetación y en los almacenes de nutrientes del suelo están asociados con la circulación de nutrientes en el ecosistema, es una pregunta que no ha sido bien esclarecida en Chamela y que el presente estudio aborda desde la perspectiva del mantillo.

Objetivos de la tesis

En la presente tesis se caracterizan diferentes aspectos de la dinámica del C, N y P en el mantillo del bosque tropical caducifolio de Chamela, Jalisco. En el primer capítulo se presenta un estudio que analiza la variación estacional de las transformaciones que experimenta el N y su relación con la actividad y la biomasa microbianas. Las preguntas que guían la investigación son: ¿Cuándo ocurren las mayores tasas de inmovilización y de mineralización de N y de nitrificación? ¿Cómo afectan los cambios estacionales en la disponibilidad de agua y en la composición química del mantillo la actividad y la biomasa de los microorganismos? ¿Qué relación guardan la actividad y la biomasa microbianas con las transformaciones del N? Se parte de la hipótesis de que los cambios estacionales en la disponibilidad de agua y de la composición química del mantillo determinan la actividad y la biomasa de los microorganismos y que éstos a su vez determinan las tasas de las transformaciones del N.

En el segundo capítulo se presenta un estudio que caracteriza los patrones temporales de largo plazo y espaciales a nivel de paisaje de la dinámica del C, N y P en el mantillo. Las preguntas que se abordan en este estudio son: ¿Cómo son los patrones interanuales de las concentraciones y los contenidos de C, N y P del mantillo? ¿La precipitación influye sobre la variación anual de la tasa de mineralización de carbono? ¿Los cambios espaciales con respecto a la posición en el relieve, la disponibilidad de agua y la composición y estructura de la vegetación están asociados a diferentes dinámicas de los elementos? Dada la gran variación de la precipitación en Chamela, se espera que la tasa de mineralización de carbono y los contenidos de los elementos tengan una alta variación entre años. Más aún, es posible que la precipitación tenga un efecto directo y positivo sobre la tasa de mineralización de carbono. Dado que no se tienen registros de perturbaciones antropogénicas directas en el área de estudio, es posible que los patrones interanuales de las concentraciones y contenidos muestren un patrón constante. Finalmente, se espera que la variación de la dinámica de los elementos en el paisaje esté asociada con

cambios en la disponibilidad de agua y nutrientes en el suelo y en la productividad de la vegetación.

Por último se presentan algunas consideraciones surgidas del proceso de investigación. Las mismas incluyen aportaciones específicas del trabajo, así como preguntas e hipótesis que pueden ser abordadas en estudios posteriores con metodologías diseñadas para ello.

Referencias

- Aiba S, Kitayama K (2002) Effects of the 1997–98 El Niño drought on rain forests of Mount Kinabalu, Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 18:215–230.
- Anderson JM, Ineson P (1983) Interactions between soil arthropods and microorganisms in carbon, nitrogen and mineral element fluxes from decomposing leaf litter. En: Lee, J.A., McNeil, S., Rorison, I. H. (eds). *Nitrogen as an Ecological Factor*. Blackwell, Oxford. 413-432.
- Balvanera P, Lott E, Segura G, Siebe Ch, Islas A (2002) Patterns of β -diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* 13: 145-158.
- Berg B, Laskowski R (2006) Litter decomposition: a guide to carbon and nutrient turnover. *Advances in Ecological Research* 38:102-154.
- Borchert R (1998) Responses of tropical trees to rainfall seasonality and its long term changes. *Climatic Change* 39: 381–393.
- Burghouts TBA, Van Straalen NM, Bruijnzeel LA (1998) Spatial heterogeneity of element and litter turnover in a Bornean rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 14:477 – 506.
- Chapin FSI, Matson PA, Mooney HA (2002) *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer, New York.
- Campo J (1995) *Ciclo del fósforo en un ecosistema tropical estacional*. Tesis de Doctorado. UACPyP, Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Campo J, Jaramillo VJ, Maass JM (1998) Pulses of soil phosphorus availability in a Mexican tropical dry forest: effect of seasonality and level of wetting. *Oecologia* 115:167-172
- Cuevas E (1991) Biology of the belowground system of tropical dry forest. En Mooney HA, Medina E (eds) *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 362-383.
- Fahey TJ, Siccama TG, Driscoll CT, Likens GE, Campbell L, Jonson CE, Battles JJ, Aber JD, Cole JJ, Fisk MC, Groffman PM, Hamburg SP, Holmes RT, Schwarz PA, Yanai RD (2005) The biogeochemistry of carbon at Hubbard Brook. *Biogeochemistry* 75: 109 – 176.
- Galicia L, Lopez-Blanco J, Zarco-Arista AE, Filips V, García-Oliva F (1999) The relationship between solar radiation interception and soil water content in a tropical deciduous forest in Mexico. *Catena* 36: 153-164.
- García-Oliva F, Camou A, Maass JM (2002) El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano. In: Noguera FA, Vega-Rivera J H, García-Aldrete AN, Quesada-Avendaño M (eds) *Historia natural de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp 3-10.
- García-Oliva F, Sveshtarova B, Oliva M (2003) Seasonal effects on soil organic carbon dynamics in a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 19:179-188.
- Gentry AH 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. In Bullock SH, Mooney HA, Medina E (eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 146-194.

- González G, Seastedt TR (2000) Comparison of the abundance and composition of litter fauna in tropical and subalpine forests. *Pedobiologia* 44:545–555.
- Jaramillo VJ, Sanford RL (1995) Nutrient cycling in tropical deciduous forests. En Mooney HA, Medina E (eds) *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 346-341
- Jaramillo VJ, Kauffman JB, Rentería-Rodríguez LY, Cummings DL, Ellingson LE (2003) Biomass, carbon, and nitrogen pools in Mexican tropical dry forest landscapes. *Ecosystems* 6: 609-629.
- Killham K (1994) *Soil ecology*. Cambridge University Press. 242 pp.
- Kundu DK (1990) Tropical leaf-litter nutrients. *Nature* 344: 203
- Lavelle P, Blanchart E, Martin A, Martin S (1993) A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: application to soils of the humid tropics. *Biotropica* 25 (2): 130-150.
- Levin SA (1989) The problem of patterns and scale in Ecology. *Ecology* 73: 1993-1967.
- Lorenger G, Ponge JF, Imbert D, Lavelle P (2002) Leaf decomposition in two semi-evergreen tropical forests: influence of litter quality. *Biology Fertility Soils* 35: 247-252.
- Maass JM, Martínez-Yrizar A (1990) Los ecosistemas: definición, origen e importancia del concepto. *Ciencias* 4: 10-20.
- Maass JM, Jaramillo VJ, Martínez-Yrizar A, García-Oliva F, Pérez-Jiménez A, Sarukhán J (2002) Aspectos funcionales del ecosistema de selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco. En, Noguera FA, Vega-Rivera JH, García-Aldrete AN, Quesada-Avedaño M (eds) *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. p 443-472.
- Maass JM (1995) Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. En Mooney HA, Medina E (eds) *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 337-360
- Maass JM, Vose JM, Swank WT, Martínez-Yrizar A (1995) Seasonal changes of leaf area index (LAI) in a tropical deciduous forest in west Mexico. *Forest Ecology and Management* 74: 171-180.
- Martínez-Yrizar A (1995) Biomass distribution and primary productivity of tropical dry forests. In Bullock SH, Mooney HA, Medina E (eds) *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 326-343.
- Martínez-Yrizar A, Maass JM, Perez-Jimenez A, Sarukhan J (1995) Net primary productivity of a tropical deciduous forest ecosystem in western México. *Journal of Tropical Ecology* 12: 169-175.
- Martínez-Yrizar A, Nuñez S, Miranda H, Búrquez A (1999) Temporal and spatial variation of litter production in Sonoran Desert communities. *Plant Ecology* 145: 37-48.
- Martínez-Yrizar A (1980) Tasas de descomposición de materia orgánica foliar de especies arbóreas de selvas en clima estacional. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

- Martínez-Yrizar A, Sarukhán J (1990) Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in México over a five-year period. *Journal of Tropical Ecology* 6:433-444.
- Miles L, Newton AC, DeFries RS, Blyth S, Kapos V, Gordon E (2006) A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33: 491 – 5005.
- Murphy PG, Lugo AE (1986) Ecology of tropical dry forest. *Annual Review Ecology Systematic* 17: 67-88.
- Neff JC, Asner GP (2001). Dissolved organic carbon in terrestrial ecosystems: synthesis and a model. *Ecosystems* 4: 29-48.
- O'Neill RV, DeAngelis DL, Waide JB, Allen TFH (1986) A hierarchical concept of ecosystems. Princeton University Press, New Jersey. Pp 253.
- Palacios-Vargas JG, Castaño-Meneses G, Gómez-Anaya JA, Martínez-Yrizar A, Mejía-Recamier BE, Martínez-Sánchez J (2007) Litter and soil arthropods diversity and density in a tropical dry forest ecosystem in Western Mexico. *Biodiversity and Conservation* 16: 3703 - 3717.
- Paul EA, Clark FE (1989) Soil microbiology and biochemistry. Academic Press, N. Y. 273 pp.
- Qualls RG (2000) Comparison of the behavior of soluble organic and inorganic nutrients in forest soils. *Forest Ecology and Management* 138: 29-50.
- Quigley MF, Platt W. 2003. Composition and structure of seasonally deciduous forests in the americas. *Ecological Monographs* 73: 87-106.
- Raghubanshi AS, Srivastava SC, Singh RS, Singh JS (1990) Nutrient release in leaf litter. *Nature* 346: 227.
- Rentería LY, Jaramillo VJ, Martínez-Yrizar A, Pérez-Jiménez A (2005) Nitrogen and phosphorus resorption of a Mexican tropical dry forest. *Trees* 19:431-441
- Roy S, Singh JS (1994) Consequences of habitat heterogeneity for availability of nutrients in a dry tropical forest. *Journal of Ecology* 82:503 – 509.
- Schimel JP, Benett J (2004) Nitrogen mineralization: changes of a changing paradigm. *Ecology* 85: 591-602.
- Segura G, Balvanera P, Durán E, Pérez A (2003). Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecology* 169:259-271.
- Singh JS, Raghubanshi AS, Singh RS, Srivastava SC (1989) Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. *Nature* 338: 449-450.
- Solís VE (1993) Variaciones espaciales y temporales en las características físicas y químicas de los suelos de una selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Swift MJ, Heal OW, Anderson JM (1979) Decomposition in terrestrial ecosystems. Blackwell, London, 372 pp
- Swift MJ, Russell-Smith A, Perfect TJ (1981) Decomposition and mineral-nutrient dynamics of plant litter in a regenerating Bush-Fallow in sub-humid tropical Nigeria. *Journal of Ecology* 69: 981-995

- Tate III RL (1992) Soil organic matter biological and ecological effects. Krieger, Malabar Florida. 291 pp
- Trejo I (1999) El clima en la selva baja caducifolia en México. Investigaciones geográficas. 39: 40-52.
- Trejo I, Dirzo R (2000) Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94: 133-142.
- Shaver GR, Canadell J, Chapin FS, Gurevitch J, Harte J, Henry G, Ineson P, Jonasson S, Melillo J, Pitelka L, Rustad L (2000) Global warming and terrestrial ecosystems: a conceptual framework for analysis. *BioScience* 50: 871-882.
- Vitousek PM, Sanford RL (1986) Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:137-167.
- Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo JM (1997) Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277: 494-499.
- Vogt KA, Grier CC, Vogt DJ (1986) Production, turnover and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forests. *Advances in Ecological Research* 15: 303-378.
- Weltzin JF, Loik ME, Schwinning S, Williams DG, Fay PA, Haddad BM, Harte J, Huxman TE, Knapp AK, Lin G, Pockman WT, Shaw R, Small EE, Smith SD, Tissue DT, Zak JC (2003) Assessing the response of terrestrial ecosystems to potential changes in precipitation. *BioScience* 53: 941-952.
- Wardle DA (1992) A comparative assessment of factors which influence microbial biomass carbon and nitrogen levels in soil. *Biological Review* 67: 321-358.
- Waring RH, Running (1998) *Forest ecosystems: Analysis at multiple scales.* Academic Press. Inc. U.S.A.
- Waring RH, Schlesinger W (1985) *Forest ecosystems: concepts and management.* Academic Press. Inc. U.S.A.
- Whigham DF, Zugastay-Towle P, Cabrera-Cano E, O'Neill J, Ley E (1990) The effect of annual variation in precipitation on growth and litter production in a tropical dry forest in the Yucatán of Mexico. *Tropical Ecology* 31: 23-34.
- Yanai RD, Siccama TG, Arthur MA, Federer CA, Friedland AJ (1999) Accumulation and depletion of base cations in forest floor in the Northeastern United States. *Ecology* 80: 2774-2787.

INTRODUCCIÓN

Presentación

La descomposición del mantillo tiene un papel central en la regulación de la dinámica de los nutrientes y en la redistribución de la energía en el ecosistema. Por un lado, la descomposición libera nutrientes en formas disponibles para las plantas y da lugar a la materia orgánica del suelo, y por otro, los microorganismos (bacterias y hongos) producen biomasa susceptible a ser almacén y fuente de nutrientes, son alimento de la fauna del suelo y actúan como vínculo entre la producción primaria y secundaria (Swift et al. 1979; Chapin et al. 2002; Berg y Laskowski 2006). La descomposición es, por lo tanto, un proceso ecosistémico con importancia equiparable a la producción primaria; de hecho, se propone que un ecosistema puede funcionar indefinidamente sólo con el subsistema productor y el descomponedor (Swift et al. 1979).

A pesar de su importancia en el funcionamiento de los ecosistemas, la descomposición y los procesos subyacentes de mineralización e inmovilización de nutrientes han sido pobremente caracterizados en bosques tropicales caducifolios (BTC; Martínez-Yrizar 1995; Jaramillo y Sanford 1995), en comparación con los bosques templados (Berg y Laskowski 2006) y los tropicales húmedos (Vitousek y Sanford 1986). Esta falta de información ha permitido que en los BTC permanezca una discusión sobre la importancia de la descomposición del mantillo como fuente de nutrientes para el crecimiento de los árboles en distintas épocas del año (Kundu 1990; Raghubanshi et al. 1990).

El BTC es uno de los biomas que se encuentra especialmente amenazado por el cambio de uso de suelo hacia sistemas agropecuarios y por el cambio climático global (Maass 1995; Trejo y Dirzo 2000; Miles et al. 2006). Ello hace necesario y urgente tener un conocimiento claro sobre procesos ecosistémicos claves para buscar alternativas de manejo que sean conservadoras de los servicios de soporte y regulación que prestan estos bosques, así como para producir escenarios sobre el efecto de los cambios en el clima sobre su estructura y sobre sus intercambios de carbono con la atmósfera (Vitousek et al. 1997, Shaver et al. 2000; Weltzin et al. 2003). Este trabajo

estudia la dinámica del carbono (C), nitrógeno (N) y fósforo (P) en el mantillo de un bosque tropical caducifolio. La investigación se enmarca en el contexto de un estudio ecosistémico de largo plazo que desde 1982 se lleva a cabo en el bosque tropical caducifolio de Chamela, Jalisco, México, y entre cuyos intereses principales están el cuantificar los flujos y los almacenes de agua, carbono y nutrientes para calcular sus balances a nivel de cuenca y caracterizar su variación en el tiempo (Maass et al. 2002).

Definiciones de conceptos

Funcionamiento del ecosistema

La ecología de ecosistemas brinda un marco teórico-conceptual para el estudio de la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas (Chapin et al. 2002). Esta disciplina se caracteriza por tener un enfoque proceso-funcional en donde la biota y el ambiente son vistos como parte integral del ecosistema. Toma como punto de entrada al análisis funcional de los ecosistemas a la energética y a los ciclos biogeoquímicos (Maass y Martínez-Yrizar 1990). La ecología de ecosistemas, por lo tanto, se centra en el estudio de procesos funcionales como la productividad primaria, la evapotranspiración y la descomposición, que son la base de los servicios de soporte y regulación que prestan los ecosistemas (Chapin et al. 2002).

El funcionamiento de los ecosistemas se ha estudiado mediante el análisis de sistemas (O'Neill et al. 1986; Maass y Martínez-Yrizar 1990). El fundamento de este enfoque es la organización jerárquica de los sistemas, que en el caso de los ecosistemas se define con base en los patrones de flujo de energía, y de circulación de agua y elementos químicos entre sus componentes (Maass y Martínez-Yrizar 1990). En los ecosistemas terrestres, los elementos esenciales se encuentran almacenados en tres compartimentos principales: atmósfera, biosfera, y litosfera. La circulación de nutrientes entre estos compartimentos es lo que se reconoce como ciclos biogeoquímicos. Los flujos de los elementos químicos proveniente de la atmósfera y del intemperismo del suelo mineral forman parte del ciclo externo de dichos elementos, el cuál es importante para el desarrollo a largo plazo de los ecosistemas. En contraste, el movimiento de los nutrientes entre la vegetación, los detritos y el suelo constituye el ciclo interno. Éste determina la disponibilidad de nutrientes para la productividad primaria anual del ecosistema (Chapin et al. 2002).

En el ecosistema, la ganancia anual de materia y energía por el subsistema vegetal (producción primaria neta) se distribuye en varias direcciones: una parte es almacenada en la vegetación, otra es consumida y almacenada por los herbívoros, y una porción importante cae al suelo en forma

de hojarasca, dando lugar a la capa de detritos que yace sobre el suelo conocida como mantillo. El grosor de esta capa depende de la entrada de hojarasca y de las salidas de materia por descomposición. Este último proceso conduce a la transformación de los nutrientes hasta sus formas minerales, las cuales pueden ser aprovechadas por las plantas y los microorganismos, adsorbidos por las arcillas minerales y movilizadas fuera del ecosistema por volatilización o lixiviación (Swift et al. 1979).

Proceso de descomposición

La descomposición es el rompimiento o desagregación de los detritos hasta sus componentes químicos esenciales, por lo que causa tanto un decremento de la masa como un cambio químico en la materia orgánica remanente (Swift et al. 1979). La descomposición resulta de tres tipos de procesos con diferentes factores que la controlan y con diferentes consecuencias: la lixiviación, la fragmentación y el catabolismo (Swift et al. 1979). La lixiviación es el proceso por el cual los compuestos orgánicos solubles y los iones se disuelven en el agua y se mueven a través de las matrices del mantillo y el suelo. La lixiviación en el mantillo es determinada por la frecuencia e intensidad de la precipitación y por algunas características superficiales de los detritos, como la presencia de una capa cerosa (Swift *et al.* 1979). Dado su pequeño tamaño ($<0.45 \mu\text{m}$), los compuestos solubles pueden ser absorbidos directamente por los microorganismos y degradados con facilidad, aunque dicha fracción también incluye compuestos difíciles de degradar y tóxicos (Qualls, 2000; Neff y Asner 2001). La fragmentación es el rompimiento de los detritos en unidades más pequeñas sin un cambio en su composición química original. Su importancia reside en la exposición e incremento de superficies susceptibles de ser colonizadas por los microorganismos (Waring y Schlesinger 1985; Anderson y Ineson 1983). Los invertebrados del suelo son los principales agentes de la fragmentación, pero también ocurre fragmentación por procesos físicos como los ciclos de secado-humedecimiento y de congelación-descongelación (Waring y Schlesinger 1985; Anderson y Ineson 1983).

