



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

PRODUCTIVIDAD PRIMARIA NETA DE LOS BOSQUES
TEMPLADOS
DE LA CUENCA DEL RÍO MAGDALENA

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A :

ERNESTO DELGADILLO DURÁN

TUTOR PRINCIPAL
DR. FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ SÁNCHEZ

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR
DR. HOMERO JULIO EUDES CAMPO ALVES
DRA. ANGELINA MARTÍNEZ YRIZAR

MÉXICO, D. F.

MAYO, 2011



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/0283/11

ASUNTO: Oficio de Jurado

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **22 de noviembre de 2010** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del (la) alumno (a) **DELGADILLO DURÁN ERNESTO** con número de cuenta **96321122** con la tesis titulada "**Productividad Primaria Neta de los bosques templados de la Cuenca del río Magdalena**", realizada bajo la dirección del (la) **DR. FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ SÁNCHEZ:**

Presidente: DRA. ANGELINA MARTÍNEZ YRIZAR
Vocal: DRA. MARÍA GUADALUPE BARAJAS GUZMÁN
Secretario: DR. FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ SÁNCHEZ
Suplente: DR. LEOPOLDO GALICIA SARMIENTO
Suplente: DR. HOMERO JULIO EUDES CAMPO ALVES

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 17 de mayo de 2011

M. del Coro Arizmendi
Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa



DIVISIÓN DE ESTUDIOS
DE POSGRADO

MCAA/MJFM/ASR/

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México.

Al CONACyT por La beca otorgada para La realización de los estudios de Maestría en Ciencias Biológicas.

Al Macroproyecto “Manejo de Ecosistemas y Desarrollo Humano” (SEDEI-PTID-02) en La Cuenca Del Río Magdalena, por el financiamiento otorgado para La realización de este proyecto.

A los integrantes del jurado, Dra. Angelina Martínez Yrizar, Dra. Maria Guadalupe Barajas Guzmán, Dr. Homero Julio Eudes Campo Alves, Dr. Leopoldo Galicia Sarmiento y AL Dr. Francisco Javier Alvarez Sánchez, por sus valiosos comentarios en la realización de esta tesis.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Al Dr. F. Javier Álvarez Sánchez, por su apoyo y confianza durante la realización de este trabajo.

A mi comité tutorial y a los miembros de mi jurado, Dra. Angelina Martínez, Dra. Guadalupe Barajas, Dr. Julio Campo, al Dr. Leopoldo Galicia, que en todo momento aportaron ideas y comentarios enriquecedores para la tesis y para mi formación.

Al laboratorio de Biogeoquímica terrestre y Clima, del Instituto de Ecología, UNAM, en especial al M. en C. Enrique Solís Villalpando, por su ayuda con la estimación de las tasas de mineralización de nitrógeno.

A los integrantes del Laboratorio de Ecología y Recursos Naturales de la Facultad de Ciencias, UNAM.

A Irene Sánchez Gallen y Oswaldo Nuñez Castillo, por sus aportes en la planeación y ejecución del proyecto.

A Lizbeth Guzmán Moreno y Juan Carlos Peña Becerril, por su invaluable ayuda en las salidas de campo y en el procesamiento de datos.

A Cristina Azcarraga, Erick Priego, Adrian Manuel Hernández, Kurt Unger, Irene Sandoval, Esthela Baltazar, Rosa Isela Jasso, Wendy Berenice Luna, Audra Patterson, Carlos Felix, Erwin Piñon, Flor Lizeth Vega, Emmanuelle Alvarado, Alejandro Torres, Beatriz Fuentealba, Wolke Tobón, Mariana Gutiérrez, Jorge Zetina, Yuriana Martínez, Gabriela Santibañez, Diego Olivera, Mónica Martínez, Martha Adriana Nuñez, Yazmín Anain Mendoza, por su invaluable apoyo en campo.

A Dulce, Liz, Gaby, Diego, Juan Carlos, Oswaldo, Silvia, Audra, Esthela, Nelly, Isela, Eunice, Julio, Carlos Primo, Edgar Bumbury, Hector Bicho, Hugo Chileno, Victor Kravits, Mayren, Rosa, Yared, Wolke, Mary, Pachi, Edith, Manuel, Mónica, Andrea, Nestor, Sandra y Miriam; a los amigos de siempre, Bety, Angélica, Karina, Vania, Omar, José, Julian y Arturo.

A mis padres, Rosa María Duran y Carlos Delgadillo,
por su amor y ejemplo

A mi hermana, Rosa María Delgadillo,
por su cariño y apoyo

A mi familia toda

*La responsabilidad de un hombre
no sólo se refiere a sí mismo,
si no a toda la humanidad.*

Jean Paul Sartre

ÍNDICE

ACRÓNIMOS	1
RESUMEN	2
1 INTRODUCCIÓN	6
1.1 Reguladores de la PPN	8
1.2 Estimación de la PPN	14
2 ANTECEDENTES	17
2.1 La PPN en bosques templados	17
3 JUSTIFICACIÓN	22
4 OBJETIVOS	24
5.1 Objetivos particulares	24
5 HIPÓTESIS	24
6 SITIO DE ESTUDIO	25
6.1 Ubicación geográfica	25
6.2 Clima	26
6.3 Suelos	27
6.4 Hidrografía	28
6.5 Vegetación	29
6.6 Uso de suelo	32
6.7 Zonas de protección y Suelos de conservación	32
6.8 Problemáticas en la CRM	33
7 MÉTODOS	34
7.1 Variables microclimáticas	37
7.2 Variables edáficas: Análisis físico-químicos del suelo y Tasa neta de mineralización de nitrógeno (TNMN)	37
7.3 Variables de productividad	39
7.4 Análisis estadístico	43
8 RESULTADOS	44
8.1 Variables microclimáticas	44
8.2 Variables edáficas	47
8.3 Variables de productividad	51
9 DISCUSIÓN	61
9.1 Variabes edáficas	61
9.2 Variables de productividad	64
10 CONCLUSIONES	71
11 REFERENCIAS	73

ACRÓNIMOS

BMA	Biomasa Aérea
BTE	Bosque templado de Encino
BTO	Bosque templado de Oyamel
BTP	Bosque templado de Pino
C/N	Cociente carbono-nitrógeno
Ch	Caída de hojarasca
CRM	Cuenca del río Magdalena
Ct	Concentración de carbono total
H	Humedad ambiental relativa
IBMA	Incremento de Biomasa Aérea
Nt	Concentración de Nitrógeno total
PPB	Productividad Primaria Bruta
PPN	Productividad Primaria Neta
PPNA	Productividad Primaria Neta Aérea
PPNH	Productividad Primaria Neta Hipogea
TNA	Tasa Neta de Amonificación
TNMN	Tasa Neta de Mineralización de Nitrógeno
TNN	Tasa Neta de Nitrificación
T m	Temperatura media anual
T min	Temperatura mínima anual
T max	Temperatura máxima anual

RESUMEN

La Productividad Primaria Neta (PPN), tasa a la que la energía es almacenada en forma de biomasa vegetal por unidad de área y tiempo, es un proceso ecológico fundamental y un importante indicador de las condiciones en que se encuentran los ecosistemas. La literatura refiere que la PPN es regulada directamente por la disponibilidad de recursos en el suelo, principalmente por nitrógeno en los bosques templados, y de manera indirecta por los factores climáticos que controlan esta disponibilidad de nutrientes. En México las estimaciones de PPN han sido realizadas principalmente en bosques tropicales húmedos y en bosques estacionalmente secos, careciéndose de datos para los bosques templados. La cuenca del río Magdalena (CRM), en la Ciudad de México, está sujeta a fuertes disturbios antropogénicos, derivados de su cercanía con numerosos asentamientos humanos; sin embargo, cuenta con una alta diversidad florística y contribuye significativamente a la provisión de servicios ecosistémicos, particularmente en la captación e infiltración del agua de lluvia. Se estimó la Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) a partir de la cuantificación de la caída de hojarasca y del incremento de biomasa aérea (IBMA; por medio de ecuaciones alométricas) a lo largo de un año, de agosto de 2007 a agosto de 2008, en diez parcelas distribuidas en los tres tipos de bosques templados más importantes en la CRM (cuatro en un bosque templado de pino, BTP; cuatro en un bosque templado de oyamel, BTO; y dos en un bosque templado de encino, BTE). En cada parcela fueron evaluadas variables microclimáticas a 30 cm del suelo, temperatura media anual (T_m), temperatura mínima anual (T_{min}), temperatura máxima anual (T_{max}) y humedad relativa (H), y variables edáficas de 0 a 10 cm de profundidad, concentración de carbono total (Ct), concentración de nitrógeno total (Nt), cociente carbono-nitrógeno (C/N), tasa neta de mineralización de nitrógeno (TNMN), tasa neta de amonificación

(TNA), tasa neta de nitrificación (TNN) y pH. La PPNA promedio fue estimada en 10.7 (± 1.13) $\text{Mg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ para el BTO, en 10.5 (± 1.25) $\text{Mg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ para el BTE y en 5.89 (± 0.81) $\text{Mg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ para el BTP; estos valores son bajos en comparación con otros bosques templados en el mundo. El IBMA resultó ser el componente con mayor aporte para la PPNA, siendo de 5.72, 5.66 y 3.72 $\text{Mg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ para BTO, BTE y BTP, respectivamente. El acumulado anual de caída de hojarasca fue mayor en BTO y BTE, con valores cercanos a los 5 $\text{Mg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$, mientras que en el BTP fue de 2.16 $\text{Mg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$. La mayor proporción del IBMA en la PPNA es un reflejo del estado de madurez de los bosques de la CRM, que en su mayoría están conformados por individuos jóvenes. Las correlaciones entre la PPNA, IBMA y la caída de hojarasca con las variables microclimáticas y edáficas fueron negativamente significativas (T min, H C/N) o positivamente significativas (T max). La TNMN, TNA y TNN no mostraron correlación lineal significativa con la PPNA, lo que permite suponer que el nitrógeno no es un recurso limitante en la CRM. Estos resultados hacen suponer que el efecto regulador de la temperatura sobre la PPNA está dado por su acción sobre la tasa fotosintética de los bosques de la CRM y no por su influencia sobre la liberación de nutrientes en el suelo.

ABSTRACT

Net Primary Productivity (NPP), stored energy rate as plant biomass per area and time units, is a fundamental ecological process and an important ecosystem condition indicator. Several reports highlight that NPP is directly regulated by soil resource availability, mostly nitrogen in temperate forests, and indirectly by climatic factors that control this nutrient availability. In Mexico, the NPP estimations have been mainly carried out in tropical rain and seasonally dry forests (Escobar *et al.* 2008), however there are not data for temperate forests. Magdalena River Basin (CRM) in Mexico City undergoes strong anthropogenic disturbances, due to its proximity to numerous human settlements; nevertheless it has high plant diversity and contributes significantly to ecosystem service purchase, above all precipitation captation and infiltration. Aboveground Net Primary Productivity (ANPP) was estimated through litterfall survey and biomass increments (IBMA; by allometric equations) along one year, from August 2007 to August 2008, in ten plots randomly located in the three CRM main types of temperate forests (four in pine temperate forest, BTP, four in spruce temperate forest, BTO, and two in oak temperate forest, BTE). In each plot, mean annual (T m), annual minimum (T min), and annual maximum (T max) temperatures and relative humidity (H) were measured at 30 cm above soil, and some soil variables were also considered, total carbon (Ct), and total nitrogen (TN) concentrations, carbon-nitrogen ratio (C/N), annual net nitrogen mineralization (TNMN), net ammonification (TNA), and net nitrification (TNN) rates, as well as pH. Mean ANPP was $10.7 (\pm 1.13) \text{ Mg ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$, $10.5 (\pm 1.25) \text{ Mg ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$, and $5.89 (\pm 0.81) \text{ Mg ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ for BTO, BTE, and BTP, respectively; these values are low compared with other world temperate forests. IBMA was the most important ANPP component in all forests, 5.72 , 5.66 , and $3.72 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ for BTO, BTE, and BTP, respectively. The accumulated annual litterfall was higher in BTO and BTE, with values

close to $5 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$, while BTP had $2.16 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$. The largest proportion of IBMA in ANPP is a consequence of forest developmental stage, because young individuals are the most abundant age category in pine and spruce forests. Correlations between ANPP, biomass increment and litterfall and microclimatic and soil variables were significantly positives (T min, H and C/N) or negatives (T max). Due to correlations with TNMN, TNA and TNN were not significant we assumed that nitrogen is not a limiting resource in CRM. These results point at ANPP is regulated by temperature, through this latter effect on photosynthetic rate of CRM forests, instead of an influence on nutrient release to the soil.

1 INTRODUCCIÓN

La transferencia de energía y materia en los ecosistemas inicia mediante dos procesos:

- 1) la fotosíntesis, por la cual las plantas transforman dióxido de carbono (CO_2) y agua (H_2O) en compuestos orgánicos y oxígeno ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2$) y,
- 2) la respiración autótrofa, que utiliza parte de los carbohidratos obtenidos en la fotosíntesis para cubrir los gastos de la formación de biomasa y su mantenimiento (fig. 1; Ricklefs y Miller 2000).

La suma de la fotosíntesis en un período de tiempo dado se conoce como Productividad Primaria Bruta (PPB). Cerca de la mitad de la PPB es respirada por las plantas (respiración autótrofa), mientras que el resto del carbono se invierte en la formación de biomasa constituyendo la Producción Primaria Neta (Perry 1994, Schlesinger 1997, Waring y Running 1998). Así, la Productividad Primaria Neta (PPN) es la tasa en la que la energía es almacenada como materia orgánica en la biomasa vegetal por unidad de área y tiempo. Es decir, la cantidad de carbono fijado durante la fotosíntesis en un periodo de tiempo dado (PPB) menos el carbono usado por la respiración autótrofa en el mismo lapso (Perry 1994, Schlesinger 1997, Waring y Running 1998, Fahey y Knapp 2007).

La PPN es un proceso clave del ecosistema y su entendimiento es esencial para valorar su funcionamiento integral. Representa el flujo neto de carbono de la atmósfera a las plantas, y junto con la respiración heterótrofa determina la tasa de recambio del CO_2 atmosférico (Ricklefs y Miller 2000, Fahey y Knapp 2007), siendo un indicador del potencial de carbono que puede ser almacenado en el ecosistema (Vitousek *et al.* 1986, Polis 1999). Además, constituye la energía potencial disponible para los consumidores primarios y los niveles tróficos superiores (Scurlock y Olson 2002). Por lo anterior la PPN representa un servicio fundamental para la humanidad (Vitousek *et al.* 1986, Polis

1999, Escobar y Maass *et al.* 2008). La Evaluación de los Ecosistemas del Milenio la cataloga dentro de los servicios de soportes del ecosistema, necesarios para la generación de todos los demás servicios, de provisión, de regulación y culturales (Millenium Ecosystem Assessment 2005).

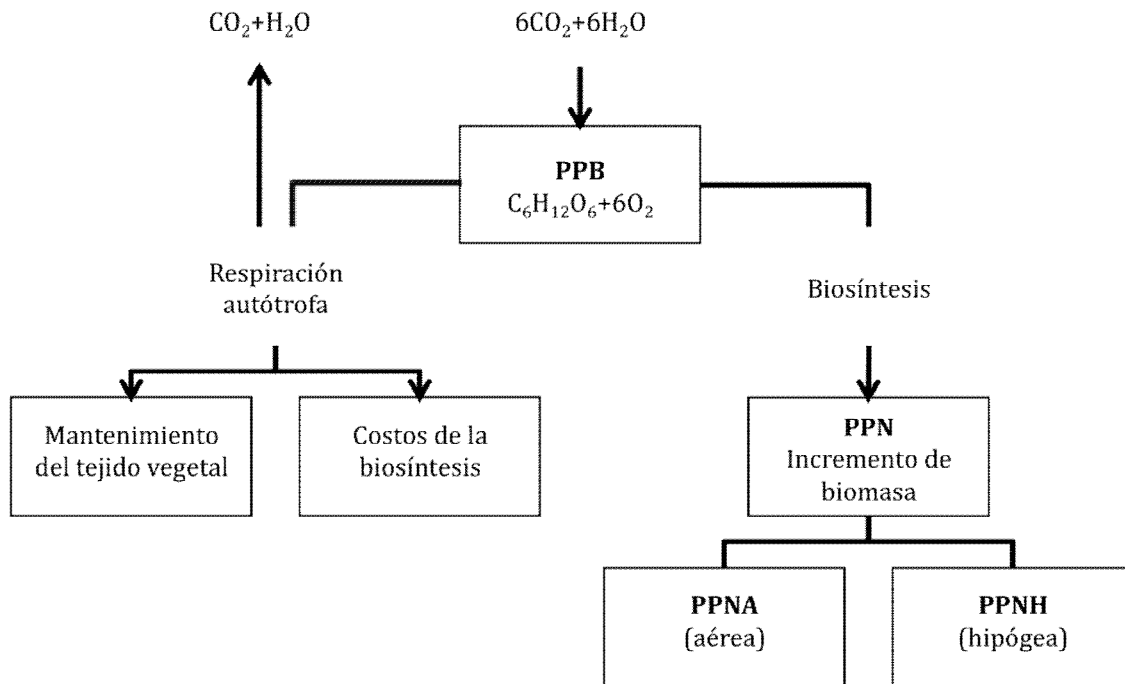


Figura 1. Productividad Primaria en el ecosistema. La parte izquierda del esquema representa la energía perdida por el costo de la biosíntesis y el mantenimiento del tejido vegetal (respiración autótrofa). La parte derecha representa el incremento de biomasa a través de la biosíntesis, Productividad Primaria Neta (PPN), incluyendo materiales perdidos por caída de hojarasca, exudados de raíces y consumo (Modificado de Ricklefs y Miller 2000). PPB: Productividad Primaria Bruta, PPNA: Productividad Primaria Neta Aérea, PPNH: Productividad Primaria Neta Hipogea.

1.1 Reguladores de la PPN

1.1.1 Patrones globales

Debido a que las condiciones ambientales cambian sobre la superficie de la Tierra, la PPN presenta amplias fluctuaciones en el espacio y en el tiempo, variando entre los diferentes ecosistemas terrestres en función de factores ambientales reguladores como el clima o el suelo (Whitaker y Likens 1973, Tilman 1989).

Espacialmente los valores de la PPN siguen una distribución trimodal a lo largo del gradiente latitudinal, observado del ecuador a los polos, asociada principalmente con la temperatura y la precipitación. Los valores son mayores cerca del ecuador entre los 5° S y 5° N, con un segundo pico entre los 35° S y 45° S, y un pico menor entre los 50° N y 60° N (Kicklighter *et al.* 1999; fig. 2a). En este sentido, las estimaciones de PPN incrementan generalmente de los ecosistemas fríos y secos a los cálidos y húmedos. Los bosques tropicales perennifolios presentan los valores más altos, debido a la combinación favorable de luminosidad, temperaturas cálidas y alta precipitación. En contraste, la baja precipitación y las altas temperaturas hacen de los matorrales desérticos y los desiertos los ecosistemas menos productivos (Kicklighter *et al.* 1999, Ricklefs y Miller 2000, Chapin *et al.* 2002; fig. 2b).

La PPN varía estacionalmente en todas las latitudes; incluso durante cierta parte del año las estimaciones de PPN son negativas, indicando que la respiración de las plantas es mayor que la asimilación de carbono. Estas variaciones son mayores en el Hemisferio Norte, donde en algunos meses la PPN llega a ser mayor a la de los trópicos; sin embargo, presenta estaciones de crecimiento más cortas y periodos de valores negativos de PPN más largos, lo que se refleja en una PPN anual menor (Kicklighter *et al.* 1999; fig. 2c).

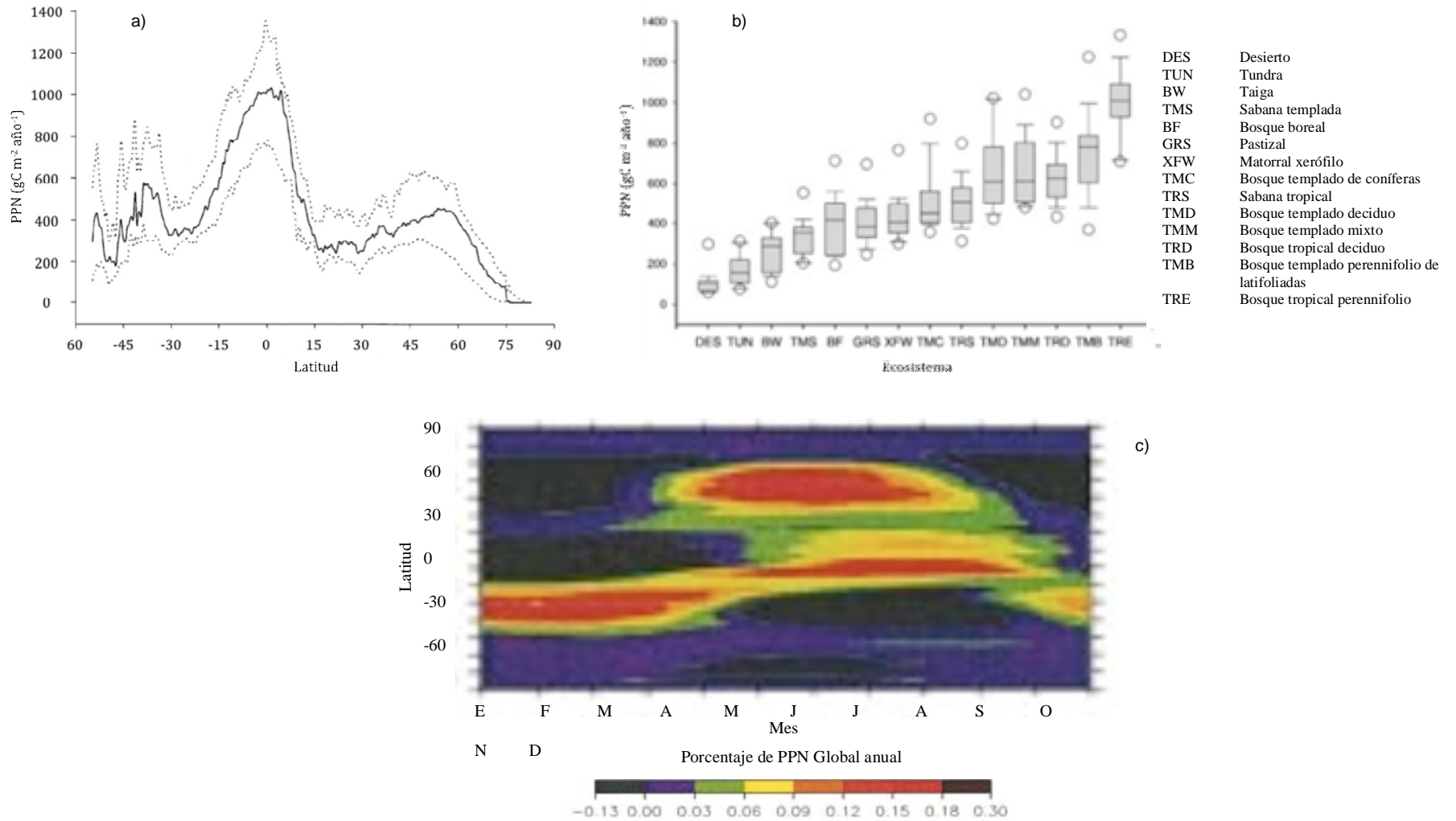


Figura 2. a) Distribución latitudinal de la media (línea sólida) y los percentiles 10 y 90 (líneas punteadas) de la PPN. b) Estimaciones de la PPN para diferentes biomas. c) Distribución relativa (en porcentaje) de la PPN en el espacio (latitud) y el tiempo (meses del año) (Tomado de Kicklighter *et al.* 1999).

