



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

---

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Centro de Investigaciones en Ecosistemas

“Flujos de N y P en la hojarasca de una Selva  
Baja Caducifolia, en Chamela Jalisco”

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
(Biología Ambiental)

P R E S E N T A

Guillermo Nicolás Murray Tortarolo

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Víctor Jaramillo Luque**

**COMITÉ TUTOR: Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez  
Dra. Angelina Martínez Yrizar**

MÉXICO, D.F.

Septiembre, 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.

Dr. Isidro Ávila Martínez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
P r e s e n t e

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 27 de junio del 2011, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del alumno **Murray Tortarolo Guillermo Nicolás** con número de cuenta **407013227** con la tesis titulada: **"Flujo de N y P en la hojarasca de la selva baja caducifolia de Chamela, México"** bajo la dirección del Dr. Víctor Joaquín Jaramillo Luque.

Presidente:	Dr. José Manuel Maass Moreno
Vocal:	Dra. Rosa Irma Trejo Vázquez
Secretario:	Dra. Angelina Martínez Yrizar
Suplente:	Dra. Mayra Elena Gavito Pardo
Suplente:	Dr. Fco. Javier Álvarez Sánchez

Sin otro particular, quedo de usted.

**Atentamente**  
**"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"**  
Cd. Universitaria, D.F. a, 2 de agosto del 2011

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

## **AGRADECIMIENTOS**

En primer lugar quiero agradecer al Posgrado en Ciencias Biológicas por brindarme el espacio, los tutores, los recursos y demás para una excelsa formación durante mi maestría. Adicionalmente quiero agradecer a la UNAM, mi alma máter y en particular al Centro de Investigaciones en Ecosistemas (CIEco) por todos los cursos indispensables para mi desarrollo en el ámbito académico, por las instalaciones de primera calidad y por ser una la institución de vanguardia en la investigación mexicana.

En segundo lugar quiero agradecer a Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico (beca de manutención) durante mi formación (CVU 345859. Así mismo agradezco al proyecto “Análisis de la Vulnerabilidad del Socio-Ecosistema del Bosque Tropical Seco al Cambio Global en la Región de Chamela, Jalisco”, número CONACYT 83441, por el apoyo económico y académico.

Manifiesto mi especial agradecimiento al Dr. Víctor Jaramillo Luque, por el asesoramiento, instrucción, amistad y confianza durante el desarrollo de todo este trabajo. Así mismo agradezco a mi comité tutorial la Dra. Angelina Martínez Yrizar y el Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez por todos los valiosos comentarios, sugerencias y por el profundo interés en mi trabajo y desarrollo académico y personal.

Agradezco también a Enrique Solís por brindarme sus datos de suelo, que permitieron profundizar los análisis y el desarrollo de la investigación. Este trabajo hubiera sido imposible sin la ayuda de los técnicos y auxiliares en él involucrados, en especial agradezco a Salvador Araiza y a Abel Verduzco por el trabajo de campo, a Maribel Nava por el apoyo en el trabajo de laboratorio, a Raúl Ahedo, Heberto Ferreira y Alberto Valencia por apoyo técnico diverso durante mi programa de estudios y al personal de la Estación de Biología Chamela por su apoyo logístico.

## **DEDICATORIA**

Este trabajo está dedicado a Víctor, quien ha sido un verdadero mentor y la piedra angular en mi formación. Has sido una guía profunda en mi formación académica, pero te estoy más agradecido por tu cariño y enseñanzas a tono personal. Tu confianza, empuje e impulso, todos tus consejos y todas las charlas de mil y un temas son cosas que nunca voy a olvidar. Desde lo profundo de mi ser, GRACIAS.

Quiero agradecer profundamente a mi familia por su amor. Mamá por tus ricas comidas, tu apoyo, el aguantar mis humores, tu interés en todo lo que hago (hasta me coleccionabas notas de periódico de ciencia), tus abrazos y en especial por amarme por lo que soy. Papá gracias por todos tus sabios consejos, por inculcarme el amor al conocimiento y a la ciencia, por todas las charlas de filosofía, gracias por tu amor y por tu apoyo. Hermanita gracias por todas las risas, por las tonterías, por las lecciones de vida que me has enseñado, por acompañarme en toda la vida, por tu amor y cariño a pesar de todo. A mi Emi, quien espero que algún día lea esta tesis, tu existencia ha cambiado mi vida para siempre. Y a todos los demás por venir.

Gracias a mis hermanos del alma Adrián, Bárbara, Diego y Alexis por los miles de buenos ratos que he pasado con ustedes, por las charlas profundas, las risas, el apoyo, los consejos, las tonterías. Ustedes son mis ángeles. En general gracias a todos mis amigos, los de la secu, prepa, la carrera, los de toda la vida. Agradezco también a Mariana por sus ricas comidas, charlas, consejos y todo el enorme cariño que me has brindado. A todos los CIEcosos por los buenos ratos, ha sido una etapa increíble de mi vida, en especial a Fabi (la Flaca) por compartir a mi lado estos dos años –y aguantarme-, espero que no extrañes demasiado los bombones.

A todos aquellos que no puedo mencionar, por razones que ellos comprenden. Su amor es la guía de mi vida, no se que haría sin ustedes. Los quiero mucho compañeros.

Finalmente le agradezco a Dios por su guía en mi vida y por ser la fuente más importante de amor incondicional que existe.

## ÍNDICE

<b>RESUMEN</b>	<b>6</b>
<b>ABSTRACT</b>	<b>8</b>
<b>INTRODUCCION</b>	<b>10</b>
<i>El flujo de nutrientes en la hojarasca</i>	10
<i>Controladores de la productividad y calidad de la hojarasca</i>	12
<i>El flujo de nutrientes en la hojarasca del bosque tropical seco</i>	18
<i>Bosque tropical seco: heterogeneidad intrínseca y el papel del fósforo</i>	19
<i>Estudios de largo plazo y la dinámica de nutrientes en los ecosistemas</i>	21
<b>OBJETIVOS</b>	<b>22</b>
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b>	<b>24</b>
<i>Descripción del sitio de estudio</i>	24
<i>Recolección de muestras</i>	26
<i>Análisis químico</i>	26
<i>Cálculo de los flujos de hojarasca</i>	27
<i>Análisis de datos</i>	27
<b>RESULTADOS</b>	<b>30</b>
<i>Tendencias generales</i>	30
<i>Tendencias temporales</i>	30
<i>Tendencias espaciales</i>	36
<i>Tendencias espacio-temporales</i>	39
<i>Variación topográfica</i>	41
<b>DISCUSIÓN</b>	<b>44</b>
<b>CONCLUSIONES</b>	<b>54</b>
<b>REFERENCIAS</b>	<b>55</b>

## RESUMEN

La producción de hojarasca es uno de los flujos de materia orgánica y nutrientes más importantes en los ecosistemas. Es una de las principales vías de interconexión entre la vegetación y el suelo, especialmente en la circulación de elementos como el nitrógeno (N) y el fósforo (P). Adicionalmente, este flujo se relaciona con el tipo de vegetación, la disponibilidad de agua, energía y nutrientes, factores que determinan la concentración de elementos contenidos en la hojarasca.

A escala global se ha observado que los controladores físicos más importantes de los flujos de nutrientes en la hojarasca son el clima (i.e. la temperatura y especialmente la precipitación) y el suelo (i.e. la disponibilidad de elementos minerales). A escala ecosistémica, la reabsorción de nutrientes por parte de la vegetación, la estacionalidad climática y la topografía pueden tener un rol relevante, por lo que el flujo de nutrientes en la hojarasca se modifica con la heterogeneidad ambiental.

La heterogeneidad ambiental (i.e. espacial y temporal) es particularmente importante en el bosque tropical seco (BTS), donde genera un mosaico en el funcionamiento biogeoquímico del ecosistema. El impacto de la heterogeneidad sobre estos flujos sólo se puede comprender en amplias escalas espaciales (e.g. a nivel de cuencas) y temporales (en el largo plazo, e.g. 10 años).

El objetivo de este trabajo fue cuantificar la variación en el largo plazo de las concentraciones y los flujos de N y P en la hojarasca, en cinco cuencas del BTS de Chamela y en función de la variabilidad de la precipitación, como expresiones de la heterogeneidad ambiental.

Las muestras de hojarasca se colectaron en la Estación de Biología de Chamela de la UNAM ubicada en la costa del Pacífico en Jalisco, México, como parte de un proyecto de largo plazo que se ha desarrollado en la Estación desde la década de 1980. El clima dominante es  $Aw_0i$  (el más seco de los tipos sub-húmedos); la precipitación promedio es de 780 mm. Se ubicaron siete sitios de estudio: cinco en la parte media de cinco cuencas pequeñas, y dos más en la partes alta y baja de una de ellas. La hojarasca se colectó mensualmente en 24 trampas de hojarasca por sitio, pero para el análisis químico (método Kjeldahl previa digestión ácida) se crearon mezclas combinadas de cuatro meses, que corresponden cada una a la estación de lluvias, de transición y de sequía. Las muestras consideradas en este estudio corresponden al período de 1995 a 2004. Para entender la dinámica de estos elementos en la hojarasca, se

establecieron las relaciones entre las concentraciones y los flujos con distintas mediciones de la precipitación acumulada (e.g. estacional y anual) y la disponibilidad de nutrientes en el suelo. Se calcularon las tendencias de las variaciones temporales de las concentraciones y flujos y la eficiencia de uso de nutrientes (EUN) en todos los sitios y a diferentes escalas temporales.

Los resultados mostraron que la variación en la cantidad y en la distribución estacional de la lluvia tiene poca influencia sobre el reciclado del N en la hojarasca y que la disponibilidad de N en el suelo no se relaciona con la concentración en la hojarasca. Las evidencias previas en el sitio de estudio, los patrones anuales de las concentraciones, los flujos estacionales y la EUN sugieren que la circulación de N responde a la producción de hojarasca y su variación y que lo hace de manera similar en todos los años y en todos los sitios. En otras palabras, una vez que inician las lluvias, los procesos de circulación y uso de N por parte de la vegetación se activan, independientemente de la cantidad de agua que haya entrado al ecosistema y son similares año con año.

En contraste, la circulación de P en la hojarasca del BTS de Chamela depende de la temporalidad de la precipitación y, en segundo lugar, de la disponibilidad del elemento en el suelo. Trabajos previos en el sitio de estudio y en otros BTS han mostrado que este control dual opera a distintas escalas y en distintos procesos (e.g. en la composición química de las hojas, en la descomposición del mantillo), lo que sugiere que este elemento juega un papel determinante en la dinámica biogeoquímica del BTS.