El catabolismo es el término bioquímico que describe la transformación de la materia a través de reacciones enzimáticas que transfieren energía. Generalmente involucra la transformación de compuestos orgánicos complejos a moléculas más simples y pequeñas, y su objetivo final es la obtención de energía y nutrientes para el mantenimiento y crecimiento de los organismos. Las primeras reacciones del catabolismo microbiano se pueden desarrollar de manera extracelular, cuando los polímeros complejos (ej. celulosa, proteínas) son degradados por enzimas a moléculas más simples y solubles que pueden ser absorbidas por los microorganismos (ej. azúcares, aminoácidos). A este proceso se le conoce como despolimerización. Recientemente se le ha revalorizado desde una perspectiva biogeoquímica con el reconocimiento de que la materia orgánica disuelta es una de las principales formas en las que se mueven los nutrientes en el ecosistema (Qualls, 2000; Neff y Asner 2001), además de que algunas plantas pueden captar nutrientes en formas orgánicas disueltas a través de su asociación con hongos ectomicorrízicos (Schimel y Benett 2004). Las subsiguientes transformaciones pueden ser extracelulares para la obtención de nutrientes e intracelulares para la obtención de energía y nutrientes (Paul y Clark 1989). Cuando los nutrientes son incorporados a las células microbianas se dice, desde una perspectiva biogeoquímica, que son inmovilizados en la biomasa microbiana dado que no son susceptibles de ser absorbidos por otros organismos o de ser perdidos del ecosistema. Otro término importante es el de la mineralización, que consiste en la transformación de los elementos de formas orgánicas a formas inorgánicas. La mineralización y la inmovilización ocurren simultáneamente, y cuando la primera domina sobre la segunda se dice que hay una mineralización neta del elemento. La mineralización puede ser un proceso biológico o bioquímico (Tate 1992). La mineralización biológica es aquella que se lleva a cabo al interior de las células microbianas y consiste en la oxidación de las formas orgánicas a una forma inorgánica para la obtención de energía. El nitrógeno (N) por estar unido al carbono (C) en grupos amino (-C-NH₂) es mineralizado de manera biológica. En contraste, la mineralización bioquímica se lleva a cabo afuera de las células

microbianas por enzimas extracelulares. El fósforo (P) y algunas moléculas de azufre (S) son mineralizados así por formar uniones estéricas (C-O-P y C-O-S; Paul y Clark 1989). Las formas minerales de los elementos son susceptibles de ser aprovechadas por las plantas y los microorganismos, de ser inmovilizadas por procesos geoquímicos o de salir del ecosistema vía lixiviación o volatilización, por lo que el proceso de mineralización es fundamental en el movimiento de los elementos químicos.

Los compuestos minerales pueden sufrir transformaciones subsecuentes de importancia biogeoquímica. En el caso particular de los compuestos de nitrógeno (N) el amonio (NH_4^+), que es el primer compuesto derivado de la mineralización de las moléculas orgánicas nitrogenadas, puede ser absorbido por los microorganismos y las plantas o ser oxidado a nitrato (NO_3^-) por bacterias quimioautótrofas para la obtención de energía, proceso conocido como nitrificación. El nitrato es tomado por las plantas y los microbios, pero también dada su carga negativa tiene un alto potencial de ser movilizado fuera del ecosistema por lixiviación. Mediante la nitrificación se produce óxido nitroso (N_2O) y óxido nítrico (NO), compuestos volátiles y por lo tanto fuentes importantes de pérdida de N del ecosistema. El nitrato es transformado a NO, N_2O y N_2 mediante el proceso de denitrificación. Éste es el proceso donde el nitrato reemplaza al oxígeno como un aceptor de electrones en la respiración microbiana por lo que se reduce en varios pasos: $\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NO}_2^- \rightarrow \text{NO} \rightarrow \text{N}_2\text{O} \rightarrow \text{N}_2$. Esto ocurre cuando las tasas de difusión del oxígeno son insuficientes para cubrir la demanda de oxígeno por los microorganismos o también cuando hay una abundancia de carbono orgánico lábil para la actividad de los heterótrofos (Killham 1994). La denitrificación es el principal proceso que devuelve el N_2 a la atmósfera, completando el ciclo del nitrógeno.

Factores que determinan la descomposición

Las tasas de descomposición y de mineralización son reguladas por el ambiente, la composición química de la materia orgánica (calidad química) y la comunidad de organismos desintegradores (Swift 1979). Se ha propuesto que

estos factores actúan jerárquicamente a través de su efecto sobre la actividad microbiana a una escala de tiempo y espacio decreciente (Lavelle et al. 1993). Simplificando, el control de la descomposición se ejerce a tres niveles: clima > calidad química > microorganismos desintegradores. El clima determina directamente a la descomposición por medio del efecto de la temperatura y de la humedad sobre la actividad microbiana, pero también ejerce un control indirecto a través de la influencia que ejerce sobre la formación del suelo y la estructura de la vegetación, que determinan a su vez la composición química de los detritos (Lavelle et al. 1993).

La calidad química de la materia orgánica como sustrato ha sido relacionado con cinco propiedades: el tamaño de las moléculas, el tipo de uniones químicas, la regularidad de las estructuras, la toxicidad y la concentración de nutrientes (Chapin et al. 2002). Las moléculas pequeñas como aminoácidos pueden ser absorbidas directamente por los microorganismos, pero las grandes tienen que ser procesadas fuera de las células por exoenzimas antes de ser tomadas. Algunas uniones son fáciles de romper, pero otras como la lignina tienen una estructura irregular que dificulta la unión de las enzimas con los sitios activos y en consecuencia su rompimiento. Compuestos como los fenoles y los alcaloides son tóxicos y pueden matar o reducir la actividad de los microorganismos. El N y el P son nutrientes fundamentales para los procesos metabólicos y con frecuencia se encuentran en bajas concentraciones en la materia orgánica por lo que pueden restringir el crecimiento de los microorganismos.

En la descomposición participa una compleja comunidad de organismos, que incluye microorganismos (bacterias y hongos) y la fauna del suelo. Los microorganismos son los principales agentes de la descomposición, mineralizando tanto como el 95% del carbono (Waring y Schlesinger 1985; Berg y Laskowski 2006). La composición de la comunidad microbiana es importante debido a que ésta influye sobre el tipo y las tasas de producción de enzimas y por lo tanto en las tasas a las que los sustratos son degradados. Las enzimas que rompen sustratos comunes como proteínas y celulosa son producidas por

muchos tipos de microbios por lo que ocurren en todos los suelos. Las enzimas involucradas en procesos que se presentan en ambientes específicos, como aquellos en los que se producen metano, parecen más sensibles a la composición de la comunidad microbiana. Los microorganismos suelen agregarse en consorcios para la degradación de los substratos. Por ejemplo, algunas bacterias no producen todas las enzimas necesarias para degradar la celulosa por lo que para ganar energía del rompimiento de este compuesto se asocian con los hongos (Paul y Clark 1989).

Se estima que los microorganismos representan entre 0.3 y 5% del carbono y entre 0.5 y 15% del N del total de dichos elementos en el suelo (Waring y Schlesinger 1985; Paul y Clark 1989; Tate 1992). La concentración de carbono en los hongos y las bacterias es similar (45%), pero la concentración de N es menor en los hongos (3-9%) que en las bacterias (9-15%) por lo que estas últimas demandan más N. Dada la alta concentración de N en los microorganismos con respecto a la de los residuos vegetales, la degradación de sus células después de muertos puede resultar en una mineralización neta de dicho nutriente. Un paso crítico en el ciclo de los nutrientes es la liberación de nutrientes por los microorganismos. Esta involucra procesos abióticos como ciclos de secado-humedecimiento y ciclos de congelamiento-descongelación que ocurren en sitios sujetos a un clima variable, y los procesos bióticos como la microbivoría (Paul and Clark 1989; Wardle 1992).

Patrones temporales y espaciales

Un aspecto fundamental en la dinámica de los nutrientes es su variación temporal y espacial. La evaluación de esta variabilidad implica la identificación de patrones que pueden ser caracterizados dentro del ecosistema. Entender los patrones en términos de sus causas y consecuencias es fundamental para la comprensión del funcionamiento del ecosistema y es clave para el desarrollo de principios para el manejo (Levin 1989). La variabilidad ocurre a diferentes escalas espaciales y temporales, por lo que la identificación de un patrón requiere en primera instancia de la determinación de una escala. La variabilidad

temporal en un proceso puede ser inducida por cambios externos al sistema, como variaciones en el clima, y por fluctuaciones en la dinámica interna del ecosistema, como la sucesión vegetal (Chapin et al. 2002). Las variaciones en el clima a escalas estacional y anual ejercen un fuerte efecto sobre la actividad de los organismos y en consecuencia sobre los procesos ecosistémicos mediados por ellos, por lo que es importante incluir estas escalas en los estudios funcionales del ecosistema (Martínez-Yrizar 1995; Waring y Running 1998; Fahey et al. 2005).

La heterogeneidad espacial genera parches en la matriz del paisaje que pueden ser diferenciados por una estructura o composición biótica o abiótica, que a su vez influyen y/o están correlacionados con parámetros ecológicos. Cómo están estructurados estos parches y qué relación guardan entre ellos, son cuestiones importantes para entender la estructura de los ecosistemas y por lo tanto son preguntas relevantes en la investigación ecológica. Una de las escalas más frecuentemente estudiadas para evaluar la heterogeneidad espacial por su importancia en el manejo de recursos es la de parcelas de vegetación dentro de una cuenca o región (Chapin et al. 2002). A esta escala, en la que el clima y el material parental son homogéneos, se han registrado cambios en procesos del ecosistema asociados con variaciones en la profundidad del suelo (Roy y Singh 1994), la disponibilidad de agua en el suelo (Martínez-Yrizar et al. 1999, Martínez-Yrizar et al. 1996) y la estructura y composición de la vegetación (Burghouts et al. 1998), entre otros factores.

Antecedentes

El objetivo general de este trabajo es estudiar la dinámica de los nutrientes en el mantillo de un bosque tropical caducifolio (BTC). Este tipo de ecosistema tiene su distribución en la región intertropical y subtropical del planeta, donde la temperatura media anual es mayor a 17° C, la precipitación anual está entre 250 y 2000 mm y se concentra en un periodo de 4 – 6 meses, y el cociente evapotranspiración potencial / precipitación excede la unidad (Murphy y Lugo 1986). Son ecosistemas con una alta diversidad vegetal (Gentry 1995; Quigley y Platt 2003) en los que los árboles presentan interesantes adaptaciones acopladas a ritmos marcados por la disponibilidad de agua (Murphy y Lugo 1986).

De acuerdo con Miles y colaboradores (2006), el BTC ocupa 105 millones de hectáreas en el mundo. Las principales regiones en donde se ubica son Sudamérica (54%), Norte y Centro América (13%), África (13%) y Eurasia (16% Miles et al. 2006). En México se distribuye en la vertiente del Pacífico desde Sonora hasta Chiapas, la cuenca del Río Balsas, y en áreas discontinuas en Tamaulipas, Veracruz y la Península de Yucatán (Trejo y Dirzo 2000). El presente trabajo se desarrolló en el BTC de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco, la cual cubre una extensión de 13,142 ha (Noguera et al. 2002), principalmente de lomerios con una altitud menor a 600 msnm (Cotler et al. 2002).

Los factores que influyen sobre la descomposición en el BTC son los mismos que en otros ecosistemas pero sus importancias relativas son distintas. En los bosques tropicales en general se considera que la temperatura tiene un nivel benéfico para la actividad de los organismos a lo largo de todo el año, por lo que se juzga que en ellos dicha variable no influye de manera importante sobre el proceso de descomposición (Arnason y Lambert 1982; Vogt et al. 1986). En los BTC, la precipitación se presenta como el principal factor abiótico que determina la descomposición (Lugo y Murphy 1986; Martínez-Yrizar 1995). La distribución de las lluvias determina los patrones estacionales de la descomposición al interior de los BTC (Martínez-Yrizar 1995). Diversas

investigaciones muestran que las tasas de descomposición y liberación de nutrientes son mayores en la estación de lluvias cuando las condiciones benéficas de humedad promueven la actividad de los organismos del suelo (Cuevas 1995; Martínez-Yrizar 1995; Singh et al. 1997). Por otra parte, en los BTC la precipitación no tiene una distribución continua durante la estación de crecimiento sino que se caracteriza porque pocos eventos de lluvia aislados aportan un porcentaje significativo de su volumen total anual (Murphy y Lugo 1986; García-Oliva et al. 2002). Por ejemplo, en Chamela García-Oliva y colaboradores (2002) reportan que en promedio ocurren 51 eventos de lluvia al año, de los cuales el 11% (6 eventos) aportan el 50% de la lluvia anual. Este patrón genera variabilidad en la humedad del mantillo, que se manifiesta como ciclos de secado y humedecimiento. Estos ciclos pueden influir sobre la actividad y sobrevivencia de las poblaciones de organismos del suelo (Cuevas 1995; Schwinning y Sala 2004), y en consecuencia sobre los patrones temporales de las tasas de descomposición y liberación de nutrientes (Jaramillo y Sanford 1995; Schwinning y Sala 2004; Schwinning et al. 2004). Sin embargo, este fenómeno no ha sido caracterizado en los BTC en condiciones de campo (Jaramillo y Sanford 1995).

El patrón general de la liberación de N y P durante la descomposición de la fracción foliar del mantillo en bosques templados y boreales involucra un periodo de inmovilización de N y a menudo de P, seguido de un periodo de mineralización neta (Vogt et al. 1986; Berg y Laskowski 2006). En los BTC se ha observado, por el contrario, que la mineralización de N y P tiende a dominar sobre la inmovilización al inicio de la descomposición (Swift et al. 1981; Arnason y Lambert 1982; Sandhu et al. 1990; Singh et al. 1997) aunque también se reportan casos de una inmovilización inicial (Lugo y Murphy 1986). Experimentos de descomposición con bolsas de malla en el BTC han permitido caracterizar el papel de la calidad de los recursos y de la fauna del suelo sobre dicho proceso. Estos estudios muestran que las tasas de descomposición y mineralización de N y P incrementan con altas concentraciones de carbohidratos solubles, N y P, y disminuyen con el aumento de la dureza de las hojas, el cociente C:N y las

concentraciones de lignina y polifenoles (Martínez-Yrizar 1980; Sandhu et al. 1990; Palm y Sanchez 1990; Singh et al. 1999; Lorenger et al. 2002). La fauna del mantillo en los BTC es diversa y abundante (Prueba et al. 1999; González y Seastedt 2000; Palacios-Vargas et al. 2007), y al igual que en otros ecosistemas, puede acelerar las tasas de descomposición y de liberación de nutrientes (Marínez-Yrizar 1980; Swift et al. 1981; González y Seastedt 2000). Sin embargo, en comparación con los bosques tropicales húmedos dicho efecto de la fauna en el BTC puede ser menos importante (González y Seastedt 2000).

El conocimiento de la dinámica de los nutrientes en el mantillo del BTC deriva principalmente de la caracterización de la variación mensual ó estacional de los contenidos de los nutrientes, así como de experimentos de descomposición con bolsas de malla. Cómo se ha mencionado, estos estudios han sido útiles para determinar las tasas de liberación de los elementos y para identificar algunos de los factores que influyen sobre ellas, como la composición química de los detritos y la fauna del suelo. Sin embargo, estos estudios ven al mantillo como una caja negra por lo que no permiten identificar los mecanismos que subyacen a los patrones de liberación de nutrientes. Por ejemplo, a partir de ellos no se puede definir si la pérdida de nutrientes del mantillo en un momento dado deriva de la mineralización de la materia orgánica, de la muerte de los microorganismos, o de la disolución de la materia soluble. Dado este problema, el presente estudio propone asomarse al interior de esta caja negra y estudiar al mantillo de manera mecanicista, como un subsistema reconociendo sus entradas y salidas de materia, algunos de sus componentes más importantes y los procesos que determinan las transformaciones de los nutrientes. Dada la complejidad de este tipo de análisis, esta parte del estudio se centra solamente en la dinámica del nitrógeno (N), que es uno de los elementos más importantes para la productividad primaria neta de los ecosistemas.

Las transformaciones del N en el mantillo no han sido caracterizadas por estudios previos en el BTC, pero se tiene un acercamiento sobre la dinámica del fósforo (P) que sirve como antecedente del conocimiento que se tiene acerca de los mecanismos que pueden controlar dichas transformaciones. Campo y

colaboradores (1998) mostraron que las concentraciones de P microbiano y P soluble del mantillo y del suelo mineral son mayores en la estación seca que en la estación de lluvias, y que el humedecimiento súbito del mantillo de la estación seca puede producir la liberación del P microbiano a través de la plasmólisis de las células microbianas. Estos resultados llevaron a los autores a sugerir que la biomasa microbiana puede ser un mecanismo de conservación de P importante en la estación seca, y que la disolución del P soluble y la liberación del P microbiano por plasmólisis pueden cubrir las demandas de P por las plantas al inicio de la estación de lluvias. Esta hipótesis del papel de la biomasa microbiana como fuente y reservorio de nutrientes en diferentes épocas del año fue propuesta inicialmente por Singh y colaboradores (1989) en un BTC de la India, quienes también encontraron que el C, N y P en la biomasa microbiana del suelo mineral es mayor en la estación seca que en la de lluvias. Sin embargo, a estos estudios les ha faltado integrar el papel de la disponibilidad de carbono como fuente de energía para los procesos microbianos de inmovilización y mineralización. En este contexto, se puede esperar que los procesos de inmovilización y liberación de N estén determinados por la disponibilidad de carbono lábil y de N para la actividad y crecimiento de los microorganismos (Swift et al. 1979; Paul y Clark 1989, Chapin et al. 2002). Por ejemplo, cuando la disponibilidad de carbono lábil es alta y la de N es baja la inmovilización de N puede dominar sobre la mineralización (Paul y Clark 1989).