1.1.2 Patrones regionales o locales

Generalmente existe una fuerte correlación entre la PPN con la precipitación y la temperatura ambiental. La PPN es mayor en los ambientes con precipitaciones de 2000 a 3000 mm año⁻¹ y decrece en ambientes con precipitaciones extremadamente altas (Gower 2002). La PPN también aumenta exponencialmente con el aumento de la temperatura, con excepción de los ecosistemas desérticos (Chapin *et al.* 2002).

A pesar de la clara correlación de la precipitación y la temperatura con la PPN, sus efectos sobre ella son indirectos. En escalas locales, la tasa fotosintética y la disponibilidad de recursos en el suelo, los procesos de los que ésta depende (descomposición de la materia orgánica y transformación biogeoquímica de los recursos) y los factores que los modulan (temperatura, humedad y pH en el suelo), son los reguladores directos de la PPN (Chapin *et al.* 2002, Newman *et al.* 2006).

Investigaciones realizadas en pastizales, donde la PPN está significativamente correlacionada con la precipitación, muestran que su efecto sobre la PPN es indirecto al aumentar la humedad del suelo, lo que favorece la descomposición de la materia orgánica y la posterior liberación de nitrógeno (Lauenroth y Sala 1992). Esto mismo ocurre en ecosistemas desérticos, donde se ha observado que la PPN responde más favorablemente a la fertilización de nitrógeno que al riego (Gutiérrez y Whitford 1987).

En la tundra y en los bosques boreales, donde se ha reportado que la PPN y temperatura del suelo están correlacionadas, se ha observado que la fertilización con nitrógeno tiene un mayor efecto sobre la PPN que el aumento de la temperatura, por lo que se propone que el efecto positivo de la temperatura del suelo sobre la PPN se debe al efecto favorable sobre la descomposición de la materia orgánica y la liberación de nitrógeno en el suelo (Van Cleave *et al.* 1990, McKane *et al.* 1997).

En ecosistemas donde las condiciones de precipitación y temperatura son más favorables para la actividad biológica, como en el caso de los bosques tropicales húmedos, la producción de hojarasca generalmente está correlacionada con la disponibilidad de nutrientes, sugiriendo que la PPN también está limitada por la disponibilidad de recursos en el suelo (Vitousek 1984).

El nitrógeno es el elemento esencial que más frecuentemente limita el crecimiento de las plantas y por tanto la PPN de ecosistemas terrestres, principalmente de bosques templados (Vitousek y Howarth 1991, Tateno *et al.* 2003, LeBauer y Treseder 2008). Su efecto regulador sobre la PPN se debe esencialmente a que la PPB y la respiración autótrofa son procesos bioquímicos catalizados por enzimas ricas en nitrógeno y la tasa de estos procesos depende, en parte, del contenido de nitrógeno en el tejido vegetal (McGuire y Melillo 1995). Además, la producción primaria requiere del nitrógeno y del carbono para la formación de materia orgánica (McGuire *et al.* 1995, Schimel *et al.* 1997).

La atmósfera terrestre está constituida en un 80% por nitrógeno molecular o dinitrógeno (N_2); sin embargo, la fracción disponible en el suelo para la vegetación es muy limitada y, a diferencia de otros elementos, todo el que normalmente se encuentra en el suelo deriva del que existe en la atmósfera terrestre, principalmente a través de la fijación biológica. En este proceso la acción de la microbiota del suelo, independientemente o en simbiosis con determinadas plantas, transforman el N_2 atmosférico en amonio (NH_4^+). El nitrógeno en esta forma puede ser asimilado e incorporado rápidamente en la materia orgánica de la vegetación y a la microbiota del suelo (Nieder y Benbi 2008).

Así, la mayor parte del nitrógeno en el suelo se encuentra en la materia orgánica que es depositada en el suelo tras la muerte de la microbiota, la vegetación, y de los organismos en los niveles tróficos superiores. Este nitrógeno orgánico se halla en forma

de grupos amino (-NH₂) o combinado con carbono en estructuras cíclicas o en cadenas abiertas (Nieder y Benbi 2008). En todos los casos, el nitrógeno es retenido por enlaces covalentes y no puede ionizarse, siendo inaccesible para las plantas.

Mediante el proceso de mineralización, el nitrógeno orgánico es transformado nuevamente a su forma inorgánica como amonio (NH₄⁺) por la acción de bacterias y hongos que utilizan el carbono y el nitrógeno para la obtención de energía y para la síntesis celular; a su vez, el NH₄⁺ es transformado a nitrato (NO₃⁻) por el proceso de nitrificación. Ambas formas pueden ser aprovechadas por las plantas; sin embargo, en una escala de tiempo anual, el nitrógeno disponible para la planta depende principalmente de la cantidad neta de nitrógeno mineralizado durante la descomposición de la materia orgánica del suelo (Schimel *et al.* 1997). Por ello, la tasa de mineralización del nitrógeno ha sido usada frecuentemente como indicador de la disponibilidad de este recurso en el suelo (Pastor *et al.* 1984, Reich *et al.* 1997, Tateno *et al.* 2003).

El nitrógeno mineralizado es usado en primera instancia por la microbiota del suelo que participa en la mineralización. Si en la materia orgánica existe más nitrógeno del requerido por la microbiota, el exceso es liberado como producto de excreción y queda disponible para las plantas. En el caso contrario, el N quedará inmovilizado en la biomasa microbiana. El balance entre el NH₄⁺ liberado y el nitrógeno inmovilizado depende del cociente C/N existente en la materia orgánica en descomposición, puesto que la cantidad de nitrógeno que usa la microbiota es proporcional a la cantidad de carbono que ingresa en ella; cuanto mayor sea el cociente C/N, menor será el NH₄⁺ disponible para las plantas.

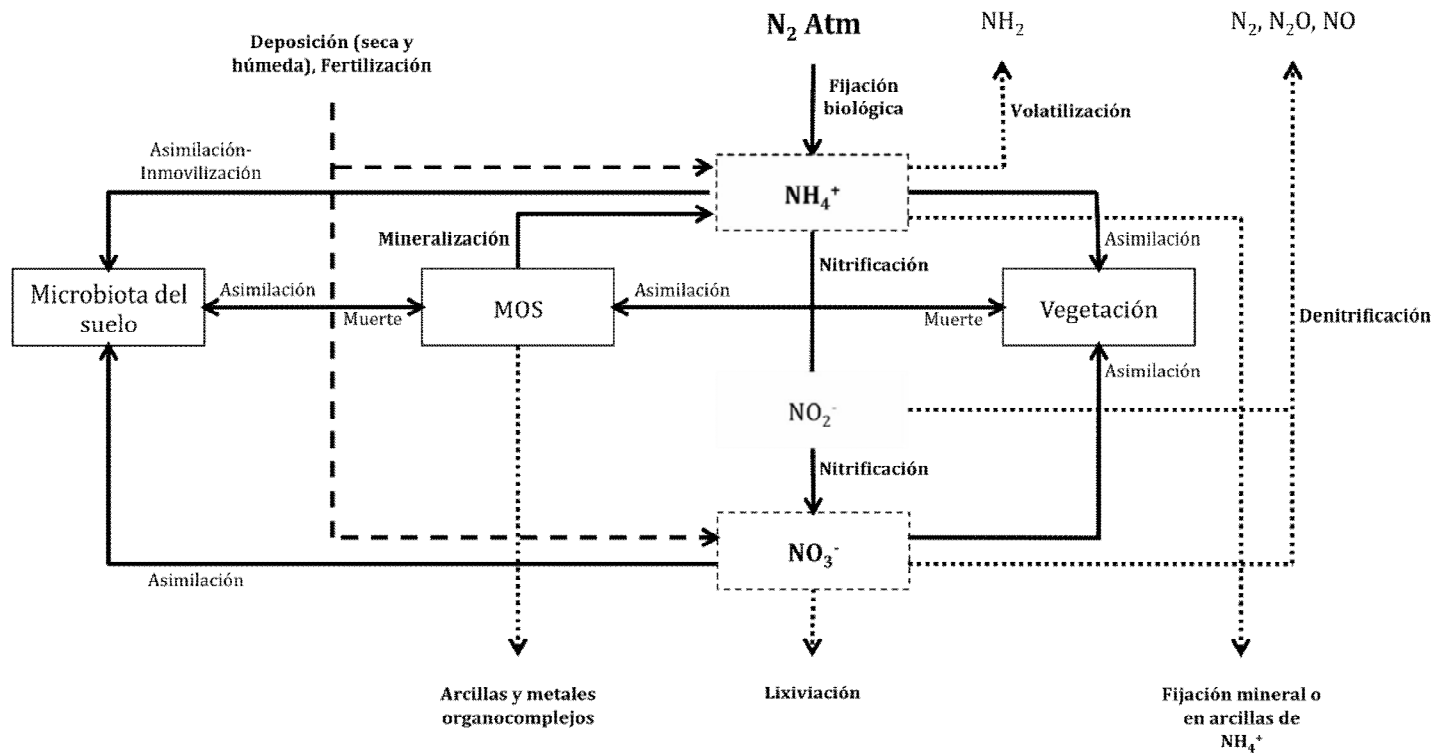


Figura 3. Ciclo del nitrógeno en el ecosistema. La única entrada natural de N_2 atmosférico al suelo esta dada por la fijación biológica de N. Las líneas septadas muestran la entrada de N antropogénico vía deposición y fertilización (Tomado parcialmente de Nieder y Benbi 2008). Los recuadros punteados muestran las formas de N disponibles para las plantas y la microbiota del suelo. Los recuadros continuos indican los “reservorios” de N orgánico. Las flechas punteadas indican la salida del N en el sistema.

1.2 Estimación de la PPN

La medición de la PPN directamente del ecosistema resulta muy difícil; sin embargo, se puede estimar de manera alterna como el total de la biomasa vegetal producida en un intervalo y espacio determinados, abarcando los órganos desarrollados por encima de la superficie del suelo (Productividad Primaria Neta Aérea, PPNA) y por debajo de éste (Productividad Primaria Neta Hipogea, PPNH) (Perry 1994, Aber y Melillo 2001, Clark *et al.* 2001, Kloeppel *et al.* 2007).

De manera general, la medición de la PPN comprende la biomasa vegetal que es producida y retenida por las plantas durante un determinado intervalo de tiempo (incremento neto de biomasa), y la biomasa vegetal producida y perdida durante el mismo intervalo (Clark *et al.* 2001, Kloeppel *et al.* 2007; fig. 4). De esta forma, los elementos que conforman la PPN de los ecosistemas terrestres son:

- El incremento neto de biomasa aérea: producción de tejido leñoso, reproductivo y foliar.
- El incremento neto de biomasa subterránea: producción de raíces finas, raíces gruesas, micorrizas y otros simbiontes.
- La pérdida de biomasa vegetal aérea por mortalidad en forma de caída de hojarasca fina (hojas y ramas muertas, flores y frutos).
- La pérdida de biomasa vegetal subterránea por muerte de raíces gruesas y finas.
- La pérdida de biomasa vegetal aérea y subterránea por herbivoría.
- La pérdida de compuestos orgánicos por lixiviación y volatilización.

Aunque la mayoría de los componentes de la PPN son fácilmente reconocidos, no pueden ser cuantificados directamente en campo debido a los procesos de transformación (consumo, descomposición, mortalidad y exportación) que sufren

durante los intervalos de medición. Sin embargo, las mediciones en ecosistemas dominados por la vegetación arbórea se restringen a dos de los componentes de mayor contribución a la productividad total anual, que son el incremento de la biomasa vegetal arbórea y la caída de hojarasca; la suma de ambos componentes es considerada equivalente a la PPNA del ecosistema (Kloeppel *et al.* 2007).

A pesar de que en los últimos años se han desarrollado nuevas técnicas para la medición de los flujos del carbono en la rizosfera (exudados de la raíz y rizodepositación) y de que los métodos para medir la producción de raíces finas y gruesas son cada vez mejores, la PPB es generalmente estimada mediante proporciones teóricas de los valores de PPNA, aunque son raros los estudios que la determinan.

Lo mismo sucede en el caso de las pérdidas de biomasa por herbivoría, lixiviación y volatilización, las cuales son desatendidas en la mayoría de los trabajos. Sin embargo, en algunos bosques tropicales se estima que los herbívoros pueden consumir del 12 al 30% de la biomasa foliar en un año, mientras que el consumo de frutos y semillas puede ser mayor al 50% (Janzen y Vázquez-Yanes 1991). Por ello, al no tomar en cuenta las pérdidas por herbivoría, se incurre en una subestimación importante de la PPN total del ecosistema. En el caso de la volatilización de compuestos orgánicos, existen aproximaciones que indican que oscila entre 0.02 y 0.31 Mg C ha⁻¹ año⁻¹ según el tipo de vegetación, lo que representa una proporción mínima de la PPN total (Clark *et al.* 2001).

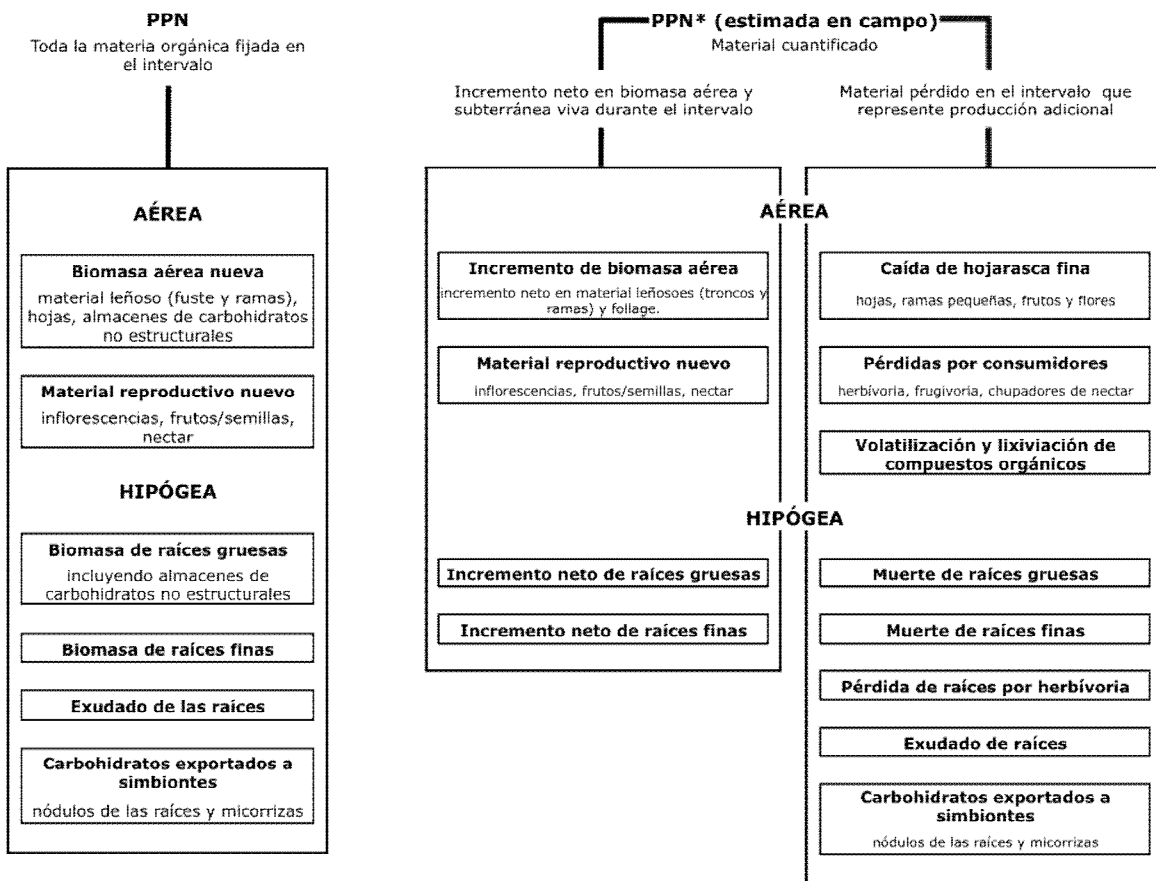


Figura 4. Elementos que componen la PPN del ecosistema y elementos que componen la PPN* que pueden ser cuantificados en el campo (Clark *et al.* 2001).

2 ANTECEDENTES

2.1 La PPN en bosques templados

Las estimaciones de PPN varían ampliamente de acuerdo al tipo de vegetación y a las condiciones microambientales de cada sitio. Los valores de PPN para bosques templados a nivel mundial oscilan entre 3 y 24 Mg ha⁻¹ año⁻¹, de PPNA entre 1.1 y 11.7 Mg ha⁻¹ año⁻¹, mientras que los valores de caída de hojarasca van de 0.4 a 8.58 Mg ha⁻¹ año⁻¹ (Tabla 1).

Al igual que en otros ecosistemas se reconoce al nitrógeno como uno de los principales reguladores de la PPNA. La mayor parte de los trabajos que evalúan la disponibilidad de nitrógeno en el suelo han encontrado relaciones positivas con la PPNA o con alguno de sus componentes (Pastor *et al.* 1984, Zac *et al.* 1989, Reich *et al.* 1997), pero no necesariamente se encuentra una correlación positiva con la PPN en todos los casos (Vitousek *et al.* 1982, Pastor *et al.* 1984, Reich *et al.* 1997, Joshi *et al.* 2003, Joshi *et al.* 2006).

Reich *et al.* (1997) encuentran una relación lineal significativa entre la PPNA y la mineralización del nitrógeno para bosques de Encino, bosques de otras latifoliadas y bosques de coníferas. Ellos mencionan que las propiedades intrínsecas del suelo ejercen una gran influencia en las tasas de mineralización de nitrógeno y que la disponibilidad de nitrógeno y otras características del suelo, como la humedad y la estructura, son los principales factores reguladores de la PPNA.

Tateno *et al.* (2003) reportan cambios significativos de la PPN con relación al incremento de la mineralización del nitrógeno; sin embargo, sí reportan un aumento de la PPNH en relación con la disminución de nitrógeno y un aumento de la PPNA con el aumento de la mineralización del nitrógeno.

Tabla 1. Valores de PPN y sus componentes en bosques templados durante los últimos 30 años.

Tipo de Vegetación	Comunidad Vegetal	Biomasa estimada (Mg ha ⁻¹)			PPN estimada (Mg ha ⁻¹ año ⁻¹)			PPNA estimada (Mg ha ⁻¹ año ⁻¹)			Caída de hojarasca estimada (Mg ha ⁻¹ año ⁻¹)			PPNS estimada (Mg ha ⁻¹ año ⁻¹)			Ubicación	Fuente
		Mínimo	Máximo	Media	Mínimo	Máximo	Media	Mínimo	Máximo	Media	Mínimo	Máximo	Media	Mínimo	Máximo	Media		
Bosque de coníferas	<i>Pinus radiata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.9	-	-	-	Chile	Huber y Oyarzún 1983	
	<i>Pinus strobus, P. resinosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4.1	-	-	-	-	Wisconsin, E. U. A.	Pastor <i>et al.</i> 1984	
	<i>Pinus sylvestris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7.0	-	-	España	Gallardo <i>et al.</i> 1989	
	<i>Picea sp., Tsuga sp., Pinus sp., Juniperus sp.</i>	-	-	-	3.0	22.5	10.9	1.2	17.5	7.9	0.4	3.8	1.7	1.7	5.0	3.0	Oregon, E. U. A.	Runyon <i>et al.</i> 1994
		-	-	-	-	-	-	-	-	-	6.5	-	-	-	-	-	E. U. A.	Reich <i>et al.</i> 1997
		179.0	305.0	223.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Chiapas, México	Escandón <i>et al.</i> 1999
		59.4	479.7	159.4	6.1	19.6	11.8	-	-	-	-	-	-	-	-	-		Ni <i>et al.</i> 2001
		-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.7	8.6	-	-	-	-	Europe	Berg y Meentemeyer 2001
	<i>Pinus pinea, P. pinaster</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.7	2.4	-	-	-	-	España	Santa Regina 2001
	<i>Pinus sylvestris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5.8	-	-	-	España	Santa Regina y Tarazona 2001
		-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.9	4.3	-	-	-	-	Washington, E. U. A.	Edmonds y Murray 2002
		110.3	128.7	119.5	-	-	-	1.7	2.9	-	1.4	1.9	-	-	-	-	N.Y., E.U.A.	Joshi <i>et al.</i> 2003
	<i>Pinus hartwegii</i>	22.7	183.7	79.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	D. F. México	Espinosa 2005
		-	-	540.7	-	-	-	-	-	4.6	-	-	1.9	-	-	-	Archipiélago de Chiloé, Chile	Joshi <i>et al.</i> 2006
	<i>Abies religiosa</i>	146.9	673.4	335.9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	D. F. México	Galeana 2008
	<i>Pinus hartwegii</i>	32.0	130.2	89.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	D. F. México	Galeana 2008
	<i>Abies religiosa</i>	-	-	265.6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Tlaxcala, México	Rojas 2008
<i>Pinus hartwegii</i>	-	-	224.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Tlaxcala, México	Rojas 2008	
<i>Abies religiosa</i>	-	-	372.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Veracruz, México	Mendoza 2008	
<i>Pinus hartwegii</i>	-	-	295.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Veracruz, México	Mendoza 2008	
	-	-	125.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Nuevo León, México	Domínguez-Cabrera <i>et al.</i> 2009	
<i>Pinus pseudostrobus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5.1	-	-	-	Chiapas, México	Rocha-Laredo y Ramírez-Marcial 2009	
Bosque de latifoliadas	<i>Quercus alba, Q. rubra, Acer so., Tilia sp.</i>	-	-	-	-	-	-	5.3	9.5	8.0	-	-	-	-	-	Wisconsin, E. U. A.	Pastor <i>et al.</i> 1984	
	<i>Quercus pyrenaica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5.6	-	-	-	España	Gallardo <i>et al.</i> 1989	
	<i>Quercus ilex</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.0	4.3	-	-	-	España	Mayor y Rodá 1992	
	<i>Alnus rubra</i>	-	-	-	-	-	16.3	-	-	11.7	-	-	3.4	-	4.6	Oregon, E. U. A.	Runyon <i>et al.</i> 1994	
		-	-	-	-	-	-	7.3	8.1	-	-	-	-	-	-	E. U. A.	Reich <i>et al.</i> 1997	
	<i>Quercus sp.</i>	15.0	25.0	19.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Chiapas, México	Escandón <i>et al.</i> 1999	
		54.5	453.4	184.5	7.8	24.0	16.4	-	-	-	-	-	-	-	-		Ni <i>et al.</i> 2001	
	<i>Quercus rotundifolia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.3	-	-	-	España	Santa Regina 2001
	<i>Fagus crenata y Quercus crispula</i>	103.0	374.9	195.8	8.8	14.1	11.2	5.6	8.6	7.0	-	-	-	1.5	7.7	4.2	Kyoto, Japón	Tateno <i>et al.</i> 2004
	<i>Quercus humboldtii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7.5	8.2	7.9	-	-	-	Antioquia, Colombia	Zapata <i>et al.</i> 2007
<i>Quercus sp.</i>	-	-	4.9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Tlaxcala, México	Rojas 2008	
<i>Quercus sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6.5	-	-	-	Chiapas, México	Rocha-Laredo y Ramírez-Marcial 2009	

Por otra parte, Joshi *et al.* (2003) determinaron que la mayor parte de las diferencias en la PPNA de bosques templados en Estados Unidos se explican por variables climáticas, principalmente por un índice formado por la temperatura del aire y la duración de la época de crecimiento. En este caso la mineralización del nitrógeno y la tasa de nitrificación estuvieron relacionadas con la caída de hojarasca; sin embargo, la disponibilidad de nitrógeno (la suma de la mineralización del nitrógeno y la depositación atmosférica de nitrógeno) no tuvo relación con la PPNA ni con alguno de sus componentes. Ellos sugieren que en este caso la disponibilidad del nitrógeno no es limitante para la PPNA y que la productividad del bosque es un regulador de la mineralización del nitrógeno.