## ABSTRACT

Litterfall is one of the fundamental ecosystem fluxes because it represents a pathway between the vegetation and the soil, particularly for nutrients such as nitrogen (N) and phosphorus (P). Additionally, the flux is linked to the vegetation type and the availability of water, energy and nutrients, factors that ultimately control element concentrations in litterfall.

At the global scale, litterfall is controlled by climate (i.e. temperature and particularly precipitation) and soil (i.e. nutrient availability); while at the ecosystem scale nutrient resorption, climate seasonality and topography may have a relevant role. This implies that litterfall quality is greatly modified by environmental heterogeneity.

Environmental heterogeneity (i.e. spatial and temporal) is notorious in tropical dry forest (TDF), where it generates a mosaic of biogeochemical function in the ecosystem. The impact of this heterogeneity on litterfall nutrient fluxes can only be understood at large temporal and spatial scales (e.g. watershed level and in the long-term).

The objective of this work was to quantify the long-term variation in litterfall N and P concentrations and fluxes in five small watersheds in the TDF of Chamela as a function of variability in rainfall as an expression of environmental heterogeneity.

All samples were collected at Estación de Biología de Chamela of UNAM, located in the Mexican Pacific Coast, as part of a long-term research project conducted since the 1980s. The climate is Aw<sub>0</sub>i (the driest of the sub-humid types) with a mean precipitation of 780 mm. The study took place in seven sites located as follow: five in the mid-slope of each of the small watersheds, and two more at the hilltop and bottom of one of them. Litterfall was collected on a monthly basis with 24 traps located at each site. For chemical analyses (Kjeldahl method with a previous acid digestion), samples were mixed according to seasonality of rainfall in three four-month periods: rainy, transition and dry. Samples for this study spanned the period from 1995 to 2004. To understand the litterfall nutrient dynamics, concentrations and fluxes were related to different types of precipitation (e.g. annual and seasonal) and the availability of nutrients in soil. Also, temporal patterns in litterfall concentrations and fluxes and nutrient use efficiency (NUE) were calculated for all sites at different temporal scales.

Results showed that rainfall variation and distribution had little effect on N circulation in litterfall. Also, soil N did not correlate with litterfall N concentrations or fluxes. Previous

evidence at the site, the annual patterns in concentrations and fluxes, and NUE all suggest that N circulation is only linked to inter-annual litterfall variability. Such relationship does not change between years despite variation in the amount of rain. In other words, once the rainy season has started, N circulation processes and N use mechanisms by the vegetation activate independently of the amount of water that enters the ecosystem and occurs similarly from year to year.

In contrast, P circulation in the Chamela TDF depends firstly on precipitation seasonality and secondly on P availability in the soil. Previous studies at the site and the evidence from other TDF show that this dual control works at different scales and affects different processes (e.g. chemical composition of leaves, decomposition speed), which suggest that P plays a determinant role in biogeochemical dynamics of TDF.

## Introducción

### *El flujo de nutrientes en la hojarasca*

La producción de hojarasca es uno de los flujos fundamentales de todos los ecosistemas terrestres y representa, junto con la producción de raíces finas y la transferencia de carbohidratos a los complejos micorrízicos, la principal interconexión entre la vegetación y el suelo (Aerts & Chapin, 2000; Chapin *et al.*, 2003). La hojarasca está compuesta no sólo por hojas, sino por tallos, flores, frutos y diferentes materiales leñosos provenientes de las plantas; pero suelen ser las hojas el componente más abundante de la producción anual —68-73% en el bosque tropical seco, 61-66 en bosques tropicales húmedos (Jordan, 1983) y 49.1% en bosques templados— (Martínez-Yrizar, 1995; Gosz *et al.*, 1972, respectivamente).

Desde una perspectiva general, la caída de hojarasca está relacionada con la energía, los nutrientes y el agua —los tres flujos ecosistémicos principales—. Desde el enfoque energético, la producción de hojarasca representa el principal flujo de la productividad primaria neta (PPN) de la vegetación al suelo (Schlesinger, 1997) y es, junto con el recambio de raíces finas, un ingreso de carbono (C) primordial para este último (Singh & Singh., 1993; Schlesinger, 1997), especialmente en ecosistemas maduros o “dinámicamente estables”. Adicionalmente, se ha utilizado a la caída de hojarasca como un índice de la producción primaria aérea neta, pues una alta proporción del C que se fija en la fotosíntesis se utiliza en la producción de tejido foliar (Villar & Merino, 2001) que eventualmente es tirado por las plantas.

Desde el enfoque biogeoquímico, la producción de hojarasca se define como una tasa de pérdida de elementos de la vegetación (Aerts & Chapin, 2000), pues, aunque las hojas, flores y frutos representan una pequeña proporción de la biomasa total de las plantas leñosas, éstas asignan gran parte de los nutrientes a su producción. Por ejemplo, de acuerdo con Schlesinger (1997) dicha asignación puede llegar a ser hasta 71% de nitrógeno (N), 65% de fósforo (P) y 68% en promedio de potasio (K), calcio (Ca) y magnesio (Mg) en un bosque templado. Por esta razón se considera que la caída de hojarasca puede significar la principal vía de regreso de nutrientes al suelo. Este flujo es especialmente importante para la circulación N y P (Chapin *et al.*, 2003), nutrientes que mayormente limitan la productividad primaria neta a nivel global (Vitousek & Howarth, 1991).

En términos de su relación con el ciclo hidrológico, las hojas son el componente de la vegetación más sensible a la pérdida de agua (Larcher, 1983), lo que explica la mayor caída de hojas durante la época seca en los bosques tropicales y en invierno en los bosques templados. En ese sentido, las particularidades climáticas de cada ecosistema generan dos grandes sub-grupos, según la fenología y la caída de hojarasca: ecosistemas perennes y deciduos, con diferentes variedades intermedias. En los perennes, la hojarasca representa una entrada más o menos constante de energía y nutrientes al suelo a lo largo del año –aunque en algunos bosques tropicales húmedos, también se puede presentar un pulso de caída en los meses de menor precipitación, que es simultáneamente reemplazado por una nueva producción de follaje (Sánchez & Álvarez, 1995)- . En contraste, la caída de hojarasca ocurre en poco tiempo en los deciduos, por lo que puede significar una entrada de nutrientes “en paquete” al suelo. Adicionalmente, en los ecosistemas secos (e.g. el bosque tropical seco), el agua suele ser el factor que limita a la producción, determinando la mayoría de los procesos ecosistémicos (e.g. la descomposición, la producción de plántulas) (Maass & Burgos, 2011) y entre ellos la producción total de hojarasca.

En los bosques tropicales a nivel global, la producción de hojarasca guarda no sólo una fuerte relación lineal y positiva con la precipitación media anual (Vitousek, 1984), sino que, en aquellos con una marcada estacionalidad en la precipitación, la caída de hojarasca se concentra al inicio de la época seca (Murphy & Lugo, 1986; Martínez-Yrizar, 1995).

Los nutrientes contenidos en la hojarasca determinan su calidad (de aquí en adelante entendida como la concentración de nutrientes en la misma) y el flujo ecosistémico -sus dos componentes fundamentales-. Por calidad se entiende la concentración y proporción de nutrientes en la hojarasca y la concentración de compuestos como lignina, celulosa y hemicelulosa, entre otros (Schlesinger, 1997), factores que finalmente determinan la velocidad de descomposición del mantillo (MacLean & Wein, 1978; Melillo *et al.*, 1982; Martínez-Yrizar *et al.* 2007). Cuando la concentración de elementos se multiplica por la producción (masa total de hojarasca) se obtiene el flujo, que representa la cantidad total de nutrientes que se circulan en el ecosistema por esta vía (Simmons, 2006). Ambos componentes responden a factores distintos. La calidad de la hojarasca es el resultante de procesos ecofisiológicos y representa aquellos componentes o compuestos que la planta no retiene en sus tejidos una vez que otros se reabsorben luego de llevar a cabo su metabolismo

(Killingbeck, 1996). Los flujos también pueden responder a los controles de la calidad, pero como involucran a la producción primaria, están determinados por procesos que controlan a esta última (Chapin *et al.*, 2002).

### *Controladores de la producción y calidad de la hojarasca*

Para entender los posibles controladores de un proceso ecológico es necesario definir la escala a la que ocurre (Chapin *et al.*, 2002). La caída de hojarasca y el flujo de nutrientes contenidos en ésta pueden estudiarse en dos escalas: la global y la ecosistémica. En la primera, se ha visto que los controladores más importantes son el clima y el suelo; mientras que en la segunda, la reabsorción de nutrientes por parte de la vegetación, la estacionalidad climática, la topografía y la herbivoría pueden tener un rol más importante. Es fundamental denotar que cada uno de estos controladores puede afectar de manera diferente a la calidad y la producción de hojarasca.

A escala global, Lonsdale (1988) encontró que la caída total de hojarasca disminuye asintóticamente con la latitud y aumenta proporcionalmente con la precipitación. Vitousek (1984) demostró que la producción de hojarasca en bosques tropicales aumenta proporcionalmente con respecto a un factor que incluye la temperatura y la precipitación. En general, la cantidad de precipitación ha sido el mejor predictor para la producción de hojarasca a nivel global (Vitousek, 1984).

El segundo controlador sobre la producción de hojarasca a este nivel es la calidad del suelo. En los bosques tropicales húmedos se ha visto que, al eliminar el factor climático, las diferencias en la producción de hojarasca entre sitios depende del tipo de suelo (Chave *et al.*, 2010). Vitousek (1984) también sugirió el posible papel del P del suelo como controlador de la producción de hojarasca en bosques tropicales húmedos del Neotrópico.

Cuando se analizan las relaciones entre la calidad de la hojarasca (i.e. relaciones estequiométricas) y distintas variables ambientales a nivel global, existen diversas evidencias acerca de si es el clima o el suelo el principal controlador. McGroddy *et al.* (2004) encontraron que la concentración de nutrientes en la hojarasca, en particular el cociente N:P, guarda una relación negativa y asintótica con la latitud, incrementándose el cociente en los trópicos y disminuyendo hacia una asíntota alrededor de los 40° de latitud. Dichos autores mencionan que los ecosistemas tropicales suelen tener una menor concentración de P en

relación a N, comparados con su contraparte templada. Este patrón también fue observado por Reich & Oleksyn (2004) y por Hedin (2004) en hojas vivas.