En el BTC, la composición química del mantillo tiene cambios significativos durante la estación de lluvias que afectan la actividad microbiana (García-Oliva et al. 2003). En particular, se ha observado que la concentración de carbohidratos solubles y proteínas en el mantillo son mayores al inicio de la estación de lluvias que al final de la misma, y que dichas concentraciones se relacionan de manera positiva con la tasa de mineralización de C, usada ésta tasa como un indicador de la actividad microbiana (García-Oliva et al. 2003). En este contexto, puede esperarse que dichos cambios de la actividad microbiana induzcan variabilidad en las tasas de mineralización e inmovilización de nutrientes, pero ello no ha sido bien caracterizado. Por ello, el presente estudio

analiza la variación estacional de las transformaciones del N conjuntamente con la dinámica del carbono.

Además de la variación estacional, la precipitación exhibe una variación anual significativa en los BTC (Lugo y Murphy 1986). En Chamela, por ejemplo, se reporta un ámbito de variación de 453 a 1400 mm (García-Oliva et al. 2002). Estos cambios en la precipitación pueden influir sobre la variación anual en el crecimiento y la sobrevivencia de los árboles (Borchet 1998; Aiba y Kitayama 2002), la producción de hojarasca (Martínez-Yrizar 1995), la reabsorción foliar de nutrientes (Rentería et al. 2005) y la descomposición del mantillo (Swift 1981). Como la actividad de los microorganismos es determinada por la disponibilidad de agua, puede suponerse que la variación de la precipitación entre años influya de manera directa a la tasa de descomposición del mantillo. Sin embargo, este efecto no ha sido evaluado dada la carencia de estudios ecosistémicos de largo plazo.

Los cambios interanuales en la descomposición influyen sobre la variabilidad de la masa y los contenidos de elementos químicos del mantillo, lo cual puede ser particularmente evidente en el BTC cuyo mantillo tiene un rápido tiempo de recambio. La evaluación de la variabilidad interanual de los almacenes de elementos químicos en el mantillo permite determinar si hay un proceso de acumulación o pérdida de nutrientes en el ecosistema (Yanai et al. 1999; Fahey et al. 2005), además de que sienta una línea base sobre la cual se pueden medir respuestas del ecosistema ante ciertas perturbaciones. En este contexto, el presente estudio evalúa el efecto de la variación anual en la precipitación sobre la tasa de mineralización de carbono y determina los patrones de variación del C, N y P del mantillo.

En México, el BTC suele asentarse en cerros con laderas que tienen pendientes que van de moderadas a fuertes (Trejo 1999). Estos aspectos geomorfológicos tienen una marcada influencia sobre la distribución espacial del agua y los nutrientes (Galicia et al. 1999; Campo 1995). Dentro de una ladera, el agua drena hacia la parte baja, por lo que la disponibilidad es mayor en la parte baja que en la alta. En el BTC, donde el agua es escasa, estos cambios en la

disponibilidad de agua han sido asociados con variaciones en atributos de la vegetación (Balvanera et al. 2002; Segura et al. 2003) y en procesos funcionales (Martínez-Yrizar et al. 1996; Martínez-Yrizar et al. 1999). Por ejemplo, los estudios en Chamela muestran que los sitios ubicados al pie de las laderas y cerca de los arroyos presentan, en comparación con otros sitios ubicados a mayor altitud en la ladera, una mayor biomasa vegetal (Jaramillo et al. 2003), mayor productividad primaria (Martínez-Yrizar et al. 1996), un mayor índice de área foliar (Maass et al. 1995), mayores almacenes de C, N y P en el suelo (Solís 1993; Campo 1995; Jaramillo et al. 2003) y una distinta composición y estructura de la vegetación (Balvanera et al. 2002; Segura et al. 2003). Cómo es que estos cambios en la vegetación y en los almacenes de nutrientes del suelo están asociados con la circulación de nutrientes en el ecosistema, es una pregunta que no ha sido bien esclarecida en Chamela y que el presente estudio aborda desde la perspectiva del mantillo.

Objetivos de la tesis

En la presente tesis se caracterizan diferentes aspectos de la dinámica del C, N y P en el mantillo del bosque tropical caducifolio de Chamela, Jalisco. En el primer capítulo se presenta un estudio que analiza la variación estacional de las transformaciones que experimenta el N y su relación con la actividad y la biomasa microbianas. Las preguntas que guían la investigación son: ¿Cuándo ocurren las mayores tasas de inmovilización y de mineralización de N y de nitrificación? ¿Cómo afectan los cambios estacionales en la disponibilidad de agua y en la composición química del mantillo la actividad y la biomasa de los microorganismos? ¿Qué relación guardan la actividad y la biomasa microbianas con las transformaciones del N? Se parte de la hipótesis de que los cambios estacionales en la disponibilidad de agua y de la composición química del mantillo determinan la actividad y la biomasa de los microorganismos y que éstos a su vez determinan las tasas de las transformaciones del N.

En el segundo capítulo se presenta un estudio que caracteriza los patrones temporales de largo plazo y espaciales a nivel de paisaje de la dinámica del C, N y P en el mantillo. Las preguntas que se abordan en este estudio son: ¿Cómo son los patrones interanuales de las concentraciones y los contenidos de C, N y P del mantillo? ¿La precipitación influye sobre la variación anual de la tasa de mineralización de carbono? ¿Los cambios espaciales con respecto a la posición en el relieve, la disponibilidad de agua y la composición y estructura de la vegetación están asociados a diferentes dinámicas de los elementos? Dada la gran variación de la precipitación en Chamela, se espera que la tasa de mineralización de carbono y los contenidos de los elementos tengan una alta variación entre años. Más aún, es posible que la precipitación tenga un efecto directo y positivo sobre la tasa de mineralización de carbono. Dado que no se tienen registros de perturbaciones antropogénicas directas en el área de estudio, es posible que los patrones interanuales de las concentraciones y contenidos muestren un patrón constante. Finalmente, se espera que la variación de la dinámica de los elementos en el paisaje esté asociada con

cambios en la disponibilidad de agua y nutrientes en el suelo y en la productividad de la vegetación.

Por último se presentan algunas consideraciones surgidas del proceso de investigación. Las mismas incluyen aportaciones específicas del trabajo, así como preguntas e hipótesis que pueden ser abordadas en estudios posteriores con metodologías diseñadas para ello.

Referencias

- Aiba S, Kitayama K (2002) Effects of the 1997–98 El Niño drought on rain forests of Mount Kinabalu, Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 18:215–230.
- Anderson JM, Ineson P (1983) Interactions between soil arthropods and microorganisms in carbon, nitrogen and mineral element fluxes from decomposing leaf litter. En: Lee, J.A., McNeil, S., Rorison, I. H. (eds). *Nitrogen as an Ecological Factor*. Blackwell, Oxford. 413-432.
- Balvanera P, Lott E, Segura G, Siebe Ch, Islas A (2002) Patterns of β -diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* 13: 145-158.
- Berg B, Laskowski R (2006) Litter decomposition: a guide to carbon and nutrient turnover. *Advances in Ecological Research* 38:102-154.
- Borchert R (1998) Responses of tropical trees to rainfall seasonality and its long term changes. *Climatic Change* 39: 381–393.
- Burghouts TBA, Van Straalen NM, Bruijnzeel LA (1998) Spatial heterogeneity of element and litter turnover in a Bornean rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 14:477 – 506.
- Chapin FSI, Matson PA, Mooney HA (2002) *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer, New York.
- Campo J (1995) *Ciclo del fósforo en un ecosistema tropical estacional*. Tesis de Doctorado. UACPyP, Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Campo J, Jaramillo VJ, Maass JM (1998) Pulses of soil phosphorus availability in a Mexican tropical dry forest: effect of seasonality and level of wetting. *Oecologia* 115:167-172
- Cuevas E (1991) Biology of the belowground system of tropical dry forest. En Mooney HA, Medina E (eds) *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 362-383.
- Fahey TJ, Siccama TG, Driscoll CT, Likens GE, Campbell L, Jonson CE, Battles JJ, Aber JD, Cole JJ, Fisk MC, Groffman PM, Hamburg SP, Holmes RT, Schwarz PA, Yanai RD (2005) The biogeochemistry of carbon at Hubbard Brook. *Biogeochemistry* 75: 109 – 176.
- Galicia L, Lopez-Blanco J, Zarco-Arista AE, Filips V, García-Oliva F (1999) The relationship between solar radiation interception and soil water content in a tropical deciduous forest in Mexico. *Catena* 36: 153-164.
- García-Oliva F, Camou A, Maass JM (2002) El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano. In: Noguera FA, Vega-Rivera J H, García-Aldrete AN, Quesada-Avendaño M (eds) *Historia natural de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp 3-10.
- García-Oliva F, Sveshtarova B, Oliva M (2003) Seasonal effects on soil organic carbon dynamics in a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 19:179-188.
- Gentry AH 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. In Bullock SH, Mooney HA, Medina E (eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 146-194.

- González G, Seastedt TR (2000) Comparison of the abundance and composition of litter fauna in tropical and subalpine forests. *Pedobiologia* 44:545–555.
- Jaramillo VJ, Sanford RL (1995) Nutrient cycling in tropical deciduous forests. En Mooney HA, Medina E (eds) *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 346-341
- Jaramillo VJ, Kauffman JB, Rentería-Rodríguez LY, Cummings DL, Ellingson LE (2003) Biomass, carbon, and nitrogen pools in Mexican tropical dry forest landscapes. *Ecosystems* 6: 609-629.
- Killham K (1994) *Soil ecology*. Cambridge University Press. 242 pp.
- Kundu DK (1990) Tropical leaf-litter nutrients. *Nature* 344: 203
- Lavelle P, Blanchart E, Martin A, Martin S (1993) A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: application to soils of the humid tropics. *Biotropica* 25 (2): 130-150.
- Levin SA (1989) The problem of patterns and scale in Ecology. *Ecology* 73: 1993-1967.
- Lorenger G, Ponge JF, Imbert D, Lavelle P (2002) Leaf decomposition in two semi-evergreen tropical forests: influence of litter quality. *Biology Fertility Soils* 35: 247-252.
- Maass JM, Martínez-Yrizar A (1990) Los ecosistemas: definición, origen e importancia del concepto. *Ciencias* 4: 10-20.
- Maass JM, Jaramillo VJ, Martínez-Yrizar A, García-Oliva F, Pérez-Jiménez A, Sarukhán J (2002) Aspectos funcionales del ecosistema de selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco. En, Noguera FA, Vega-Rivera JH, García-Aldrete AN, Quesada-Avedaño M (eds) *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. p 443-472.
- Maass JM (1995) Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. En Mooney HA, Medina E (eds) *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 337-360
- Maass JM, Vose JM, Swank WT, Martínez-Yrizar A (1995) Seasonal changes of leaf area index (LAI) in a tropical deciduous forest in west Mexico. *Forest Ecology and Management* 74: 171-180.
- Martínez-Yrizar A (1995) Biomass distribution and primary productivity of tropical dry forests. In Bullock SH, Mooney HA, Medina E (eds) *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 326-343.
- Martínez-Yrizar A, Maass JM, Perez-Jimenez A, Sarukhan J (1995) Net primary productivity of a tropical deciduous forest ecosystem in western México. *Journal of Tropical Ecology* 12: 169-175.
- Martínez-Yrizar A, Nuñez S, Miranda H, Búrquez A (1999) Temporal and spatial variation of litter production in Sonoran Desert communities. *Plant Ecology* 145: 37-48.
- Martínez-Yrizar A (1980) Tasas de descomposición de materia orgánica foliar de especies arbóreas de selvas en clima estacional. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

- Martínez-Yrizar A, Sarukhán J (1990) Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in México over a five-year period. *Journal of Tropical Ecology* 6:433-444.
- Miles L, Newton AC, DeFries RS, Blyth S, Kapos V, Gordon E (2006) A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33: 491 – 5005.
- Murphy PG, Lugo AE (1986) Ecology of tropical dry forest. *Annual Review Ecology Systematic* 17: 67-88.
- Neff JC, Asner GP (2001). Dissolved organic carbon in terrestrial ecosystems: synthesis and a model. *Ecosystems* 4: 29-48.
- O'Neill RV, DeAngelis DL, Waide JB, Allen TFH (1986) A hierarchical concept of ecosystems. Princeton University Press, New Jersey. Pp 253.
- Palacios-Vargas JG, Castaño-Meneses G, Gómez-Anaya JA, Martínez-Yrizar A, Mejía-Recamier BE, Martínez-Sánchez J (2007) Litter and soil arthropods diversity and density in a tropical dry forest ecosystem in Western Mexico. *Biodiversity and Conservation* 16: 3703 - 3717.
- Paul EA, Clark FE (1989) Soil microbiology and biochemistry. Academic Press, N. Y. 273 pp.
- Qualls RG (2000) Comparison of the behavior of soluble organic and inorganic nutrients in forest soils. *Forest Ecology and Management* 138: 29-50.
- Quigley MF, Platt W. 2003. Composition and structure of seasonally deciduous forests in the americas. *Ecological Monographs* 73: 87-106.
- Raghubanshi AS, Srivastava SC, Singh RS, Singh JS (1990) Nutrient release in leaf litter. *Nature* 346: 227.
- Rentería LY, Jaramillo VJ, Martínez-Yrizar A, Pérez-Jiménez A (2005) Nitrogen and phosphorus resorption of a Mexican tropical dry forest. *Trees* 19:431-441
- Roy S, Singh JS (1994) Consequences of habitat heterogeneity for availability of nutrients in a dry tropical forest. *Journal of Ecology* 82:503 – 509.
- Schimel JP, Benett J (2004) Nitrogen mineralization: changes of a changing paradigm. *Ecology* 85: 591-602.
- Segura G, Balvanera P, Durán E, Pérez A (2003). Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecology* 169:259-271.
- Singh JS, Raghubanshi AS, Singh RS, Srivastava SC (1989) Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. *Nature* 338: 449-450.
- Solís VE (1993) Variaciones espaciales y temporales en las características físicas y químicas de los suelos de una selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Swift MJ, Heal OW, Anderson JM (1979) Decomposition in terrestrial ecosystems. Blackwell, London, 372 pp
- Swift MJ, Russell-Smith A, Perfect TJ (1981) Decomposition and mineral-nutrient dynamics of plant litter in a regenerating Bush-Fallow in sub-humid tropical Nigeria. *Journal of Ecology* 69: 981-995

- Tate III RL (1992) Soil organic matter biological and ecological effects. Krieger, Malabar Florida. 291 pp
- Trejo I (1999) El clima en la selva baja caducifolia en México. *Investigaciones geográficas*. 39: 40-52.
- Trejo I, Dirzo R (2000) Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94: 133-142.
- Shaver GR, Canadell J, Chapin FS, Gurevitch J, Harte J, Henry G, Ineson P, Jonasson S, Melillo J, Pitelka L, Rustad L (2000) Global warming and terrestrial ecosystems: a conceptual framework for analysis. *BioScience* 50: 871-882.
- Vitousek PM, Sanford RL (1986) Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:137-167.
- Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo JM (1997) Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277: 494-499.
- Vogt KA, Grier CC, Vogt DJ (1986) Production, turnover and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forests. *Advances in Ecological Research* 15: 303-378.
- Weltzin JF, Loik ME, Schwinning S, Williams DG, Fay PA, Haddad BM, Harte J, Huxman TE, Knapp AK, Lin G, Pockman WT, Shaw R, Small EE, Smith SD, Tissue DT, Zak JC (2003) Assessing the response of terrestrial ecosystems to potential changes in precipitation. *BioScience* 53: 941-952.
- Wardle DA (1992) A comparative assessment of factors which influence microbial biomass carbon and nitrogen levels in soil. *Biological Review* 67: 321-358.
- Waring RH, Running (1998) *Forest ecosystems: Analysis at multiple scales*. Academic Press. Inc. U.S.A.
- Waring RH, Schlesinger W (1985) *Forest ecosystems: concepts and management*. Academic Press. Inc. U.S.A.
- Whigham DF, Zugastly-Towle P, Cabrera-Cano E, O'Neill J, Ley E (1990) The effect of annual variation in precipitation on growth and litter production in a tropical dry forest in the Yucatán of Mexico. *Tropical Ecology* 31: 23-34.
- Yanai RD, Siccama TG, Arthur MA, Federer CA, Friedland AJ (1999) Accumulation and depletion of base cations in forest floor in the Northeastern United States. *Ecology* 80: 2774-2787.

CAPÍTULO II**Variabilidad temporal y espacial de los almacenes de carbono, nitrógeno y fósforo en el mantillo de un bosque tropical caducifolio****Introducción**

Un porcentaje importante de la producción primaria anual de los ecosistemas terrestres cae del dosel en forma de hojarasca, dando lugar a la capa de detritos orgánicos que yace sobre el suelo conocida como mantillo. El mantillo es un almacén de carbono y nutrientes, que a través del proceso de descomposición libera carbono a la atmósfera y nutrientes en formas disponibles para las plantas y los microorganismos, así como da lugar a la materia orgánica del suelo (Swift et al. 1979). El mantillo es, por lo tanto, un componente importante de los ciclos internos de los nutrientes en los ecosistemas terrestres y del ciclo global del carbono.

Las dinámicas de los elementos químicos en el mantillo han sido estudiadas ampliamente a corto plazo en la mayoría de los ecosistemas. Estos estudios se han concentrado en examinar los cambios estacionales de los almacenes y los tiempos medios de residencia de los elementos sobre el suelo, así como, en determinar las tasas de descomposición y mineralización de nutrientes de los detritos vegetales a través de experimentos con bolsas de malla en campo (Anderson y Swift 1983, Vitousek y Sanford 1986, Vogt et al. 1986). En contraste, los estudios sobre los cambios interanuales de los almacenes de elementos y de la descomposición del mantillo en el largo plazo (> 5 años) son muy escasos, especialmente en los bosques tropicales. Dicha variación de los almacenes puede ser significativa en la mayoría de los ecosistemas tropicales, y su evaluación es fundamental para caracterizar la dinámica de los elementos a una escala anual (Magnuson 1990, Hobbie et al. 2003, Schwinning y Sala 2004).