En bosques templados de Chile donde las tasas de mineralización de nitrógeno están dentro de las más bajas y el nitrógeno disponible es muy escaso, Joshi *et al.* (2006) reportan resultados similares. Las variables climáticas explicaron la mayor parte de la varianza en la PPNA y ni la mineralización del nitrógeno ni la humedad del suelo parecieron ser reguladores de la PPNA. En este caso, los autores argumentan que la vegetación adquiere el nitrógeno por vías distintas a las de la mineralización del nitrógeno, como la absorción de nitrógeno orgánico.

Otros trabajos que evalúan los efectos de la fertilización del suelo con nitrógeno, en bosques de Estados Unidos, obtuvieron resultados opuestos a los descritos por Reich *et al.* (1997). Aber *et al.* (1995), McNulty *et al.* (1996) y Magil *et al.* (2000) reportan una disminución de la productividad o un incremento en la mortalidad en bosques de coníferas que reciben elevada depositación de nitrógeno, aunque Magil *et al.* (2000) describen un incremento de la PPNA en un bosque de latifoliadas después de los primeros seis años de fertilización.

Un menor número de trabajos han evaluado la relación con otros reguladores de la PPN, describiendo factores climáticos (temperatura media anual, precipitación y

evapotranspiración) y la humedad del suelo como buenos predictores, tanto de la mineralización del nitrógeno como de la PPNA (Pastor y Post 1986, Grigal y Homann 1994, Newman *et al.* 2006). Van Cleve *et al.* (1983) muestran una relación entre la temperatura del suelo y la calidad de la hojarasca con la PPNA en bosques de Alaska, mientras que Newman *et al.* (2006) hacen una evaluación del efecto de la humedad del suelo con respecto a la PPNH y la PPNA, encontrando una mayor relación con la PPNH.

Runyon *et al.* (1994) destacan la dependencia de la PPN con la interceptación de la radiación fotosintéticamente activa y la influencia de factores ambientales en el uso eficiente de la luz (como temperatura, humedad, déficit de presión de vapor y nutrientes en el suelo). En su estudio, llevado a cabo en bosques de coníferas de Estados Unidos, mencionan que estas variables ambientales influyen en el uso eficiente de la luz solar a través de dos mecanismos: a) las restricciones ambientales, principalmente el balance hídrico del sitio y las temperaturas mínimas nocturnas, limitan el desarrollo del dosel y en consecuencia la cantidad de radiación que la vegetación puede interceptar; b) el cierre estomático provocado por las bajas temperaturas, sequías o el alto déficit de presión de vapor, reducen la tasa fotosintética influyendo así en el crecimiento anual de la biomasa vegetal.

Los estudios que evalúan los patrones de caída de hojarasca en bosques templados generalmente lo hacen con el objetivo de estimar la calidad del mantillo y la liberación de nutrientes al suelo en distintos regímenes de manejo agroforestal o de disturbio. En estos estudios se reporta una fuerte correlación entre la evapotranspiración, la temperatura aérea y la humedad atmosférica con los patrones mensuales de caída de hojarasca, donde los valores máximos de caída coinciden con los de estas variables. Por otro lado, el disturbio y el régimen de manejo agroforestal también tienen un efecto negativo en la caída de hojarasca y su calidad; sin embargo, en sitios con moderado manejo y disturbio este efecto desaparece a lo largo del tiempo

(Berg y Meentmeyer 2001, Novak y Slodicak 2004, Roig *et al.* 2005, Slodicak *et al.* 2005, Ramírez-Correa *et al.* 2007).

En los bosques templados de México son escasos los estudios que estiman la PPN (Escobar *et al.* 2008), García *et al.* 2004, obtuvieron una estimación de productividad basados en el crecimiento del área basal en árboles de *Pinus gregii* en el Estado de Hidalgo, mientras que Biondi *et al.* (2005) lo hacen para *Pinus hartwegii* en el Nevado de Colima. Sin embargo, son varios los estudios que evalúan biomasa de los bosques con el fin de estimar el contenido y el potencial de captura de carbono, además de documentar los cambios en el ciclo del carbono debidos a los cambios de uso del suelo, a la deforestación y a la quema de vegetación (Espinosa 2005, Galeana 2008, Mendoza 2008, Rojas 2008; Tabla 1).

3 JUSTIFICACIÓN

La PPN es un proceso ecológico fundamental y un importante indicador de las condiciones en que se encuentran los ecosistemas. Su estimación y el entendimiento de los factores que la regulan permiten predecir las posibles respuestas del ecosistema a los cambios de uso del suelo y al cambio climático (McGuire *et al.* 1995, Schlesinger 1997).

La literatura refiere que la PPN es regulada directamente por la disponibilidad de recursos en el suelo (principalmente por nitrógeno en los bosques templados), y de manera indirecta por factores climáticos que controlan esta disponibilidad de nutrientes. En México las estimaciones de PPNA han sido realizadas principalmente en bosques tropicales húmedos y en bosques estacionalmente secos (Escobar *et al.* 2008), careciéndose de datos para los bosques templados.

Los bosques templados en México poseen una riqueza florística estimada de 7000 especies de fanerógamas, la cuarta parte de la flora nacional. Son el segundo tipo de vegetación con mayor superficie en México, ocupando 43.96 millones de hectáreas, el 16.45% de la superficie del país. Su distribución en las partes altas de lomeríos, colinas y montañas, hace que su cobertura forestal sea primordial para el funcionamiento de las cuencas como área de recarga de los acuíferos (Cotler 2003). En la Ciudad de México, los bosques templados de la Cuenca del río Magdalena (CRM) cuentan con una alta diversidad florística y contribuyen de manera importante en la provisión de servicios ecosistémicos, particularmente en la captación e infiltración del agua de lluvia; sin embargo, esta zona ha sido fuertemente impactada por disturbio antropogénico derivado, como ya se mencionó anteriormente, de la cercanía de asentamientos humanos.

Por todo lo anterior, se estimaron los valores de PPNA y se analizaron las variables reguladoras de la PPNA para los tres principales bosques templados de la cuenca del río Magdalena (CRM), bosque templado de Pino (BTP), bosque templado de Oyamel (BTO) y bosque templado de Encino (BTE), con el fin de entender la relación entre la PPNA y las variables reguladoras mencionadas y conocer si estas relaciones siguen un patrón similar al de otros bosques templados en el mundo.

Este trabajo forma parte del proyecto Manejo de Ecosistemas y Desarrollo Humano en la Cuenca Del Río Magdalena, D. F., que tiene como objetivo construir, a través del trabajo de investigación participativa e interdisciplinaria, una red de investigación universitaria enfocada al manejo sustentable de los ecosistemas que genere modelos de ordenamiento, conservación, uso y restauración de los recursos y los servicios ecosistémicos (www.iztacala.una.mx/mmr/mega). La información generada en este estudio podrá ser usada en la planeación y ejecución de programas de manejo que permitan el aprovechamiento sustentable de los recursos naturales y su conservación.

4 OBJETIVOS

Cuantificar la Productividad Primaria Neta Aérea anual (PPNA) y su relación con variables ambientales (microclimáticas y edáficas) y con la disponibilidad de nitrógeno en el suelo, en bosques de Pino, Oyamel y Encino, de la cuenca del río Magdalena.

5.1 Objetivos particulares

Para cada uno de los tipos de vegetación:

- Estimar el incremento de biomasa vegetal aérea (IBMA) a lo largo de un año.
- Estimar la caída de hojarasca anual y el patrón de caída mensual.
- Calcular la PPNA con la suma del incremento de biomasa vegetal aérea y la caída de hojarasca anuales.
- Obtener las variables ambientales de temperatura y humedad.
- Determinar el cociente C/N y la tasa neta de mineralización del nitrógeno (TNMN) para utilizarlos como indicadores de la disponibilidad del nitrógeno en el suelo.

5 HIPÓTESIS

- La PPNA aumentará en relación al incremento de la temperatura y humedad en los sitios.
- La PPNA aumentará en relación con la disminución en el cociente C/N y con el aumento de la TNMN.
- La TNMN aumentará con el incremento de la temperatura y la humedad microclimáticas y con la disminución del cociente C/N.

6 SITIO DE ESTUDIO

6.1 Ubicación geográfica

La cuenca del río Magdalena (CRM) se localiza al límite suroccidental del Distrito Federal (19°14'35'' y 19°17'53'' de latitud norte, y los 99°15'06'' y 99°20'18'' de longitud oeste), en el Eje Volcánico Transmexicano, formando parte de la cuenca de México, en la vertiente sur-occidental de la sierra de las Cruces, con un intervalo altitudinal que va de los 2400 a los 3860 m snm (Ontiveros 1980). Políticamente se extiende sobre la delegación Magdalena Contreras (78%), y también forma parte de las delegaciones Álvaro Obregón (5 %) y Cuajimalpa (17 %) (fig. 5).

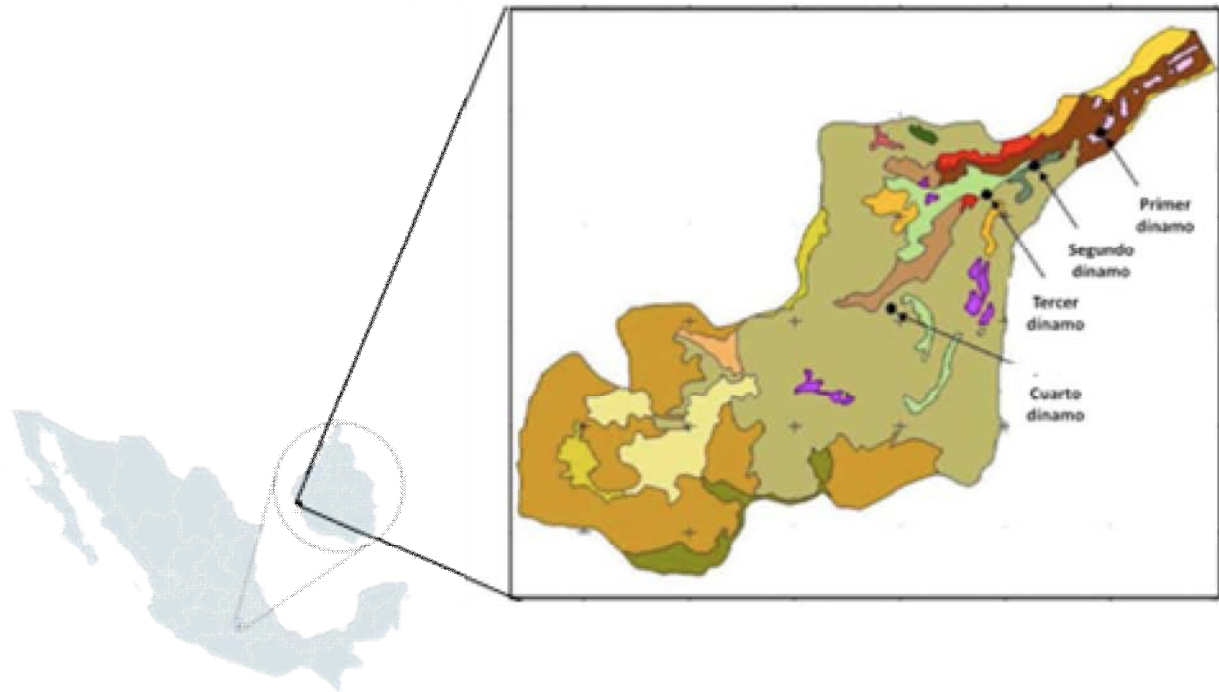


Figura 5. Localización de la cuenca del Río Magdalena (Tomado parcialmente de Santibáñez 2009)

6.2 Clima

La CRM presenta microclimas que varían de templados a semifríos, según la clasificación climática de Köppen modificada por García (Álvarez 2000, Santibáñez 2009). Entre los 2400 y 2800 m de altitud se presenta el subtipo climático C (w2) (w) (b) i'g, templado subhúmedo con lluvias en verano, temperatura media anual entre 12 y 18 °C, temperaturas del mes más frío entre -3 y 18 °C y del mes más caliente entre 6.5 y 22 °C, con poca oscilación térmica. En las partes más altas, de los 2800 a los 3500 m snm, el clima es del tipo Cb' (w2) (w) (b') i g, semifrío, con las mismas características que el anterior pero con temperaturas medias anuales entre 5 y 12 °C y oscilaciones térmicas menores a 5 °C (fig. 6).

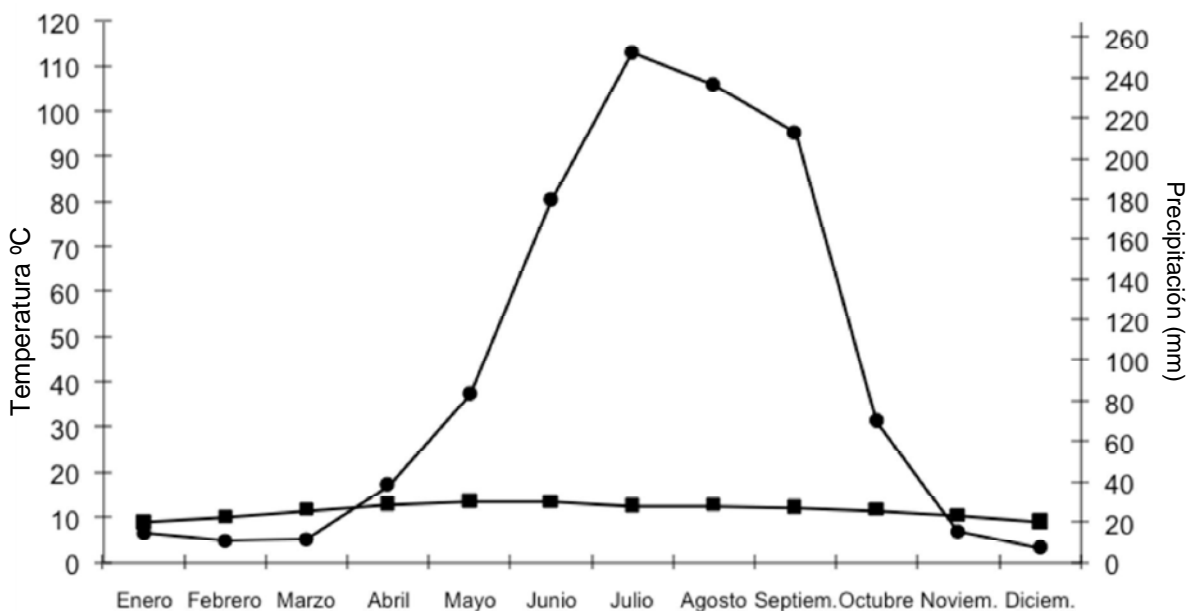


Figura 6. Climograma obtenido a partir de los datos de la estación meteorológica Desviación Alta al Pedregal (19° 18' 00" N – 99° 14' 00" O, a una altitud de 2470 m snm), en el periodo 1967-2000; y de la estación meteorológica Monte Alegre (19° 13' 00" N – 99° 17' 00" O, a una altitud de 3450 m snm), en el periodo 1967-1987. Ambas estaciones se encuentran dentro de la Delegación Magdalena Contreras.

La temporada de lluvias se presenta en verano con precipitaciones abundantes en el mes de julio. La precipitación aumenta con la altitud, con mínimos de 1000 mm en las partes bajas y máximos de 1500 mm en las cumbres más altas. El régimen de lluvias es de verano, con un porcentaje de lluvia invernal menor al 5% con respecto al 2004 (fig.6).

6.3 Suelos

Siguiendo la Clasificación Mundial de Suelos de la FAO-UNESCO y adoptada por el INEGI, predominan los Andosoles, en su mayoría derivados de cenizas volcánicas. Son suelos muy ligeros, con textura de migajón arenoso, migajón limoso, arena migajosa y franca, lo que condiciona una permeabilidad alta y un drenaje rápido y moderado; son ligeramente ácidos (pH de 6.0 a 6.5) y extremadamente ricos en materia orgánica. Son netamente forestales y muy susceptibles a la erosión cuando se les utilizan para la agricultura y se encuentran en zonas de pendientes fuertes (mayores de 12; INEGI 2003, INEGI 2006). Las partes bajas de la cuenca presentan Andosoles húmicos de textura media limosa a franca arenosa. Las partes medias son pobres en materia orgánica y nutrientes; en algunas áreas el Andosol húmico se combina con Litosoles de textura media limosa y con una fase lítica a menos de 50 cm (COCODER 1998, INEGI 2006).

En menos del 5% de la cuenca se presenta el Feozem, originado a partir de material aluvial y residual, que se caracteriza por presentar una capa superficial oscura, suave y con alto contenido de materia orgánica y nutrimentos (SAGARPA 2004). En la cuenca se presentan dos subunidades, el Feozem lúvico y el háplico. El primero se caracteriza por presentarse en las partes bajas, con un origen residual y alto contenido de arcillas. El háplico presenta un horizonte cámbico, ya que se agrega a su

origen uno de material coluvial, originado por la caída libre de material de las partes altas (SAGARPA 2004, INEGI 2006, Santibáñez 2009).

Los Litosoles están representados en menor proporción, y son suelos que presentan una profundidad menor a 10 cm y yacen sobre la roca. Se desarrollan en las pendientes mayores (12-20%) sobre la subunidad de montaña. Este tipo de suelo se encuentra en la porción norte del área de estudio, al oeste en el límite con la delegación Álvaro Obregón entre los 3300 y 3400 m de altitud (SAGARPA 2004, INEGI 2006).

6.4 Hidrografía

La CRM pertenece a la subcuenca del Lago de Texcoco-Zumpango, de la Cuenca del río Moctezuma, correspondiente a la Región Hidrológica del Pánuco (INEGI 2006). La estructura geológica de la sierra de las Cruces y las precipitaciones han permitido que la zona mantenga una infiltración constante, por lo que la CRM es una de las principales zonas con recarga de acuíferos en el D. F. (Álvarez 2000).

La mayoría de sus corrientes son intermitentes. Entre los ríos perennes destaca el Magdalena tanto por su importancia física (por ser la corriente principal de la zona), como porque sus aguas, previo tratamiento, son usadas como fuente de abastecimiento de agua potable en distintas colonias de las delegaciones La Magdalena Contreras y Coyoacán (Ontiveros 1980, Álvarez 2000).

El río Magdalena nace en las estribaciones de los cerros de la Palma, a una elevación aproximada de 3650 m, con curso NE y un cauce de una longitud aproximada de 21600 m, de los cuales 11000 m se encuentran ubicados en los bosques de la cuenca. Sus principales fuentes de alimentación son los manantiales de Cieneguillas, los Cuervos, San Miguel Ceresia, Temascalco, San José, Potrero, Apaxtla, las Ventanas y Pericos (Álvarez 2000, Ontiveros 1980).

6.5 Vegetación

La CRM se encuentra en la zona templada subhúmeda, que corresponde al bosque de Pino y Encino, dentro de la región Mesoamericana de Montaña (Toledo y Ordóñez 1998). Se caracteriza por contener elementos holárticos principalmente arbóreos, así como neotropicales en los estratos arbustivo y herbáceo (Toledo y Ordóñez 1998).

Las comunidades principales son los bosques de *Pinus hartwegii* Lindl. (Pino), *Abies religiosa* (HBK) Schlecht. (Oyamel) y *Quercus* sp. (Encino), con distintas asociaciones de especies dentro de ellas (Álvarez 2000, Ávila- Akerberg 2002, Nava 2003). Además, pueden verse intercaladas áreas de cultivo, de pastoreo y matorrales inermes que se constituyen como vegetación secundaria (Ávila-Akerberg 2002; fig. 7).

6.5.1 Bosque templado de pino (BTP)

Se localiza en altitudes que van de los 3400 a los 3800 m snm, asociado a suelos de tipo Andosol húmico y Feozem, principalmente ácidos y de textura media a gruesa, por lo que su densidad es baja en la mayor parte de la CRM (Álvarez 2000). El estrato arbóreo tiene una altura de entre 8 y 15 m, y está dominado por especies como *Pinus hartwegii*, *P. rudis* Endl., *P. leiophylla* Schl. & Cham., *P. montezumae* Lamb. y *P. teocote* Schl. & Cham. Es frecuente observar en el estrato codominante o subdominante especies del género *Quercus*, como *Q. texcocana* Trel., *Q. crassipes* Humb. & Bonpl., *Q. rugosa* Née, y *Q. mexicana* Humb. & Bonpl., así como *Juniperus deppeana* Steud (Enebro) y *Alnus firmifolia* Fernald (Aile) (Ávila-Akerberg 2002, Nava 2003).

En el estrato arbustivo es común el desarrollo de plantas de porte arbóreo que se ven favorecidas por los sitios perturbados como *Prunus serotina* (Kunth) Koehne (Capulín), *Buddleia cordata* H. B. K. (Tepozán) y *Nicotiana* sp. (Tabaquillo). Los demás elementos del estrato arbustivo no siempre son leñosos; los géneros más conspicuos son: *Eupatorium*, *Senecio*, *Arctostaphylos*, *Baccharis*, *Salvia* y *Stevia*. El estrato

herbáceo es dominado por gramíneas de tipo amacolladas y rastreras, como *Festuca tolucensis* Kunth, *Agrostis* sp., *Muhlenbergia* sp., *Bromus* sp. y *Stipia* sp., entre otras, y varias especies de las familias Asteraceae y Leguminosae (Ávila-Akerberg 2002, Nava 2003).

6.5.2 Bosque templado de oyamel (BTO)

En extensión es el bosque más amplio dentro de la CRM con aproximadamente 1900 ha. Se localiza entre los 2750 y los 3500 m snm, asociado a suelos de tipo Andosol y Feozem, profundos y desarrollados, de textura media y con abundante contenido de materia orgánica. Es un bosque medianamente denso, con dosel de 20 a 30 m de altura (Álvarez 2000).

La comunidad esta compuesta por especies como *Abies religiosa* (Oyamel), *Senecio angulifolius* DC., *S. barba-johannis* DC., *Eupatorium pazcuarense* HBK., *Thuidium delicatum* (Hedw.) Mitt., *Acaena elongata* L., *Salvia elegans* Vahl y *S. Concolor* Lamb. & Benth. Su estrato arbóreo está dominado por *A. religiosa*, con coberturas que van del 40 al 90%. En algunos casos presenta un estrato arbóreo inferior con especies como *Salix paradoxa* Kunth, *Sambucus nigra* var. *Canadienses* (L.) Bolli, *Prunus serotina* var. *capullo* (Cav.) McVaugh y varias especies de *Pinus* sp. (Ávila-Akerberg 2002, Nava 2003).

El estrato arbustivo es de 2 a 3 m de alto y con cobertura de 30%, aunque en algunos casos puede ser más denso. En el estrato herbáceo domina *Acaena elongata* L. y solo representa el 10% de la cobertura. Sólo en algunos sitios se encuentra un estrato rasante, de musgo principalmente, con coberturas menores al 15% (Ávila-Akerberg 2002, Nava 2003).