Por otro lado, Vogt *et al.* (1986) no encontraron una relación entre la latitud y la calidad de la hojarasca cuando analizaron los datos globales por separado, pero sí cuando hicieron el análisis por biomas. Estos autores, además de Chapin (1980) y Aerts & Chapin (2000), argumentan que el suelo tiene un papel fundamental como controlador de la calidad de los residuos vegetales. Existen otros estudios que muestran una relación positiva entre la disponibilidad de nutrientes en el suelo y su concentración en la hojarasca (Silver, 1994; Binkley & Giardina, 1998; Wood *et al.*, 2006). Estos trabajos se llevaron a cabo en ecosistemas con condiciones ambientales contrastantes, lo que fortalece el argumento de que el suelo es un controlador importante de la calidad.

La evidencia sugiere entonces que, el flujo de nutrientes en la hojarasca a nivel global está controlado principalmente por el clima, vía la fuerte relación positiva entre la precipitación y la productividad, y en segundo lugar por el suelo o las condiciones edáficas, a través del control que ejerce la fertilidad sobre la calidad de la hojarasca. No obstante, la jerarquía de los controladores puede variar cuando se analiza un sitio en particular.

Uno de los procesos que se han utilizado para comparar la circulación de nutrientes en distintos ecosistemas ha sido la eficiencia de uso de nutrientes (EUN). La propuesta original fue desarrollada por Chapin (1980) quien sugirió que especies que crecen en hábitats pobres en nutrientes debían ser más eficientes en el uso de los mismos, que aquellas que crecen en sitios con mayor fertilidad. Vitousek (1982) utilizó esta idea como un indicador de procesos que suceden a nivel ecosistémico y así comparó distintos ecosistemas en función de tres ámbitos de variación: el suelo, la precipitación y el tipo de nutriente. La EUN según la definición de este autor y otros posteriores (Chapin *et al.*, 2002) es la biomasa anual de la hojarasca (utilizada como un aproximado de la producción primaria neta) dividida entre el flujo de nutrientes. En otras palabras, es un cociente que pondera la producción de cada sitio entre el estatus nutrimental de la vegetación, lo que permite comparar diversos ecosistemas. Vitousek (1982) encontró que el patrón observado a nivel de especie también se cumplía entre ecosistemas, y que los ecosistemas ubicados en lugares infértiles circulaban más eficientemente sus nutrientes.

Cuando se analizan los patrones de caída de hojarasca a nivel de ecosistema, se deben tomar en cuenta otros procesos –mencionados anteriormente–, que suceden en una escala espacio-temporal menor. En primer lugar, se encuentra la reabsorción de nutrientes por parte de la vegetación. La misma se define como un flujo de retorno de nutrientes de las hojas senescentes a la planta; básicamente son nutrientes que la planta retiene y que no circulan en la hojarasca; considerada como un mecanismo de conservación de nutrientes. De esta forma, la reabsorción determina la proporción de los elementos que regresan al suelo en la hojarasca. Por ejemplo, Aerts (1996) encontró que las plantas perennes reabsorben en promedio 50% de N y 52% de P foliar, lo que implica que la concentración de los mismos en la hojarasca representa la mitad que en las hojas verdes.

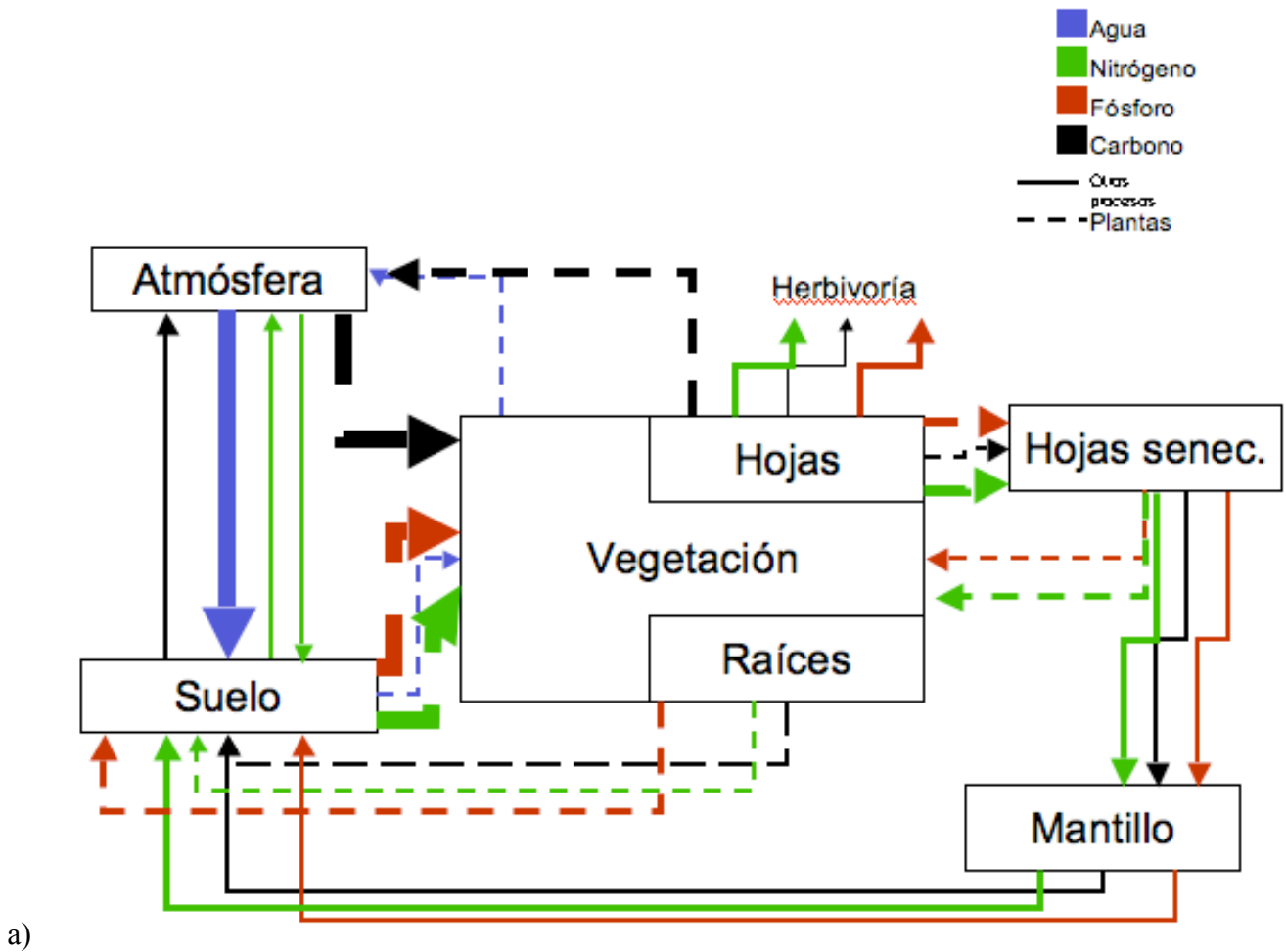
En segundo lugar, se encuentra la estacionalidad climática. Distintos estudios han mostrado que la producción de hojarasca está correlacionada con la estacionalidad de la precipitación. Esto es cierto aún en bosques tropicales húmedos, relativamente más estables en términos de la distribución temporal de la lluvia en el año (e.g. Chave *et al.*, 2010), así como en ecosistemas con una estacionalidad en la precipitación mucho más marcada, como en los bosques tropicales secos (Martinez-Yrizar, 1995; Jaramillo *et al.*, 2011).

Otro controlador ecosistémico importante es la topografía. El efecto de la topografía sobre la circulación de nutrientes se da principalmente debido a cambios en la estructura del suelo según la relación de éste con el flujo de agua (Amunson & Jenny, 1997). Características como la pendiente, la orientación de la ladera y la ubicación relativa de los sitios, afectan propiedades del suelo como su profundidad, textura y composición mineralógica (Chapin *et al.*, 2002). En ese sentido, los sitios de deposición de sedimentos (partes bajas en el relieve y planicies de inundación) tienden a acumular nutrientes y humedad, lo que suele favorecer la productividad primaria y aumentar la concentración de los nutrientes en las hojas (Chapin *et al.*, 2002).

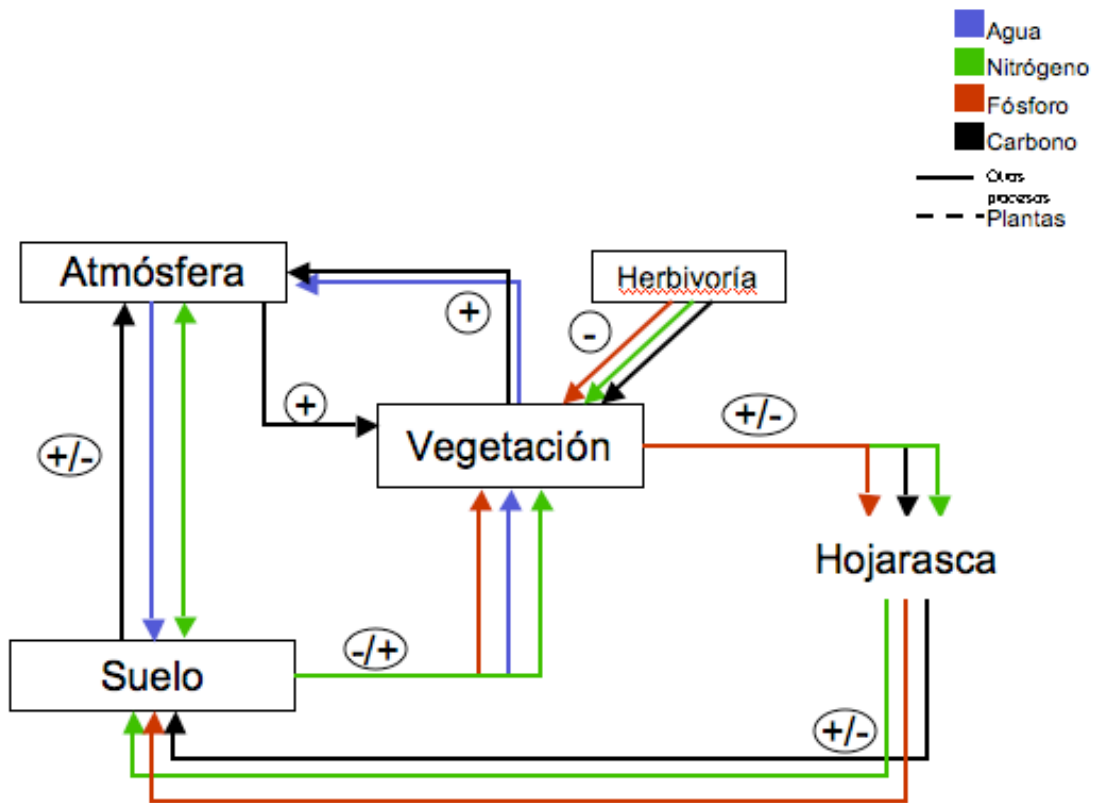
Un controlador ecosistémico de tipo biótico es la herbivoría. Los herbívoros consumen una proporción relativamente pequeña de la producción primaria (1-10%) de casi todos los ecosistemas; sin embargo, pueden tener grandes efectos sobre los presupuestos nutrimentales de la vegetación pues remueven directamente los nutrientes de las hojas vivas (Chapin *et al.*, 2002). En ese sentido, el costo para una planta al perder una hoja por herbivoría puede ser hasta el doble en términos de N y P, que el de tirar una hoja senescente.