La variabilidad interanual de los almacenes y flujos de elementos en un ecosistema sólo puede ser caracterizada a partir de estudios a largo plazo. Estos estudios permiten además sentar una línea base sobre la cual se pueden detectar cambios y medir respuestas de dichos componentes ante eventos del ambiente físico raros o poco frecuentes y ante perturbaciones de origen antropogénico

(Magnuson 1990, Kratz et al. 2003, Turner et al. 2003). Dicha variabilidad tiene dos características: la dirección o tendencia de cambio (P. ej. aumenta, disminuye) y la dimensión de los cambios. Estas características pueden diferir ampliamente entre sistemas dependiendo de factores internos o externos a ellos (Heal 1991). Respecto a la dirección de cambio, se han descrito cinco patrones temporales de largo plazo básicos: constante, direccional, cíclico, episódico y catastrófico (Heal 1991). En un bosque maduro, por ejemplo, la masa promedio anual de mantillo se espera que tenga un patrón constante debido a que en dichos bosques las entradas anuales de materia son proporcionales a las salidas (Chapin et al. 2002), pero un bosque en sucesión puede mostrar un patrón direccional en un sentido de incremento, y un bosque con manejo forestal periódico puede presentar un patrón cíclico en el que hay un periodo de años en que la masa de mantillo decrece seguido de otro en que incrementa (Yanai et al. 2000 y 2003). Un evento de perturbación episódico como un ciclón permite una recuperación rápida, en contraste con el patrón catastrófico que resulta en un cambio de largo plazo por la transformación de un estado a otro. Ciertamente, la identificación de alguno de estas tendencias de cambio temporal depende del período de observación. Por su parte, la dimensión de los cambios temporales se menciona que puede ser mayor en los ecosistemas donde la heterogeneidad climática es más alta (Holling 1973), como aquellos en los que la precipitación y la temperatura varían ampliamente entre años.

La precipitación es una variable que controla diversos procesos biogeoquímicos en los ecosistemas terrestres (Swift et al. 1981; Murphy y Lugo 1986, Martínez-Yrizar 1995, Yavitt et al. 2004), y su variación interanual es considerable en la mayoría de ellos. Por ejemplo, de acuerdo con Murphy y Lugo (1986) el coeficiente de variación interanual de la precipitación en las regiones templadas es aproximadamente del 15%, mientras que en las áreas tropicales es del 30%. Esta variación de la precipitación puede influir sobre la sobrevivencia de los árboles (Kravea et al. 2007; Miyamo et al 2007), la reabsorción foliar de los nutrientes (Rentería et al. 2005), la producción de hojarasca (Martínez-Yrizar 1995) y la descomposición del mantillo (Swift et al. 1981). Sin embargo, distintas características de la precipitación como su volumen total, su distribución temporal, o

la frecuencia de valores umbrales tienen un efecto diferencial sobre los procesos del ecosistema (Weltzin et al. 2003, Schwinning y Sala 2004). Determinar el efecto de la precipitación sobre los procesos biogeoquímicos es importante, por ejemplo, para evaluar las consecuencias de la alteración del clima sobre el funcionamiento de los ecosistemas (Weltzin et al. 2003). En este sentido, actualmente hay un profundo interés en entender cómo el cambio climático puede influir sobre los intercambios de CO₂ entre la atmósfera y los ecosistemas terrestres (Jones et al. 2005), lo que implícitamente involucra conocer el efecto de la precipitación sobre los almacenes de materia orgánica y sobre el proceso de descomposición.

Otro contexto en que la variación de la dinámica de los elementos químicos en el mantillo ha sido poco documentada es la que ocurre de manera espacial a nivel de paisaje (Burghouts et al. 1998; Ettema y Wardle 2002). Los paisajes están constituidos por parches con diferente composición florística, tipos de suelo y formas de relieve que tienen dinámicas de nutrientes particulares (Burghouts et al. 1998; Chapin et al. 2002). Caracterizar estos parches y definir las interacciones que hay entre ellos es fundamental para el conocimiento de la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas (Urban et al. 1987; Swanson y Sparks 1990; Chapin et al. 2002).

El bosque tropical caducifolio (BTC) ocupa una gran superficie en la región intertropical del planeta (Miles et al. 2006), y es uno de los biomas más amenazados por el cambio de uso de suelo y el cambio climático (Maass 1995, Miles et al. 2006). Es importante, por lo tanto, conocer sus características funcionales con la finalidad de proponer opciones para su manejo y restauración después de un disturbio antropogénico, así como para generar escenarios de cambio en su estructura ante las variaciones del clima.

En el BTC, la precipitación es uno de los principales controladores de la dinámica del mantillo (Martínez-Yrizar 1995). El patrón intranual de las lluvias determina la variación estacional de las tasas de descomposición y mineralización de nutrientes (Swift et al. 1981; Roy y Singh 1994; Martínez-Yrizar 1995), mientras que los cambios anuales del volumen y de la distribución intranual de la precipitación pueden influir sobre la variación anual de dichas tasas (Swift et al. 1981, Wieder y Wright 1995). La variación temporal de la tasa descomposición a su vez induce

cambios significativos de los almacenes de carbono y nutrientes del mantillo, aunque estos almacenes también dependen de la producción de hojarasca.

La heterogeneidad espacial de la dinámica del mantillo a nivel de paisaje puede ser especialmente afectada en los BTC por las variaciones en la disponibilidad de agua en el suelo generados por cambios en el relieve (Martínez-Yrizar 1980; Roy y Singh 1994), pero otros factores como la disponibilidad de nutrientes en el suelo y la composición y productividad de la vegetación, que determinan la composición química y los flujos de los detritos al suelo, también pueden ser fuentes de variación en dicha dinámica (Burghouts et al. 1998, Vitousek y Sanford 1986).

En México, desde 1982 se lleva a cabo un estudio ecológico de largo plazo del BTC en Chamela, Jalisco (Sarukhán y Maass 1990, Maass et al. 2002). El objetivo general de este estudio es conocer la estructura y funcionamiento del bosque en Chamela. El objetivo de este trabajo fue analizar la variación temporal (estacional y anual) y espacial a nivel del paisaje de la mineralización de carbono y de los almacenes de carbono, nitrógeno y fósforo del mantillo en una secuencia de ocho años (1995-2002). Tres premisas fueron formuladas: i) La tasa anual de mineralización de carbono incrementa con la precipitación anual. ii) Como el bosque de Chamela no ha sufrido perturbaciones antropogénicas recientes, se espera que los cambios de los elementos entre años fluctúen alrededor de un valor promedio, y no que sigan un patrón direccional de aumento o disminución. iii) Los contenidos de los elementos en el mantillo serán mayores en el sitio donde la producción de hojarasca y la disponibilidad de nutrientes en el suelo son más altas.

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, ubicada en el estado de Jalisco (19° 29' N, 105° 03' W), a 2 km de la Costa del Pacífico. La Reserva cubre una extensión de 13,142 ha de lomeríos bajos (50 - 300 m.s.n.m.) con pendientes convexas (Cotler et al. 2002). De acuerdo con la clasificación de Köppen modificada por García (1988), el clima es cálido subhúmedo (Aw_0j), y la precipitación media anual es de 788 mm (García-Oliva et al. 2002). La

lluvia tiene un patrón intra-anual marcadamente estacional, concentrándose el 80% de ella entre julio y noviembre (García-Oliva et al. 1995). La variación inter-anual de la precipitación es alta y durante el período de estudio (1995 – 2002) los valores mínimo y máximo fueron 440 y 1261 mm (Fig. 1). La temperatura media anual es de 24.6° C (García-Oliva et al. 2002). El tipo de suelo predominante es Regosol Eútrico (Cotler et al. 2002), con textura franco arcillo-arenosa sobre material parental de riolita (Campo 1995).

El tipo de vegetación dominante es el BTC, con pequeñas áreas de bosque tropical subcaducifolio a lo largo de los arroyos (Durán et al. 2002). La altura promedio del dosel es de 7 m y el estrato arbustivo está bien desarrollado (Durán et al. 2002). La fenología de los árboles es estacional y, con pocas excepciones, las especies pierden sus hojas en la temporada seca del año (Bullock y Solís-Magallanes 1990). La diversidad de árboles es de 277 especies, distribuidas en 44 familias de las cuales, las Leguminosae y Euphorbiaceae son las más diversas con 57 y 26 especies, respectivamente (Lott 2002; Lott y Atkinson 2002).

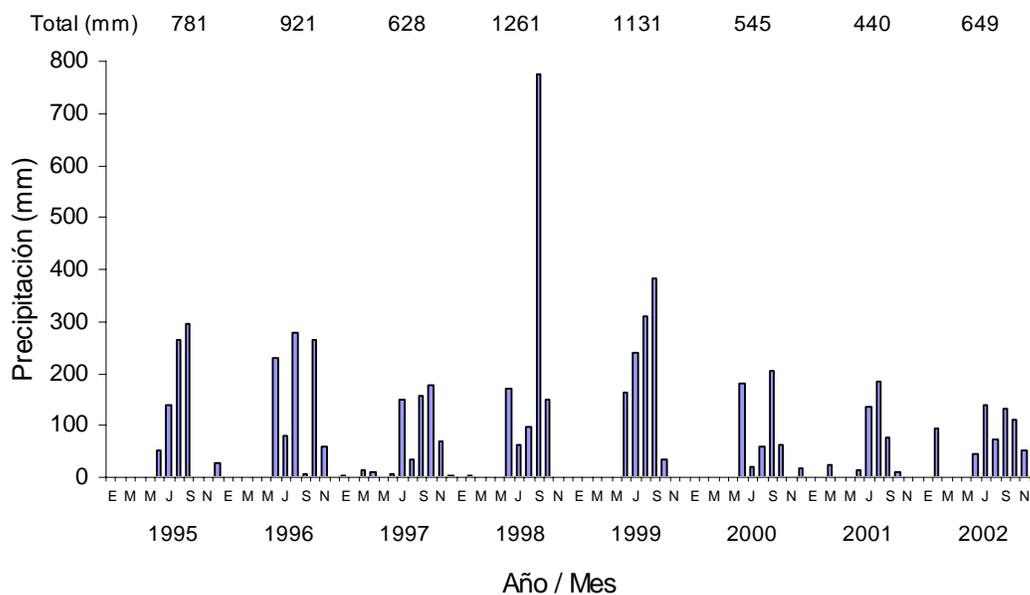


Figura 1. Precipitación mensual en el bosque tropical caducifolio en Chamela, Jalisco en el período 1995 – 2002.

Métodos

Este estudio se llevó a cabo en las Cuencas I y IV de un estudio de largo plazo que se desarrolla en Chamela (Maass et al. 2002). En la Cuenca I se establecieron tres parcelas siguiendo el gradiente altitudinal (70 a 150 msnm): en las partes alta, media y baja; en la Cuenca IV hay una sola parcela en la parte media del gradiente altitudinal. Cada parcela tiene una superficie de 2400 m² (30 x 80 m) y el eje más largo es perpendicular al cauce central de la cuenca, abarcando las dos laderas. En estas parcelas, que en lo sucesivo se denominarán como Alta, Media, Baja y IV, se han estudiado la vegetación y diversos parámetros funcionales del ecosistema desde el inicio del proyecto (1982), incluyendo la dinámica del mantillo y la producción de hojarasca. En la Tabla 1 se presentan las principales características de dichas unidades de estudio. Las especies de árboles más importantes por su abundancia y área basal son: en la parcela Alta, *Guapira macrocarpa* Miranda, *Plumeria rubra* L., *Lonchocarpus constrictus* Pitt., *Bursera instabilis* McVaugh & Rzed. y *Colubrina heteroneura* (Griseb.) Standl. En la Media, *G. macrocarpa*, *Lonchocarpus eriocarinalis* Michelli, *P. rubra*, *Piptadenia constricta* (Michelle) Macbr. En la Baja, *Thouinidium decandrum* (Humb. & Bompl.) Radlk., *G. macrocarpa*, *Astronium graveolens* Jacq., *Casearia corymbosa* H.B.K.; y en la IV, *G. macrocarpa*, *P. rubra* L. *eriocarinalis*, *Tabebuia impetiginosa*, y *Caesalpinia eriostachys* Benth. (Segura et al. 2003, Patiño 1990).

El protocolo de colecta de mantillo incluye tres temporadas del año: inicio de la estación seca (enero), fin de la estación seca (mayo) y fin de la estación de lluvias (octubre). Para este estudio se utilizaron las muestras de mantillo correspondientes al período 1995-2002 colectadas en las tres parcelas de la Cuenca I y en la parcela de la Cuenca IV. En un área contigua a cada parcela, se establecieron 12 transectos de 80 m cada uno, separados entre sí dos metros. La ubicación de los transectos fue perpendicular al cauce del drenaje principal de la cuenca, abarcando las dos laderas. Las muestras de mantillo se colectaron a lo largo de un transecto en cada fecha de colecta. La primera colecta se hizo en el transecto 1, la siguiente se hizo en el 2 y así sucesivamente hasta llegar al 12. En ese punto la colecta inició

nuevamente en el transecto 1. En cada fecha se colectaron 24 muestras por parcela con un anillo metálico de 20 cm de diámetro (0.0314 m²). Las muestras se colectaron a partir del primer metro del transecto con un espaciamiento de tres metros entre ellas, colectando 12 muestras por ladera. Este método de colecta permitió capturar la heterogeneidad producida por ambas laderas en cada cuadro, minimizar la alteración de la capa de mantillo por el tránsito del colector y evitar muestrear entre colectas el mismo punto dos veces.

Tabla 1. Características de las parcelas permanentes de estudio localizadas en las Cuencas experimentales I y IV del bosque tropical caducifolio de Chamela Jalisco, México.

Parámetro	Unidades	Parcela				Referencia
		Alta	Media	Baja	IV	
Altitud	msnm	160	110	70	75	Galicia et al. 1999; Díaz 1997
Pendiente	grados	5-8	16-20	40		Galicia et al. 1999
Suelos						
Profundidad	cm	110	110	91	70	Solis 1993
Materia orgánica (0-10 cm)	%	2.0-2.5	2.5-3.0	3.0-3.5	2.6	Maass et al. 2002; Díaz 1997
Capacidad de retención de agua	%	40	15-20	20-30		Galicia et al. 1999
Nitrógeno total	%	0.13	0.14	0.23		Solis 1993
Fósforo (resina)	µg g ⁻¹	2.4	3.2	14.2		Campo 1995
Riqueza de especies	# spp.	58	64	73	85	Segura et al. 2003; Díaz 1997
Área basal	m ² ha ⁻¹	7.9	8.1	10.7		Segura et al. 2003
Área foliar específica	cm ² g ⁻¹	154	188	203		Maass et al. 1995
Índice de área foliar	cm ² m ⁻²	3.3	3.8	5.4		Maass et al. 1995
Producción primaria neta aérea	Mg ha ⁻¹ año ⁻¹	6.1	6.3	8.0		Martínez-Yrizar et al. 1996
Hojarasca						
Producción*	Mg ha ⁻¹ año ⁻¹	3.7	3.6	5.1	3.6	Martínez-Yrizar, datos no publicados
Fracción foliar**	%	85	82	75		Martínez-Yrizar et al. 1996
Concentración N	%	2.1	2	2.2	2.1	Patiño 1990
Concentración P	%	0.08	0.09	0.13	0.12	Patiño 1990; Campo 1995
Mantillo						
Masa*	Mg ha ⁻¹	4.8	4.9	5.5	4.3	Martínez-Yrizar, datos no publicados
Fracción de madera (= 2.0 cm diámetro)	%	55	53	49	54	Patiño 1990
Fracción foliar	%	36	41	42	38	Patiño 1990
Fracción fina	%	4	3	5	5	Patiño 1990
Restos reproductivos	%	5	3	3	2	Patiño 1990

Se consideró como mantillo todos los restos vegetales acumulados sobre la superficie del suelo, con la excepción de la fracción de madera con diámetro > 2 cm. Las muestras de mantillo se guardaron en bolsas de papel individuales, se llevaron al laboratorio y se tamizaron con una malla de 1.3 mm de diámetro para eliminar el suelo mineral y la fracción fina de la materia orgánica. Los restos de animales, semillas, gravas, arenas, y agregados del suelo mayores a 1.3 mm se removieron manualmente. Posteriormente, las muestras se secaron a 70° C hasta peso constante, se pesaron y se molieron hasta pasar por una malla de 0.425 mm de diámetro.

La colecta de octubre de 1998 no se realizó. Asimismo, las muestras de enero de 1997 y de mayo del 2000 se molieron sin haberse pesado, por lo que se carece de datos de peso seco para ellas. Las muestras se almacenaron en condiciones apropiadas hasta la determinación de sus concentraciones de C, N y P.

Análisis químicos

El C total se determinó por combustión y detección coulométrica (Huffman 1977) usando un Analizador de Carbono Total UIC Mod. CM5012. Después de determinar la concentración de C en el mantillo de tres fechas de colecta (n= 288 muestras) se observó que dicha concentración era similar entre las muestras y que su margen de variación entre estaciones y parcelas era muy bajo (Fig. 2). Considerando lo anterior, para el cálculo de los contenidos (g m^{-2}) se asumió que la concentración (g mg^{-1}) de C era constante. Sin embargo, para que los cálculos fueran más exactos se determinó la concentración de C en la materia orgánica libre de cenizas, ya que esto permite controlar la variación debida al contenido de cenizas y a la contaminación con suelo. Para ello, se determinaron simultáneamente el contenido de C y el de materia orgánica libre de cenizas en 40 muestras de mantillo. Un análisis de regresión que relacionaba ambas variables permitió calcular la concentración de C. Este análisis mostró que la materia orgánica libre de cenizas tenía 46% de carbono, y que este valor podía ser usado con un alto grado de confiabilidad para estimar los contenidos de las demás muestras ($r^2=0.98$, $F=1945$; $gl=1$; $P<0.001$, Fig. 3). Así, el C de cada muestra se calculó multiplicando 0.46 por la masa de materia orgánica libre de cenizas. Esta última se determinó a partir de la incineración de una submuestra (0.25 g) a 450°C por 4 hrs. (Lugo y Murphy 1986).

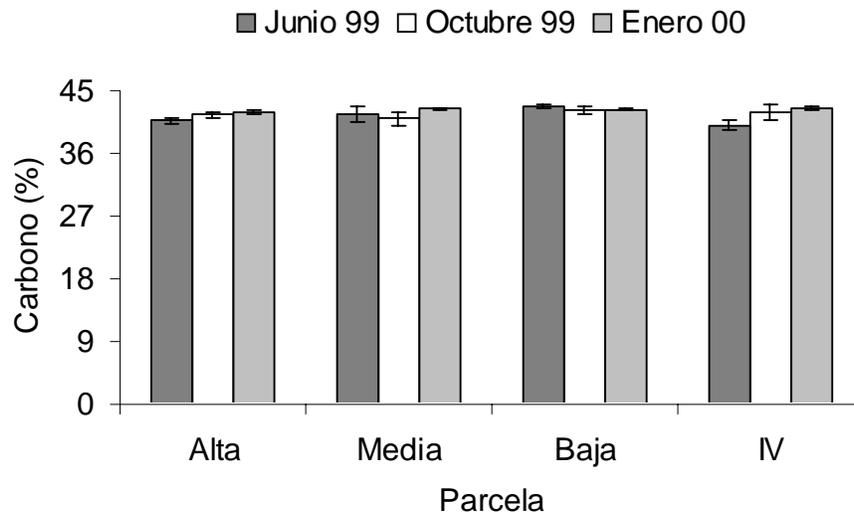


Figura 2. Variación estacional de la concentración de carbono del mantillo en cuatro parcelas del bosque tropical caducifolio en Chamela, Jalisco. Las barras denotan el promedio \pm 1 error estándar.