6.5.3 Bosque templado de encino (BTE)

Son bosques típicos de climas templados y húmedos que generalmente se desarrollan sobre suelos de origen volcánico del tipo de los Andosoles. En la CRM, el bosque de Encino tiene pocas áreas con dominancia absoluta, con *Quercus rugosa* Née y *Q. laurina* Bonpl. como especies más comunes. A pesar de ello, es un elemento de la vegetación de gran importancia en la región. Se desarrolla de manera discontinua en el norte, entre los 2600 y 3050 m de altitud (Álvarez 2000).

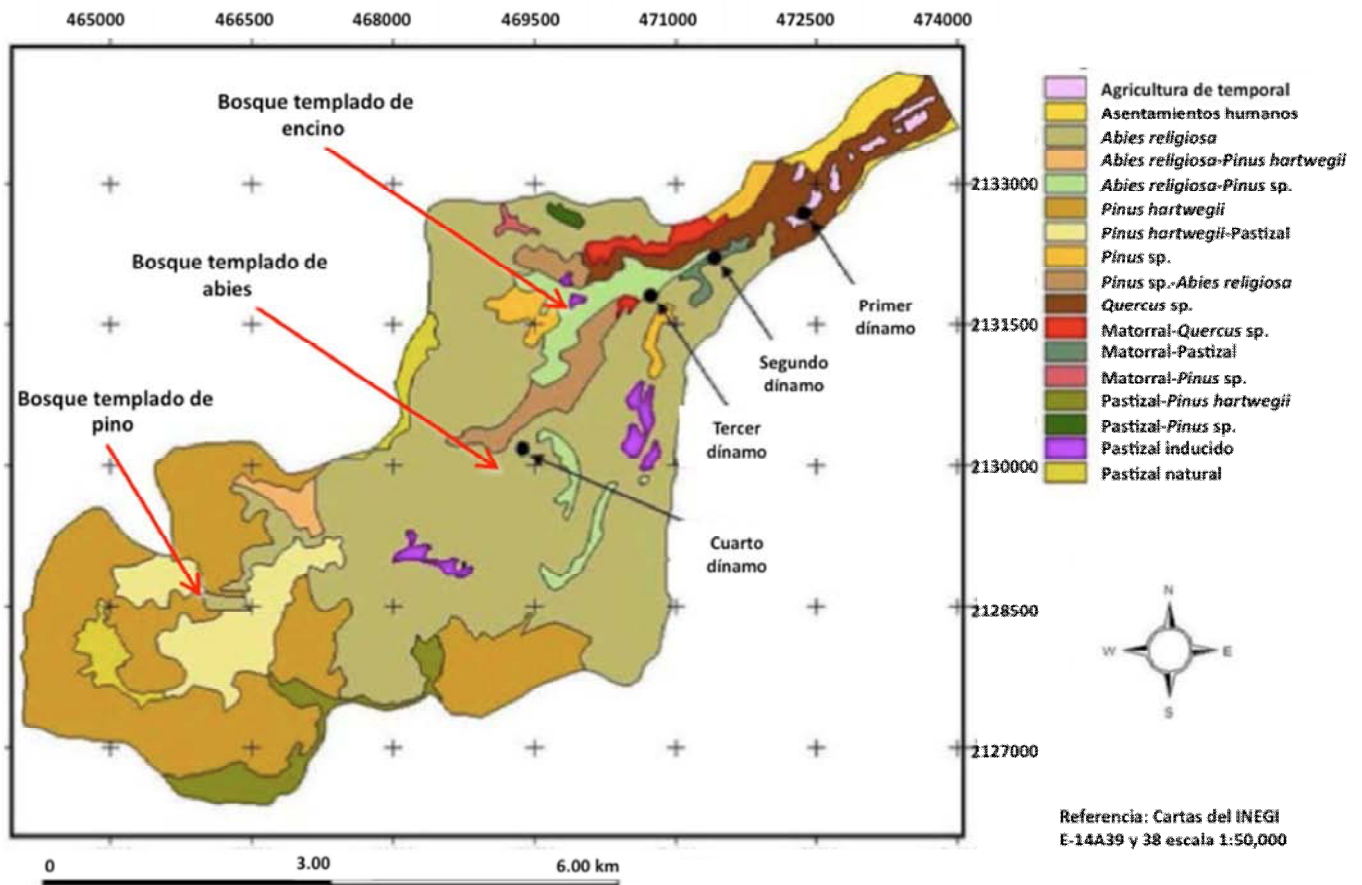


Figura 7. Mapa de vegetación con las principales comunidades y asociaciones vegetales en la CRM (Tomado de Santibáñez 2009; Referencia: Cartas del INEGI E-14A39 y 38, escala 1:50,000).

6.6 Uso de suelo

La zona de influencia humana se encuentra al noreste de la CRM, en la parte más baja de ésta (2400-2800 m snm). La mayor extensión e influencia sociopolítica corresponde a la delegación Magdalena Contreras, cuya población es de 25582 habitantes.

El régimen de tenencia de la tierra es de tipo comunal y ejidal. La mayor parte de la CRM es propiedad de la comunidad Magdalena Atlitic, aunque existen zonas de litigio entre ejidatarios, comuneros y propietarios privados de la comunidad San Nicolás Totolapan y San Mateo Tlaltenango (Garza 2000).

La agricultura está desarrollada pobremente debido a su relieve heterogéneo (Ávila-Akerberg 2002). La poca actividad agrícola es de subsistencia y de auto-consumo; el principal cultivo son el maíz (*Zea maiz* L.) y la avena forrajera (*Avena sp.*), pero también se cultiva la papa (*Solanum sp.*), haba (*Vicia faba* L.) y veza de invierno (*Vicia sativa* L.). Bajo invernadero se producen principalmente gladiolas (*Gladiolus sp.*) y clavel (*Dianthus caryophyllus* L.) (SAGARPA 2004).

La ganadería es extensiva y depende de las áreas forestales ya que la vegetación herbácea del bosque es la única fuente de alimento para los rebaños (Obieta y Sarukhán 1981); existen en la actualidad entre 200 y 300 cabezas de ganado vacuno y ovino. Se practica el libre pastoreo, que prevalece a lo largo del cauce del río Cieneguillas, así como al poniente de la CRM (SAGARPA 2004).

6.7 Zonas de protección y Suelos de conservación

En 1932 se declaró la Zona Protectora Forestal los Bosques de la Cañada de Contreras, en el cual se establece una superficie de 3100 ha, correspondientes a terrenos forestales de la Hacienda de la Cañada y del Pueblo de la Magdalena. En 1947, por decreto presidencial, se establece la Zona de Protección Forestal del río Magdalena, que abarca una franja de 12 km de longitud desde el nacimiento del río

hasta aguas abajo con una cobertura de 500 m a cada lado del cauce (Fernández *et al.* 2002).

Además, el Programa General de Ordenamiento Ecológico del Distrito Federal (2000) establece como área natural protegida una superficie de 215 ha con categoría de zona protectora forestal, que comprende desde lo que se conoce como el Cuarto Dinamo hasta el comienzo de la mancha urbana, mientras que el resto de la cuenca se designa como Forestal de Conservación y Forestal de Conservación Especial (Fernández *et al.* 2002).

6.8 Problemáticas en la CRM

La CRM enfrenta un sostenido proceso de deterioro vinculado con la alta presión demográfica. La pérdida de cobertura vegetal se estima en 240 ha anuales, causada principalmente por la ocupación de asentamientos irregulares, el crecimiento de los poblados rurales, la atomización de parcelas agrícolas, los conflictos de tenencia de la tierra y la pobreza de sus pobladores (CORENADER 2003).

Aunado a esto, la tala ilegal, la incidencia de incendios, la falta de manejo técnico, la ganadería no controlada y la contaminación de aire, suelo y agua, han disminuido los ámbitos de acción de la fauna y la capacidad en la aportación de servicios ambientales, como los niveles de precipitación pluvial, retención e infiltración del agua, retención del suelo, y de procesos vitales como el de la regulación biótica, la fotosíntesis, la absorción de nutrientes, y el desarrollo de plagas y enfermedades, entre otros (Fernández *et al.* 2002).

7 MÉTODOS

Se establecieron doce parcelas de 50 x 50 m, cuatro por tipo de bosque, con el fin de tener varios mosaicos de cada uno. Su localización y establecimiento fue determinado por los ejidatarios de la comunidad de San Nicolás Totolapan. Dos de las parcelas pertenecientes al bosque templado de Encino (BTE), presentaron pérdidas constantes de material (trampas de hojarasca y sensores) y no fue posible seguir trabajando en ellas por lo que solo se presentan datos de 10 parcelas, cubriendo un área por parcela de 2500 m² y un área total de muestreo de 2.5 ha. La siguiente tabla muestra las características principales de cada parcela

Tabla 2. Características de las parcelas de estudio en la cuenca del río Magdalena (CRM).

Parcela	Especie dominante	Altitud	Orientación de la ladera	Pendientes (%)	Densidad del suelo (g cm ³)	Densidad arbórea* (ind 2500 m ⁻²)	Área basal* (m ² 2500 m ⁻²)	Disturbio aparente
Bosque templado de Pino (BTP)								
P1	<i>Pinus hartwegii</i>	3415	E-O	0-30	0.69	39	2.98	pastoreo
P2	<i>Pinus hartwegii</i>	3420	O-E	0-30	0.69	134	4.49	pastoreo
P3	<i>Pinus hartwegii</i>	3460	O-E	0-35	0.69	367	9.1	pastoreo, fuego
P4	<i>Pinus hartwegii</i>	3455	O-E	0-35	0.69	191	4.79	pastoreo, leña
Bosque templado de Oyamel								
A1	<i>Abies religiosa</i>	3480	E-O	0-40	0.96	247	11.27	plaga, leña
A2	<i>Abies religiosa</i>	3490	E-O	0-40	0.96	143	12.21	plaga, leña
A3	<i>Abies religiosa</i>	3505	E-O	0-40	0.96	367	9.1	leña
A4	<i>Abies religiosa</i>	3510	E-O	0-40	0.96	350	9.18	leña
Bosque templado de Encino								
E1	<i>Quercus rugosa</i> y <i>Q. laurina</i>	2805	E-O	0-20	0.50	57	11.03	actividades humanas
E2	<i>Quercus rugosa</i> y <i>Q. laurina</i>	2810	E-O	0-20	0.50	77	30.64	actividades humanas

*La densidad arbórea y el Área basal corresponden a individuos de las especies dominantes en cada tipo de bosque.

Para cada una de las parcelas se obtuvieron las siguientes variables:

Variables microclimáticas a 30 cm del suelo

- Temperatura media anual del aire (°C)
- Temperatura máxima anual del aire (°C)
- Temperatura mínima anual del aire (°C)
- Humedad ambiental relativa anual (%)

Variables edáficas

- Concentración de Nitrógeno total (Nt; mg g^{-1})
- Concentración de Carbono total (Ct; mg g^{-1})
- Cociente carbono-nitrógeno (C/N)
- pH
- Tasa Neta de Mineralización del Nitrógeno (TNMN; $\text{mg } 100 \text{ g}^{-1} 30 \text{ días}^{-1}$)
- Tasa Neta de Nitrificación (TNN; $\text{mg } 100 \text{ g}^{-1} 30 \text{ días}^{-1}$)
- Tasa Neta de Amonificación (TNA; $\text{mg } 100 \text{ g}^{-1} 30 \text{ días}^{-1}$)

Variables de productividad

- Biomasa aérea (BMA; Mg ha^{-1})
- Incremento de la biomasa aérea anual (IBMA; $\text{Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$)
- Caída de hojarasca anual (Ch; $\text{Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$)
- Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA; $\text{Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$)

Los resultados se muestran como promedios por tipo de vegetación, para describir las condiciones de cada bosque, y por parcela, para reconocer las posibles relaciones entre las variables de productividad con las variables climáticas y edáficas.

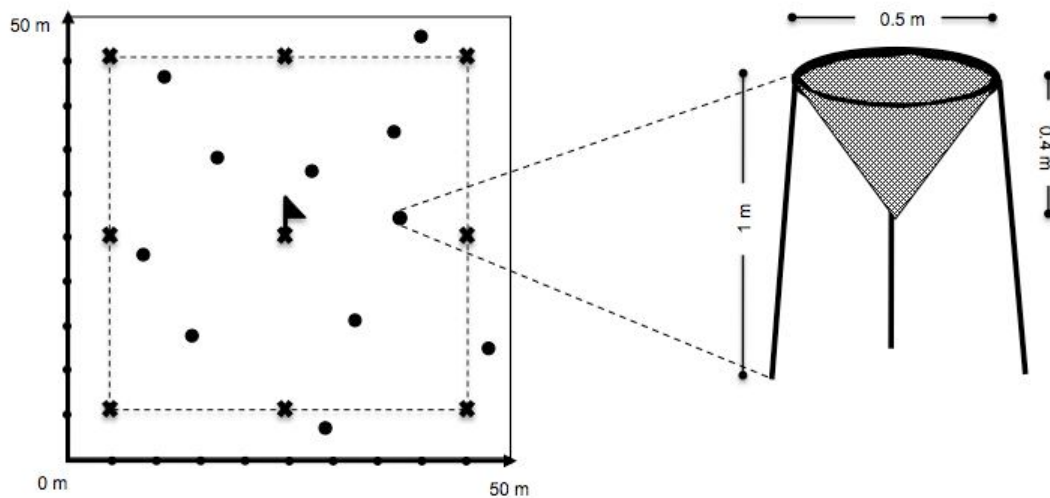


Figura 8. Representación esquemática de la toma de datos en cada parcela. Los puntos indican la localización de las trampas de hojarasca (distribución al azar; diseño de la trampa tomado de Newbold 1967). Los asteriscos indican los puntos de muestreo de suelo y el banderín en el centro de la parcela, la ubicación de los sensores (HOBOS).

7.1 Variables microclimáticas

En el centro de cada parcela se colocó un sensor automático de temperatura y humedad del aire (HOBO) a 30 cm del suelo (fig. 8). Todos los sensores fueron programados para tomar datos de temperatura y humedad cada 30 minutos. Los datos generados se presentan por tipo de bosque (como las medias correspondientes a las colectas de hojarasca), por parcela (como medias anuales, valores usados para los análisis de correlación), y por tipo de bosque (como las medias anuales de las parcelas pertenecientes a cada tipo de bosque).

Para enmarcar la comparación entre las variables microclimáticas de este estudio (temperaturas obtenida a partir de HOBOS), con las variables climáticas de otros estudios (temperaturas ambientales obtenidas a partir de estaciones meteorológicas) y sus posibles efectos sobre la PPNA y alguno de sus componentes, se realizó un análisis de correlación entre las temperaturas medias mensuales por tipo de bosque, obtenida por medio de los HOBOS, con el promedio de las temperaturas medias mensuales de las estaciones meteorológicas más próximas a la CRM (Desviación Alta al Pedregal y Monte Alegre).

7.2 Variables edáficas: Análisis físico-químicos del suelo y Tasa neta de mineralización de nitrógeno (TNMN)

Fueron colectadas nueve muestras de suelo por parcela de manera sistemática, tres muestras de la parte superior, tres de la parte central y tres de la parte inferior, todos con la misma distancia entre si (fig. 8). Cada muestra fue tomada con un nucleador de 5 cm de diámetro por 10 cm de profundidad. Los muestreos se llevaron a cabo en la época de secas (a principios de abril) y en la época de lluvias (a finales de septiembre) del 2008, con el fin de explorar la existencia de variación estacional en la disponibilidad

del nitrógeno. Las muestras por parcela fueron tamizadas (malla 2 mm), mezcladas y homogeneizadas manualmente para formar una muestra compuesta.

Para cada muestra compuesta de suelo se determinó:

- N total, a través de una digestión ácida con ácido sulfúrico (H_2SO_4) (Sollins *et al.* 1999) y procedimientos automatizados (Technicon Industrial Systems 1997).
- C total por métodos automatizados.
- pH en agua destilada (1:2.5) (Robertson *et al.* 1999).
- N inorgánico (nitrato y amonio), por medio de una extracción con cloruro de potasio (KCl) (Sollins *et al.* 1999) y procedimientos automatizados (Technicon Industrial Systems 1997).

Las determinaciones de carbono total y nitrógeno total fueron realizadas en el Laboratorio de Fertilidad de Suelos del Colegio de Postgraduados, mientras que la determinación del N inorgánico se realizó en el Laboratorio de Biogeoquímica Terrestre y Clima del Instituto de Ecología de la UNAM.

Para evaluar la tasa neta de mineralización del N se determinaron las cantidades iniciales de nitrato y amonio (tiempo 0). Una submuestra de suelo se incubó durante 15 días a temperatura de 25° con las condiciones de humedad iniciales, y al final de este periodo se evaluaron las concentraciones de amonio y nitrato finales. La tasa neta de mineralización fue calculada de acuerdo la fórmula siguiente (Stanford y Smith 1972, Tateno y Takeda 2003):

$$\text{TNMN} = [(\text{NH}_4^+ \text{ fin} - \text{NH}_4^+ \text{ in}) + (\text{NO}_3^- \text{ fin} - \text{NO}_3^- \text{ in})] / \text{días de incubación}$$

TNMN= tasa neta de mineralización de nitrógeno

NH_4^+ fin = Amonio final

NH_4^+ in = Amonio inicial

NO_3^- fin = Nitrato final

NO_3^- in = Nitrato inicial

7.3 Variables de productividad

7.3.1 Incremento de la biomasa aérea (IBMA)

La estimación de la PPN se basó en el incremento de la biomasa aérea arbórea (Clark *et al.* 2001).

Ya que el incremento de la biomasa arbórea generalmente se determina utilizando medidas sucesivas del diámetro normalizado (DN), que son extrapoladas al incremento de biomasa arbórea usando ecuaciones alométricas desarrolladas para sitios con formas similares de crecimiento o basadas en datos de uno o más sitios de condiciones climáticas y edáficas similares, en este trabajo fueron usadas las siguientes ecuaciones alométricas, basadas en especies forestales de bosques templados del sur de México:

$$\text{BMA}_{\text{Pino}} = 0.084 \cdot \text{DN}^{2.475} \quad (\text{Ayala-López 2001})$$

$$\text{BMA}_{\text{Oyamel}} = 0.0754 \cdot \text{DN}^{2.513} \quad (\text{Avendaño-Hernández 2006})$$

$$\text{BMA}_{\text{Encino}} = 1.91 \cdot \text{DN}^{1.782} \quad (\text{Ayala-López 2001})$$

BMA = biomasa aérea

DN = diámetro normalizado

Se midió el DN de todos los árboles establecidos dentro de las parcelas con DN ≥ 10 cm. Con este límite de talla se asegura que los árboles medidos representan $\geq 90\%$ de la biomasa vegetal, suficiente para estimar el incremento de la biomasa aérea (Clark *et al.* 2001).

Los árboles medidos fueron marcados para su posterior medición al cabo de un año. Los árboles muertos durante el período de medición fueron registrados, al igual que los árboles que alcanzaron la talla mínima de DN ≥ 10 cm en la última medición, con el fin de corregir la estimación final del incremento de biomasa vegetal aérea.

Las ecuaciones fueron empleadas con los datos obtenidos al inicio y al final del intervalo de medición, por lo que el incremento de biomasa aérea se obtuvo de la biomasa aérea final menos la biomasa aérea inicial. Esta diferencia fue ajustada para los árboles que murieron y los árboles que sobrepasaron la talla mínima durante el intervalo de medición.

Para corregir la mortalidad, la biomasa de todos los árboles que murieron durante el intervalo fue estimada a partir del diámetro inicial y sumado al incremento de la biomasa de los árboles que sobrevivieron. Para corregir los nuevos árboles, se multiplicó el número de árboles nuevos por la biomasa del árbol con la categoría diamétrica mínima y este valor fue restado al valor de la biomasa de los árboles muertos (fig. 9).

Los datos obtenidos se muestran por parcela, como el incremento de biomasa aérea a lo largo del año, y por tipo de bosque, como la media de las parcelas pertenecientes a cada bosque.

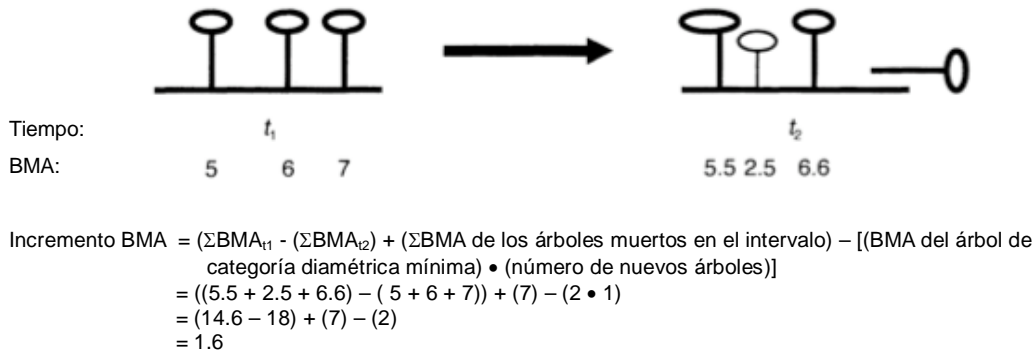


Figura 9. Ejemplo de la estimación del incremento de biomasa aérea y la corrección para los árboles muertos y árboles nuevos durante el intervalo de medición. BA es la biomasa aérea y 2 es la BA del árbol de la categoría diamétrica mínima (Modificado de Clark 2001).

7.3.2 Caída de hojarasca

La caída de hojarasca está dada por la suma de los detritos vegetales aéreos aportados al suelo durante un período de tiempo expresado en peso seco. Estos detritos incluyen material foliar, material reproductivo (flores, frutos y sus partes) y ramas con menos de 2 cm de diámetro (Wright 1996, Del Valle-Arango 2003).

Su estimación se logra generalmente con la colocación de trampas o colectores de malla, con área conocida, distribuidos al azar en un área determinada. La hojarasca que cae dentro de las trampas es colectada en los intervalos de tiempos requeridos y pesada en seco. Este peso es extrapolado y expresado en $Mg \cdot ha^{-1} \cdot año^{-1}$ o en $g \cdot m^{-2} \cdot año^{-1}$ (Enright 1979, Proctor 1983, Álvarez 1991, Wright 1996, Clark *et al.* 2001, Nebel *et al.* 2001, Edmonds y Murray 2002, Fioretto *et al.* 2003, Del Valle-Arango 2003).

En este estudio fueron dispuestas 11 trampas al azar en cada parcela. Para tal efecto las parcelas fueron divididas en un plano cartesiano y se generaron coordenadas al azar, donde fueron colocadas las trampas (fig. 8). La estructura de las trampas se formó con una solera de aluminio y el colector con malla de nylon en forma de embudo, de 50 cm de diámetro con 40 cm de fondo (fig. 8).

La hojarasca de cada trampa fue colectada mensualmente, con el fin de evitar la pérdida de material por descomposición. El material colectado era puesto en bolsas de plástico y llevado al laboratorio. En el laboratorio se excluían las ramas con un diámetro >1 cm, asegurando de esta forma que el material leñoso colectado perteneciera al periodo de crecimiento actual y no a uno anterior, según lo recomendado por Clark *et al.* (2001). Las muestras se pasaron a bolsas de papel y se colocaron en un horno de secado a 65° C hasta alcanzar su peso seco constante.

Los datos obtenidos se presentan por tipo de bosque, como las medias por periodo de colecta para mostrar la variación estacional en el año ($\text{g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$). En el BTE se tuvieron pérdidas de trampas para tres periodos de colecta, por lo que estos datos fueron sustituidos con los valores obtenidos por la ecuación de la recta que mejor se ajustaba al patrón de caída de hojarasca en el BTE, mediante el programa Table Curve 2D v3.