Si bien otros procesos ecosistémicos, como la descomposición del mantillo, la mineralización microbiana o el recambio de raíces finas, pueden afectar las tasas de flujo de nutrientes en un ecosistema, la escala espacio-temporal a la que éstos operan es menor y sus efectos no son necesariamente evidentes en el flujo de nutrientes en la hojarasca en escalas de espacio y tiempo mayores (Fig. 1a).

En resumen, el flujo de nutrientes en la hojarasca a escala ecosistémica estará principalmente determinado por: 1) la precipitación, especialmente en términos de la cantidad y estacionalidad de la misma; 2) el sustrato, donde resalta la variación en la fertilidad del suelo debida al paisaje y la topografía; 3) la vegetación, vía la reabsorción de nutrientes y 4) la herbivoría (Fig. 1b).







b)

Figura 1: a) Esquema conceptual de los almacenes y flujos de elementos y agua en un ecosistema. Las cajas representan almacenes, las flechas flujos, el color representa el elemento o el agua, el tamaño la magnitud y el tipo de flecha el controlador principal; b) Esquema conceptual de los principales controladores de la calidad y la cantidad de la hojarasca, y sus influencias. Las cajas representan controladores y las flechas influencias, el color es el elemento o el agua. Los símbolos señalan el tipo de influencia entre los componentes.

### *El flujo de nutrientes en la hojarasca del bosque tropical seco*

En la actualidad se está dando mayor importancia a aumentar nuestra comprensión de los procesos ecosistémicos, en especial en función de los cambios previsibles en los regímenes de precipitación y temperatura a nivel regional y global (IPCC, 2007). En este contexto, la búsqueda de patrones que relacionen características climáticas, florísticas y biogeoquímicas se ha convertido en una actividad importante dentro del ámbito de la investigación ecológica actual (Hedin, 2004; McGroddy *et al.*, 2004; Reich & Oleksyn, 2004; Townsend *et al.*, 2007).

Vitousek (1982) argumenta que la producción y la calidad de la hojarasca es una propiedad colectiva de todos los individuos de las diferentes especies que ocurren en un lugar determinado; o bien, un reflejo de procesos que suceden a nivel ecosistémico. Al cuantificar el flujo a dicha escala, es posible comparar sitios de diversas partes del mundo y así comprender cómo factores abióticos (temperatura, precipitación y tipo de suelo) o bióticos (micorrizas, herbivoría, composición de especies) afectan la circulación de nutrientes por parte de la vegetación.

En general, se conoce más del funcionamiento de los ecosistemas templados frente a su contraparte tropical (Chapin *et al.*, 2002), aunque actualmente la investigación en este tipo de ecosistemas va en aumento. Dentro de los bosques tropicales, la mayor parte del esfuerzo por entender patrones y procesos se ha centrado en los bosques húmedos (e.g., Songwe *et al.*, 1981; Vitousek & Sanford, 1986; Veneklaas 1991; Palma *et al.*, 1998) con un menor número de trabajos en los bosques secos (BTS) (e.g. Bullock *et al.*, 1995; Dirzo *et al.*, 2011). Dentro de los ecosistemas secos, de los componentes de la productividad primaria neta, la producción de hojarasca ha sido el proceso más estudiado (Clark *et al.*, 2001). Por el contrario, el estudio de los procesos que controlan los elementos que circulan en la hojarasca ha sido explorado en menor medida y la mayoría de los trabajos se han realizado en México en los bosques secos de Chamela, Jalisco (Jaramillo & Sanford, 1995; Díaz, 1997; Campo, 2001), y más recientemente en los bosques secos de Huautla, Morelos, (Saynes *et al.*, 2005) y de la Península de Yucatán, México (Read & Lawrence, 2003; Campo & Dirzo 2003).

En términos de los posibles controladores del flujo de nutrientes en la hojarasca en el BTS, se sabe que la variación en su producción está ligada a la variación en la distribución de la lluvia durante cada ciclo anual (Martínez-Yrizar *et al.*, 1995) y que la producción y la precipitación guardan una relación lineal y positiva. Adicionalmente, estudios recientes

sugieren que la disponibilidad de elementos en el suelo tiene un efecto complementario al del agua, como controlador de la química de la hojas y de la reabsorción (Rentería & Jaramillo, 2011); en especial, se ha sugerido que cuando se elimina la limitación hídrica, el P disponible puede fungir como limitante para el crecimiento vegetal (Rentería & Jaramillo, 2011).

Algunos estudios en el BTS han demostrado que existe una relación entre el P disponible del suelo y la concentración de P en la hojarasca (Wood *et al.*, 2006; Jara *et al.*, 2009). Los mismos demuestran que en el caso de N, pese a su importancia como factor limitante en muchos otros ecosistemas, no existe una relación clara entre la disponibilidad de este elemento en el suelo y su concentración en la hojarasca.

La reabsorción de N y P, uno de los determinantes de la concentración de estos nutrientes en la hojarasca, ha sido medida como eficiencia de reabsorción en el BTS por Rentería *et al.* (2005) y Nardoto *et al.* (2006). Estos autores encontraron valores entre 43-66% para el caso del bosque seco de Chamela en México y de 33-76% en el Cerrado en Brasil. Esto implica que la concentración de nutrientes de la hojarasca en el BTS debe de representar aproximadamente entre 20-60% de lo contenido en las hojas verdes. De acuerdo con Kobe *et al.* (2005) la eficiencia en la reabsorción y la variación inter-específica en estos valores, están íntimamente ligadas con el estatus de los nutrientes en las hojas verdes, pero el controlador de dicho estatus no es mencionado por los autores.

El efecto que tiene la topografía sobre la circulación de nutrientes en el BTS ha sido abordado en distintos estudios. Raghubanshi (1992) encontró que el contenido total de C, N y P en el suelo aumentó en las partes bajas de una cuenca, pero que el cociente entre las formas orgánicas e inorgánicas era menor en dicha zona. Asimismo, observó un aumento en las tasas de mineralización en las partes bajas de la cuenca. Por otro lado, Martínez-Yrizar *et al.* (1996) también encontraron que la productividad primaria neta aumentaba de la parte alta a la parte baja de una cuenca.

La pérdida por herbivoría en los BTS representa aproximadamente el 15% de la productividad primaria neta (Coley & Barone, 1996), aunque los valores pueden ser más bajos, como el 6.7% reportado para el caso de Chamela, México (Filip *et al.*, 1995). Además, se sabe que los valores de consumo diario son mayores al inicio de la estación lluviosa y que decrecen conforme avanza la temporada de crecimiento (Dirzo & Dominguez, 2002). De

hecho, la tasa de defoliación por herbivoría al inicio de dicha estación puede llegar a ser hasta tres veces mayor que la que se registra hacia el final (Filip et al., 1995).

#### *El bosque tropical seco: heterogeneidad intrínseca y el papel del fósforo*

De acuerdo con la propuesta original de Jenny (1941), la heterogeneidad del suelo en un ecosistema está dada por cinco factores: clima, organismos, material parental, topografía y tiempo. El BTS ocurre en regiones con características particulares: 1) clima con alta variabilidad y estacionalidad de la precipitación (Murphy & Lugo, 1986; Songwe *et al.*, 1988; Cavalier *et al.*, 1999); 2) topografía con alta heterogeneidad, que se refleja en distintos patrones biogeoquímicos (Díaz 1997; Read & Lawrence, 2003; Rentería *et al.*, 2005; Anaya 2007) y en alta diversidad beta de la vegetación (Durán *et al.*, 2002; Durán *et al.*, 2006) y 3) la existencia de mecanismos biológicos asociados a la conservación y circulación del fósforo (Singh & Singh, 1993; Campo *et al.*, 1998; Campo *et al.*, 2001, Rentería *et al.*, 2005; Rentería & Jaramillo, 2011). Es de esperarse entonces, que estas características afecten el flujo de los elementos en la hojarasca.

El efecto de la variación del clima sobre la producción de hojarasca y la descomposición del mantillo en el BTS se ha cuantificado en el largo plazo (*i.e.* por más de cinco años) (Martínez-Yrizar, 1995; Anaya, 2007, respectivamente). Estos trabajos han mostrado que la variación de la precipitación, entendida como cantidad y temporalidad, juega un papel crucial como controlador de la dinámica de nutrientes.

Diferencias biogeoquímicas debidas a la topografía y a los organismos presentes –el factor espacial–, se han asociado con patrones de reabsorción de nutrientes (Rentería *et al.*, 2005) y con la circulación de fósforo en el ecosistema (Campo *et al.*, 2001). Se sabe que la parte baja de una cuenca es más productiva (Martínez-Yrizar *et al.*, 1996) y que las especies tienen una mayor concentración de P en las hojas (Rentería *et al.*, 2005) y en la hojarasca (Díaz, 1997) que en la parte alta. También se ha observado que las variaciones a nivel de paisaje (e.g. tipo de suelo o microclima) tienen un alto impacto en el recambio de especies (Balvanera *et al.*, 2002) o en la identidad de las especies presentes (Durán *et al.*, 2006), lo que también podría afectar la dinámica biogeoquímica del ecosistema.