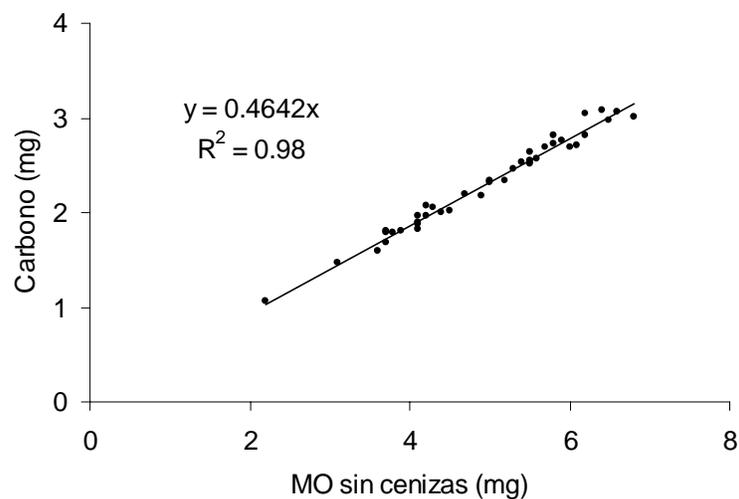


Figura 3. Relación entre el contenido de materia orgánica (MO) libre de cenizas y el contenido de carbono en muestras de mantillo del bosque tropical caducifolio en Chamela, Jalisco.

Las formas totales de N y P fueron determinadas colorimétricamente después de una digestión ácida. El N fue determinado por el método semi-Kjeldahl (Technicon 1977) y el P por el método colorimétrico del molibdato, después de una

reducción con ácido ascórbico (Murphy y Riley 1962). Ambas determinaciones se hicieron en un Auto Analizador 3 Bran-Luebbe (Norderstedt, Germany). Con los resultados de las muestras colectadas entre enero de 1996 y mayo de 1998 (n=672), se observó que el promedio y la varianza de las concentraciones de N y P del mantillo para cada parcela y fecha de colecta obtenidas con el total de las muestras (24) eran similares a las que se obtenían tomando 12 de ellas al azar. Por ello, se redujo el número de muestras para analizar químicamente a 12 por parcela y fecha de colecta. Las 12 muestras se obtuvieron mezclando el mantillo colectado en pares consecutivos de muestras.

Análisis estadísticos

La variación temporal (estacional y anual) y espacial de las concentraciones y los contenidos de los elementos fue examinada estadísticamente con análisis de varianza (ANDEVA) de medidas repetidas. Para las concentraciones de N y P se usó un modelo factorial con dos medidas repetidas, donde el factor fue la parcela (n=4) y las medidas repetidas las estaciones (n=3) y los años de colecta (n=8). Para los contenidos de los elementos no se pudo usar el mismo modelo por falta de datos para algunas fechas de colecta, por lo que se usó un modelo factorial con una medida repetida (las estaciones). La variación anual de los contenidos fue analizada únicamente en las muestras de la estación seca, usando para ello un modelo de medidas repetidas para cada parcela. Se eligieron las muestras de dicha fecha con el propósito de analizar la variación que tuvo el mayor contenido de nutrientes entre los años. No se analizó la variación anual del contenido de nutrientes de las otras estaciones debido a que la acumulación de mantillo en estas fechas fue dependiente del patrón de producción de hojarasca de cada año. Por ejemplo, en algunos años el pico de la producción de hojarasca inició antes de la colecta de octubre (fin de lluvias), mientras que en otros después. Así el análisis de la variación anual de dichos contenidos no tendría una explicación confiable.

En cada parcela, se calculó el tiempo medio de residencia (TMR) de los almacenes de los elementos con la siguiente ecuación: $TMR = M/H$, donde M es igual al promedio del contenido del elemento en el mantillo y H es el flujo anual de

nutrientes a través de la hojarasca (Vogt et al. 1986). Para estos cálculos se usaron los datos de los contenidos de C, N y P del mantillo y datos de producción de hojarasca correspondientes a las mismas parcelas y años de colecta de este estudio (Martínez-Yrizar, datos no publicados; Fig. 4). Se usó una concentración de carbono en la hojarasca constante de 42% (similar a la del mantillo) y promedios de concentración de N y P en la hojarasca reportados para las mismas parcelas en un estudio de cuatro años consecutivos (1987-1990; Díaz 1997, Campo 2003). Asimismo, se calculó una tasa de mineralización de C (C_{min}) del período de lluvias para cada año de colecta y parcela con la siguiente ecuación:

$$C_{min} = ((MC_{seca} + HC_{lluvias}) - MC_{fin-lluvias}) / T$$

Donde MC_{seca} es el carbono ($g\ m^{-2}$) en el mantillo de fin de la estación seca, $MC_{fin-lluvias}$ es el carbono ($g\ m^{-2}$) en el mantillo de la estación de lluvias, $HC_{lluvias}$ es el flujo de carbono en la hojarasca entre el fin de la estación seca (junio) y la estación de lluvias (octubre; $g\ m^{-2}\ época\ lluvias^{-1}$), y T es el tiempo (días) entre las colectas de las estaciones seca y de lluvias. Para estimar los valores de $HC_{lluvias}$ se usaron los datos de hojarasca y un valor de concentración de C constante (42%). Esta tasa de mineralización de C no refleja los flujos reales de carbono en cada año debido a que su cálculo dependió de las fechas en que se hicieron las colectas, pero se usó como un comparativo del ámbito de variación que pueden tener los flujos de C entre años. No se hizo un análisis similar para estimar las tasas de liberación de N y P del período de lluvias debido a que no se tuvieron datos de los flujos de estos elementos en la hojarasca para los años de colecta. El efecto de la precipitación sobre la tasa de mineralización de C se examinó con un análisis de correlación entre dicha tasa y la precipitación total y el número de días con una precipitación \geq a 5 y 10 mm de cada año. Las lluvias de 5 mm son los eventos más frecuentes en el bosque de Chamela (García-Oliva et al. 1995), y las lluvias de 10 mm promueven una alta actividad microbiana en el mantillo de dicho bosque (Campo et al. 1995). En ecosistemas semiáridos los eventos de 2 mm de lluvia son suficientes para promover la actividad de los microorganismos del suelo (Austin et al. 2004; Huxman et al. 2004), en este estudio se usó un volumen mínimo de 5 mm considerando que

una fracción de la lluvia es interceptada por el dosel (18 -23% Burgos 1999), y buscando asegurar que se alcancen un nivel de humedad biológicamente relevante.

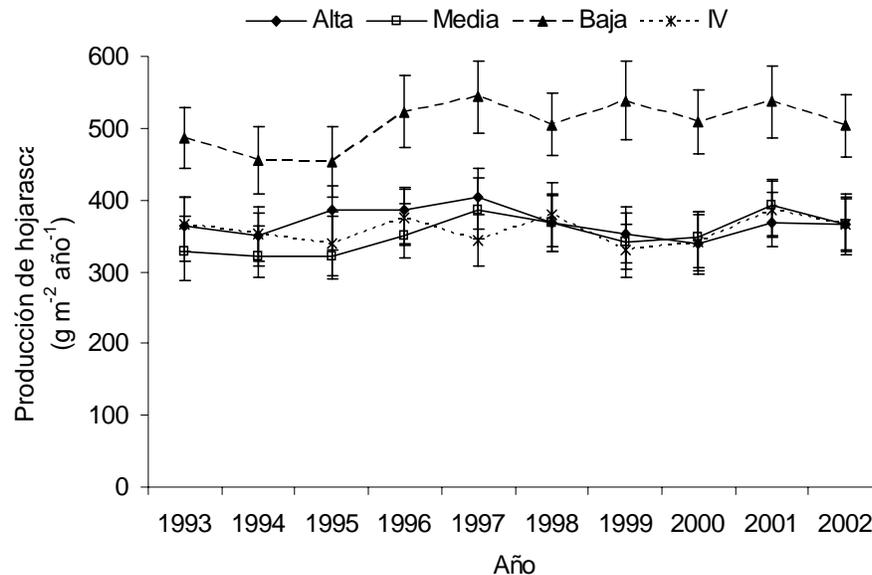


Figura 4. Producción anual de hojarasca en el período 1993 – 2002 en cuatro parcelas del bosque tropical caducifolio en Chamela, Jalisco. Los puntos representan el promedio ($n=24$) y las barras el error estándar (Martínez-Yrizar, datos no publicados).

Resultados y discusión

Variación estacional

La dinámica intranual de los elementos en el mantillo puede ser analizada a partir de los cambios de sus concentraciones y contenidos entre estaciones. El aumento de la concentración de un elemento en el tiempo puede sugerir una inmovilización de éste, mientras que una disminución puede indicar que hubo una mineralización. Los cambios de los contenidos, por su parte, permiten identificar los periodos de acumulación y liberación de los elementos. Los promedios de las concentraciones de C, N y P del mantillo de cada estación de colecta y parcela se presentan en la Figura 2 y la Tabla 2. Las concentraciones de C y N no variaron significativamente entre las estaciones (Tabla 3). En contraste, la concentración de P sí mostró cambios estacionales significativos, los valores fueron menores al inicio de la estación seca que en las otras estaciones (Tabla 2). Sin embargo, el patrón de

estos cambios fue diferente entre años como lo indican las interacciones estación-año y estación-año-parcela de la prueba de ANOVA (Tabla 3). Estos resultados no muestran un periodo en que domine la inmovilización ó mineralización de los nutrientes. Estudios de descomposición con bolsas de malla, donde se controla la mezcla de detritos y la entrada de materia, muestran cambios característicos en las concentraciones de los elementos durante la descomposición de los detritos (p. ej. un aumento de la concentración de N en estados avanzados de la descomposición; McClaugherty et al. 1985; Palm y Sanchez 1990; Berg y Laskowski 2006). En contraste, en este estudio la detección de patrones temporales en las concentraciones presenta distintas complicaciones, una de ellas consiste en que el mantillo es una mezcla de diversos detritos (i.e. hojas, ramas, pecíolos) con concentraciones y tasas de inmovilización y liberación de nutrientes particulares, que genera una alta variabilidad y dificulta la detección e interpretación de cambios. Aunado a ello, hay que considerar que el mantillo es un sistema abierto con continuos aportes y salidas de materia que pueden afectar los cambios temporales.

Tabla 2. Variación estacional de las concentraciones de nitrógeno (N) y fósforo (P) del mantillo en cuatro parcelas del bosque tropical caducifolio en Chamela, Jalisco. Promedios de ocho años \pm 1 error estándar.

Parcela	Estación	Concentraciones (mg g^{-1})	
		N	P
Alta	I. Secas	17.4 \pm 0.7	0.58 \pm 0.04
	F. Secas	16.5 \pm 0.5	0.61 \pm 0.04
	Lluvias	17.5 \pm 1.0	0.61 \pm 0.03
Media	I. Secas	17.3 \pm 0.4	0.58 \pm 0.04
	F. Secas	17.5 \pm 0.7	0.64 \pm 0.05
	Lluvias	17.3 \pm 1.0	0.64 \pm 0.04
Baja	I. Secas	17.7 \pm 0.4	0.91 \pm 0.04
	F. Secas	18.1 \pm 0.6	0.97 \pm 0.03
	Lluvias	18.5 \pm 1.1	0.94 \pm 0.05
IV	I. Secas	17.6 \pm 1.0	0.6 \pm 0.02
	F. Secas	17.7 \pm 0.6	0.64 \pm 0.02
	Lluvias	17.2 \pm 0.7	0.64 \pm 0.01

Tabla 3. Análisis de varianza de medidas repetidas para examinar la variación estacional, anual y espacial (parcela) de las concentraciones y contenidos de C, N y P del mantillo del bosque tropical caducifolio de Chamela. En el caso de los contenidos, el factor año y la interacción año x parcela fueron analizados únicamente con datos de finales de la estación seca (ver Métodos). Los datos corresponden a los valores de "F". **, P<0.001; ***, P<0.0001; ns, P>0.05; nd, no determinado.

Variable	Estación (E)	Año (A)	Parcela (P)	E x A	E x P	A x P	E x A x P
Concentraciones							
Carbono	2.4 ns	nd	1.7 ns	nd	1.3 ns	nd	nd
Nitrógeno	0.4 ns	41***	8***	34***	4**	4***	4***
Fósforo	15 ***	10***	20***	10***	0.6 ns	13***	5***
Contenidos							
Carbono	9***	10***	1.17 ns	nd	0.04 ns	2*	nd
Nitrógeno	4*	21***	0.73 ns	nd	0.07 ns	2*	nd
Fósforo	7**	13***	6**	nd	0.09 ns	2*	nd

A diferencia de las concentraciones, los contenidos variaron significativamente entre las estaciones, y los patrones estacionales que exhibieron fueron similares entre elementos y consistentes en todas las parcelas (Fig. 5; Tabla 3). Los contenidos fueron mayores al final de la estación seca que al final de las lluvias. Este patrón estacional ya ha sido reportado para la masa de mantillo y los contenidos de N y P en Chamela (Martínez-Yrizar 1993, García-Oliva et al. 2003; Anaya et al. 2007) y en otros bosques tropicales caducifolios (Swift et al. 1981; Roy y Singh 1994; Yavitt et al 2004), y ocurre debido a que durante la estación seca la tasa de producción de hojarasca es alta y la de descomposición es baja, permitiendo que el mantillo se acumule. En contraste, durante la estación de lluvias las tasas de dichos procesos se invierten, dejando una reducción de mantillo y de su contenido de elementos (Swift et al. 1981; Roy y Singh 1994; García-Oliva et al. 2003; Yavitt et al 2004). En este sentido, nuestros resultados confirman que la liberación de N y P del mantillo acontece principalmente durante la estación de lluvias, en sincronización con el periodo de crecimiento de los árboles.

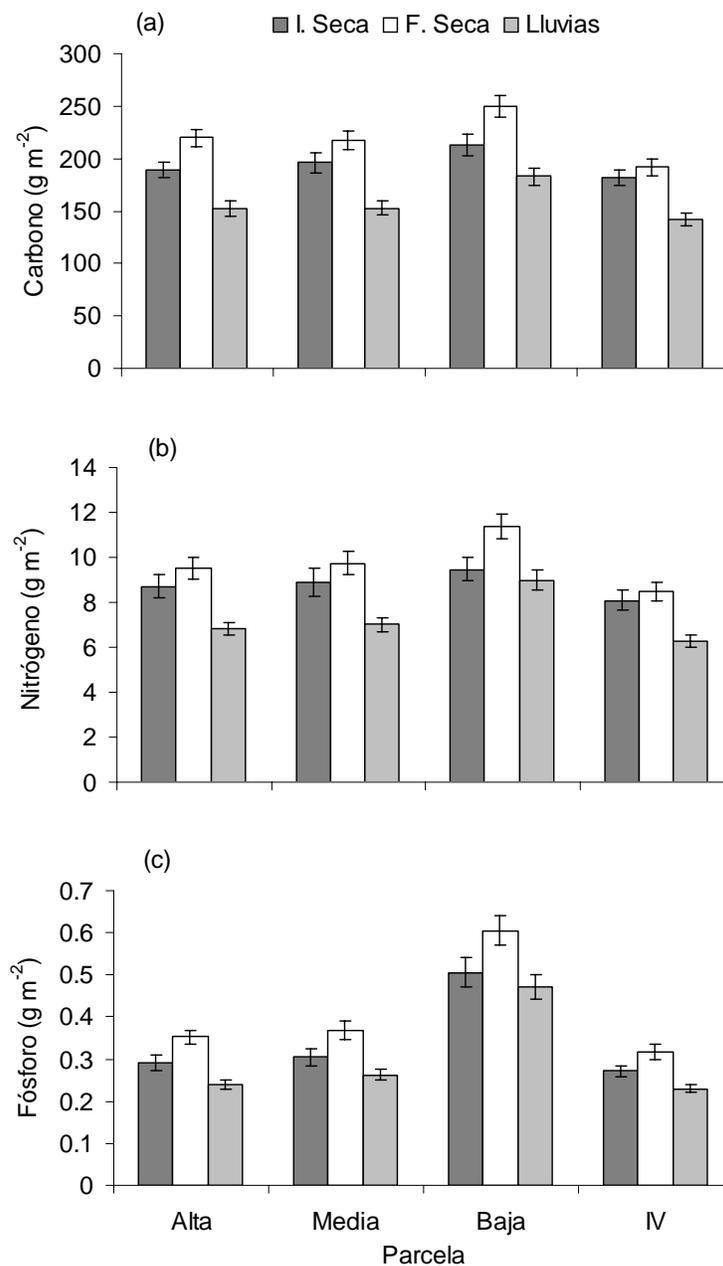


Figura 5. Variación estacional de los contenidos de (a) carbono, (b) nitrógeno y (c) fósforo del mantillo en cuatro parcelas del bosque tropical caducifolio en Chamela, Jalisco. Las barras denotan el promedio (n=8) ± 1 error estándar.

Tiempos de residencia

Los tiempos de residencia de los elementos, estimados a partir de la relación entre el promedio anual del contenido del elemento y su flujo anual en la hojarasca fueron, en promedio, 1.2, 1.1 y 1.0 años para el C, N y P, respectivamente (Tabla 4),

mostrando que el recambio de dichos elementos ocurre en un periodo menor a dos años. El hecho de que los tiempos de residencia del N y del P fueran menores que el del C sugiere que la mineralización de dichos nutrientes domina sobre su inmovilización en el mantillo (Olson 1963). A este respecto, estudios previos en Chamela sobre los procesos de inmovilización y mineralización en el mantillo han demostrado que el pico de mineralización de N y P ocurre al inicio de la estación de lluvias (Campo et al 1998; Anaya et al. 2007).

Tabla 4. Estimación de los tiempos de residencia del C, N y P en el mantillo de cuatro parcelas del bosque tropical caducifolio en Chamela, Jalisco.