El acumulado anual de caída de hojarasca ($\text{Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) se presenta por parcela (como la media de la extrapolación diaria y la posterior extrapolación anual de cada trampa por periodo de colecta), y por tipo de bosque (como la media de las parcelas pertenecientes a cada bosque).

7.3.3 Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA)

La estimación de la Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) se presenta por parcela (como la suma del incremento anual de biomasa aérea y la caída anual de hojarasca de cada parcela), y por tipo de bosque (como la media de las parcelas pertenecientes a cada bosque).

7.4 Análisis estadístico

Se realizaron correlaciones lineales entre las variables de productividad, biomasa aérea (BMA), incremento de biomasa aérea (IBMA), caída de hojarasca anual (Ch) y Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA), con las variables microclimáticas y edáficas, temperatura media (T m), temperatura mínima (T min), temperatura máxima (t max), Humedad relativa (H), ph, carbono total (Ct), nitrógeno total (Nt), cociente carbono/nitrógeno (C/N), tasa neta de mineralización de nitrógeno (TNMN), tasa neta de nitrificación (TNN), tasa neta de amonificación (TNA).

Las correlaciones fueron hechas con los datos anuales por parcela de cada una de las variables (Tabla 4) con el programa Table Curve 2D v3

8 RESULTADOS

8.1 Variables microclimáticas

8.1.1 Temperatura ambiental

En el BTP se registró una temperatura media anual de 6.7 °C (± 0.24 EE), con una mínima anual de -0.3 °C (± 0.46 EE) y una máxima anual de 20.6 °C (± 2.43 EE) (Tabla 4). Del mes de abril al mes de septiembre se registraron las temperaturas medias mensuales más altas con valores de 8.3 a 9.7 °C. En este período se presentaron también las temperaturas mínimas mensuales más altas y las temperaturas máximas mensuales más bajas (fig. 10). Su período más frío comprendió del mes de octubre al mes de marzo, donde se registraron temperaturas medias mensuales de 3.9 a 6.8 °C. En este período se presentaron las temperaturas mínimas mensuales más bajas y las temperaturas máximas mensuales más altas (fig. 10).

El BTO registró una temperatura media anual de 6.9 °C (± 0.12 EE), con una mínima anual de 2.9 °C (± 0.26 EE) y una máxima anual de 13 °C (± 0.3 EE) (Tabla 4). El período más frío se registró del mes de octubre al mes de febrero, con temperaturas medias mensuales de 4.9 a 6.4 °C (fig. 10). Las temperaturas mínimas más bajas se registraron del mes de noviembre al mes de marzo, mientras que las temperaturas máximas más altas se dieron del mes de febrero al mes de abril (fig. 10). El período más cálido comprende del mes de marzo al mes de septiembre, con temperaturas medias mensuales de 7.0 a 8.8 °C (fig. 10).

El BTE registró una temperatura media anual de 11.2 °C (11.16 y 11.23 °C), con una temperatura mínima de 6.9 °C (6.98 y 6.92 °C) y una temperatura máxima de 16.9 °C (17.06 y 16.77 °C) (Tabla 4). El período más frío del año se registró del mes de noviembre al mes de enero, con temperaturas medias mensuales de 9.3 a 10.1 °C (fig. 10). Del mes de septiembre al mes de enero se registraron las temperaturas mínimas

más bajas, de 3.4 a 4.9 °C, y del mes de diciembre al mes de marzo se registraron las temperaturas máximas más altas, de 20.39 a 21.99 °C (fig. 10).

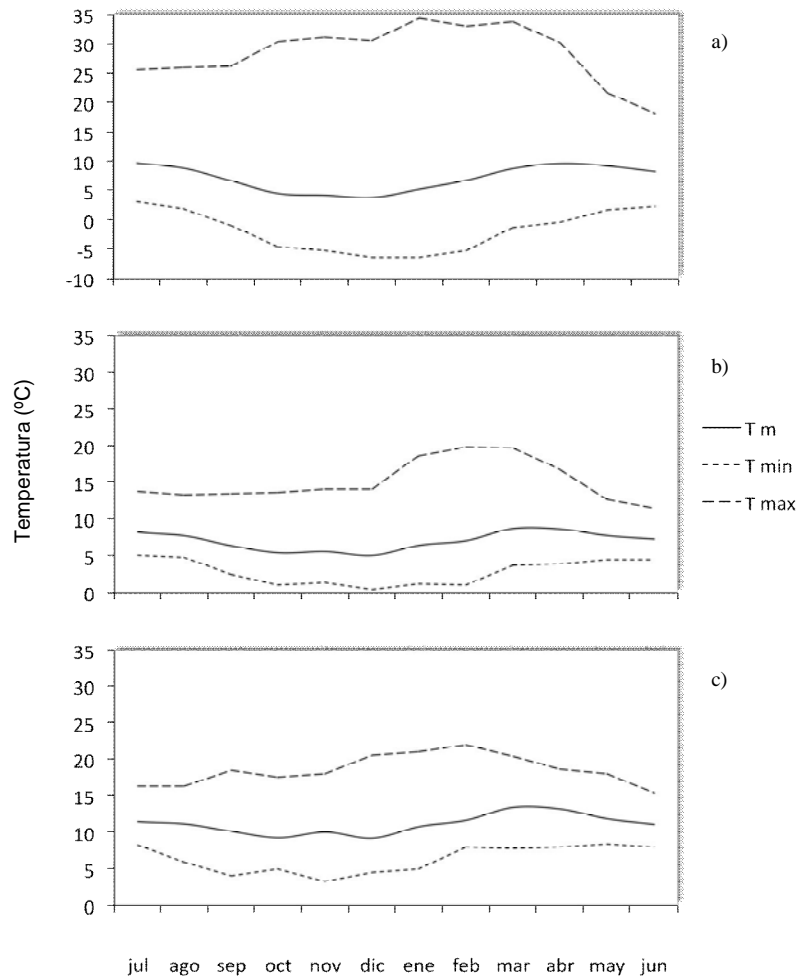


Figura 10. Promedios mensuales de Temperatura (°C) registrada con los sensores (HOBOS) durante el periodo de estudio (agosto de 2008 a agosto de 2009) en los tres tipos de bosque, a) bosque templado de Pino, BTP; b) bosque templado de Oyamel, BTO; c) bosque templado de Encino; BTE. Temperatura media: Tm; temperatura mínima: Tmin; temperatura máxima: Tmax.

El patrón de variación en la temperatura media mensual obtenida con los HOBOS (fig. 10), es muy similar al patrón de la temperatura media mensual de las estaciones meteorológicas próximas a la CRM (Desviación Alta al Pedregal y Monte Alegre; fig. 6). Para ambos tipos de datos y para todos los tipos de bosque la temperatura se incrementa a partir de enero y hasta mayo. En los meses de junio y julio hay una disminución de la temperatura y se elevan hasta el mes de septiembre, donde vuelven a descender hasta el mes de diciembre.

La correlación entre las temperaturas medias mensuales obtenidas a partir de HOBOS, con las temperaturas medias mensuales de estaciones meteorológicas fue significativa para los tres tipos de bosque (Tabla 3), lo que hace factible la comparación entre este estudio con otros que usan datos de temperatura de estaciones meteorológicas.

Tabla 3. Coeficientes de determinación de las temperaturas medias mensuales de HOBOS en los bosques templados, y las temperaturas medias mensuales de estaciones meteorológicas (Desviación Alta al Pedregal y Monte Alegre).

	BTP T _m (°C)	BTO T _m (°C)	BTE T (°C)
T _m EM (°C)	0.975	0.867	0.681

T_m, temperatura media mensual de HOBOS; T_m EM, temperatura media mensual de estaciones meteorológicas; BTP, bosque templado de Pino; BTO, bosque templado de Oyamel; BTE, bosque templado de encino (Significancia P<0.05, en todos los casos).

8.1.2 Humedad ambiental relativa

La humedad ambiental relativa fue de 59.98% (± 1.98 EE) para el BTP, de 65.42% (± 8.98 EE) para el BTO y de 74.77% (74.8 y 74.7) para el BTE (Tabla 4). La parcela A4, del BTO, registró el valor más bajo de humedad con una media de 40.57%; sin embargo, problemas de saturación de humedad con su sensor y el parecido de la estructura de la vegetación y de la temperatura ambiental con la parcela A3, hacen suponer que el registro de este valor fue subestimado.

8.2 Variables edáficas

En los tres tipos de vegetación los suelos son predominantemente ácidos, siendo el pH de 4.89 (± 0.04 EE) para el BTP, de 5.41 (± 0.15 EE) para el BTO y de 5.85 (5.84 y 5.86) para el BTE. (Tabla 4).

Las concentraciones de Ct fueron de 161.8 (± 19.8 EE) mg g^{-1} para el BTP, de 145.8 (± 8.96 EE) mg g^{-1} para el BTO y de 151.3 (166.8 y 135.8) mg g^{-1} para el BTE (Tabla 4).

La concentración de Nt fue de 8.75 (± 0.85 EE) mg g^{-1} para BTP, de 7.92 (± 0.53 EE) mg g^{-1} para BTO y de 8.03 (8.5 y 7.6) mg g^{-1} para BTE (Tabla 4).

Los valores promedio del cociente C/N fueron de 18.91 (± 2.88) para el BTP, de 18.41 (± 0.24) para el BTO y de 18.77 (19.7 y 17.9) para el BTE (Tabla 4).

En los suelos del BTP la TNMN presentó una media de 4.02 (± 0.47 EE) $\text{mg N } 100 \text{ g}^{-1}$ de suelo 30 días⁻¹ (Tabla 4). El porcentaje de amonio en estas parcelas tuvo un valor promedio de 4.33% (fig. 11). En el BTO la TNMN fue de 3.18 (± 0.37 EE) $\text{mg N } 100 \text{ g}^{-1}$ de suelo 30 días⁻¹, con un porcentaje de amonio de 8.5% (fig. 11). La TNMN en el BTE fue de 4.84 (5.31 y 4.39) $\text{mg N } 100 \text{ g}^{-1}$ 30 días⁻¹ (Tabla 4). En este caso el amonio correspondió al 3.16% del nitrógeno mineralizado (fig. 11).

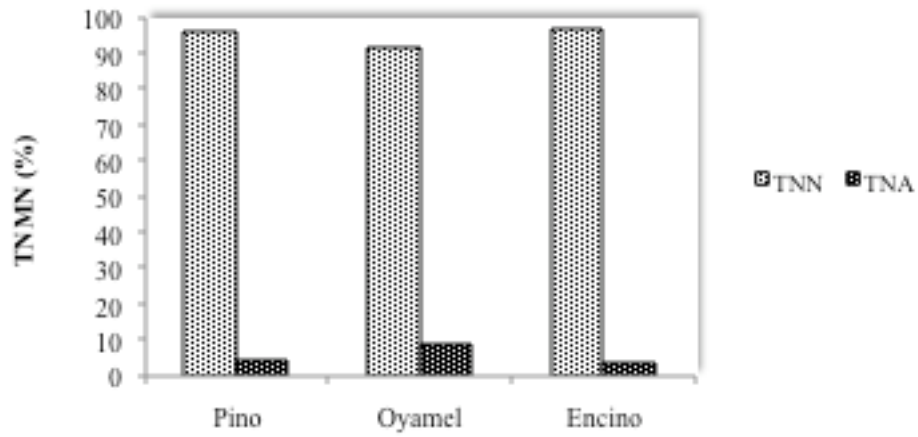


Figura 11. Porcentajes de la Tasa neta de nitrificación (TNN) y de amonificación (TNA) dentro de la Tasa neta de mineralización de nitrógeno (TNMN) para los tres tipos de vegetación en la CRM. Pino, bosque templado de Pino (BTP); Oyamel, bosque templado de Oyamel (BTO); Encino, bosque templado de Encino (BTE).

Tabla 4. Características microclimáticas, edáficas, biomasa y productividad aérea en los bosques templados de la CRM. Los valores contenidos aquí fueron los usados para las correlaciones.

Parcela	CARACTERÍSTICAS MICRO-CLIMÁTICAS				CARACTERÍSTICAS EDÁFICAS							BIOMASA/PRODUCTIVIDAD			
	T	T min	T max	H	pH	Ct	Nt	C/N	TNMN	TNN	TNA	BMA	PPNA	IBMA	Hojarasca
	°C			%		mg g ⁻¹			mg 100 g ⁻¹ 30 días ⁻¹			Mg ha ⁻¹	Mg ha ⁻¹ año ⁻¹		
Bosque templado de Pino (BTP)															
P1	7.33	-1.37	26.95	55.00	4.97	163.10	11.28	0.07	5.40	5.22	0.18	49.08	3.82	2.17	1.65
P2	6.97	-0.75	20.49	59.98	4.97	217.20	7.93	0.04	3.59	3.48	0.11	86.98	5.45	4.41	1.04
P3	6.19	0.62	15.11	60.26	4.83	137.90	8.24	0.06	3.33	3.12	0.21	188.91	7.45	4.71	2.75
P4	6.68	0.32	19.90	64.68	4.82	129.20	7.57	0.06	3.78	3.60	0.18	106.38	6.85	3.62	3.24
Promedio (1 E. E.)	6.79 (0.24)	-0.29 (0.46)	20.61 (2.43)	59.98 (1.98)	4.89 (0.04)	161.8 (19.8)	8.75 (0.85)	18.91 (2.88)	4.02 (0.47)	3.85 (0.47)	0.16 (0.02)	107.8 (29.5)	5.89 (0.81)	3.72 (0.57)	2.16 (0.5)
Bosque templado de Oyamel (BTO)															
A1	7.16	3.47	13.48	78.37	5.27	144.50	7.56	0.05	2.94	2.76	0.18	321.02	12.85	7.15	5.70
A2	6.97	3.21	12.66	66.51	5.27	144.30	7.91	0.05	3.94	3.56	0.38	401.18	12.59	6.45	6.14
A3	6.96	2.49	13.54	76.26	5.27	169.10	9.38	0.06	2.26	2.00	0.26	185.83	8.39	4.54	3.85
A4	6.58	2.43	12.36	40.57	5.86	125.40	6.86	0.05	3.60	3.36	0.24	219.03	9.31	4.77	4.54
Promedio (1 E. E.)	6.91 (0.12)	2.9 (0.26)	13.01 (0.3)	65.42 (8.68)	5.41 (0.15)	145.82 (8.96)	7.92 (0.53)	18.41 (0.24)	3.18 (0.37)	2.92 (0.35)	0.26 (0.04)	281.7 (49.1)	10.78 (1.13)	5.72 (0.64)	5.05 (0.53)
Bosque templado de Encino (BTE)															
E1	11.16	6.98	17.06	74.84	5.86	166.80	8.47	19.68	5.31	5.20	0.11	268.66	9.27	4.83	4.44
E2	11.23	6.92	16.77	74.70	5.84	135.80	7.60	17.87	4.39	4.20	0.19	337.45	11.77	6.50	5.27
Promedio (1 E. E.)	11.19 (0.03)	6.95 (0.03)	16.91 (0.15)	74.77 (0.07)	5.85 (0.01)	151.3 (15.5)	8.03 (0.44)	18.77 (0.91)	4.84 (0.46)	4.7 (0.5)	0.148 (0.04)	303.0 (34.3)	10.51 (1.25)	5.66 (0.83)	4.85 (0.42)

T m, temperatura media anual; T min, temperatura mínima; T max, temperatura máxima; H, humedad del aire; Ct, concentración de carbono total; Nt, concentración de nitrógeno total; C/N, cociente carbono-nitrógeno, TNMN, tasa neta de mineralización del nitrógeno; TNN, tasa neta de nitrificación; TNA, tasa neta de amonificación; en el suelo (profundidad 0-10 cm). BMA, biomasa aérea; PPNA, Productividad Primaria Aérea; IBMA, incremento de biomasa aérea. Los valores de temperatura y humedad se registraron con sensores HOBOS.

Se encontró una correlación positiva significativa entre la TNMN y la temperatura media anual (T_m) ($r^2=0.544$, $P<0.023$; fig. 12). La concentración de Nt y el cociente C/N no mostraron una correlación significativa con la temperatura media anual (T_m) (Tabla 5).

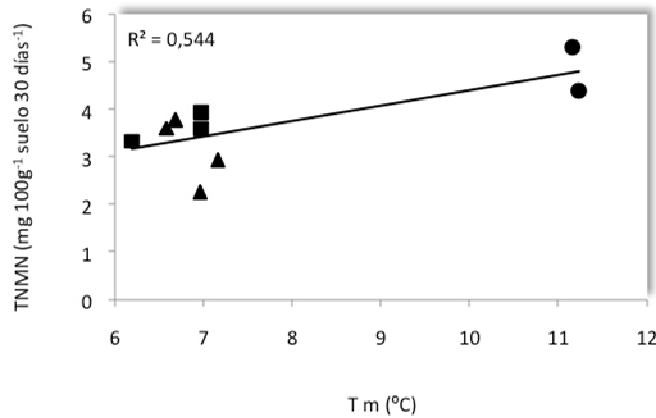


Figura 12. Correlación de la Tasa Neta de Mineralización del Nitrógeno (TNMN) y la Temperatura media anual (T_m). Los cuadrados representan las parcelas del bosque templado de Pino (BTP), los triángulos las parcelas del bosque templado de Oyamel (BTO) y los círculos las parcelas del bosque templado de Encino (BTE).

Tabla 5. Coeficientes de determinación de la Tasa Neta de Mineralización del Nitrógeno (TNMN) y las distintas variables micro-climáticas y edáficas en los bosques templados de la CRM. En negritas se señalan los valores significativos.

	T_m (°C)	T_{min} (°C)	T_{max} (°C)	H (%)	Ct (mg g⁻¹)	Nt (mg g⁻¹)	C/N
TNMN	0.544*	0.026	0.380	0.240	0.001	0.130	0.040

T_m, temperatura media anual; T_{min}, temperatura mínima; T_{max}, temperatura máxima; H, humedad del aire; Ct, concentración de carbono total; Nt, concentración de nitrógeno total; C/N, cociente carbono-nitrógeno (* Significancia $P<0.05$).

8.3 Variables de productividad

8.3.1 Estructura de la vegetación

En las parcelas del BTP se registro un promedio de 731 (± 276 EE) individuos ha^{-1} de *Pinus hartwegii*, con abundancias que van de los 39 a los 367 individuos por parcela (Tabla 6). El área basal promedio registrada en este tipo de vegetación fue de 21.36 (± 10.5 EE) m^2ha^{-1} , con valores que van de los 11.9 a los 36.4 $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$ (Tabla 6). Cerca del 50% de los árboles presentaron un diámetro normalizado (DN) menor a los 10 cm; el 40% son árboles que van de los 10 a los 30 cm y el resto de los árboles presentaron un DN mayor a los 30 cm (Tabla 6).

En las parcelas del BTO se registro un promedio de 1107 (± 207.5) individuos ha^{-1} de *Abies religiosa*, con abundancias de que van de 143 a 367 individuos por parcela (Tabla 6). El área basal promedio fue de 41.76 m^2 (± 3.09 EE) por ha, con valores que van de los 36.4 a los 48.84 m^2 por ha (Tabla 6). El 50% de los árboles presentaron un DN menor a los 10 cm, el 37% presentaron un DN de 10 a 30 cm y el resto un DN mayor a los 30 cm (Tabla 6).

En el BTE se registro un promedio de 268 individuos ha^{-1} de árboles del genero *Quercus sp.*, con abundancias que van de 57 y 77 Individuos por parcela, con un área basal promedio de 52.7 m^2 por ha. En este caso el 61% de los árboles presentaron un DN mayor a los 30 cm, el 37% entre los 10 y 30 cm y solo el 2% de los individuos registraron un DN menor a los 10 cm (Tabla 6).

Tabla 6. Estructura de la vegetación en los bosques templados de la CRM. El promedio representa los valores por tipo de vegetación.

Parcela	Densidad (individuos ha ⁻¹)	AB (m ² ha ⁻¹)	Clases diamétricas (individuos 2500 m ⁻²)			
			<10 cm	10-<30 cm	30-<50 cm	>50 cm
Bosque templado de Pino (BTP)						
P1	156	11.92	20	76	44	16
P2	536	17.96	180	292	48	16
P3	1468	36.40	944	352	140	32
P4	764	19.16	272	460	24	8
Promedio	731	21.36	354	295	64	18
Bosque templado de Oyamel (BTO)						
O1	988	45.08	400	472	64	52
O2	572	48.84	196	244	48	84
O3	1468	36.40	944	352	140	32
O4	1400	36.72	860	456	44	40
Promedio	1107	41.76	600	381	74	52
Bosque templado de Encino (BTE)						
E1	228	44.12	4	84	80	60
E2	308	61.28	8	116	80	104
Promedio	268	52.70	6	100	80	82

9.3.2 Biomasa aérea (BMA)

La biomasa aérea (BMA) promedio estimada con base en ecuaciones alométricas fue de 108 (± 29.5 EE) Mg ha⁻¹ para BTP y de 307 (± 49.1 EE) y 293 (268.6 y 337.4) Mg ha⁻¹ para BTO y BTE, respectivamente (Tabla 4).

La biomasa aérea mostró una correlación positiva con la temperatura mínima ($r^2=0.615$, $P<0.007$; fig. 13), y una correlación negativa con la temperatura máxima ($r^2=0.534$, $P<0.016$; fig. 13).

También mostró una correlación positiva con el cociente C/N en el suelo cuando el valor máximo del cociente C/N fue excluido (parcela P2) ($r^2=0.525$, $P<0.027$; fig. 13). Ninguna de las otras variables ambientales presentó correlación significativa con la biomasa aérea (Tabla 7).

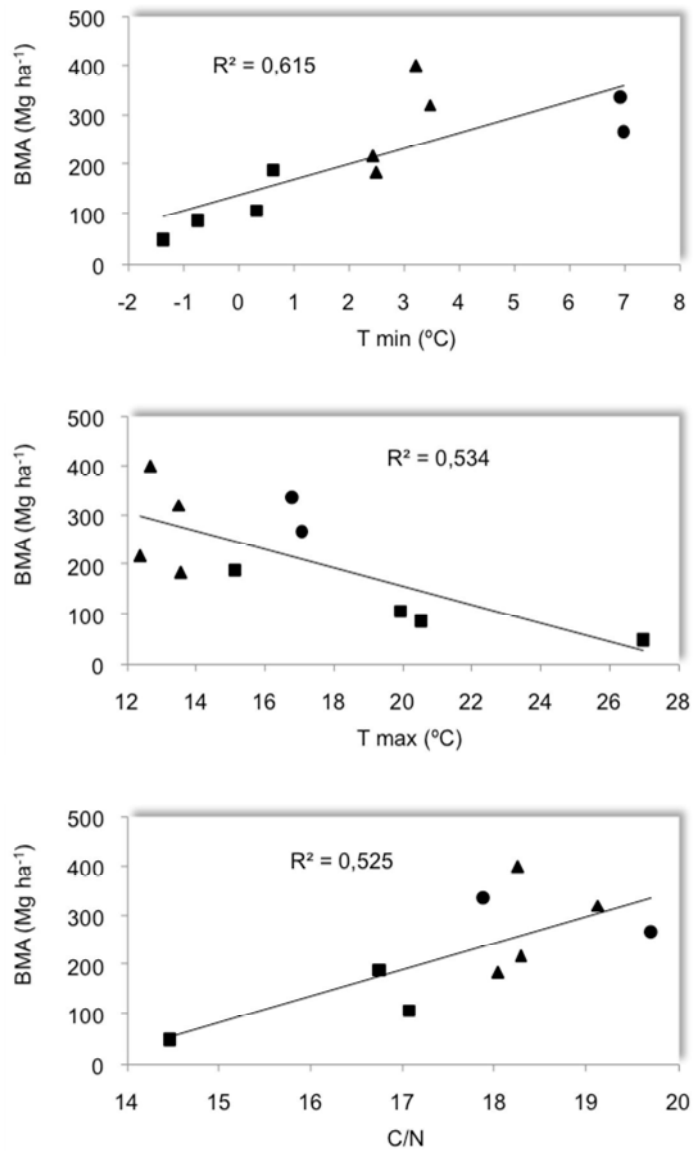


Figura 13. Correlación de la Biomasa aérea (BMA) con la temperatura y el cociente C/N del suelo en los bosques templados de la CRM. Los cuadrados representan las parcelas del bosque templado de Pino (BTP), los triángulos las parcelas del bosque templado de Oyamel (BTO) y los círculos las parcelas del bosque templado de Encino (BTE).