El impacto de estos tres factores, clima, suelo y los organismos presentes como controladores de la dinámica biogeoquímica del BTS -en específico en la región de Chamela- se ha discutido en varios trabajos sobre el ciclo del fósforo (Campo *et al.*, 1998; Campo *et al.*, 2001), la producción de hojarasca y la productividad primaria neta (Martínez-Yrizar *et al.*, 1990; 1996), la reabsorción de nutrientes en las hojas (Rentería *et al.*, 2005; Rentería & Jaramillo, 2011), la descomposición del mantillo (Anaya *et al.*, 2007; Anaya, 2007), la producción de raíces finas (Kummerow *et al.*, 1990) y distintos aspectos de la dinámica de elementos en el suelo (García-Oliva *et al.*, 1995; García-Oliva *et al.*, 1999). Esta evidencia sugiere que estos factores también deben controlar, en alguna medida, el flujo de nutrientes en la hojarasca.

Los trabajos sobre la dinámica de nutrientes en el BTS también han llevado a plantear la hipótesis de que el P juega un papel fundamental en este bosque, afectando procesos como la producción primaria neta o las tasas de circulación de otros elementos. En este sentido, se sabe que aunque la limitación por N ocurre en la mayoría de los ecosistemas terrestres (Vitousek & Howarth, 1991), la producción primaria de muchos de los bosques tropicales se encuentra limitada por P. De acuerdo con Vitousek (2010) esta condición puede ocurrir cuando existe una disminución eventual de la disponibilidad de P -millones de años- vía la lixiviación del elemento, cuando se forman barreras en el suelo que impiden el movimiento del mismo, cuando la tasa de mineralización es menor que lo que requiere el sistema, cuando el material parental no tiene suficiente P, cuando es secuestrado en almacenes recalcitrantes (e.g. humus del suelo) o por el impacto de acciones humanas (e.g. el uso del fuego).

En el caso específico del bosque seco de Chamela, se sabe que la circulación interna del P es mucho mayor que las entradas y salidas del sistema (Campo *et al.*, 2001) y se han propuesto distintos mecanismos asociados a su conservación (Campo *et al.*, 1998; Rentería & Jaramillo, 2011). No obstante, experimentos de fertilización con P no mostraron diferencias en la producción de hojarasca a lo largo de cuatro años (Jaramillo, com. pers.). Esto ha llevado a sugerir que, si bien el P no es estrictamente un factor limitante absoluto, debe estar desempeñándose como un controlador relevante de la dinámica biogeoquímica, junto con la disponibilidad de agua (Rentería & Jaramillo, 2011).

En resumen, los factores que podrían estar explicando la variación en la circulación de nutrientes a través de la hojarasca en el BTS son: a) el clima, vía la cantidad y estacionalidad de la precipitación; b) el suelo, vía la disponibilidad de nutrientes; c) la topografía, vía la redistribución de agua y nutrientes dentro de las cuencas y d) los organismos, tanto la vegetación, vía la reabsorción, como los herbívoros, vía el consumo de nutrientes contenidos en las hojas..

#### *Estudios de largo plazo y la dinámica de nutrientes en los ecosistemas*

Para caracterizar la dinámica de nutrientes en la hojarasca en un ecosistema e incorporar la variación ambiental (espacial y temporal), uno de los enfoques más utilizados es el estudio de largo plazo (Bormann & Likens, 1964). Los estudios de largo plazo permiten responder preguntas ecológicas importantes sobre la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas (*i.e.* respuestas frente a variaciones ambientales y alteraciones a la dinámica relacionadas con el cambio climático; ver Kratz *et al.*, 2003; Hobbie *et al.*, 2003). Estas mediciones son críticas para entender cambios complejos a través del tiempo y el espacio, y para comprender la trayectoria de los eventos de en el sistema (Likens, 2004b). Los comportamientos complejos de los ecosistema y su relación con cambios que operan a escalas de espacio y tiempo mayores (e.g. eventos de el niño) no se pueden entender bajo un esquema de estudio tradicional (e.g. trabajos con uno o dos años de datos). Más aún, de acuerdo con Maass *et al.* (2010) uno de los puntos críticos de la crisis ambiental actual es nuestra falta de comprensión de los procesos que operan a largo plazo.

Likens (2004a) señala que los estudios de largo plazo son la manera más adecuada para entender los controles sobre los flujos de N y P en ecosistemas naturales, y la mejor forma para dilucidar las relaciones entre el sistema hidrológico, el ecológico y el biogeoquímico. Este enfoque permite explorar el comportamiento histórico de los flujos y evaluar la condición natural del ecosistema. También permite detectar puntos fuera del comportamiento normal del sistema y/o comparar años contrastantes, ya sea en cuanto a la precipitación total o a la variación de la distribución estacional (Mooney *et al.*, 1995). Han brindado información ecológica única (e.g. el descubrimiento de la lluvia ácida, eventos climáticos como el niño) y fundamental para el desarrollo de la teoría ecológica y del manejo de los ecosistemas en general.

Dicha información es escasa para los bosques tropicales en general y más aún en el caso de los bosques tropicales secos (BTS) a nivel mundial (Likens, 2004a). En el contexto de los cambios ambientales actuales, el desconocimiento de la sensibilidad del BTS a las variaciones climáticas representa un vacío de información importante. En el BTS de Chamela se han realizado estudios de largo plazo de manera sistemática desde la década de los 80s. Se han abordado la relación entre la precipitación y la producción de hojarasca (Martínez-Yrizar & Sarukhán, 1990), el ciclo de distintos cationes y del fósforo en el ecosistema (Campo *et al.*, 2000; Campo *et al.*, 2001) y la dinámica de elementos en el mantillo y su descomposición (Anaya, 2007).

La necesidad de profundizar en el conocimiento de la dinámica de largo plazo de diferentes procesos del ecosistema lleva a plantear los objetivos de estudio que se señalan a continuación.

## **OBJETIVOS**

El objetivo general de este trabajo es cuantificar la variación en el largo plazo de las concentraciones y los flujos de N y P en la hojarasca, en cinco cuencas del BTS de Chamela y en función de la variabilidad de la precipitación, como expresiones de la heterogeneidad ambiental.

Este objetivo general incluye los siguientes objetivos y predicciones –derivadas a partir de trabajos anteriores en el sitio (e.g. Martínez-Yrizar 1995; Jaramillo & Sandford 1995; Rentería *et al.*, 2005; Rentería & Jaramillo, 2011)- particulares:

1. Caracterizar la variación temporal (anual y estacional) de dichas variables en un período de 10 años. En específico se quiere:
  - a. Comprender la relación entre la disponibilidad de agua (precipitación) y el ciclo de elementos (N y P) en la hojarasca.
  - b. Comprender las tendencias temporales de las concentraciones y de los flujos.  
Predicción: la circulación de P en la hojarasca estará más estrechamente ligada a la disponibilidad de agua que la de N; asimismo, se espera que el N varíe menos que el P en el tiempo.
2. Caracterizar la variación espacial del ciclo de estos elementos en la hojarasca en distintos sitios del paisaje ubicados en cinco cuencas. En específico se quiere:

- a. Comprender como varían las concentraciones y los flujos de N y P entre las distintas cuencas.
- b. Explorar la importancia de la disponibilidad de nutrientes en el suelo como un controlador de la dinámica de N y P en la hojarasca de los diferentes sitios.

Predicción: el N en la hojarasca no tendrá relación con la concentración de N en el suelo, pero el P sí. También se espera que el N en la hojarasca varíe menos que el P entre los sitios.

3. Caracterizar la variación espacio-temporal de la circulación de N y P en la hojarasca del BTS y de la eficiencia de uso de estos nutrientes y establecer el grado en que los sitios de estudio responden o no de manera diferencial a las variaciones de la precipitación.

Predicción: Se espera que el comportamiento del N sea similar en todos los sitios, independientemente de la precipitación. En el caso del P, diferencias entre los sitios deben aparecer conforme aumenta la precipitación.

4. Caracterizar el efecto de la variación topográfica en la dinámica de N y P en la hojarasca, mediante la comparación de sitios ubicados en diferentes posiciones dentro de una misma cuenca.

Predicción: el N en la hojarasca debe ser similar entre ubicaciones topográficas (sitio alto, medio y bajo), tanto en concentraciones como en flujos. Mientras que el P debe aumentar hacia la parte baja de la cuenca.



## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Descripción del sitio de estudio*

El sitio de estudio se ubica en la Estación de Biología de Chamela de la UNAM (19°30' N, 105°03' W) ubicada en la costa del Pacífico en Jalisco, México. El clima dominante de la región, de acuerdo con la clasificación de Köppen modificada por García (1988) es Aw<sub>0</sub>i, que corresponde a un clima cálido sub-húmedo, con una marcada estacionalidad, siendo el más seco de los tipos sub-húmedos. La precipitación promedio de los diez años del estudio es de 780 mm (Maass com. pers.), distribuida principalmente entre junio y octubre (Fig. 2). La temperatura promedio anual es de 25° C con una variación de 5° C (García-Oliva *et al.*, 2002).