Parcela	Mantillo			Hojarasca (año ⁻¹)*			T. de residencia		
	C (t ha ⁻¹)	N (g m ⁻²)	P	C (t ha ⁻¹)	N (g m ⁻²)	P	C	N	P
Alta	1.9	8.3	0.29	1.56	7.8	0.3	1.2	1.1	1.0
Media	1.9	8.6	0.31	1.51	7.5	0.3	1.3	1.1	1.0
Baja	2.2	9.9	0.53	2.16	11.3	0.7	1.0	0.9	0.8
IV	1.7	7.6	0.27	1.50	7.5	0.3	1.1	1.0	1.0

* El flujo de los elementos en la hojarasca se calculó con datos de producción de hojarasca para el periodo 1995 - 2002 (Martínez-Yrizar, datos no publicados) y datos de concentración de N y P del periodo 1986 - 1988 (Díaz 1997; Campo 1995) determinados en las mismas parcelas del presente trabajo.

Variación anual

En las Figuras 6 y 7 se muestran los patrones de la variación anual de las concentraciones y contenidos de los elementos. Los promedios anuales de las concentraciones de N y P, y de los contenidos de C, N y P de la estación seca tuvieron una variación significativa (Tabla 3). Sin embargo, en todos los casos los cambios anuales fueron particulares para cada parcela, como lo indica la interacción año-parcela en las pruebas de ANDEVA (Tabla 3). En ninguno de los casos fue evidente un patrón de cambio en un sentido de aumento o de disminución en el tiempo, sino que los valores oscilaron alrededor de un valor medio, lo que refuerza la idea de que el bosque de Chamela está en un estado maduro (ver p. ej. Campo et al. 2001), en el que las entradas y salidas de carbono y nutrientes de los principales almacenes están en balance (Chapin et al. 2002).

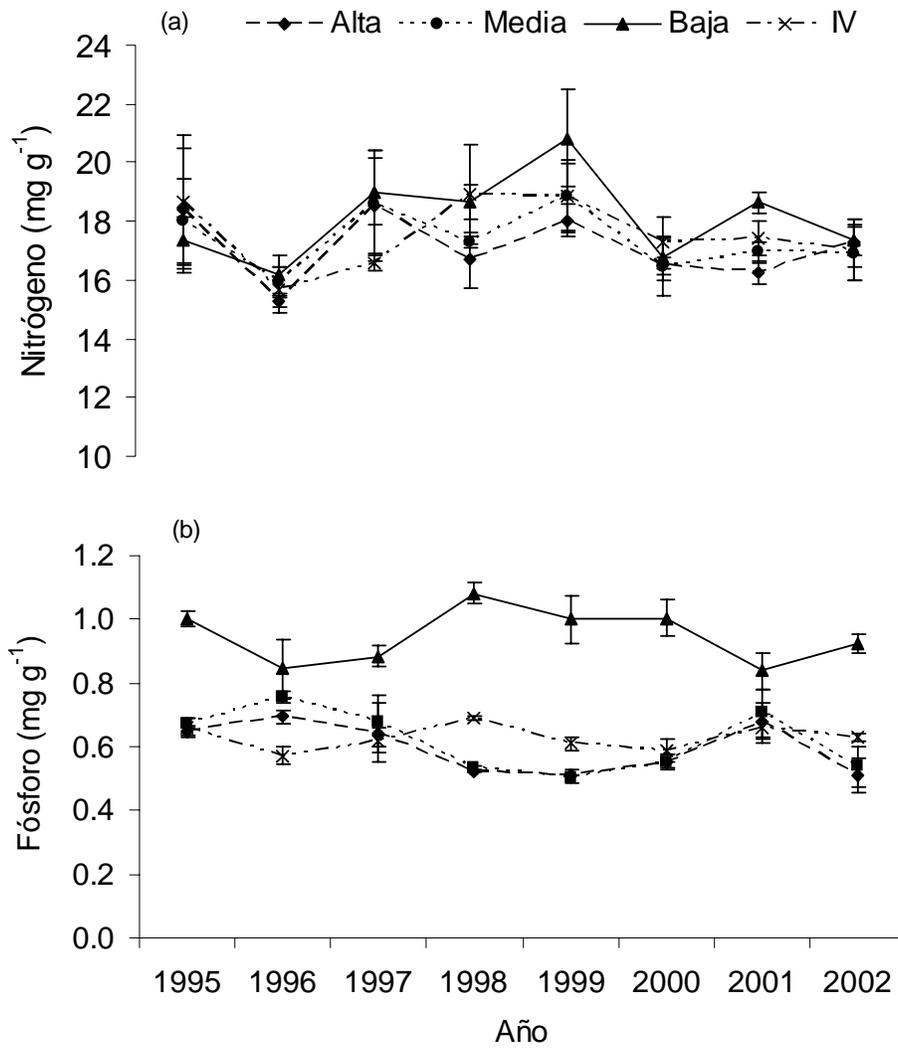


Figura 6. Variación anual de las concentraciones de nitrógeno (a) y fósforo (b) del mantillo en cuatro parcelas del bosque tropical caducifolio en Chamela, Jalisco. Los puntos representan los promedios anuales (n=3) y las barras un error estándar

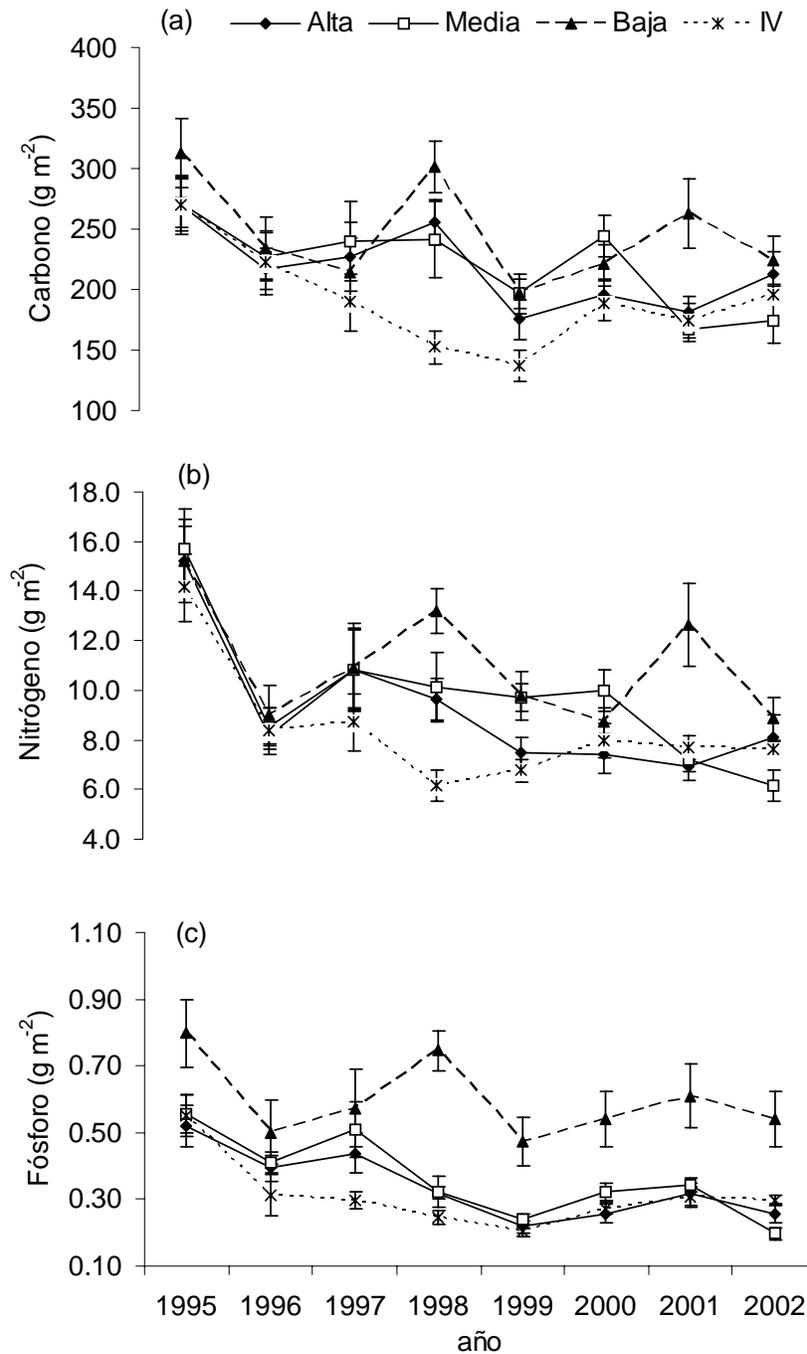


Figura 7. Variación anual de los contenidos de carbono (a), nitrógeno (b) y fósforo (c) del mantillo del fin de la época seca en cuatro parcelas en el bosque tropical caducifolio de Chamela, Jalisco. Los puntos representan el promedio ($n=12$) y las barras un error estándar.

El ámbito de la variación anual de la concentración de N fue similar entre las parcelas, oscilando entre 15 y 20 mg g⁻¹ (Fig. 6a). En contraste, el ámbito de la concentración de P fue distinto entre las parcelas, con valores más altos en la Baja (0.9 – 1.1 mg g⁻¹) que en las demás parcelas (0.5 – 0.8 mg g⁻¹; Fig. 6b). Los coeficientes de la variación (CV) anual de ambos elementos fueron cercanos al 6% en todas las parcelas, lo que indica que dicha variabilidad interanual puede considerarse baja. No se encontraron estudios en otros bosques tropicales que reporten datos de dichos nutrientes en el mantillo por un periodo mayor de dos años por lo que no se pudo establecer una comparación de dicho coeficiente. Los contenidos de los elementos en la estación seca, cuando los valores son mayores, variaron anualmente entre 150 y 320 g m⁻² (CV= 14%) para el C y entre 5.5 y 15.6 g m⁻² (CV=24%) para el N. El contenido de P, por su parte, varió entre 0.55 – 0.8 g m⁻² en la parcela Baja y entre 0.28 – 0.54 g m⁻² en las demás parcelas, con un CV promedio de 24%, similar al del N. La variabilidad del C fue semejante a la reportada para la masa de mantillo de la estación seca de un bosque tropical lluvioso en Panamá en un estudio de cinco años (CV =14%; Wieder y Wright 1995) y estuvo dentro del ámbito reportado para tres bosques tropicales lluviosos en Australia en un estudio de tres años (CV = 9 – 21%; Spain 1984). Esta similitud entre bosques en la variabilidad anual del carbono es interesante dado que el clima en Chamela es más variable que en los otros bosques. Mientras en Chamela el periodo anual de lluvias es de 5 meses y la variación anual de la precipitación es alta (CV = 59%), en Panamá, el periodo de lluvias dura 8 meses y la variación anual de la precipitación es relativamente baja (CV = 12%).

Estudios de dos años de duración en bosques tropicales caducifolios y subcaducifolios revelan que las tasas de descomposición del mantillo presentan cambios significativos entre años y han sugerido que dichos cambios pueden estar asociados con la variación anual de la precipitación (Swift et al. 1981, Yavitt et al. 2004). En este estudio, la tasa de mineralización de carbono del periodo de lluvias varió ampliamente entre años, con diferencias de hasta un orden de magnitud, con la tasa de mineralización más baja hacia el final del periodo de medición (2001-2002;

Fig. 8). La precipitación total anual tuvo una correlación positiva con la tasa de mineralización de carbono en la parcela Alta, pero no en las demás parcelas (Tabla 5). En contraste, la frecuencia de días con precipitación ≥ 5 mm tuvo una correlación positiva con la tasa de mineralización de carbono en tres de las cuatro parcelas (Tabla 5), sugiriendo que el patrón de eventos de lluvia ≥ 5 mm puede influir de manera más importante sobre la mineralización de carbono que la precipitación total anual.

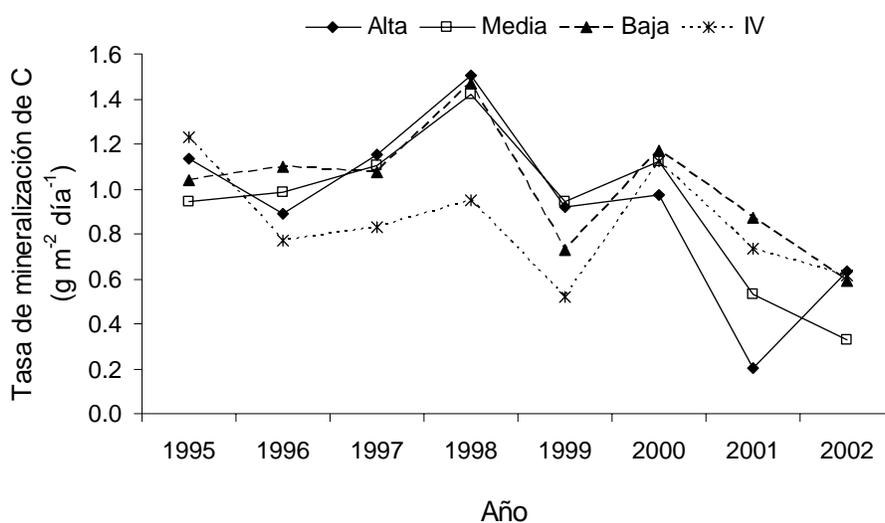


Figura 8. Variación anual de la tasa de mineralización de C en cuatro parcelas del bosque tropical caducifolio en Chamela, Jalisco.

Tabla 5. Análisis de correlación para evaluar la relación de la tasas de mineralización de C de la estación de lluvias con la precipitación total y con la frecuencia de días con una precipitación ≥ 10 y 5 mm, en cuatro parcelas con bosque tropical caducifolio en Chamela. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, ns= no significativo

Parcela	PP total	≥ 10 mm	≥ 5 mm
Alta	0.71*	0.87**	0.71*
Media	0.6 ns	0.80*	0.81*
Baja	0.43 ns	0.63 ns	0.71*
IV	0.04 ns	0.20 ns	0.17 ns

Se ha mencionado que el patrón de precipitación puede afectar los procesos biogeoquímicos de forma especialmente importante en los ecosistemas estacionalmente secos donde la lluvia en la estación de crecimiento es altamente variable y normalmente ocurre en eventos de poca cantidad (< 5 mm; Schwinning y Sala 2004, Schwinning et al. 2004), como en el caso de Chamela (Bullock 1986; García-Oliva et al. 1995). De acuerdo con Schwinning y Sala (2004), los eventos de lluvia crean pulsos de humedad sobre el mantillo y el suelo secos con dos características con significado biológico: la cantidad y la duración del evento. Las lluvias de gran volumen alcanzan una mayor profundidad y elevan el potencial hídrico a niveles biológicamente relevantes por más tiempo que los eventos de lluvia de poco volumen, por lo que pueden promover la actividad microbiana por períodos más prolongados, lo que se traduce en una mayor mineralización de carbono. Asimismo, como las especies de microorganismos responden a diferentes potenciales hídricos, la magnitud de la precipitación puede afectar la estructura de la red trófica del mantillo, dejando un efecto diferencial sobre el proceso de descomposición (Schwinning y Sala 2004). Por ejemplo, Freckman (1986) comparó la respuesta de grupos de organismos del suelo ante cambios en el potencial hídrico. Observó distintas respuestas, la actividad de los nemátodos fungívoros fue severamente restringida a un potencial hídrico de -1 MPa, y la de las bacterias a -2 MPa. En contraste, el hongo *Fusarium roseum* mostró una alta actividad a potenciales hídricos cercanos a los -2 MPa. De acuerdo con estas respuestas, los microorganismos fueron deteniendo su actividad de manera secuencial conforme se reducía el potencial hídrico durante el secado del suelo después de un pulso de humedad. Cuando los eventos de lluvia grandes son frecuentes o las tasas de evapotranspiración son bajas, la humedad puede acumularse en el mantillo entre los eventos, de tal forma que la actividad microbiana y la tasa de mineralización de carbono pueden permanecer a niveles relativamente altos por más tiempo que cuando los eventos de lluvia son poco frecuentes y generan ciclos de secado-humedecimiento del mantillo. Estos mecanismos pueden explicar la correlación encontrada entre la mineralización de carbono y los eventos de lluvia ≥ 5 mm en este estudio. Por ejemplo, experimentos de secado y humedecimiento del mantillo

en el laboratorio han encontrado que la tasa de mineralización de carbono es mayor cuando el mantillo permanece húmedo que cuando hay ciclos de secado-humedecimiento (Clein y Schimel 1994; Pulleman y Tietema 1999).

Este estudio incluyó un año seco de El Niño (1997) y un periodo lluvioso de La Niña (1998-1999) que afectaron el oeste de México (Magaña et al. 2001), incluyendo Chamela. Estos eventos pueden tener un efecto sobre diversas propiedades del ecosistema como la descomposición (Wieder y Wright 1995) y la sobrevivencia de los árboles (Kravea et al. 2007; Miyamo et al 2007), por lo que podría esperarse que pudieran afectar la dinámica del mantillo. El año de El Niño, aunque fue uno de los más intensos que han ocurrido recientemente (Hansen et al. 2006), no tuvo un efecto notable sobre la tasa de mineralización de C (Fig. 8) ni sobre los almacenes de nutrientes del mantillo (Fig. 9), y aparentemente tampoco lo tuvo sobre la producción de hojarasca (Fig. 4). En contraste la alta precipitación (1,261 mm) al inicio de La Niña en 1998 produjo un pico de la tasa de mineralización de C (Fig. 8), con un descenso en general del contenido de dicho elemento en la siguiente estación seca (1999; Fig. 9). Sin embargo, en 1999 la precipitación también fue superior al promedio (1,131 mm) y no se observó un efecto significativo sobre la descomposición y la acumulación de carbono (Figs. 8 y 9). Este contraste puede deberse a diferencias en el patrón de distribución temporal de las lluvias, como ha sido mencionado, ya que el número de eventos de lluvia ≥ 5 mm fue mayor en 1998 que en 1999 (36 vs. 27 eventos). Estos resultados muestran que es difícil de predecir la consecuencia de los fenómenos de El Niño y de La Niña sobre la dinámica del mantillo en Chamela debido a que el efecto de la precipitación sobre los procesos biológicos es complejo y puede resultar de su distribución intra-anual y de valores umbrales más que de su volumen total anual.