Tabla 7. Coeficientes de determinación de la relación entre los valores de biomasa aérea y productividad con las variables climáticas y de suelo en los bosques templados de la CRM. En negritas se señalan los valores significativos.

	BMA (Mg ha ⁻¹)	PPNA (Mg ha ⁻¹ año ⁻¹)	IBMA (Mg ha ⁻¹ año ⁻¹)	Caída de Hojarasca (Mg ha ⁻¹ año ⁻¹)
T m	0.148	0.091	0.068	0.095
T min	0.615**	0.563*	0.440*	0.575*
T max	0.534*	0.608**	0.560*	0.543*
H (%)	0.014	0.008	0.247	0.163
pH	0.329	0.299	0.188	0.355
Ct	0.160	0.200	0.060	0.341
Nt	0.234	0.340	0.409	0.231
C/N	0.005	0.002	0.039	0.064
TNMN	0.008	0.061	0.118	0.019
TNN	0.016	0.075	0.128	0.031
TNA	0.231	0.191	0.088	0.270

BMA, biomasa aérea; PPNA, Productividad Primaria Neta Aérea; IBMA, incremento de biomasa aérea. T m, temperatura media anual; T min, temperatura mínima; T max, temperatura máxima; H, humedad del aire; Ct, concentración de carbono total; Nt, concentración de nitrógeno total; C/N, cociente carbono-nitrógeno, TNMN, tasa neta de mineralización del nitrógeno; TNN, tasa neta de nitrificación; TNA, tasa neta de amonificación; en el suelo (profundidad 0-10 cm). (Significancia, *, P<0.05; **, P<0.01).

8.3.3 Incremento de biomasa aérea (IBMA)

El IBMA fue de 3.72 (\pm 0.57) Mg ha⁻¹ año⁻¹ para el BTP (Tabla 4) y de 5.72 (\pm 0.53) y 5.66 (4.4 y 5.3) Mg ha⁻¹ año⁻¹ para BTO y BTE, respectivamente (Tabla 4). El incremento de biomasa mostró una correlación negativa significativa con la temperatura máxima (T max) ($r^2=0.560$, P<0.0127; fig. 14) y una correlación positiva significativa con la temperatura mínima (T min) ($r^2=0.440$, P<0.036; fig. 14). Ambas correlaciones aumentan cuando las parcelas del BTE son excluidas ($r^2=0.652$, P<0.015 y $r^2=0.721$, P<0.007, para T max y T min, respectivamente).

Además presentó una correlación positiva significativa con el cociente C/N ($r^2=0.531$, P<0.0258; fig. 14), cuando la parcela P2 fue excluida, y con la humedad relativa anual (H) ($r^2=0.482$, P<0.0377; fig. 14), cuando el valor mínimo fue excluido (parcela A4).

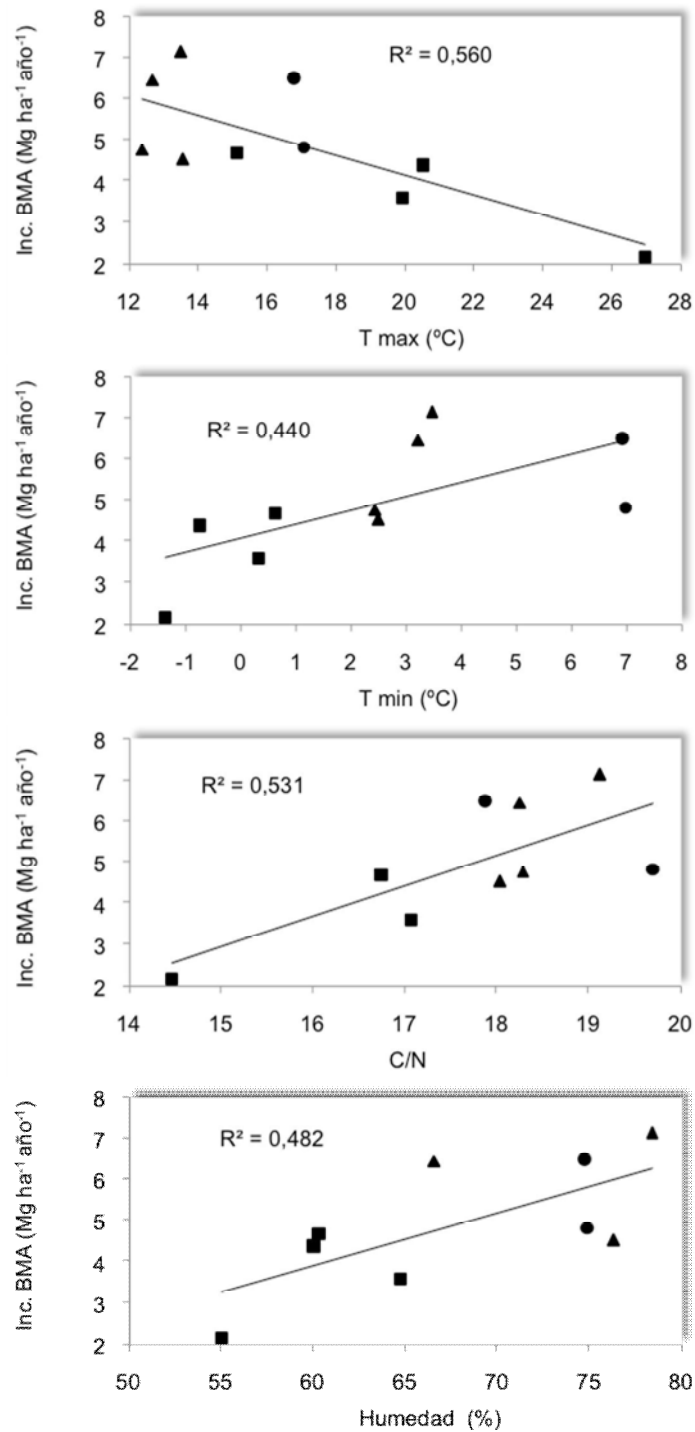


Figura 14. Correlación del incremento de biomasa aérea (IBMA) con la temperatura y el cociente C/N en el suelo que fueron significativas para los bosques templados de la CRM. Los cuadrados representan las parcelas del bosque templado de Pino (BTP), los triángulos las parcelas del bosque templado de Oyamel (BTO) y los círculos las parcelas del bosque templado de Encino (BTE).

8.3.4 Caída de hojarasca

La tendencia muestra un patrón de caída de hojarasca similar para los BTP y BTO en los meses de diciembre a junio, que corresponde a las épocas de invierno y primavera (fig. 15); en ambos casos la caída de hojarasca durante este periodo fue la más baja, teniendo un pico máximo de febrero a marzo.

Para el BTO los registros máximos de caída de hojarasca ocurrieron en los meses de julio a septiembre, mientras que para el BTP los valores máximos se observaron en los meses de agosto a octubre (fig. 15).

Para el BTE la pérdida de trampas impidió completar el patrón anual de caída de hojarasca; sin embargo, se aprecia un valor máximo de caída en los meses de enero y febrero y una caída de hojarasca mínima en los meses de octubre a diciembre (fig. 15).

La tendencia en el acumulado anual de caída de hojarasca fue muy similar para los BTO y BTE, con valores promedio cercanos a los 5 Mg ha⁻¹ año⁻¹ (Tabla 4). En el BTP este valor fue de 2.16 (± 0.5 EE) Mg ha⁻¹ año⁻¹ (Tabla 4).

El análisis de correlación mostró una correlación positiva significativa con la temperatura mínima ($r^2=0.575$, $P<0.012$; fig. 16), y una correlación negativa significativa con la temperatura máxima ($r^2=0.544$, $P<0.0218$; fig. 16). Ambas correlaciones aumentan cuando las parcelas del BTE son excluidas ($r^2=0.896$, $P<0.001$ y $r^2=0.611$, $P<0.021$, para T min y T max, respectivamente).

El acumulado anual de caída de hojarasca también mostró una correlación positiva significativa con el cociente C/N del suelo ($r^2=0.6387$, $P<0.009$; fig. 16), cuando la parcela P2 fue excluida, y con la humedad relativa anual (H) ($r^2=0.569$, $P<0.0188$; fig. 16), cuando la parcela A4 fue excluida.

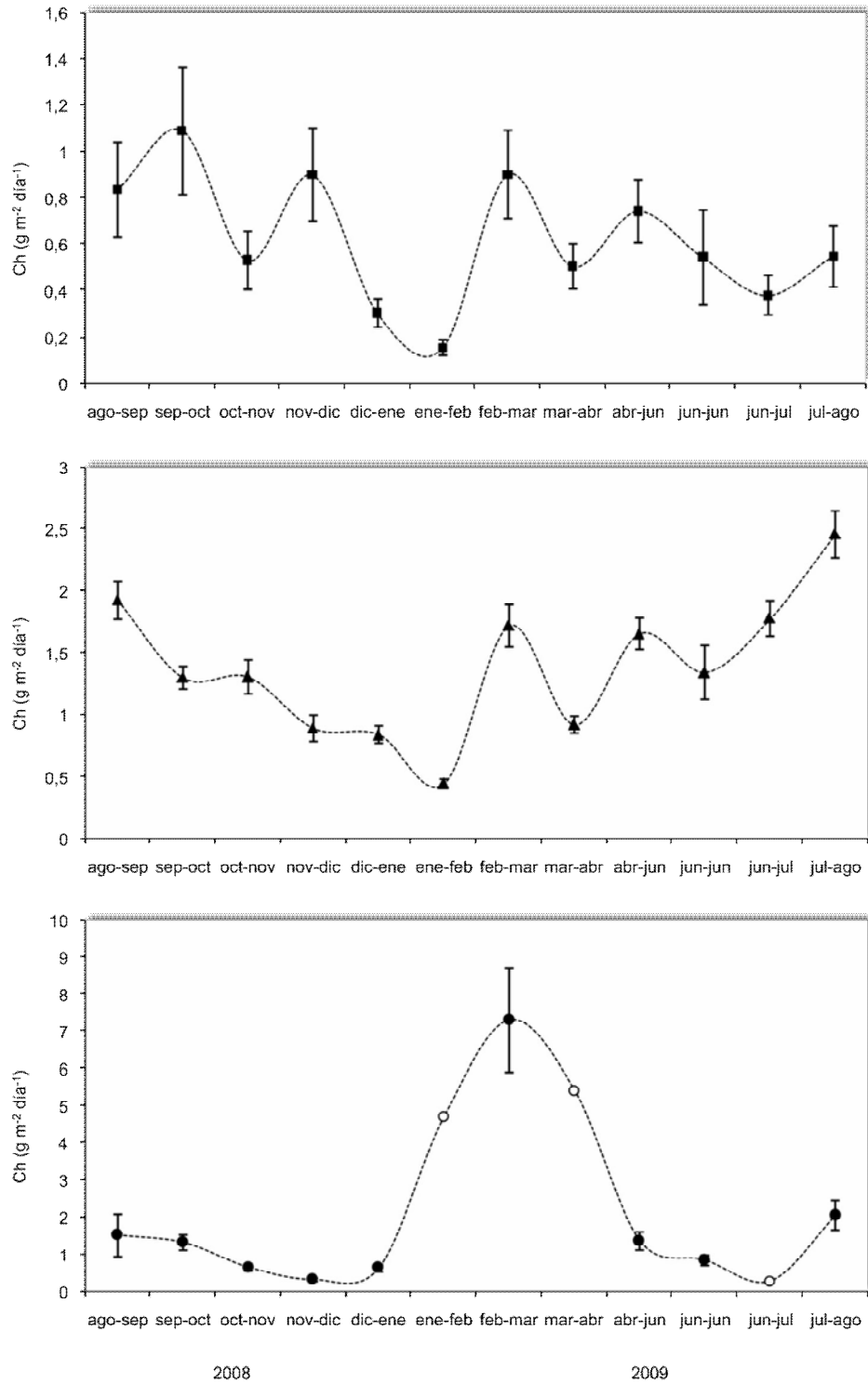


Figura 15. Caída de hojarasca por colecta ($\mu \pm \text{e.e.}$) durante el periodo de estudio para los bosques templados de Pino (BTP) y Oyamel (BTO) en la CRM.

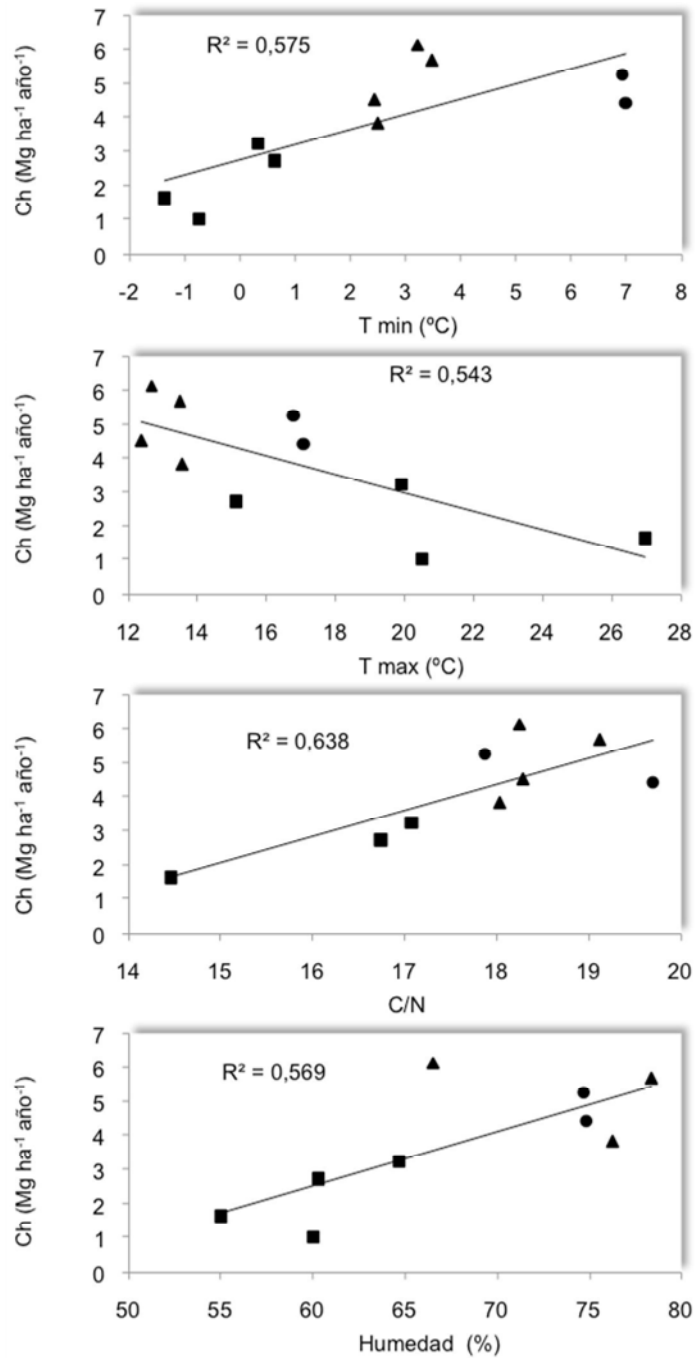


Figura 16. Correlación del acumulado anual de caída de hojarasca con las variables ambientales y edáficas que fueron significativas para los bosques templados de la CRM. Los cuadrados representan las parcelas del bosque templado de Pino (BTP), los triángulos las parcelas del bosque templado de Oyamel (BTO) y los círculos las parcelas del bosque templado de Encino (BTE).

8.3.5 Productividad primaria neta aérea (PPNA)

El BTP tuvo una productividad promedio de 5.89 (± 0.8 EE), el BTO de 10.79 (± 1.1 EE) y el BTE de 10.52 (9.3 y 11.8) $\text{Mg ha}^{-1}\text{año}^{-1}$. En todos los casos el IBMA resultó ser el componente con mayor aporte a la PPNA, 63% para el BTP, 53% para el BTO y 54% para el BTE (fig. 17).

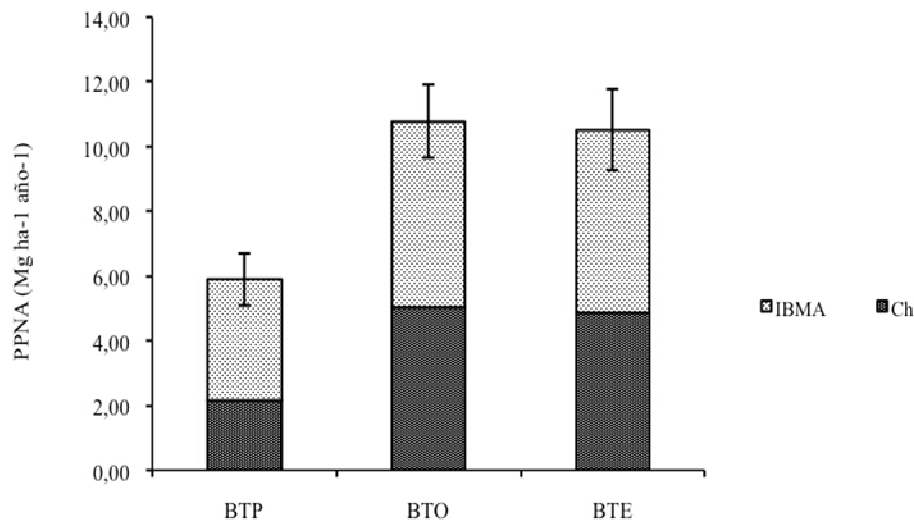


Figura 17. Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) por tipo de bosque ($\mu \pm \text{e.e.}$) y el aporte de cada uno de los componentes de PPNA. Incremento de biomasa aérea, IBMA; Caída de hojarasca, Ch; Bosque templado de Pino, BTP; Bosque templado de Oyamel, BTO; Bosque templado de Encino, BTE.

La PPNA mostró una correlación negativa significativa con la temperatura máxima anual (T_{max}) ($r^2=0.608$, $P<0.007$; fig. 18) y una correlación positiva con la temperatura mínima anual (T_{min}) ($r^2=0.563$, $P<0.012$; fig. 18). Ambas correlaciones aumentan cuando las parcelas del BTE son excluidas ($r^2=0.700$, $P<0.009$ y $r^2=0.903$, $P<0.000$ para T_{max} y T_{min} , respectivamente).

La PPNA también presentó una correlación positiva significativa con la humedad ambiental (H) ($r^2=0.5782$, $P<0.05$; fig. 18), cuando la parcela A4 fue excluida, y con el cociente C/N en el suelo ($r^2=0.60636$, $P<0.05$; fig. 18), cuando la parcela P2 fue excluida. Sin embargo, no parece haber correlación con la tasa neta de mineralización del nitrógeno (TNMN) ni con alguna de las formas del nitrógeno evaluadas (Tabla 7).

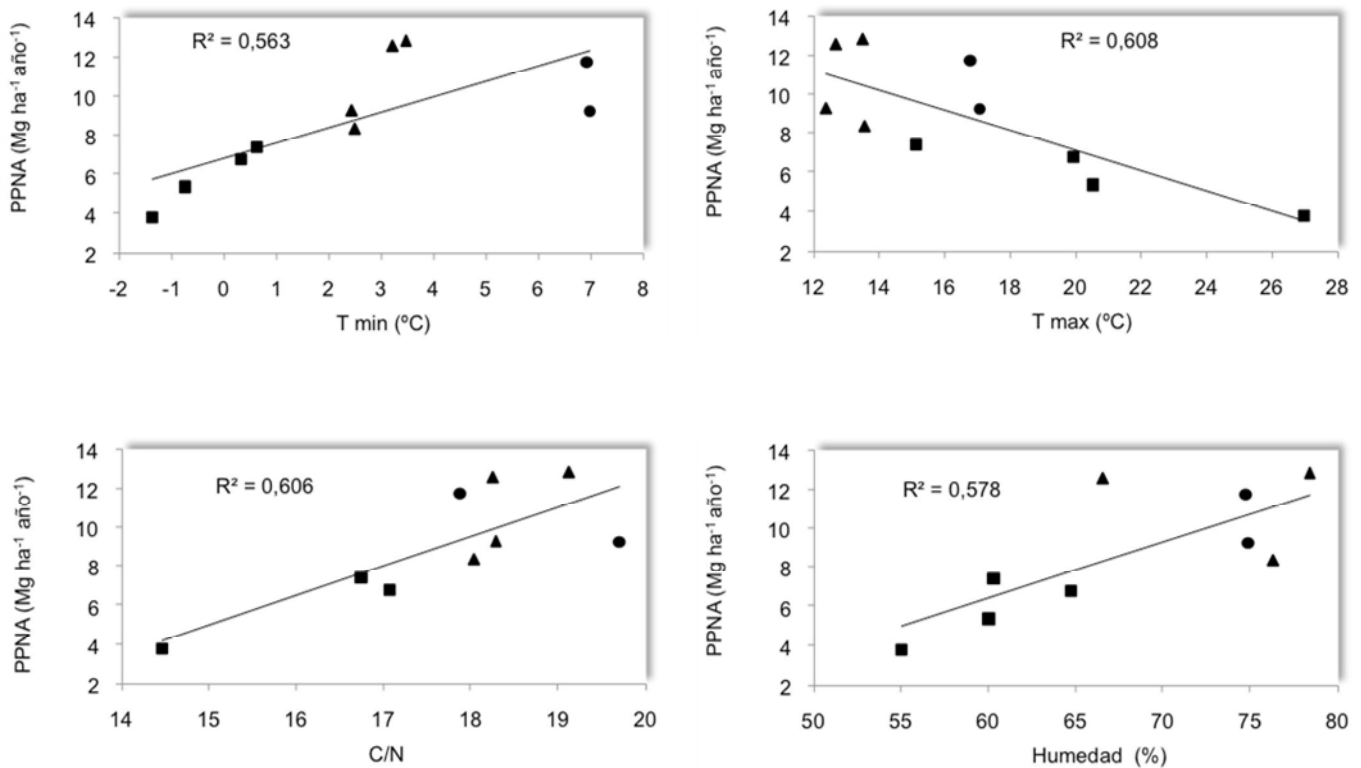


Figura 18. Correlación de la Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) y las variables ambientales y edáficas que fueron significativas para los bosques templados en la CRM. Los cuadrados representan las parcelas del bosque templado de Pino (BTP), los triángulos las parcelas del bosque templado de Oyamel (BTO) y los círculos las parcelas del bosque templado de Encino (BTE).