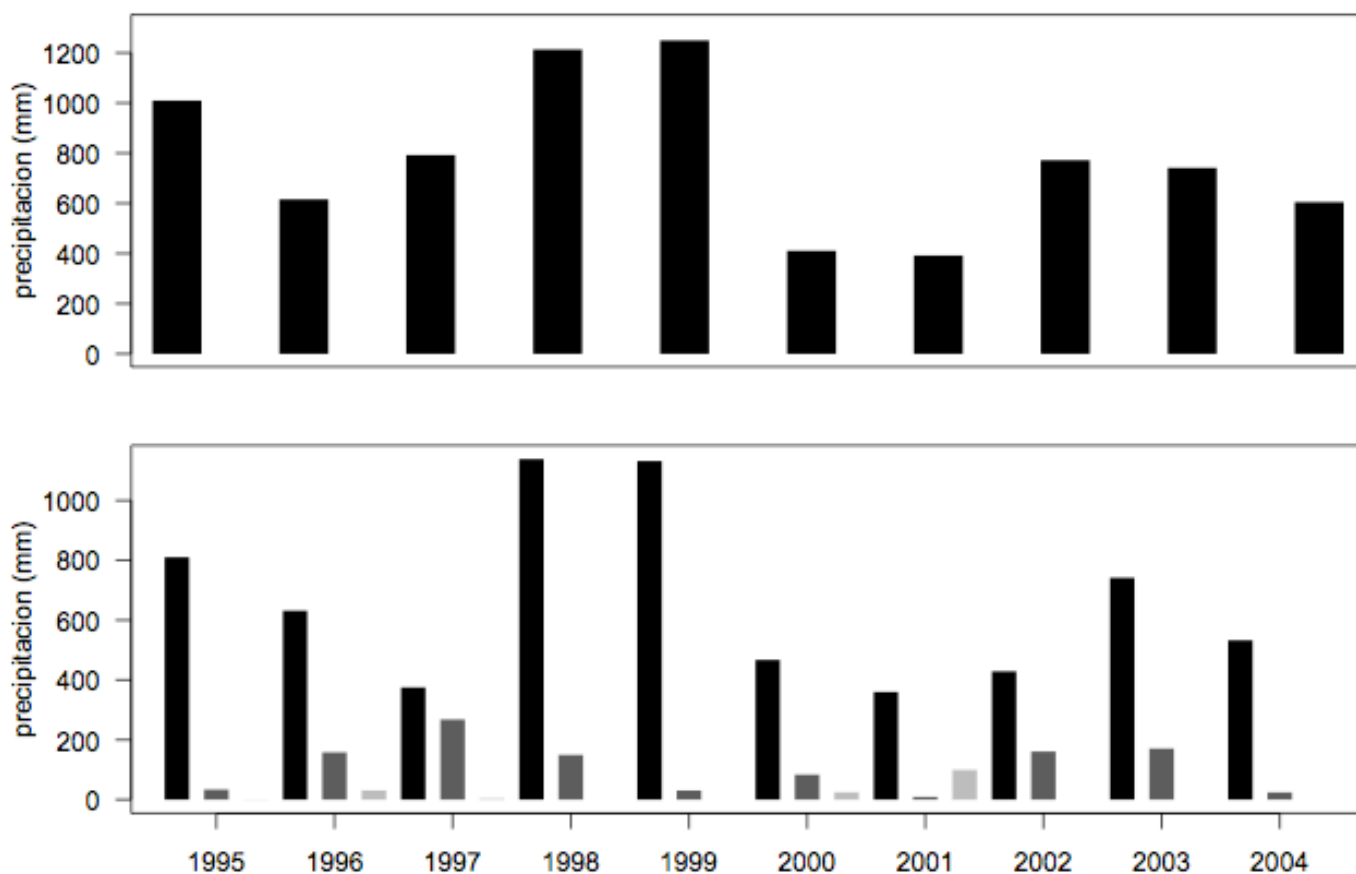


Figura 2: Precipitación anual (enero-diciembre, arriba) y estacional (abajo) en el sitio de estudio para los años comprendidos en este trabajo. Para la precipitación estacional los colores corresponden a: negro=lluvias (julio-octubre), gris oscuro=transición (noviembre-febrero) y gris claro= sequía (marzo-junio). Datos de Maass (com. pers.).

El paisaje está compuesto por pequeñas laderas (50-160 m de elevación) y la vegetación predominante es de selva baja caducifolia (un tipo de bosque tropical seco). Se calcula que existen 1120 especies de plantas vasculares en la región (Lott, 1985; 1987). La vegetación se caracteriza por un dosél entre 4-15 m de altura, con árboles que, en su mayoría, permanece sin hojas durante seis a siete meses cada año. El sitio de estudio es una área natural protegida dentro de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala, sin asentamientos humanos y actividades productivas, por lo que tiene bajo o nulo impacto humano a excepción de casos aislados de caza furtiva (Noguera *et al.*, 2003).

La morfología edáfica de la región se caracteriza por suelos altamente intemperizados como Regosoles, Cambisoles, Litosoles y Faeozems, derivados de rocas ígneas intrusivas. El pH del suelo varía entre 5.1 y 6.2, aunque se han registrado valores máximos de 7.8 (Schaff, 2002). La característica más importante es la alta heterogeneidad sobre la cual se ubica este bosque, al igual que otros bosques tropicales secos (Murphy & Lugo, 1995) (Tabla 1).

Tabla 1. Porcentaje de materia orgánica (MO), disponibilidad de nutrientes y de producción de hojarasca en los sitios de estudio. C = Cuenca. Sitios Alto, Medio y Bajo ubicados, respectivamente, en la porción superior, media y baja de la Cuenca I a 70, 130 y 150 m de elevación.

Parámetro	CI ALTO	CI MEDIO	CI BAJO	CII	CIII	CIV	CV
MO (%)*	2.5	2.71	3.8	3.0	3.0	2.5	3.2
PO <sub>4</sub> (meq/100)*	8.8	9.1	28.2	13.8	18.2	12.1	13.2
N Total (%)*	0.13	0.14	0.23	0.16	0.16	0.14	0.18
Hojarasca (kg/ha/año/año) **	3680	3580	5310	4740	4970	3560	4490
Área de la cuenca (ha) ***		14.9		19.3	28.1	11.8	25.8

\* Solís (1993); \*\* Martínez-Yrizar (com. pers., para el periodo 1995-2004); \*\*\* Patiño (1990)

El estudio se llevó a cabo en cinco micro-cuencas contiguas, ubicadas en la ladera poniente del Cerro El Colorado (Tabla 1) que cubren una extensión aproximada de 99 ha. Cada una de las micro-cuencas tienen un área de captación de agua bien definida por un parteaguas y todas drenan a un cauce principal; debido a esto, en este trabajo se denominarán cuencas. Dichas cuencas tienen un área entre 11 y 28 ha, con cauces entre 2 y 4 m de ancho y todas desembocan en el río El Zarco (Cervantes *et al.*, 1982). Las cuencas se parecen en cuanto a su pendiente y al tipo de suelo.

Dentro de las cuencas se ubican siete cuadros de muestreo permanente, cada uno de 2400 m<sup>2</sup> (80 x 30 m, con el centro situado en el cauce y abarcando ambas laderas). Tres de los cuadros se localizan respectivamente, en la parte alta, media y baja de la cuenca uno (CI). Los cuatro restantes tienen su localización, cada uno, en la parte media de las cuencas 2, 3, 4 y 5 (CII, CIII, CIV y CV). Cada cuadro se encuentra dividido en 24 sub-cuadros de 10 x 10 m, excepto el cuadro de la parte alta de la CI, que debido a su topografía sólo presenta 21 sub-cuadros. La localización de las divisiones se da de manera tal que cada cuadro tiene 12 sub-cuadros por ladera (Esteban, 1982).

#### *Recolección de muestras*

La colecta de hojarasca se ha realizado desde 1982, los últimos días de cada mes, a excepción de la época de lluvias en la que se realizan dos colectas por mes, para evitar pérdidas por descomposición del material acumulado en las trampas. A finales de 1981, en cada uno de los sub-cuadros se instaló una trampa de hojarasca, siguiendo las especificaciones de diseño propuesto por el Programa Biológico Internacional (IBP design, Newbould, 1967). Las trampas consisten de un aro de alambre de 50 cm de diámetro, forrado con plástico, del cual cuelga una malla de nylon en forma de embudo. El aro está sostenido por tres estacas de aluminio, a 1 m del suelo. La hojarasca colectada de cada trampa se coloca en bolsas rotuladas con la identificación de la trampa, se le extraen los pedazos de ramas mayores a 1 cm de diámetro, se seca a 80° C durante 72 horas y se pesa en una balanza de precisión a 0.01 g para la determinación de peso seco constante. Para cumplir con los objetivos de este trabajo, se consideran las muestras recolectadas de julio de 1995 a junio de 2005, correspondientes a 10 años fenológicos (1995-2004).

#### *Análisis químico*

Para la determinación de las concentraciones de nitrógeno y fósforo totales en la hojarasca se hicieron muestras compuestas combinando las colectas de hojarasca por períodos o estaciones de la siguiente manera: lluvias (julio-octubre), transición (noviembre-febrero) y sequía (marzo-junio) de cada año. Las muestras también se combinaron por series de trampas en sentido de la pendiente, de tal forma que se obtienen tres réplicas o muestras compuestas por ladera y seis por sitio. Esto genera 18 muestras por sitio por año, que con un total de siete sitios, representa 126 muestras de hojarasca por año. Las muestras compuestas se muelen

hasta pasar por una malla de 0.5 mm. El criterio para la obtención de las muestras compuestas se basa en las recomendaciones de Esteban (1986) quien determinó la variabilidad individual de las concentraciones de nutrientes en las muestras de hojarasca en las cuencas que permitió definir la agrupación de las mismas en la forma descrita.

Para determinar las concentraciones de nitrógeno y fósforo totales se siguió un procedimiento de digestión húmeda. Las técnicas utilizadas fueron:

- Nitrógeno total: método Kjeldahl, previa digestión ácida de la muestra; método No. 696/82w (Technicon Industrial System, 1977)
- Fósforo total: método del ácido ascórbico, previa digestión ácida de la muestra; método No. 696/82w (Technicon Industrial System, 1977)

Se utilizó 0.25 g de material vegetal molido y se digirió con 7 ml de ácido sulfúrico, 1.0 g de mezcla *digestora* (compuesta de sulfato de cobre y sulfato de potasio 9:1) y tres mililitros de agua oxigenada. Las concentraciones de ambos nutrientes se determinaron por colorimetría en un colorímetro Bran-Luebbe Auto Analyzer III.

#### *Cálculo de los flujos de hojarasca*

Dado que los datos de concentraciones son estacionales, que los de producción son quincenales en lluvias y mensuales en el resto del año y de que existe cierta variación entre los periodos de colecta, se ponderó la caída de hojarasca mediante el cálculo de la tasa diaria por fecha de colecta, tras considerar el número de días transcurrido entre colecta y colecta.

Posteriormente, se promediaron las tasas diarias por estaciones y se multiplicó ese valor por 120 (número de días en cada estación). Con esto se obtuvo la producción estacional de hojarasca. Los flujos de nutrientes son el resultado de la multiplicación de la concentración de cada elemento en cada período por la producción (masa) en el mismo.

#### *Análisis de Datos*

##### *Análisis estadístico*

Dado que ningún grupo de datos cumplía con los supuestos de homoscedasticidad ni de distribución normal, todos los análisis se llevaron a cabo con los datos transformados a logaritmo. Sin embargo, los datos se presentan en su escala original, a menos que se indique lo contrario.