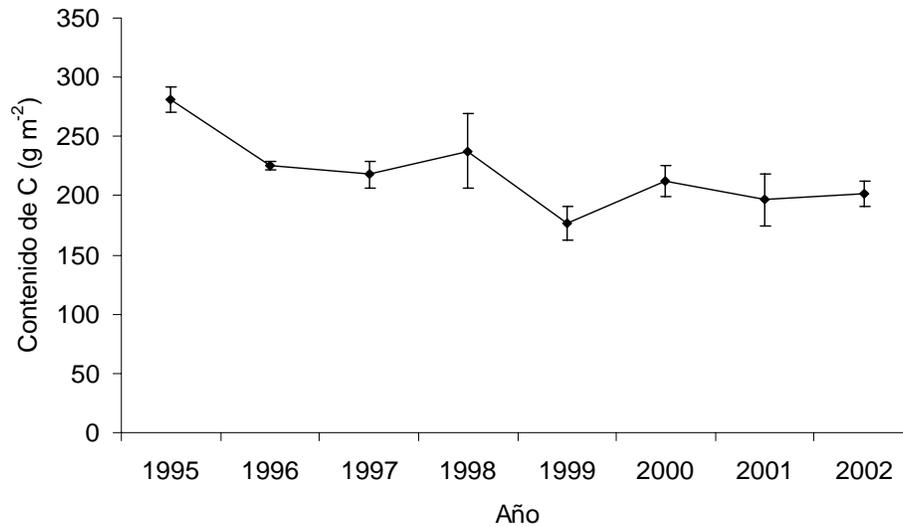


Figura 9. Variación anual del contenido de carbono del mantillo del fin de la época seca en el bosque tropical caducifolio de Chamela, Jalisco. Los puntos representan el promedio de cuatro parcelas y las barras un error estándar.

Variabilidad espacial

La variación de las concentraciones entre parcelas fue distinta entre elementos. La concentración de C no varió entre las parcelas. En cambio, aunque el N sí fue variable, los cambios no mostraron el mismo patrón en todos los años, como lo indica la interacción parcela-año en la prueba de ANDEVA (Tabla 2, Fig. 6a). Los promedios globales de las concentraciones de C y N fueron $42 \pm 0.3\%$ y $17.5 \pm 0.2 \text{ mg g}^{-1}$, respectivamente. En cuanto a la concentración de P, ésta varió significativamente entre las parcelas, y a pesar de la interacción parcela-año que resultó significativa en la prueba de ANDEVA (Tabla 2), en la mayoría de los años dicha concentración fue mayor en el mantillo de la parcela Baja que en las demás parcelas (Fig. 6b). Los valores promedio fueron $0.95 \pm 0.05 \text{ mg g}^{-1}$ en el mantillo de la parcela Baja y $0.62 \pm 0.03 \text{ mg g}^{-1}$ en las demás parcelas. Por otra parte, la variación de los contenidos entre las parcelas sólo fue significativa para el P (Tabla 2), que tuvo un valor más alto en la parcela Baja ($0.52 \pm 0.04 \text{ g m}^{-2}$) que en las otras parcelas ($0.29 \pm 0.01 \text{ g m}^{-2}$; Fig. 7c). Los promedios globales de los contenidos de C y N fueron 191 ± 9 y $8.6 \pm 0.05 \text{ g m}^{-2}$, respectivamente.

La concentración promedio de carbono (42%) fue similar a la reportada previamente para el mantillo de Chamela (Jaramillo et al. 2003; Anaya et al. 2007), y su baja variabilidad entre los sitios no es sorprendente debido a que ésta tiene un estrecho ámbito de variación entre las hojas de las especies de árboles en Chamela (43 – 49%, Jaramillo com. pers.), y en general (40 – 50%; Houghton 1990; Chapin et al. 2002). La escasa variabilidad espacial que mostró la concentración de N en nuestro estudio es consistente con la observada en la hojarasca de Chamela (Díaz 1997), que en cuatro años consecutivos no mostró una variación significativa entre cuatro sitios, incluidas dos de las parcelas del presente trabajo. Esta baja variabilidad espacial del N en restos vegetales puede deberse a la predominancia y amplia distribución de especies de leguminosas fijadoras de N en nuestro sitio de estudio. González-Ruiz (2001) encontró que siete especies de leguminosas abundantes y con amplia distribución en el área de las cuencas de Chamela presentan nódulos en sus raíces y tienen actividad de nitrogenasa, lo que sugiere que fijan N atmosférico. Por su parte, el patrón espacial que mostró la concentración de P (mayor en la parcela Baja que en las otras) coincide con el observado en la hojarasca en nuestras parcelas de estudio (Campo 1995). Además en cuatro especies de árboles se observó que la concentración de P foliar es mayor en los árboles que crecen en la parcela Baja que en los que crecen en la Alta (Rentería et al. 2005). Asimismo, este patrón es consistente también con la mayor concentración de P total (Campo 1995) y de P disponible (Rentería et al. 2005) en el suelo de la parcela Baja con respecto a otros sitios ubicadas a mayor altitud dentro de la misma cuenca. Así, la alta disponibilidad relativa de P en el suelo de la parcela Baja parece tener una retroalimentación positiva con la vegetación, como lo sugiere la alta concentración de P en el mantillo de dicha parcela.

El alto contenido de P en el mantillo de la parcela Baja estuvo principalmente determinado por la concentración de dicho elemento dado que, como lo muestra el contenido de carbono, el promedio anual de la masa de mantillo no varió significativamente entre las parcelas. Se ha sugerido que el mayor contenido de P en el suelo y en la vegetación en la parcela Baja puede estar asociado a la transferencia de materiales de las partes altas de las laderas a la parte cercana al

cauce donde están ubicadas las parcelas (Campo 1995). La extensión de la ladera entre la cresta y la parcela Baja de la cuenca es mayor que entre la cresta y las parcelas Media y Alta por lo que en la primera se pueden depositar más materiales que en las otras (Lopez-Blanco et al. 1996). Asimismo, dicha acumulación es determinada por la mayor disponibilidad de P (Rentería et al. 2005) y de agua (Galicia et al. 1999) en el suelo de la parte baja de la cuenca. La mayor disponibilidad de agua en dicho sitio ha sido asociada con una mayor productividad primaria neta anual (Martínez-Yrizar et al. 1996) y con una mayor proficiencia de P foliar (concentración de P en hojas senescentes; Rentería et al. 2005), que propician un mayor retorno de P al piso del bosque.

La similitud de los contenidos de C y N entre parcelas, contrasta con la variación espacial observada en la producción de hojarasca, la cual mostró mayores valores en la parcela Baja en todos los años del periodo de estudio (Fig. 4). Esta falta de relación entre los almacenes de C y N y la producción de hojarasca puede deberse a que las tasas de descomposición y de liberación de nutrientes son mayores en dicha parcela. Es decir, aunque el flujo de los elementos en la hojarasca es mayor en la parcela Baja, el balance de éstos en el mantillo es similar al de las otras parcelas debido a que las tasas de mineralización también son mayores en la primera. Los experimentos de descomposición en Chamela muestran, efectivamente, que la tasa de descomposición del mantillo es mayor en el pie de los cerros que en las laderas más elevadas de los mismos (Martínez-Yrizar 1980; Martínez-Yrizar y Sarukhán 1993). Como se mencionó previamente, la confluencia del agua de escorrentía y la menor irradiación solar en la parcela Baja (Galicia et al. 1999) favorecen una mayor y prolongada humedad en el suelo y en el mantillo, lo que a su vez promueve que la actividad microbiana y la tasa de descomposición sean más altas en comparación con los sitios ubicados en otras partes del gradiente altitudinal de la cuenca. En resumen, las comparaciones entre parcelas ubicadas en diferentes posiciones topográficas sugieren que el relieve y la humedad afectan de manera importante la variación espacial de los flujos y los almacenes de carbono y nutrientes en Chamela, pero que su efecto es diferencial entre los elementos analizados.

Comparaciones con otros bosques tropicales

Las concentraciones y contenidos de N y P en el mantillo de Chamela estuvieron dentro de los intervalos reportados para otros bosques tropicales caducifolios y subcaducifolios (Tabla 6). La concentración de N en el mantillo de dichos bosques varía de 0.9 a 1.8%, y aunque la de Chamela está en el límite superior, es similar a las de un bosque de Brasil y uno de la India (1.7 y 1.6 Kauffman et al. 1993; Misra 1972) con dominancia de leguminosas. El ámbito de la concentración de P es más amplio, con valores que van de 0.03 mg g⁻¹ en los bosques esclerófilos de Puerto Rico y Australia a 0.13 mg g⁻¹ en un bosque de la India (Moore et al. 1966; Lugo y Murphy 1986). Las concentraciones de P en el mantillo de Chamela tienen valores medios (0.06 – 0.09%) en dicho intervalo.

Los contenidos de los elementos tienen una mayor variación entre los bosques que las concentraciones. Los contenidos de N varían de 37 a 163 Kg ha⁻¹, mientras que los de P varían de 2 a 10 Kg ha⁻¹ (Tabla 6). Los mayores contenidos de N ocurren en los bosques esclerófilos de Puerto Rico y Australia, donde hay una mayor acumulación de mantillo, mientras que los de P ocurren en los bosques de la India (Misra 1972) y de Nigeria (Swift et al. 1981), donde las concentraciones del mismo son superiores. Los tiempos medios de residencia de los elementos en el mantillo registrados para Chamela también estuvieron dentro de los ámbitos reportados. Los tiempos de residencia de C, N y P (1.3, 1.1 y 0.9 años, respectivamente) fueron menores que los de un bosque esclerófilo en Puerto Rico (2.8, 3.7 y 5.2 años), y mayores que los de bosques con una precipitación promedio superior a la de Chamela (p. ej. India 0.6, 0.4 y 0.7 años; Tabla 6). Como el carácter esclerófilo de los bosques está asociado con una baja disponibilidad de nutrientes en el suelo (especialmente P), dichas comparaciones sugieren que la disponibilidad de nutrientes en el suelo y la precipitación juegan un papel importante en la variación de los almacenes y de las tasas de liberación de nutrientes del mantillo entre los bosques tropicales caducifolios.

Conclusiones

Este estudio muestra que los elementos químicos del mantillo presentan una alta variabilidad temporal y que distintas características de la precipitación tienen un efecto importante sobre la dinámica de estos elementos en el mantillo del bosque tropical caducifolio de Chamela a diferentes escalas temporales. La distribución de las lluvias entre estaciones controla los periodos de acumulación y liberación de carbono y nutrientes en un ciclo anual. La variación de la frecuencia de los eventos de lluvia mayores a 5 mm regula la tasa de mineralización de carbono entre años. A escala de varios años, los eventos cíclicos como El Niño y La Niña pueden ser una fuente importante de variabilidad adicional en la acumulación y la liberación de los elementos en el mantillo, pero ello depende de su efecto sobre el patrón de lluvias al interior de un año más que de su efecto sobre la precipitación total.

Los cambios interanuales de los almacenes de los elementos tuvieron un patrón constante en el periodo de estudio, con un ámbito de variación amplio pero circunscrito a ciertos límites. Este patrón es característico de bosques en estado maduro, donde los flujos de entrada de materiales al piso del suelo son proporcionales a las salidas, apoyando la idea de que el bosque de Chamela se encuentra en dicho estado. Este trabajo ilustra la importancia de los estudios de largo plazo para identificar los factores que afectan a los procesos funcionales en diferentes escalas temporales, así como también para determinar el ámbito y las tendencias de los cambios interanuales en el presupuesto de nutrientes del ecosistema.

La información obtenida en parcelas con diferente ubicación espacial en el paisaje de Chamela sugiere que la posición particular en el relieve y la variación en la disponibilidad de agua en el suelo pueden afectar la dinámica de los elementos en el mantillo, pero que el impacto de estos factores es diferencial entre los elementos, siendo más notorio para el P que para el C y el N. El que una alta proporción de la variación entre las parcelas en este estudio fuera dependiente del año, indica que la caracterización de variables en un contexto espacial requiere de una evaluación de varios años. Las diferencias que se observan entre sitios a partir de un año de observación pueden desaparecer o incrementarse cuando se evalúan los procesos en periodos más largos.

Tabla 6. Masa, concentraciones y contenidos de nitrógeno (N) y fósforo (P) de mantillo y hojarasca en bosques tropicales caducifolios. PP = precipitación anual.

Referencia	País	PP (mm)	Mantillo					Hojarasca (año)					Tiempo de residencia (años)		
			Masa (t ha ⁻¹)	N (%)	P (%)	N (Kg ha ⁻¹)	P (%)	Masa (t ha ⁻¹)	N (%)	P (%)	N (kg ha ⁻¹)	P (%)	Masa	N	P
Moore et al. 1966***	Australia	560	14.3	1.1	0.03	163	3.7	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Jaramillo y Sanford 1995*	México	780	3.2	2.3	0.08	73	2.0	2.3	2.3	0.11	52	2.5	1.4	1.4	0.8
Campo et al. 2001	México	780	5.1	-----	0.08	-----	4.1	3.4	-----	0.11	-----	3.9	1.5	-----	1.0
García-Oliva et al. 2003	México	780	7.3	1.2	0.06	83	4.4	5.1	1.6	0.11	-----	-----	1.4	-----	-----
Este estudio**	México	780	4.7	1.7	0.06	86	2.8	3.6	2.1	0.08	76	3.0	1.3	1.1	0.9
Este estudio**	México	780	5.5	1.7	0.09	100	5.5	5.1	2.2	0.14	113	7.0	1.1	0.9	0.8
Kauffman et al. 1993	Brasil	803	4.0	1.7	0.09	67	3.7	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Singh y Singh 1991a,b	India	821	2.8	1.1	0.07	37	2.0	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Lugo y Murphy 1986*	Puerto Rico	860	12.3	1.3	0.03	165	3.7	4.3	1.1	0.02	44	0.7	2.8	3.7	5.2
Misra 1972	India	1100	7.7	1.6	0.13	127	10.0	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Raherison y Grouzis 2005***	Madagascar	1151	7.2	-----	0.07	-----	5.0	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Kauffman et al. 1994	Brasil	1412	3.7	0.8	0.04	27	1.4	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Arnason y Lambert 1982	Belice	1480	7.2	0.9	-----	65	-----	12.6	1.2	-----	156	-----	0.6	0.4	-----
Swift et al. 1981*	Nigeria	1500	4.3	1.6	0.10	67	4.3	8.6	1.1	0.07	97	6.0	0.5	0.7	0.7

* Fracción foliar. ** Datos de masa de mantillo y hojarasca de Martínez-Yrizar, concentraciones de N y P en hojarasca de Díaz 1997 y Campo 1999. *** Colecta puntual en la estación seca. Todos los estudios en México corresponden a la Reserva de Chamela-Cuixmala, Jalisco.

Referencias

- Anaya CA, García-Oliva F, Jaramillo VJ (2007) Rainfall and labile carbon availability control litter nitrogen dynamics in a tropical dry forest. *Oecologia* 150: 602 – 610.
- Arnason JT, Lambert JDH (1982) Nitrogen cycling in the seasonally dry forest zone of Belize, Central America. *Plant and Soil* 67: 333-342
- Balvanera PL (1999) Diversidad beta, heterogeneidad ambiental y relaciones espaciales en una selva baja caducifolia. Tesis de Doctorado. UACP y P-CCH, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Berg B, Laskowski R (2006) Litter decomposition: a guide to carbon and nutrient turnover. *Advances in Ecological Research* 38:102-154.
- Bullock SH (1986) Climate of the Chamela, Jalisco, and trends in the South Coastal Region of Mexico. *Archives for Meteorology, Geophysics, and Bioclimatology* 36: 297 – 316.
- Bullock SH, Solís-Magallanes SA (1990) Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22:22-35.
- Burghouts TBA, Van Straalen NM, Bruijnzeel LA (1998) Spatial heterogeneity of element and litter turnover in a Bornean rain forest. *Journal of tropical Ecology* 14:477 – 506.
- Campo J (1995) Ciclo del fósforo en un ecosistema tropical estacional. Tesis de Doctorado. UACPyP, Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Campo J, Maass M, Jaramillo VJ, Martínez-Yrizar A, Sarukhán J (2001) Phosphorus cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem. *Biogeochemistry* 53: 161-179.
- Chen J, Saunders SC, Crow TR, Naiman RJ, Brososke KD, Mroz GD, Brookshire BL, Franklin JF (1991) Microclimate in forest ecosystem and landscape ecology: variation in local climate can be used to monitor and compare the effects of different management regimes. *BioScience* 49: 288 – 295.
- Clein JS, Schimel JP (1994) Reduction in microbial activity in birch litter due to drying and rewetting events. *Soil Biol. Biochem.* 26:403-406.
- Cornejo FH, Varela A, Wright J (1994) Tropical forest litter decomposition under seasonal drought: nutrient release, fungi and bacteria. *Oikos* 70:183-190.
- Cotler H, Duran H, Siebe C (2002) Caracterización morfo-edafológica y calidad de sitio de un bosque tropical caducifolio. En, Noguera FA, Vega-Rivera JH, García-Aldrete AN, Quesada-Avendaño M (eds) *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. p 443-472.
- Díaz SV (1997) Dinámica de nitrógeno y de fósforo en la hojarasca de una selva baja caducifolia en Chamela Jalisco, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Duran E, Balvanera P, Lott E, Segura G, Pérez-Jiménez A, Islas A, Franco M (2002) Estructura, composición y dinámica de la vegetación. En, Noguera FA, Vega-Rivera JH, García-Aldrete AN, Quesada-Avendaño M (eds)

- Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. p 443-472.
- Ettema CH, Wardle DA (2002) Spatial soil ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 177 – 183.
- Fahey TJ, Siccama TG, Driscoll CT, Likens GE, Campbell L, Jonson CE, Battles JJ, Aber JD, Cole JJ, Fisk MC, Groffman PM, Hamburg SP, Holmes RT, Schwarz PA, Yanai RD (2005) The biogeochemistry of carbon at Hubbard Brook. *Biogeochemistry* 75: 109 – 176.
- Galicia L, Lopez-Blanco J, Zarco-Arista AE, Filips V, García-Oliva F (1999) The relationship between solar radiation interception and soil water content in a tropical deciduous forest in Mexico. *Catena* 36: 153-164.
- García E (1988) Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- García-Oliva F, Camou A, Maass JM (2002) El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano. In: Noguera FA, Vega-Rivera J H, García-Aldrete AN, Quesada-Avendaño M (eds) *Historia natural de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp 3-10.
- García-Oliva F, Sveshtarova B, Oliva M (2003) Seasonal effects on soil organic carbon dynamics in a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 19:179-188.
- Hansen J, Sato M, Ruedy R, Lo K, Lea D, Medina-Elizade M (2006) Global temperature change. *PNAS* 103: 14288-14293.
- Heal OW (1991) The role of study sites in long-term ecological research: a UK experience. In Risser PG (ed). *Long-term ecological research*. SCOPE, John Wiley and Sons Ltd, Great Britain, 23 – 42 Pp.
- Huffman EWD (1977) Performance of a new carbon dioxide coulometer. *Microchemical Journal* 22:567-573.
- Jaramillo VJ, Sanford RL (1995) Nutrient cycling in tropical deciduous forests. In Mooney HA, Medina E (eds) *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 346-341
- Jaramillo VJ, Kauffman JB, Rentería-Rodríguez LY, Cummings DL, Ellingson LE (2003) Biomass, carbon, and nitrogen pools in Mexican tropical dry forest landscapes. *Ecosystems* 6: 609-629.
- Jones C, McConnell C, Coleman K, Cox P, Falloon P, Jenkinson D, Powlson D (2005) Global climate change and soil carbon stocks; predictions from two contrasting models for the turnover of organic carbon in soil. *Global Change Biology* 11: 154 – 166.
- Kauffman JB, Sanford RL, Cummings DL, Salcedo IH, Sampaio EVSB (1993) Biomass and nutrient dynamics associated with slash fires in neotropical dry forests. *Ecology* 74: 140-151.
- Kratz TK, Deegan LA, Harmon ME, Lauenroth WK (2003) Ecological variability in space and time: insights gained from the US LTER Program. *BioScience* 53: 57 – 67.