9 DISCUSIÓN

9.1 Variabes edáficas

9.1.1 *C total y N total*

El carbono total para los bosques templados de la cuenca del río Magdalena (CRM) (entre 90.19 y 138.79 Mg ha⁻¹) se encuentra dentro de los valores mínimos e intermedios registrados en otros bosques templados en México; en el Parque Nacional Iztacihuatl-Popocatepetl y en la Reserva de la Biosfera de El Cielo, por ejemplo, los valores van de 90.18 a 243.73 Mg ha⁻¹, respectivamente (Corona 2007, León 2001).

El nitrógeno total en este estudio presentó valores entre 5.2 y 9.0 Mg ha⁻¹, superiores a los registrados para otros bosques templados en México, que van de 1.4 Mg ha⁻¹, en el Parque Nacional Iztacihuatl-Popocatepetl, a 4.6 Mg ha⁻¹, en la Reserva de la Biosfera de El Cielo (Corona 2007, León 2001). Estos altos valores de N total pueden estar explicados por la deposición de nitrógeno de origen antropogénico, como se explicará mas adelante.

9.1.2 *Cociente C/N*

Los valores promedio del cociente C/N para los tres tipos de bosque (<20) son menores a los reportados para bosques templados en México. En el Parque Nacional de Zoquiapan y en el Parque Nacional Iztacihuatl-Popocatepetl se reportaron valores promedio de 39 y 32, respectivamente, mientras que para la Reserva de la Biosfera de El Cielo se obtuvo un valor promedio de 47 (Corona 2007, León 2007). Los resultados de este estudio también son menores a lo reportado para bosques templados mixtos y de coníferas en Chile, el este de Estados Unidos y Europa, para los que se encontró un rango de 20 a 41 (Pérez *et al.* 1991, Gundersen *et al.* 1998, Joshi *et al.* 2006, Gundersen *et al.* 2006, Newman *et al.* 2006).

Chapin *et al.* (2002) y Nieder y Benbi (2008) mencionan que un cociente C/N mayor a 25 implica una menor disponibilidad del nitrógeno y una posible inmovilización de este por parte de la microbiota del suelo, mientras que valores menores a 25 indican una mayor disponibilidad del nitrógeno, y por lo tanto, una mayor mineralización del mismo. En este sentido, Gundersen *et al.* (1998, 2006) emplean el cociente C/N como un indicador de la disponibilidad del nitrógeno en suelos de bosques de coníferas y consideran un ecosistema limitado por nitrógeno cuando dicho cociente es mayor a 30, con mediana disponibilidad de nitrógeno cuando esta entre 25 y 30 y saturado de nitrógeno cuando es menor a 25.

De acuerdo a lo anterior, los bajos valores del cociente C/N encontrados para los tres tipos de bosque en la cuenca del río Magdalena hacen suponer que domina la mineralización del nitrógeno, y por consiguiente, que este elemento no está siendo limitante para el sistema. La falta de correlación entre el cociente C/N con la tasa neta de mineralización de nitrógeno (TNMN) confirma este supuesto, de lo contrario la TNMN disminuiría con el aumento en el cociente C/N o aumentaría con la disminución del mismo.

9.1.3 Tasa neta de mineralización de nitrógeno (TNMN)

Los valores de mineralización de nitrógeno en este estudio, de 387 a 589 $\mu\text{g N g}^{-1} \text{año}^{-1}$ (264 a 458 $\text{kg N ha}^{-1} \text{año}^{-1}$), son intermedios a los valores reportados para bosques de coníferas en Japón (de 1 a 940 $\mu\text{g g}^{-1} \text{año}^{-1}$) y superiores a los de bosques templados de Chile (de 22 a 34 $\text{kg N ha}^{-1} \text{año}^{-1}$), Estados Unidos (de 6 a 103 $\text{kg N ha}^{-1} \text{año}^{-1}$) y Canadá (de 3.82 a 6.44 $\mu\text{g N g}^{-1} \text{año}^{-1}$) (Pérez *et al.* 1998, Tateno y Takeda 2003, Ste-Marie y Houle 2006). Los bosques de la mayoría de estos estudios presenta una mínima influencia antropogénica, y por lo tanto una escasa deposición de nitrógeno por esta vía. Por el contrario, los bosques de la CRM tienen una mayor influencia

antropogénica derivada de su cercanía con la zona urbana de la Ciudad de México y probablemente una mayor deposición de nitrógeno antropogénico, lo que explica las altas tasas de mineralización en la cuenca.

El amonio es la forma dominante de nitrógeno en la mayoría de los bosques templados, siendo menor al 4% en casi todos los casos y llegando al 31% en bosques de Japón (Vitousek *et al.* 1982, Gundersen y Rasmussen 1990, Chapin *et al.* 2002, Matson *et al.* 2002, Tatenó y Takeda 2003). En este estudio los porcentajes de nitrificación, de 92 a 97%, son mayores a lo referido anteriormente y, al igual que la alta tasa de mineralización de nitrógeno, pueden estar explicados por la deposición de nitrógeno antropogénico. McNulty *et al.* (1996), encuentran un aumento de la nitrificación en sistemas con tratamientos de fertilización de nitrógeno, argumentando que la entrada de nitrógeno por esta vía soporta el desarrollo de la microbiota nitrificante.

De acuerdo con la hipótesis de saturación de nitrógeno, la deposición crónica de nitrógeno aumenta las tasas de mineralización de nitrógeno debido a la incorporación a la materia orgánica de nitrógeno adicional, reduciendo el cociente C/N y aumentando la liberación de NH_4^+ durante la descomposición (Aber *et al.* 1995, Aber *et al.* 1998, Matson *et al.* 2002, Pregitzer *et al.* 2004). En este escenario, los microorganismos nitrificadores acceden libremente al NH_4^+ , aumentando la proporción del nitrógeno mineralizado que es nitrificado (Feen *et al.* 1998, Chapin *et al.* 2000, Matson *et al.* 2002, Pregitzer *et al.* 2004).

La alta tasa de nitrificación en este estudio es evidencia de la alta disponibilidad de NH_4^+ en el sistema. Matson *et al.* (2002) mencionan que entre las consecuencias de ello están la acidificación de los suelos y la lixiviación de nitratos; sin embargo, los valores de pH en este estudio y las concentraciones de NH_4^+ y NO_3^- reportados para el río Magdalena por Monges (2009) son un indicio de que la lixiviación se mantiene

dentro de los rangos normales y que la saturación por nitrógeno en el sistema aún no sucede, pero que no deja de existir el riesgo de que suceda

Al igual que lo reportado por Joshi *et al.* (2003, 2006), la TNMN en los bosques de la CRM se correlacionó positivamente con la temperatura media (T_m); esto se explica si se considera que la actividad de la microbiota del suelo está estrechamente relacionada con la temperatura y a su vez la TNMN depende de la actividad de la microbiota (Schimel *et al.* 1997, Nieder y Benbi 2008).

9.2 Variables de productividad

9.2.1 Biomasa aérea (BMA)

La BMA estimada para el BTP ($49-189 \text{ Mg ha}^{-1}$) es similar a lo reportado por Galeana (2008) y Espinosa (2005), en la CRM, y menor a lo reportado por Rojas (2008) y Mendoza (2008), en bosques de pino de Tlaxcala y Veracruz (Tabla 1). Los valores obtenidos para el BTO ($186-401 \text{ Mg ha}^{-1}$) son similares a lo reportado por Galeana (2008) y Espinosa (2005) e intermedios a lo reportado por Rojas (2008) y Mendoza (2008) para bosques de oyamel en Tlaxcala y Veracruz (Tabla 1). Tanto el BTP como el BTO están dentro de los valores mínimos reportados para otros bosques de coníferas en el mundo ($159-540 \text{ Mg ha}^{-1}$; Tabla 1).

Los valores bajos de BMA pueden ser reflejo del bajo estado de madurez del BTP y del BTO, donde menos del 10% de los árboles cuentan con un fuste mayor a los 50 cm de diámetro y donde el mayor componente de la PPNA es el incremento de biomasa aérea (IBMA), siendo indicativo de madurez de los bosques el que el IBMA sea casi nulo y que la caída de hojarasca represente el principal flujo de PPNA (Clark *et al.* 2001).

Los valores de BMA para el BTE ($267 \text{ y } 337 \text{ Mg ha}^{-1}$) están por encima de lo reportado por Escandón *et al.* (1999) y Rojas (2008) para bosques de encino en

Chiapas y Tlaxcala, respectivamente (Tabla 1), cuyos estudios están desarrollados en bosques con vegetación secundaria o dominados por árboles menores a los 5 m de altura. Con respecto a otros bosques similares en el mundo, los valores de BMA en la CRM están dentro de los valores altos (de 54 a 453 Mg ha⁻¹; Tabla 1). El BTE en la CRM, a diferencia del BTP y BTO, presenta un estado de desarrollo maduro, lo que puede estar explicando los elevados valores de BMA dentro de la cuenca. La mayoría de sus árboles tienen un fuste mayor a los 50 cm de diámetro; sin embargo, presenta un escaso establecimiento de renuevos y de individuos juveniles que puede estar dado por el disturbio antrópico al que están sujetos.

9.2.2 Caída de hojarasca

Los valores del acumulado anual de caída de hojarasca para el BTP (1-3 Mg ha⁻¹ año⁻¹) están por debajo de lo encontrado por Rocha-Laredo y Ramírez-Marcial (2009) para un bosque de pino en Chiapas, y dentro de los valores mínimos reportados para otros bosques de coníferas en el mundo (Tabla 1). En el BTO los valores del acumulado anual de caída de hojarasca (4-6 Mg ha⁻¹ año⁻¹) se sitúan dentro de los valores máximos determinados para esos mismos estudios (Tabla 1). En el caso del BTE el acumulado anual de caída de hojarasca (4-5 Mg ha⁻¹ año⁻¹) está por debajo de lo reportado por Rocha-Laredo y Ramírez- Marcial (2009) para un bosque de encino, y dentro de los valores máximos para otros bosques de latifoliadas en el mundo (Tabla 1).

Si bien el acumulado anual de caída de hojarasca no presentó correlación con la tasa neta de mineralización de nitrógeno en el suelo, sí mostró una correlación positiva con la tasa de amonificación. Otros estudios también muestran una correlación entre la caída de hojarasca y la disponibilidad de nitrógeno o con la disponibilidad de nutrientes en general. Leuschner *et al.* (2006) encuentran una relación mínima con el cociente C/N, mientras que Hofmann y Jenssen (1997) reportan un pronunciado aumento de la

caída anual de hojarasca con el incremento de la fertilidad del suelo en bosques templados caducifolios de Alemania. Aber y Melillo (1991) sugieren que la longevidad de las hojas es una adaptación a la baja disponibilidad de nutrientes, donde una mayor longevidad reduce los requerimientos anuales de nutrientes (Son y Gower 1991). De acuerdo con esto, se espera que una menor caída de hojarasca se presente en ambientes con baja disponibilidad de nutrientes.

Con la correlación observada entre el acumulado anual de hojarasca y la tasa de amonificación, se puede considerar que hay una preferencia en la absorción del amonio por parte de la vegetación de la CRM. Soriano-Espinosa (2007) menciona que el amonio es absorbido principalmente por plantas jóvenes mientras que el nitrato es asimilado durante la fase adulta. Como se menciona más adelante, los bosques de la CRM aún no llegan a un estado sucesional de madurez, por lo que lo mencionado por Soriano Espinosa (2007) podría estar prevaleciendo en este sistema, aunque esto necesita ser comprobado.

Los valores máximos de caída de hojarasca mensual coincidieron con la temperatura mínima más alta y con la temperatura máxima más baja. Roig *et al.* (2005) describen un patrón similar para la caída de hojarasca mensual en bosques de coníferas en España, donde encuentran que los picos de caída máxima de hojarasca coinciden con el aumento de la temperatura mensual previa. Berg y Meentmeyer (2001) y Novak y Slodicak (2004) también encuentran una correlación alta con distintas variables de temperatura (temperatura media anual, temperatura media en verano, temperatura media en septiembre, etc.); sin embargo, ellos describen que otras variables climáticas, como evapotranspiración, actual y potencial, y la precipitación, presentan también una alta correlación con la caída de hojarasca.

9.2.3 Productividad primaria neta aérea (PPNA)

Los valores de PPNA para el BTP (4-7 Mg ha⁻¹ año⁻¹) se encuentra por debajo de los valores observados por Reich *et al.* (1997) y Runyon *et al.* (1994), para bosques de coníferas de Estados Unidos, y por encima de lo reportado por Joshi *et al.* (2003 y 2006) y Pastor *et al.* (1984), para bosques de coníferas en Estados Unidos y Chile (Tabla 1). En el BTO los valores de PPNA (8-13 Mg ha⁻¹ año⁻¹) están por encima de éstos estudios (Tabla 1) y en el BTE los valores de PPNA (9-12 Mg ha⁻¹ año⁻¹) son menores a los reportados por Runyon *et al.* (1994), pero están por encima de lo registrado por Pastor *et al.* (1984), Reich *et al.* (1997) y Tateno *et al.* (2004) para bosques de latifoliadas en Estados Unidos y Japón (Tabla 1); sin embargo, la PPNA de los bosques de la CRM están dentro de los valores mínimos reportados por Keeling y Phillips (2007) para la mayoría de los bosques templados en el mundo, cuyo rango de PPNA se sitúa entre los 10 y 20 Mg ha⁻¹ año⁻¹, por lo que podemos considerar que la PPNA es baja. Esta baja productividad puede ser reflejo del estado temprano de desarrollo de los bosques de la CRM y de su reducida BMA, como se explico anteriormente. Keelling y Phillips (2007) describen una relación positiva entre la PPNA y la BMA en bosques con poca productividad, como bosques boreales y algunos bosques templados.

Tanto la biomasa aérea (BMA), como el incremento de biomasa aérea (IBMA) y la PPNA, presentaron el mismo comportamiento ante las variables ambientales y edáficas evaluadas. Si tomamos en cuenta que la PPNA está en función directa del incremento de biomasa y que la biomasa aérea lo está a su vez con la PPNA, es posible suponer que todos ellos sean regulados por factores similares (Keeling y Phillips 2007). Dado lo anterior, se discutirá sólo la correlación de la PPNA con las variables ambientales y edáficas significativas.

La correlación mostrada entre la PPNA y el cociente C/N proporciona cierta evidencia de la forma en que la disponibilidad de nitrógeno está correlacionada con la

PPNA. En este caso la PPNA aumentó con el cociente C/N en el rango de 14 a 19; fuera de este rango, el valor máximo del cociente C/N (27.3) coincidió con el valor mínimo de PPNA, lo que puede estar suponiendo una menor disponibilidad de nitrógeno (Tabla 4). Sin embargo, no hubo correlación con la tasa neta de mineralización de nitrógeno (TNMN) ni con alguno de sus componentes (tasa de amonificación o de nitrificación), lo que es fuerte evidencia de que la PPNA no está siendo limitada por la disponibilidad de nitrógeno en el suelo

Las variables microclimáticas sí presentaron una correlación con la PPNA, mostrando un efecto positivo con la temperatura mínima (T min) y con la humedad (H) y un efecto negativo con la temperatura máxima (T max). Luyssaert *et al.* (2007), en una revisión de trabajos de bosques boreales, templados y tropicales en un gradiente latitudinal, reportan patrones similares a los descritos anteriormente, donde temperaturas medias anuales en el rango de 5 a 10 °C se correlacionan positivamente con la PPN y temperaturas por arriba de los 10°C se correlacionan negativamente con la PPN. En un análisis similar, Keelling y Phillips (2007) encontraron que en bosques donde las variables climáticas, como las bajas temperaturas y una corta época de crecimiento, limitan la productividad, un aumento en la temperatura se traduce en un incremento de la PPN. Grant *et al.* (2008) también encontraron este mismo patrón para la Productividad Neta del Ecosistema (PNE), y por tanto para la PPN, con un efecto positivo de la temperatura hasta los 15 °C y un efecto negativo por encima de los 20 °C.

Los valores de PPNA de las parcelas en el BTP se alinean de menor a mayor con el aumento de la T min y con la disminución de la T max, pero siempre están por debajo de la PPNA de las parcelas de BTO, que se alinean de la misma forma que las parcelas de BTP. Lo anterior hace suponer que el efecto de la temperatura sobre la PPNA también se ve reflejado entre parcelas de un mismo bosque y que existe una zonación ambiental para ambos bosques, desarrollándose la vegetación de BTP en un

rango de variación de temperatura mas amplio y el BTO en un rango intermedio. Para el BTE no se distingue este patrón; sin embargo, se puede esperar que se distinga con un aumento en el número de parcelas.

Schulze *et al.* (2002) mencionan que las condiciones microclimáticas influyen en las áreas que ocupa la vegetación, reconociendo patrones horizontales y verticales de ocupación de la vegetación que dependen de las tolerancias fisiológicas y competitivas de cada especie, lo que puede explicar en este estudio la menor o mayor productividad de cada parcela con respecto las condiciones microclimáticas de cada una. En este sentido, dentro de la ecología de comunidades, se han estudiado los patrones de distribución y estructura de la vegetación en relación con los factores ambientales, mostrando que la heterogeneidad ambiental influye en el establecimiento, desarrollo y supervivencia de los organismos viéndose reflejado en los patrones de distribución, riqueza y abundancia de las especies vegetales (Stewart *et al.* 2000). Si bien no hay estudios al respecto, ésta variación también podría verse reflejada en los patrones de PPNA intrabosque.

El hecho de que la disponibilidad de nitrógeno no tuviera correlación con la PPNA hace suponer que el efecto de la temperatura sobre la PPNA no está dado por la acción reguladora de la temperatura y la humedad sobre la disponibilidad del nitrógeno a través de la actividad microbiana y el proceso de descomposición, sino por su efecto sobre la fotosíntesis. En este sentido, Pharis *et al.* (1972), Kaufmann (1982) y Jones (1992) muestran evidencia del efecto que la temperatura tiene sobre la actividad fotosintética, y por lo tanto de la PPN, encontrando que las temperaturas bajo cero o de congelación detienen el proceso de fotosíntesis por un cierto número de horas, hasta que la temperatura regresa a sus niveles óptimos. Larcher (1983) reporta que a -2°C la tasa fotosintética de una gran variedad especies arbóreas (incluyendo las de bosques templados) es cercana a cero. Por otro lado, Runyon *et al.* (1994), mencionan que la

PPN depende de la cantidad de luz que puede ser interceptada por la vegetación y varios estudios (incluyendo estudios en bosques templados) muestran la relación lineal de la PPN con la eficiencia de la conversión de la luz (ϵ), que es de 1 a 2 g de biomasa en peso seco por cada megajoule de luz fotosintéticamente activa absorbida (Monteith 1977, Linder 1985, Landsberg 1986, en Runyon *et al.* 1994). Además, la disminución de la ϵ es más crítica cuando las condiciones ambientales son desfavorables (Russel *et al.* 1989, en Runyon *et al.* 1994).

Con respecto al efecto de la temperatura ambiente sobre la PPN, Grant *et al.* (2008) mencionan que el aumento de la temperatura hasta un máximo de 15 °C puede estar aumentando la carboxilación en la fotosíntesis, lo que a su vez podría explicar el aumento de la PPN con la temperatura. Por otro lado, Jarvis *et al.* (1997) y Grant *et al.* (2008) mencionan que a temperaturas elevadas disminuye la conductividad estomática del dosel y la especificidad de la Rubisco (enzima que participa en la fijación de CO₂ durante la fotosíntesis), lo que disminuye la tasa fotosintética y por ende puede tener un efecto negativo sobre la PPN.

Estos efectos reguladores de la temperatura sobre el proceso de fotosíntesis pueden estar explicando la correlación positiva de la temperatura mínima con la PPNA y correlación negativa de la temperatura máxima con la misma en este estudio; sin embargo, es necesario realizar estudios particulares sobre la fisiología de las comunidades de la CRM para tener resultados concluyentes al respecto.

10 CONCLUSIONES

La Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) fue de $5.9 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en el bosque templado de Pino, de $10.7 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ para el bosque templado de Oyamel y de $10.5 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ para el bosque templado de Encino. Estos valores se encuentran dentro de los mínimos y promedio para otros bosques templados, por lo que se puede decir que la productividad aérea de los bosques templados de la cuenca del río Magdalena (CRM) es baja, explicado posiblemente por las actividades humanas (corte de árboles, leña y presencia de asentamientos humanos) en la zona de estudio y en general en la CRM que alteran la estructura de bosques y el funcionamiento de la cuenca.

El acumulado anual de caída de hojarasca presentó correlaciones significativas con la temperatura y fue el único elemento de la Productividad Primaria Neta Aérea que presentó una correlación positiva con alguna de las formas del nitrógeno disponible (tasa neta de amonificación, TNA). La caída de hojarasca mensual fue menor en los meses con temperaturas mínimas más bajas y con las temperaturas máximas más altas; sin embargo, la correlación entre estas variables no fue significativa.

El incremento de biomasa aérea (IBMA) resultó el componente más importante de la PPNA en los tres tipos de bosque y presentó el mismo comportamiento que la PPNA ante las variables ambientales y edáficas, por lo que se puede suponer que está regulado por factores similares a los de la PPNA.

La Productividad Primaria Neta Aérea se correlacionó significativamente con las temperaturas mínimas y máximas, siendo positiva con la temperatura mínima y negativa con la temperatura máxima. No tuvo correlación con la tasa neta de mineralización de nitrógeno (TNMN) ni con ninguna de sus formas (tasa neta de amonificación y de nitrificación), pero sí con el cociente C/N.

Las correlaciones significativas de la PPNA con las temperaturas mínimas y máximas sugieren de que la productividad aérea de los bosques de la CRM está regulada por estas variables climáticas. Por el contrario, la no correlación de la PPNA con la tasa neta de mineralización de nitrógeno, o con alguno de sus componentes (tasa neta de amonificación o de nitrificación), y los bajos valores del cociente carbono nitrógeno, hacen suponer que los bosques templados de la cuenca del río Magdalena no están siendo limitados por la disponibilidad del nitrógeno.

La baja PPNA en la cuenca del río Magdalena, el amplio porcentaje del incremento de biomasa aérea en productividad aérea y el alto número de árboles con diámetro normalizado menor a los 10 cm, hacen suponer que los bosques de la CRM se encuentran en etapa de regeneración natural como respuesta al disturbio antrópico y aún no alcanzan un estado maduro de desarrollo.

11 REFERENCIAS

- Aber, J. D. y J. M. Melillo. 2001. *Terrestrial Ecosystems*. 2a ed. Saunders College Publishing. California, E. U. A. 556 pp.
- Aber, J. D., A. Magill, S. V. McNulty, R. D. Boone, K. J. Nadelhoffer, M. Downs y R. Hallett. 1995. Forest biogeochemistry and primary production altered by nitrogen saturation. *Water, Air and Soil Pollution* 85: 1665-1670.
- Aber, J. D., W. McDowell, K. Nadelhoffer, A. Magill, G. Berntson, M. Kamake, S. McNulty, W. Currie, L. Rustand y I. Fernandez. 1998. Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems. *Bioscience* 48:921-934.
- Álvarez, K. E. 2000. *Geografía de la educación ambiental: algunas propuestas de trabajo en el bosque de los dinamos, área de conservación ecológica de la Delegación Magdalena Contreras*. Tesis de Licenciatura en Geografía. UNAM, México. 127 p.
- Anderson, J. M. y J. S. I. Ingram. 1993. *Tropical soil biology and fertility. A handbook of methods*. C. A. B. International. Oxford University Press. E. U. A. 221 pp.
- Avendaño-Hernández, D. 2006. *Determinación de ecuaciones alométricas para estimar biomasa y carbono en Abies religiosa (H.B.K) Schl. et Cham., en Tlaxcala, México*. Tesis de Licenciatura en Ingeniería Forestal, División de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Chapingo, México.
- Ávila-Akerberg, V. D. 2002. *La vegetación en la cuenca alta del río Magdalena: un enfoque florístico, fitosociológico y estructural*. Tesis de Licenciatura en Biología. UNAM. México. 86 p.
- Ávila-Akerberg, V. D. 2004. *Autenticidad de los bosques en la cuenca alta del río Magdalena. Diagnóstico hacia la restauración ecológica*. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. UNAM, México. 112 p.
- Ayala-López, R. 2001. *Ecuaciones para estimar biomasa de pinos y encinos en la Meseta Central de Chiapas*, Tesis de Licenciatura, División de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Chapingo, México.
- Berg, B. y V. Meentmeyer. 2001. Litter fall in some European coniferous forest as dependent on climate: a synthesis. *Canadian Journal Forestry Research* 31: 292-301.
- Biondi, F., P. C. Hartspugh y I. G. Estrada. 2005. Daily weather and tree growth at the tropical treeline of North America. *Artic, Antarctic, and Alpine Research* 37: 16-24.