Los datos de precipitación anual se calcularon a partir de la suma mensual utilizando un año fenológico (julio-junio). La lluvia estacional es la suma de los meses correspondientes a cada estación: lluvias (julio-octubre), transición (noviembre-febrero) y sequía (marzo-julio). La lluvia fisiológicamente activa, es decir la que está cae en la época de crecimiento de las plantas, corresponde a la suma de los meses julio-octubre.

Series temporales: las relaciones entre los nutrientes en la hojarasca y la precipitación se exploraron mediante regresiones lineales simples. Las posibles diferencias entre años se determinaron mediante un análisis de varianza de una vía (ANDEVA), promediando todos los sitios (los siete cuadros de las cinco cuencas) por año o por estación; cuando el factor temporal fue significativo se llevaron a cabo pruebas de Tukey para establecer diferencias entre años o estaciones. El análisis del efecto de la precipitación previa se llevo a cabo mediante regresiones por pasos (STEPWISE). Las tendencias de los datos se evaluaron a través de un análisis de series de tiempo, con modelos de correlación temporal (ACF) y correlación parcial (PACF).

Comparación entre sitios: para excluir la posible influencia de la posición topográfica de los cuadros alto y bajo de la cuenca 1, en esta comparación entre sitios se utilizaron únicamente los cuadros medios de las cuencas (5 sitios). Se aplicó un ANDEVA de una vía, promediando todos los años por sitio. Cuando el ANDEVA mostró un efecto de sitio significativo, se llevaron a cabo pruebas de Tukey para comparar los sitios entre sí. La relación entre los sitios y los nutrientes en el suelo se estimó mediante regresiones simples.

Tendencias espacio-temporales: para evaluar la interacción entre el factor temporal (lluvia anual o estacional) y el espacial (sitio) se siguió la aproximación propuesta por Underwood (1997). Se eligieron 4 años de toda la serie y se llevó a cabo un ANDEVA de una vía entre sitios (únicamente cuadros medios, 5 sitios) para cada año individual. El análisis no se realizó para los flujos, pues a escala de un año no existen réplicas. Los años seleccionados no son consecutivos sino que representan un gradiente de precipitación y son (en orden creciente de precipitación): 2001 = 391 mm, 1996 = 615 mm, 2003 = 741 mm y 1999 = 1,250 mm.

Para comparar los sitios en diferentes ubicaciones topográficas dentro de la CI (cuadro alto, medio y bajo), se utilizaron regresiones lineales sencillas o correlaciones, según se indica.

Todos los análisis se realizaron con el programa R (R Core Development Team, 2007).

### *Datos faltantes*

Debido a problemas en el manejo o traslado de las muestras de hojarasca, se perdieron las correspondientes al periodo de lluvias 1998 y 2002 y las del periodo de sequía de 2003. Por otro lado, los valores de N lluvias 1995 y sequía 2002 y P transición 2004 mostraron valores inusuales, muy por debajo de la medias estacionales. En estos casos, las muestras se sometieron hasta a tres procesos de digestión y análisis, pero los valores permanecieron en los mismos niveles. Como se consideraron muestras anómalas, posiblemente debido a problemas con su manejo –algunas muestras se mojaron-, no se tomaron en cuenta para el análisis.

En función de estos problemas, y para completar la serie de datos, se utilizó una regresión simple, en la que se relacionaron la concentración de nutrientes por sitio para todas las estaciones y todos los años con la precipitación estacional. A partir de este modelo lineal se estimaron los datos faltantes (Tabla 2).

Tabla 2 . Coeficientes de regresión (Bo: Intercepto y A: Pendiente) y probabilidad (p) asociados a los modelos de regresión en que se compara cada sitio y ubicación topográfica con la precipitación estacional. Estos modelos fueron utilizados para completar la serie de datos del P (a) y N (b). Los datos se calcularon por separado porque no tenían los mismos faltantes.

a)

Cuenca	Bo	A	p
CIalto	1.19	0.0008	0.1
CImedio	0.97	0.0012	0.002
CIbajo	1.17	0.0020	0.0002
CII	1.02	0.0021	0.0001
CIII	1.00	0.0023	0.000006
CIV	0.98	0.0014	0.001
CV	1.14	0.0011	0.01

b)

Cuenca	Bo	A	p
CIalto	16.09	0.007	0.022
CImedio	14.83	0.012	0.0002
CIbajo	15.32	0.013	0.000001
CII	14.31	0.014	0.00001
CIII	14.36	0.013	0.0000001
CIV	15.53	0.008	0.033
CV	15.02	0.006	0.028

## RESULTADOS

### *Tendencias Generales*

La concentración de N promedio en la hojarasca fue de 17.4 mg/g y varió entre 12.8-42.0 mg/g al tomar en cuenta todos los años y todas las estaciones. En tanto que el flujo anual varió entre 54.1 y 143.4 kg/ha/año/año con un valor promedio de 76.7 kg/ha/año/año. La concentración de P promedio fue de 1.46 mg/g y mostró un ámbito de variación entre 0.78-5.39 mg/g, mientras que el flujo anual varió entre 4.8 y 12.1 kg/ha/año/año y mostró un valor promedio de 6.4 kg/ha/año/año. Ambos elementos, tanto en concentración como en flujo, mostraron una mayor variación (CV) entre los sitios que entre los años y la del P fue siempre mayor que la del N (Tabla 3).

Tabla 3. Promedios y coeficientes de variación (CV) anuales y entre los cinco sitios de estudio, para las concentraciones (mg/g) y los flujos de N y P en la hojarasca. Se muestra también el cociente N:P molar de las concentraciones. ES = error estándar.

Concentraciones (mg/g)	Entre Años			Entre sitios		
	N	P	N:P	N	P	N:P
Promedios ± ES	17.6 ± 1.7	1.6 ± 0.3	13.4 ± 2.0	18 ± 2.0	1.5 ± 0.3	14.4 ± 0.5
CV (%)	23.8	41.2	35.3	28.1	51.94	44.9
Flujos (kg/ha/año)						
Promedios ± ES	74.1 ± 2.1	6.4 ± 0.3		75.2 ± 2.4	6.3 ± 0.4	
CV (%)	22.4	42		26.2	50.1	

### *Tendencias temporales*

#### Variación anual

La concentración de N fue diferente entre años ( $p=4e^{-15}$ ), donde los años 1998 y 1999 presentaron valores superiores a 1995 y 2002 y los demás años mostraron valores intermedios (Tukey,  $p=0.05$ ). La concentración de P varió significativamente entre años ( $p=1.75e^{-8}$ ), donde los valores de 1997, 1998 y 1999 fueron superiores al resto (Tukey,  $p=0.05$ ). En el caso de ambos flujos no se encontraron diferencias entre años (N:  $p=0.13$ , P:  $p=0.09$ ) (Fig. 3).

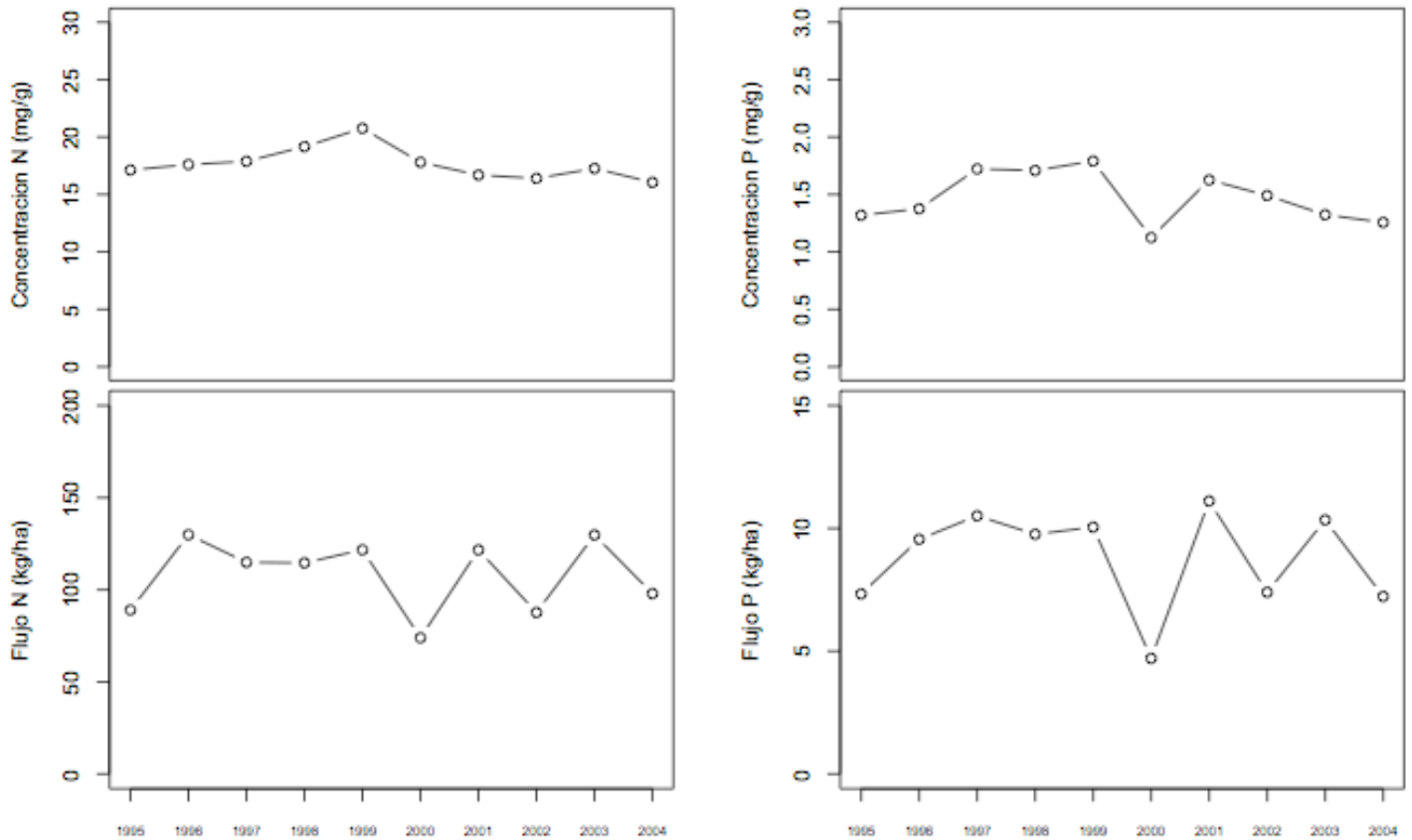


Figura 3. Variación anual de las concentraciones (arriba) y flujos anuales (abajo) de N y P en la hojarasca. Los valores representan los promedios de las tres estaciones para todos los sitios.