- Kravea AS, van Straalenb NM, van Verseveldc HW, Röling WFM (2007) Influence of the El Niño and La Niña climate events and litter removal on inorganic nitrogen dynamics in pine forest soils on Central Java, Indonesia. *European Journal of Soil Biology* 43:39-47.
- Lopez-Balnco J, Galicia L, García-Oliva F (1996) Aplicación de un SIG para la caracterización morfológica y la delimitación de unidades de ladera de una cuenca tropical estacional en Chamela, Jalisco, México. *Investigaciones Geográficas* 4: 39-61.
- Lott EJ, Atkinson TH (2002) Biodiversidad y fitogeografía de Chamela-Cuixmala, Jalisco. In: Noguera FA, Vega-Rivera J H, García-Aldrete AN, Quesada-Avedaño M (eds) *Historia natural de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp 83-97.
- Lott EJ, Bullock SH, Solís-Magallanes A (1987) Floristic diversity and structure of upland and arroyo forest of coastal Jalisco. *Biotrópica* 19: 228-235.
- Lugo AE, Murphy PG (1986) Nutrient dynamics of a Puerto Rican subtropical dry forest. *Journal of tropical ecology* 2: 55-72.
- Maass JM, Jaramillo VJ, Martínez-Yrizar A, García-Oliva F, Pérez-Jiménez A, Sarukhán J (2002) Aspectos funcionales del ecosistema de selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco. En, Noguera FA, Vega-Rivera JH, García-Aldrete AN, Quesada-Avedaño M (eds) *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. p 443-472.
- Maass JM, Vose JM, Swank WT, Martínez-Yrizar A (1995) Seasonal changes of leaf area index (LAI) in a tropical deciduous forest in west Mexico. *Forest Ecology and Management* 74: 171-180.
- Magnuson JJ (1990) Long-term ecological research and the invisible present: uncovering the processes hidden because they occur slowly or because effects lag years behind causes. *BioScience* 40:495 – 501.
- Martínez-Yrizar A (1980) Tasas de descomposición de materia orgánica foliar de especies arbóreas de selvas en clima estacional. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Martínez-Yrizar A, Sarukhán J (1990) Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in México over a five-year period. *Journal of Tropical Ecology* 6:433-444.
- Martínez-Yrizar A, Sarukhán J, Pérez-Jiménez A, Rincón E, Maass JM, Solís Magallanes A, Cervantes L (1992) Above-ground phytomass of a tropical deciduous forest on the coast of Jalisco, México. *Journal of Tropical Ecology* 8: 87-96.
- Martínez-Yrizar A, Sarukhán J (1993) Cambios estacionales de mantillo en el suelo de un bosque tropical caducifolio y uno subcaducifolio en Chamela, Jalisco, México. *Acta Botánica Mexicana* 21:1-6.
- Martínez-Yrizar A, Maass JM, Pérez-Jiménez A, Sarukhán J (1995) Net primary productivity of a tropical deciduous forests ecosystems in western México. *Journal of Tropical Ecology* 12: 169-175.

- Martínez-Yrizar A (1995) Biomass distribution and primary productivity of tropical dry forests. In Bullock SH, Mooney HA, Medina E (eds) Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press, Cambridge, pp 326-343.
- McClagherty CA, Pastor J, Aber JD (1985) Forest litter decomposition in relation to nitrogen dynamics and litter quality. *Ecology* 66: 266-275.
- Miles L, Newton AC, DeFries RS, Blyth S, Kapos V, Gordon E (2006) A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33: 491 – 5005.
- Misra R (1972) A comparative study of net primary productivity of dry deciduous forest and grassland of Varanasi, India. En Golley FB, Misra R. *Tropical ecology with an emphasis on organic productivity*. Athens, Institute of Ecology, University of Georgia. 279-293.
- Miyamo K, Rahaioe JS, Kohyama T, Mirmanto E (2007) Forest Structure and Primary Productivity in a Bornean Heath Forest. *Biotropica* 39:35 - 42.
- Moore AW, Russell JS, Coaldrake JE (1966) Dry matter and nutrient content of a subtropical semiarid forest of *Acacia Harpophylla* F. Muell. (Brigalow). *Australian Journal of Botany* 15: 11-24.
- Murphy PG, Lugo AE (1986) Structure and Biomass of a subtropical dry forest in Puerto Rico. *Biotropica* 18(2):89-96
- Murphy J, Riley JP (1962) A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal Chim Acta* 27:31-36.
- Palm CA, Sanchez PA (1990) Decomposition and nutrient release patterns of the leaves of three tropical legumes. *Biotropica* 22: 330-338.
- Patiño C (1990) Variación espacial y temporal de la capa de hojarasca (mantillo) en una selva baja caducifolia en Chamela, Jal. México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Pickett STA, Cadenasso ML (1995) Landscape ecology: spatial heterogeneity in ecological systems. *Science* 289: 331 – 334.
- Pulleman M, Tietema A (1999) Microbial C and N transformations during drying and rewetting of coniferous forest floor material. *Soil Biol Biochem* 31:275-285.
- Raherison SM, Grouzis M (2005) Plant biomass, nutrient concentration and nutrient storage in a tropical dry forest in the south-west of Madagascar. *Plant Ecology* 180: 33-45
- Rentería LY, Jaramillo VJ, Martínez-Yrizar A, Pérez-Jiménez A (2005) Nitrogen and phosphorus resorption of a Mexican tropical dry forest. *Trees* 19:431-441
- Roy S, Singh JS (1994) Consequences of habitat heterogeneity for availability of nutrients in a dry tropical forest. *Journal of Ecology* 82:503 – 509.
- Sarukhán J, Maass JM (1990) Bases ecológicas para un manejo sostenido de los ecosistemas: el sistema de cuencas hidrográficas. In: Leff E (ed) *Medioambiente y desarrollo en México*. Porrúa- Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., pp 81-144.
- Schwinning S, Sala OE (2004) Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semi-arid ecosystems. *Oecologia* 141: 211–220

- Schwinning S, Sala OE, Loik ME, Ehleringer JR (2004) Thresholds, memory, and seasonality: understanding pulse dynamics in arid/semi-arid ecosystems. *Oecologia* 141: 191–193
- Scout DA, Proctor J, Thompson J (1992) Ecological studies on a lowland evergreen rain forest on Maracá Island, Roraima, Brazil. II. Litter and nutrient cycling. *Journal of Ecology* 80: 705 – 717.
- Segura G, Balvanera P, Durán E, Pérez A (2003) Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecology* 169:259-271.
- Singh L, Singh JS (1993) Importance of short-lived components of a dry tropical forest for biomass production and nutrient cycling. *Journal of Vegetation Science* 4: 681-686.
- Singh L, Singh JS (1991) Storage and flux of nutrients in a dry tropical forest in India. *Annals of Botany* 68: 275-284.
- Spain AV (1984) Litterfall and the standing crop of litter in three tropical Australian rainforests. *Journal of Ecology* 72: 947-961
- Solís VE (1993) Variaciones espaciales y temporales en las características físicas y químicas de los suelos de una selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Swanson FJ, Sparks R (1990) Long-term ecological research and the invisible place: the local to global scales of the long-term ecological research program. *BioScience* 40:502 – 508.
- Swift MJ, Russell-Smith A, Perfect TJ (1981) Decomposition and mineral-nutrient dynamics of plant litter in a regenerating Bush-Fallow in sub-humid tropical Nigeria. *Journal of Ecology* 69: 981-995
- Swift MJ, Heal OW, Anderson JM (1979) Decomposition in terrestrial ecosystems. Blackwell, London, 372 pp
- Technicon (1977) Technicon publication methods No. 329-74W/B, New York.
- Tilman D, Pacala S (1993) The maintenance of species richness in plant communities. En Ricklefs RE, Schulter D (eds.) *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago. 13 – 25 pp.
- Turner MG, Collins SL, Lugo AL, Magnuson JL, Rupp TS, Swanson FJ (2003) Disturbance dynamics and ecological response: the contribution of long-term ecological research. *BioScience* 53:46 – 56.
- Urban DL, O'Neill RV, Shugart H (1987) Landscape ecology: a hierarchical perspectiva can help scientists understand spatial patterns. *BioScience* 37: 119 –127.
- Vitousek PM, Sanford RL (1986) Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:137-167.
- Vogt KA, Grier CC, Vogt DJ (1986) Production, turnover and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forests. *Advances in Ecological Research* 15: 303-378.
- Wieder RK, Wrieght SJ (1995) Tropical forest litter dynamics and dry season irrigation on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 76: 1971 – 1979.

Yavitt J, Wright J, Wieder K (2004) Seasonal drought and dry-season irrigation influence leaf-litter nutrients and soil enzymes in a moist, lowland forest in Panama. *Austral Ecology* 29: 177-188.

CONSIDERACIONES FINALES

El objetivo general de este trabajo fue analizar la dinámica del carbono y los nutrientes (N y P) en el mantillo de un bosque tropical caducifolio. Para ello se diseñó un estudio a diferentes escalas temporales y espaciales, basado en la hipótesis de que la dinámica de los elementos depende de factores que operan a diferentes escalas espacio-temporales. En este contexto, la integración de este trabajo puede ser vista a la luz de la teoría jerárquica de los ecosistemas, la cual brinda un marco conceptual para abordar problemas ecológicos a diferentes escalas temporales y espaciales (O'Neill et al. 1986). Una consecuencia de la estructura jerárquica es que el comportamiento de un componente del ecosistema puede ser explicado en relación con dos niveles adyacentes de la jerarquía. El nivel focal es el del objeto de estudio. En este nivel, el comportamiento del objeto de estudio depende de su interrelación horizontal con los otros componentes en el mismo nivel. Por ejemplo, la dinámica de los nutrientes en el mantillo depende del flujo de ellos del dosel al suelo en la hojarasca y de su liberación del mantillo hacia el suelo (Capítulos 1 y 2). El objeto de estudio puede ser explicado de manera mecanicista observando las interacciones entre sus componentes en un nivel inferior de la jerarquía, que por definición ocurren a mayores velocidades y en escalas espaciales menores. En este contexto, el presente trabajo muestra que la dinámica estacional del N en el mantillo es explicada en gran medida por la variación en la disponibilidad de C lábil para la actividad microbiana (Capítulo 1). El nivel superior de la jerarquía impone restricciones o condiciones limitantes al objeto de estudio y en este caso lo representa el clima. Los componentes del clima operan a tasas más lentas que las de los niveles inferiores. El segundo capítulo de esta tesis muestra, por ejemplo, que la frecuencia de días con lluvia ≥ 5 mm afecta significativamente la tasa de mineralización de carbono en una escala anual. El planteamiento anterior sugiere que la dinámica del mantillo puede ser estudiada como parte de un sistema estructurado jerárquicamente, apoyando el modelo de descomposición propuesto por Lavelle y colaboradores (1993).

De este estudio surgen algunas consideraciones que incluyen implicaciones de los resultados en la dinámica del BTC y preguntas e hipótesis que pueden ser abordadas en estudios posteriores.

Este estudio destaca que la precipitación ejerce un control importante sobre las dinámicas del carbono y los nutrientes en el mantillo del BTC. Los cambios en la disponibilidad de agua debidos a la distribución intra-anual de las lluvias determinan la variación estacional de las tasas de mineralización e inmovilización de dichos elementos (Capítulo 1), así como también la tasa anual de mineralización de carbono (Capítulo 2). Esta información adquiere relevancia en el contexto del cambio climático, ya que se espera que éste genere cambios en la cantidad total de lluvia y en su patrón intra-anual en los ecosistemas terrestres (Weltzin et al. 2003). En este contexto, se puede esperar que los cambios en las características de la precipitación determinen la dinámica del proceso de descomposición y con ello el movimiento de los elementos químicos en el ecosistema. Por ejemplo, la ocurrencia de lluvia en la estación seca pueden afectar la sincronización entre la liberación de nutrientes por la descomposición y la toma de los mismos por las plantas, afectando potencialmente con ello las pérdidas de los nutrientes del ecosistema.

Dado que la liberación anual de N y P fue paralela a la del carbono (Capítulos 1 y 2), la correlación entre la frecuencia de días con lluvia $\geq 5\text{mm}$ con la tasa de mineralización de carbono (Capítulo 2) permite suponer que las tasas anuales de liberación del N y el P también son reguladas por el patrón intra-anual de las lluvias. Sin embargo, esto requiere validación con un análisis semejante al realizado para el carbono en este estudio, con información similar de los flujos de N y P al suelo a través de la hojarasca. Por otra parte, en este estudio se sugiere que el patrón de lluvias puede inducir variabilidad en la tasa de mineralización de C a través del efecto que tienen la magnitud y la frecuencia de los eventos de lluvia sobre la humedad del mantillo y en consecuencia sobre la actividad de los microorganismos. Para validar esta hipótesis se requiere un análisis más fino de las consecuencias de los eventos de precipitación sobre la humedad del mantillo y sobre la actividad y la estructura de las poblaciones microbianas en el campo.

La biomasa microbiana (carbono microbiano) no mostró una relación clara con los procesos asociados a las transformaciones del N (Capítulo I), observación que coincide con los resultados de otros estudios realizados en otros tipos de vegetación (Ross y Tate 1993; Ross et al. 1996; Fisk y Fahey 2001; Salamanca et al. 2003). La biomasa microbiana está conformada por una variedad de especies de microorganismos, y es viable que haya comunidades con diferente composición o con diferentes abundancias de sus poblaciones que tengan una misma biomasa (Wardle 1992). En este contexto, es posible que la composición y/o estructura de la comunidad de microorganismos tengan un mayor efecto sobre la dinámica de los nutrientes que la biomasa. Caracterizar la relación de la comunidad de microorganismos con los procesos asociados a las transformaciones de los elementos se presenta, entonces, como una avenida importante de estudio para la comprensión de la dinámica de los nutrientes en el mantillo y el suelo, misma que puede valerse del uso de las nuevas técnicas moleculares para su desarrollo.

El mantillo es una fuente de compuestos solubles orgánicos e inorgánicos para el suelo a través del movimiento del agua. En este estudio, la variación temporal de las concentraciones de dichas formas solubles permitió hacer consideraciones acerca de la importancia relativa de los flujos de la materia disuelta del mantillo al suelo en diferentes épocas del año. Sin embargo, la caracterización de estos flujos requiere de mediciones *in situ* de los lixiviados de formas orgánicas e inorgánicas de los elementos para responder preguntas como las siguientes: ¿De qué magnitud son? ¿Cuáles son más importantes, los orgánicos o los inorgánicos? ¿Son retenidos en el suelo o están asociados con pérdidas de nutrientes en la escorrentía? ¿Tienen algún efecto sobre los procesos microbianos en el suelo? Estos son ejemplos de preguntas que han sido abordadas en algunos ecosistemas (Qualls 2000; Neff et al. 2001; Michalzik et al. 2001) pero no en el BTC.

En resumen, este estudio muestra que a una escala estacional las transformaciones del C y N son reguladas por la variación estacional en la precipitación y en la disponibilidad de carbono lábil para la actividad microbiana, mientras que a escala anual la tasa de mineralización de C es afectada por la frecuencia de días con lluvia iguales o mayores a 5 mm. Las diferencias asociadas

con la ubicación espacial de las parcelas indicaron que la posición particular en el relieve y la disponibilidad de agua en el suelo regulan las tasas de liberación y los almacenes de los elementos en el mantillo, aunque este efecto es diferencial entre los elementos, siendo más pronunciado para el P. Este trabajo ilustra cómo un estudio de largo plazo y con un análisis a diferentes escalas temporales y espaciales ofrece una perspectiva más completa de la dinámica de los nutrientes en el ecosistema y de los factores que la regulan.

Referencias

- Fisk MC, Fahey TJ (2001) Microbial biomass and nitrogen cycling responses to fertilization and litter removal in young northern hardwood forests. *Biogeochemistry* 53:201-223.
- Lavelle P, Blanchart E, Martin A, Martin S (1993) A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: application to soils of the humid tropics. *Biotropica* 25 (2): 130-150.
- Michalzik B, Kalbitz K, Park JH, Solinger S, Matzner E (2001) Fluxes and concentration of dissolved organic carbon and nitrogen: a synthesis for temperate forests. *Biogeochemistry* 52: 173-205.
- Neff JC, Asner GP (2001). Dissolved organic carbon in terrestrial ecosystems: synthesis and a model. *Ecosystems* 4: 29-48.
- O'Neill RV, DeAngelis DL, Waide JB, Allen TFH (1986) A hierarchical concept of ecosystems. Princeton University Press, New Jersey. Pp 253.
- Park JH, Kalbitz K, Matzner E (2002) Resource control on the production of dissolved organic carbon and nitrogen in a deciduous forest floor. *Soil Biol Biochem* 34:813-822.
- Pulleman M, Tietema A (1999) Microbial C and N transformations during drying and rewetting of coniferous forest floor material. *Soil Biol Biochem* 31:275-285.
- Qualls RG (2000) Comparison of the behavior of soluble organic and inorganic nutrients in forest soils. *Forest Ecology and Management* 138: 29-50.
- Ross DJ, Tate KR (1993) Microbial C and N, and respiratory activity, in litter and soil of a southern beech (*Nothofagus*) forests: distribution and properties. *Soil Biol Biochem* 25:477-483.
- Ross DJ, Tate KR, Feltham (1993) Microbial biomass, and C and N mineralization in litter and mineral soil of adjacent montane ecosystem in a Southern Beech (*Nothofagus*) forests and a Tussock grassland. *Soil Biology Biochemistry* 28:1613-1620.
- Wardle DA (1992) A comparative assessment of factors which influence microbial biomass carbon and nitrogen levels in soil. *Biological Review* 67: 321-358.
- Weltzin JF, Loik ME, Schwinning S, Williams DG, Fay PA, Haddad BM, Harte J, Huxman TE, Knapp AK, Lin G, Pockman WT, Shaw R, Small EE, Smith SD, Tissue DT, Zak JC (2003) Assessing the response of terrestrial ecosystems to potential changes in precipitation. *BioScience* 53: 941-952.