- Chapin, F. S., P. A. Matson y H. A. Mooney. 2002. Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer. Nueva Cork, E. U. A. 436 pp.
- Clark, D. A., S. Brown, D. W. Kicklighter, J. Q. Chambers, J. R. Thomlinson y J. Ni. 2001. Measuring Net Production in forests: Concepts and field methods. *Ecological Applications* 11:356-370.
- COCODER. Comisión Coordinadora para el Desarrollo Rural: Subdirección Regional No. 1. 1998. Estudio de suelos de parte de la comunidad Magdalena Contreras, Delegación Magdalena Contreras, D. F. 47 pp.
- Corona, A. 2007. Actividad ureasa del suelo y la dinámica de C y N en bosques templados de México. Tesis de Licenciatura en Biología. UNAM. México. 90 p.
- Cotler, A. H. 2003. Características y manejo de suelos en ecosistemas templados de montaña. En: Conservación de ecosistemas templados de montaña en México. Sánchez O., Vega E., Peters E. y Monroy-Vilchis O. (Editores). INE-SEMARNAT. México. 315 pp.
- Del Valle-Arango, J. I. 2003. Cantidad, calidad y nutrientes reciclados por la hojarasca fina en bosques pantanosos del Pacífico sur colombiano. *Interciencia* 28: 443-449.
- Domínguez-Cabrera, G., O. A. Aguirre-Calderón, J. Jiménez-Pérez, R. Rodríguez-Laguna y J. A. Díaz-Balderas. 2009. Biomasa aérea y factores de expansión de especies arbóreas en bosques del sur de Nuevo León. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*. 15: 59-64.
- Edmonds, R. L. y G. L. D. Murray. 2002. Overstory litter inputs and nutrient returns in an old-growth temperate forest ecosystem, Olympic National Park, Washington. *Canadian Journal of Forest Research*. 32: 742-750.
- Enright, N. J. 1999. Litterfall dynamics in a mixed conifer-angiosperm forest in northern New Zeland. *Journal of Biogeography* 26: 149-157.
- Escandón, J., B. H. J. de Jong, S. Ochoa, I. March y M. A. Castillo. 1999. Evaluación de dos métodos para la estimación de biomasa arbórea a través de datos LANDSAT TM en Jusnajib La Laguna, Chiapas, México: estudio de caso. *Investigaciones Geográficas*. 40: 71-84.
- Escobar, M., M. Maass, J. Alcocer, E. Azpra, L. I. Falcón, A. Gallegos, F. J. García-Oliva, V. Jaramillo, R. Lecuanda, V. Magaña, A. Martínez-Yrísar, A. Muhlia, R. Rodríguez y J. Zavala-Hidalgo. 2008. Diversidad de procesos funcionales en los

- ecosistemas. En: Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO, México. 161-189 pp.
- Espinosa, M. I. 2005. Estimación del contenido y captura de carbono en el bosque de *Pinus hartwegii* de la cuenca alta del río Magdalena, D. F. Tesis de Licenciatura en Biología. UNAM, México. 90 pp.
- Fahey, T. J. y A. K. Knap. 2007. Primary Production: Guiding principles and standards for measurement. En: Fahey, T. J. y A. K. Knap. Principles and standards for measuring primary production. Oxford University Press, E. U. A. 268 pp.
- Fernández, E. A., F. Uribe, I. Ramírez, B. de Jesús y A. Vázquez. 2002. Evaluación del avance de la mancha urbana sobre el área natural protegida de la Cañada de los Dinamos. Gaceta Ecológica. 62: 56-67.
- Galeana, J. M. 2008. Estimación del contenido y captura potencial de carbono, su valoración económica, en la Cuenca del río Magdalena, Distrito Federal, México. Tesis de Licenciatura en Geografía. UNAM, México. 74 p.
- Gallardo, J. F., I. Santa-Regina y C. San Miguel. 1989. Ciclos biogeoquímicos en bosques de la Sierra de bejar (Salamanca, España). 1. Producción de hojarasca. Revue d' Ecologie et de Biologie du Sol 26: 35-46.
- García, R., A. Gómez, J. López-U, J. Vargas-H y W. R. Horwarth. 2004. Tree growth and $\delta^{13}C$ among populations of *Pinus greggii* Engelm. at two contrasting sites in central México. Forest Ecology and Management. 198: 237-247.
- Garza, G. 2000. Delegación Magdalena Contreras. En: La Ciudad de México en el fin del Segundo milenio. Garza, G. (Editor). Gobierno del Distrito Federal y El Colegio de México. México. 768 pp.
- Gower, S. T. 2002. Productivity of terrestrial ecosystems. En: Mooney, H. A. y J. Canadell, ed. Encyclopedia of Global Change. Vol. 2. Blackwell Scientific, Oxford, Reino Unido.
- Gower, S. T., C. J. Kucharik y J. M. Norman. 1999. Direct and indirect estimation of leaf area index, f_{APAR} , and Net Primary Production of terrestrial ecosystems. Remote Sensing of Environment. 70: 29-51.
- Grant, R. F., H. A. Margolis, A. G. Barr, T. a. Black, A. L. Dunn, P. Y. Bernier y O. Bergeron. 2009. Changes in net ecosystem productivity of boreal black spruce stands in response to changes in temperature at diurnal and seasonal time scales. Tree Physiology. 29: 1-17.

- Grigal, D. F. y P. Homann. 1994. Nitrogen mineralization, groundwater dynamics, and forest growth on a Minnesota outwash landscape. *Biogeochemistry*. 27: 171-185.
- Gundersen, P., I. Callesen, W. de Vries. 1998. Nitrate leaching in forest ecosystems is related to forest floor C/N ratios. *Environmental Pollution*. 102: 403-407.
- Gundersen, P., I. K. Schmidt y K. Raulund-Rasmussen. 2006. Leaching of nitrate from temperate forests-effects of air pollution and forest management. *Environmental Review*. 14: 1-57.
- Gundersen, P. y L. Rasmussen. 1990. Nitrification in forest soil acidification and aluminum release. *Reviews of Environmental Contamination and Toxicology* 13: 1-45.
- Gutiérrez, J. R. y W. G. Whitford. 1987. Chihuahuan deserts annuals: Importance of water and nitrogen. *Ecology*. 68: 2032-2045.
- Hofmann, G. Y M. Jenssen. 1997. Laubmassen und ihre Entwicklung in mitteleuropäischen Rotbuchenwäldern. *Beiträge für Forstwirtschaft und Landschaftsökologie*. 31: 97-103.
- INEGI. Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática, 2003. Síntesis de información geográfica del Estado de México. INEGI, México.
- INEGI. Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática, 2006. Cuaderno estadístico Delegacional. INEGI, México.
- Janzen, D. H. Y C. Vázquez-Yanes. 1991. Aspects of tropical seed ecology of relevance to management of tropical forested wildlands. En: *Rain forest regeneration and management*. Gómez-Pompa, A., T. C. Whitmore y M. Hadley (Editores). United Nations Educational Scientific and Cultural organization, Francia. 137-158 pp.
- Jenkins, J. C., D. C. Chojnacky, L. S. Heath y R. A. Birdsey. 2003. National-Scale biomass estimators for United States tree species. *Forest Science* 49: 12-35.
- Jones, H. G. 1992. *Plant and microclimate: A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology*. 2a. ed. Cambridge University Press, Inglaterra. 428 p.
- Joshi, A. B., D. R. Vann, A. H. Johnson y E. K. Miller. 2003. Nitrogen availability and forest productivity along a climosequence on Whiteface Mountain, New York. *Canadian Journal Forest Research* 33: 1880-1891.
- Joshi, A. B., D. R. Vann y A. H. Johnson. 2006. Litter quality and climate decouple nitrogen mineralization and productivity in Chilean temperate rainforest. *Soil Science Society of America Journal* 70: 153-162.

- Kaufmann, M. R. 1982. Evaluation of season, temperature, and water stress effects on stomata using leaf conductance model. *Plant physiology* 69: 1023-1026.
- Keeling, H. C. y O. L. Phillips. 2007. The global relationship between forest productivity and biomass. *Global Ecology and Biogeography*. 16: 618-631.
- Kicklighter, D. W., A. Bondeau, A. L. Schloss, J. Kaduk, A. D. McGuire, et al. 1999. Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): global pattern and differentiation by major biomes. *Global Change Biology*. 5:16-24.
- Kloeppel, B. D., M. E. Harmon y T. J. Fahey. 2007. Estimating aboveground net primary productivity in forest dominated ecosystems. En: *Principles and standards for measuring primary production*. Fahey, T. J. y A. K. Knapp (Editores). Oxford University Press, E. U. A. 63-81 pp.
- Larcher, W. 1983. *Physiological plant ecology*. Springer-Verlag. E. U. A. 513 p.
- Lauenroth, W. K. y O. E. Sala. 1992. Long-term forage production of North American shortgrass steppe. *Ecological Applications* 2: 397-403.
- LeBauer, D. S. y K. K. Treseder. 2008. Nitrogen limitation of Net Primary Productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecology* 89: 371-379.
- León, H. M. 2007. Estimación de C en suelos de bosques templados y su relación con la calidad del suelo. Tesis de Licenciatura en Biología. UNAM. México. 127 p.
- Leuschner, C., S. Voß, A. Foetzki y Y. Clases. 2006. Variation in leaf area index and stand leaf mass of European beech across gradients of soil acidity and precipitation. *Plant Ecology* 186: 247-258.
- Luyssaert, S., I. Inglima, M. Jung *et al.* 2007. CO₂ balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database. *Global Change Biology* 13: 2509-2537.
- Magill, a. H., A. D. Aber, G. M. Berntson, W. H. McDowell, K. J. Nadelhoffer, J. M. Melillo y P. Steudler. 2000. Long-term nitrogen additions and nitrogen saturation un two temperate forests. *Ecosystems* 3: 238-253.
- Matson, P. K. A. Lohse y S. J. Hall. 2002. The globalization of nitrogen deposition: Consequences for terrestrial ecosystems. *Ambio*. 31: 113-119.
- Mazari, M. 2000. Dualidad Población-Agua: Inicio del Tercer Milenio. El Colegio Nacional, México. 281 pp.
- McGuire, A. D., J. M. Melillo y L. A. Joyce. 1995. The role of nitrogen in the response of forest Net Primary Production to elevated atmospheric carbon dioxide. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 26: 473-503.

- McNulty, S. G., J. D. Aber y S. D. Newman. 1996. Nitrogen saturation in a high elevation spruce-fir stand. *Forest Ecology and Management* 84: 109-121.
- Meier, I. C., Ch. Leuschner y D. Hertel. 2005. Nutrient return with leaf litter fall in *Fagus sylvatica* forests across a soil fertility gradient. *Plant Ecology*. 177: 99-112.
- Mendoza, A. V. 2008. Estimación de biomasa aérea y almacenamiento de carbono en paisajes de bosques templados en Cofre de Perote, Veracruz. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. UNAM, México. 92 p.
- Millenium Ecosystem Assessment. 2005. Millenium Ecosystem Assessment. Current state and trends assessment. Island Press, Washington, D. C., E.U.A.
- Monges, Y. L. 2009. Calidad del agua como elemento integrador para la rehabilitación del Río Magdalena, Distrito Federal. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. UNAM. 69 p.
- Newbold, P. .J. 1967. Methods for estimating the Primary Production of forests. IBP Handbook No.2. Blackwell, Oxford, 62 pp.
- Nava, M. 2003. Los bosques de la Cuenca del río Magdalena, D. F., México. Un estudio de vegetación y fitodiversidad. Tesis de licenciatura en Biología. UNAM, México. 64 pp.
- Nave, L. E., C. S. Vogel, C. M. Gough y P. S. Curtis. 2009. Contribution of atmospheric nitrogen deposition to net primary productivity in a northern hardwood forest. *Canadian Journal of Forest Research* 39: 1108-1118.
- Newman, G. S., M. A. Arthur y R. N. Muller. 2006. Above- and Belowground net primary production in a temperate mixed deciduous forest. *Ecosystems* 9:317-329.
- Ni, J., X. Zhang y J. M. O. Scurlock. 2001. Synthesis and analysis of biomass and net primary productivity in Chinese forests. *Annals of Forest Science* 58: 351-384.
- Nieder, R. y D. K. Benbi. 2008. Carbon and nitrogen in terrestrial environment. Springer. 430 p.
- Novak, J. y M. Slodicak. 2004. Structure and acumulation of litterfall Ander Norway spruce stands in connection with thinning. *Journal of Forestry Science* 50: 101-108.
- Obieta, M. C. y J. Sarukhán. 1981. Estructura y composición de la vegetación herbácea de un bosque uniespecífico de *Pinus hartwegii*. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 41: 75-125.
- Ontiveros, D. A. 1980. Análisis físico y algunos aspectos socioeconómicos de la cuenca del río Magdalena. Tesis de Licenciatura en Geografía. UNAM, México. 113 pp.

- Ordóñez, J. A. B., B. H. J. de Jong, F. García-Oliva, F. L. Aviña, J. V. Perez, G. Guerrero, R. Martínez y O. Maser. 2008. Carbon content in vegetation, litter, and soil under 10 different land-use and land-cover classes in the Central Highlands of Michoacán, Mexico. *Forest Ecology and Management* 255: 2074-2084.
- Pastor, J., J. D. Aber, C. A. McLaugherty, J. M. Melillo. 1984. Aboveground production and N and P cycling along a nitrogen mineralization gradient on Blackhawk island, Wisconsin. *Ecology* 65: 256-268.
- Pastor, J. y W. M. Post. 1986. Influence of climate, soil moisture, and succession on forest carbon and nitrogen cycles. *Biogeochemistry* 2: 3-27.
- Pérez, C., J. J. Armesto, B. Ruthsatz. 1991. Descomposición de hojas, biomasa de raíces y características de los suelos en bosques mixtos y de coníferas y especies laurifolias en el Parque Nacional de Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 479-490.
- Perry, D. A. 1994. *Forest Ecosystems*. The Johns Hopkins University Press. Maryland, E. U. A. 649 pp.
- Pharis, R. P., H. Hellmers y E. Schuurmans. 1972. The decline and recovery of photosynthesis of ponderosa pine seedlings subjected to low, but above freezing temperatures. *Canadian Journal of Botany* 50: 1965-1970
- Polis, G. A. 1999. Why are parts of the world green? multiple factors control productivity and the distribution of the biomass. *Oikos* 86: 3-15.
- Pregitzer, K., D. R. Zak, A. J. Burton, J. A. Ashby y N. W. Macdonald. 2004. Chronic nitrate additions dramatically increase the export of carbon and nitrogen from northern hardwood ecosystems. *Biogeochemistry*. 68:179-197.
- Ramírez-Correa, J. A., C. M. Zapata-Duque, J. D. León-Peláez y M. I. González-Hernández. 2007. Caída de hojarasca y retorno de nutrientes en bosques montanos andinos de Piedras Blancas, Antioquia, Colombia. *Interciencia*. 32: 303-311.
- Reich, P. B., D. F. Grigal, J. D. Aber y S. T. Gower. 1997. Nitrogen mineralization and productivity in 50 hardwood and conifer stands on diverse soils. *Ecology*. 78: 335-347.
- Ricklefs y Miller, 2000. *Ecology*. 4ª Ed. Freeman and Company. Nueva York. E. U. A. 822 p.

- Robertson, P., D. Wendin, P. Groffman, J. Blair, E. Holland, K. Nadelhoffer y D. Harris. 1999. Carbon and nitrogen availability. En: Standard Soil Methods for long-Term Ecological Research. Robertson, P., D. Coleman, C. Blendson y P. Sollins (Editores.). Oxford University Press, E. U. A. 258-265 pp.
- Rocha-Loredo, A. G. y N. Ramírez-Marcial. 2009. Producción y descomposición de hojarasca en diferentes condiciones sucesionales del bosque de Pino-Encino en Chiapas, México. Boletín de la Sociedad Botánica de México. 84: 1-12.
- Roig, S. M. del Río, I. Cañellas y G. Montero. 2005. Litter fall in Mediterranean *Pinus pinaster* Ait. stands under different thinning regimes. Forest Ecology and Management. 206:179-190.
- Rojas, F. 2008. Consideraciones para el balance de carbono: Evaluación del movimiento de biomasa en el Parque Nacional Malinche. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. UNAM, México. 70 p.
- Runyon, J., S. N. Goward y J. M. Welles. 1994. Environmental limits on Net Primary Production and light-use efficiency across the Oregon transect. Ecological Applications. 4(2): 226-237.
- SAGARPA. Secretaria de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural Pesca y Alimentación. 2004. Plan rector de producción y conservación de la microcuenca del río Magdalena, Delegaciones Magdalena Contreras, Cuajimalpa de Morelos y Álvaro Obregón, D. F. Gobierno del Distrito Federal, México, 80 pp.
- Sandoval, I. 2010. Efecto de los hongos ectomicorrizógenos en el crecimiento y supervivencia de plántulas de *Pinus hartwegii* Lindl. y *Abies religiosa* (Kunth Schlttdl. Et Cham.): Un enfoque para la restauración de ambientes deteriorados en la Cuenca del Río Magdalena. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. UNAM. México. 99 p.
- Santa-Regina. 2001. Litter fall, decomposition and nutrient release in three semi-arid forest of the Duerobasin, Spain. Forestry. 74: 347-358.
- Santa Regina, I., Tarazona, T. 2001. Nutrient pools to the soil through organic matter and throughfall under a Scots pine plantation in the Sierra de la Demanda, Spain. European Journal of Soil Biology 37:125-133.
- Santibañez, G. 2009. Composición y estructura del bosque de *Abies religiosa* en función de la heterogeneidad ambiental y determinación de su grado de conservación en la Cuenca del río Magdalena, México, D. F. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. UNAM, México. 134 pp.

- Scurlok, J. M. O. y R. J. Olson. 2002. Terrestrial net primary productivity - A brief history and new worldwide database. *Environmental Review* 10: 91-109.
- Schimel, D. S., B. H. Braswell y W. J. Parton. 1997. Equilibration of terrestrial water, nitrogen, and carbon cycles. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94: 8280-8283.
- Schlesinger, W. H. 1997 *Biogeochemistry: An analysis of global change*. Academic Press. California. E. U. A. 588 p.
- Slodick, M., J. Novak. y J. P. Skovsgaard. 2005. Wood production, litter fall and humus accumulation in Czech thinning experiment in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst). *Forest Ecology and Management* 209: 157-166.
- Sollins, P., C. Glassman, E. A. Paul, L. K. Swanston, J. W. Heil y E. T. Elliot. 1999. Soil carbon and nitrogen: Pools and fractions. En: *Standard Soil Methods for long-Term Ecological Research*. Robertson, P., D. Coleman, C. Blendson y P. Sollins (Editores). Oxford University Press, E. U. A. 258-265 pp.
- Son, Y. y S. T. Gower. 1991. Aboveground nitrogen and phosphorus use by five plantation grown trees with different leaf longevities. *Biogeochemistry* 14: 167-191.
- Stanford, G. y S. J. Smith. 1972. Nitrogen Mineralization Potentials of Soils. *Soil Science Society of America Journal* 36: 465-472.
- Tateno, R. y H. Takeda. 2003. Forest structure and tree species distribution in relation to topography-mediated heterogeneity of soil nitrogen and Light in floor. *Ecological Research* 18: 559-571.
- Tateno, R., T. Hishi y H. Takeda. 2004. Above and belowground biomass and net primary production in a cool-temperate deciduous forest in relation to topographical changes in soil nitrogen. *Forest Ecology and Management* 193: 297-306.
- Technicon Industrial Systems. 1977. Technicon Industrial Method No. 329/74 W/B. Individual/simultaneous determination of nitrogen and/or phosphorous in BD acid digestion. Technicon industrial System. E. U. A.
- Tilman, D. 1989. Competition, nutrient reduction, and the competitive neighbourhood of a bunchgrass. *Functional Ecology* 3:215-219.
- Toledo, V. M. y M. J. Ordóñez. 1998. El panorama de la biodiversidad de México: una revisión de los hábitats terrestres. En: *Diversidad biológica de México: orígenes*

- y distribución. Ramamoorthy, T.O., R. Bye, A. Lot y J. Fa. (Editores). Instituto de Biología. UNAM, México. 739-755 pp.
- Van Cleave, K. W., L. K. Oliver, P. Schlentner, L. A. Viereck y C. T. Dyrness. 1983. Productivity and nutrient cycling in taiga forest ecosystem. *Canadian Journal of Forest Research* 13: 747-766.
- Van Cleave, K., W. C. Oechel y J. L. Hom. 1990 Response of black spruce (*Picea mariana*) ecosystems to soil temperature modification in interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research* 20: 1530-1535.
- Villers, L., L. García y J. López. 1998. Evaluación de los bosques templados en México: una aplicación en el parque Nacional Nevado de Toluca. *Investigaciones Geográficas Boletín*. 36: 7-19
- Vitousek, P. M. 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist* 119: 553-572.
- Vitousek, P. M, J. R. Gozg, C. C. Grier, J. M. Melillo y W. A. Reiners. 1982. A comparative analysis of potential nitrification and nitrate mobility in forest ecosystems. *Ecological Monographs* 52: 155-177.
- Vitousek, P. M. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forest. *Ecology* 65: 285-298.
- Vitousek, P. M., P. R. Elrich, A. H. Elrich y P. A. Matson. 1986. Human appropriation of the products of photosynthesis. *Bioscience* 36: 368-373.
- Vitousek, P. M. y R. W. Howarth. 1991. Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur). *Biogeochemistry* 13: 87-115
- Waring, R. H. y S. W. Running. 1998. *Forest ecosystems: analysis at multiple scales*. Academic Press, E. U. A.
- Whittaker, R. y G. Likens. 1973. Carbon in the biota. Pages 281–302 in G. Wood-well and E. Pecan, editors. *Carbon and the biosphere*. CONF 720510. National Technical Information Service, Washington, D.C.
- Wright, J. 1996. Plant species diversity and ecosystem functioning in tropical forests. En *Biodiversity and Ecosystem Processes in Tropical Forests*. Orians, G. H., Dirzo, R. y Cushman, J. H. (Eds.). Springer. Berlín, Alemania. pp.12-31.
- Zapata, C. M., J. A. Ramírez, J. D. León, M. I. González. 2007. Producción de hojarasca fina en boques altoandinos de Antioquia, Colombia. *Revista Facultad Nacional de Agronomía, Medellín* 60: 3771-3784.