Las cuatro variables fueron explicadas por la lluvia anual y la lluvia fisiológicamente activa (que cae durante la época de crecimiento de las plantas), mientras que la adición de la precipitación del año previo únicamente explicó las concentraciones (Tabla 4). Sin embargo, el mejor predictor para las concentraciones fue la lluvia estacional mientras que la lluvia anual explicó mejor el flujo de N y la activa el de P.

Cuando se eliminaron de los análisis los años con precipitación con valores muy por arriba de la media (1998 y 1999) de los análisis, los modelos de regresión anuales dejan de ser significativos en el caso de las concentraciones (N:  $p=0.34$ , P:  $p=0.66$ ). Lo mismo sucedió para el caso del flujo de N ( $p=0.23$ ) y para el de P ( $p=0.85$ ).



Tabla 4. Valores de regresión lineal ( $p$ =probabilidad,  $r$ =coeficiente de regresión) para distintos tipos de precipitación y la concentración y flujo de N y P: Anual=lluvia de todo el año, Estacional= lluvia por estaciones, Activa= lluvia que cae durante el periodo de crecimiento de las plantas y Previa (regresión por pasos, AIC= Akaike information criterion) = suma de la lluvia del año en curso y el anterior. NS = no significativo

Lluvia	Anual	Estacional	Activa	Previa
N (mg/g)	$p=0.006$ , $r^2=0.57$	$p=3e^{-8}$ , $r^2=0.66$	$p=0.01$ , $r^2=0.52$	$p=0.002$ , $r^2=0.76$ AIC=5
P (mg/g)	$p=0.04$ , $r^2=0.32$	$p=9e^{-5}$ , $r^2=0.40$	$p=0.03$ , $r^2=0.39$	$p=0.02$ , $r^2=0.56$ AIC=21.9
N (kg/ha/año)	$p=0.03$ , $r^2=0.37$	-----NS-----	$p=0.08$ , $r^2=0.23$	-----NS-----
P (kg/ha/año)	$p=0.01$ , $r^2=0.46$	$p=0.02$ , $r^2=0.14$	$p=0.01$ , $r^2=0.49$	-----NS-----

#### Variación estacional

Tanto la concentración como el flujo de N variaron significativamente ( $p=2e^{-4}$  y  $p=0.04$ , respectivamente) con las estaciones. La concentración de N en lluvias fue mayor que en las épocas de transición y sequía, mientras que los flujos de lluvias y transición fueron mayores que en la de sequía ( $p=0.05$ ) (Tabla 5). De manera similar, la concentración y flujo de P difirieron entre las estaciones ( $p=1e^{-5}$  y  $p=0.003$ , respectivamente), donde la concentración de P fue mayor en la estación de lluvias que en las otras dos estaciones y los flujos en lluvia y transición fueron mayores que en la de sequía. Las diferencias fueron iguales que para el caso del N ( $p=1e^{-6}$ ) y con el mismo orden (Tukey  $p=0.05$ ) (Tabla 5).

Tabla 5. Valores promedio estacionales para las concentraciones (mg/g) y flujo (kg/ha/año) de los elementos. Los valores representan el promedio de todos los años para todos los sitios. Las letras indican el resultado de la prueba Tukey post-hoc. Letras iguales entre épocas indican que las diferencias no fueron significativas.

	Lluvias	Transición	Sequía
N (mg/g)	20.7 b	14.9 a	16.5 a
P (mg/g)	2.0 b	1.2 a	1.1 a
N (kg/ha/año)	25.1 b	30.4 b	17.2 a
P (kg/ha/año)	2.4 b	2.2 b	1.1 a

Los picos de concentración de ambos elementos se comportaron de manera similar. Los valores máximos de las concentraciones de N (25.4 mg/g) y P (2.80 mg/g) se registraron en la época de lluvias de 1999, que fue un año húmedo; mientras que los valores mínimos

(N=12.8 y P=0.78 mg/g) se presentaron durante la estación de sequía del año 2000, que fue un año seco (Fig. 4). Los picos de los flujos mostraron un patrón menos consistente que los de concentración, ya que los valores máximos se registraron en la transición de 2000 para el caso del N (37 kg/ha/año) y en las lluvias de 2001 para el P (3.5 kg/ha/año), mientras que los mínimos para ambos elementos se presentaron en la transición del 2000 (N=13 kg/ha/año y P=0.5 kg/ha/año; Fig. 4).

En términos de la tendencia temporal de largo plazo, los valores máximos de cada año se presentaron generalmente en la época de lluvias para el caso de las concentraciones, en la época de transición para el flujo de N y en las épocas de lluvias y transición para el flujo de P (Fig. 4). Adicionalmente, los máximos de la producción de hojarasca se presentan durante la estación de transición. La discrepancia estacional entre los máximos de producción y concentraciones genera un efecto diferente sobre el flujo de N que sobre el de P. Al relacionar linealmente ambos flujos con sus componentes (concentración y producción) se encontró que el flujo de N fue explicado únicamente por la producción, mientras que el de P por ambos (Tabla 6).

Tabla 6. Valores de los modelos de regresión lineal entre los flujos (FN: Flujo de N y FP: Flujo de P) y sus componentes (producción de hojarasca y concentración). Los datos corresponden a los valores estacionales. NS=No significativo.

	Producción de hojarasca	Concentración
FN	$p=1e^{-8}, r^2=0.75$	$p=0.79, r^2=2e^{-5}$ NS
FP	$p=0.001, r^2=0.42$	$p=0.03, r^2=0.15$

Para explorar a un nivel más fino la relación existente entre la lluvia estacional y las concentraciones de elementos, se eliminaron una a una las estaciones de lluvia secuencialmente en función de la precipitación (de mayor a menor) y se recalcularon los modelos lineales. El análisis se detuvo cuando el modelo ya no era significativo ( $p>0.05$ ). Al remover las cuatro estaciones de lluvias con las mayores precipitaciones (1995, 1998, 1999 y 2003), la relación entre la concentración de N y la precipitación estacional dejó de ser significativa ( $p=0.08$ ); lo que no sucedió en el caso del P ( $p=0.003$ ), cuya relación no dejó de ser significativa aún después de remover todas las estaciones de lluvias ( $p=0.04$ ).

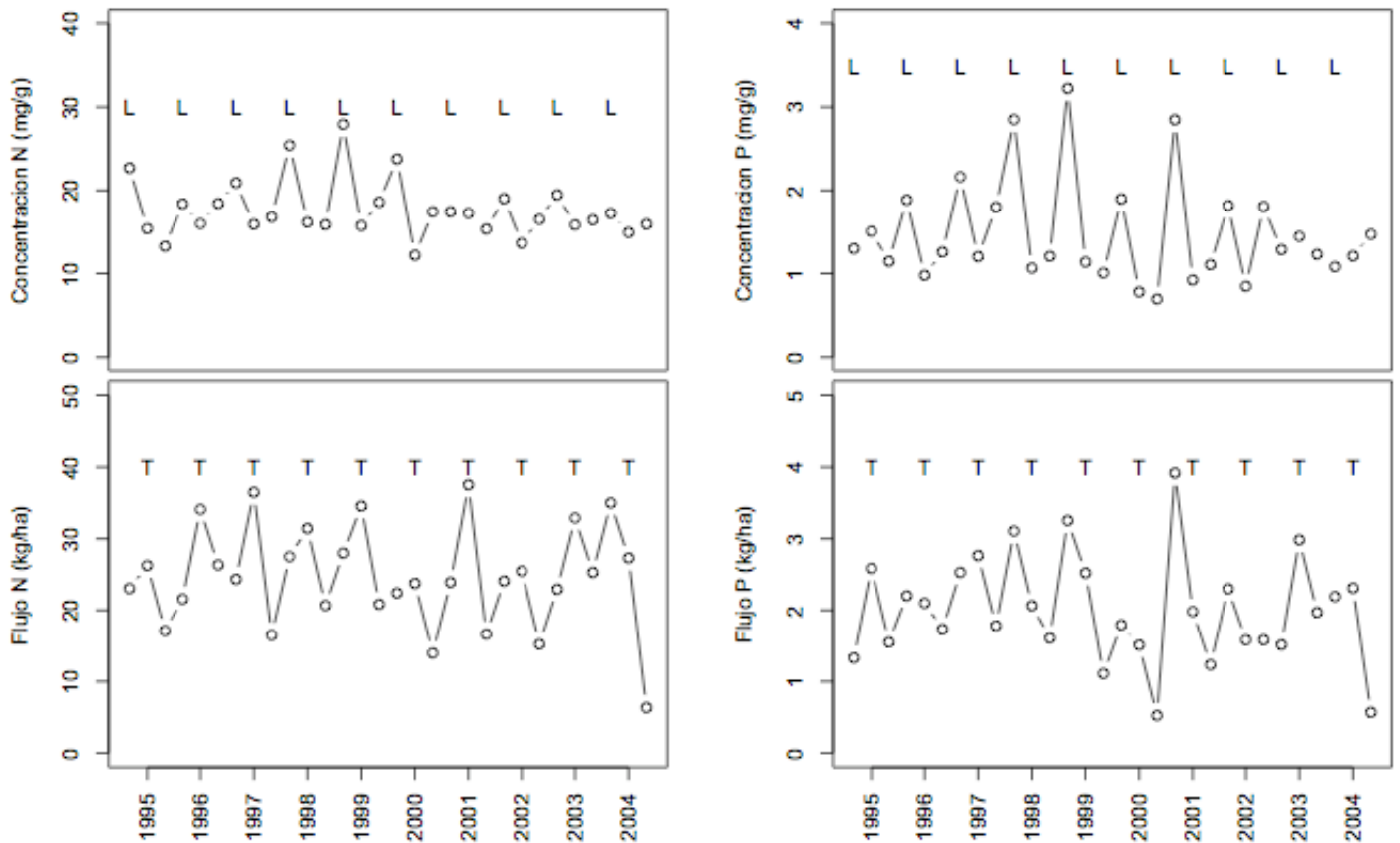


Figura 4. Variación estacional de las concentraciones y flujos de N y P en la hojarasca. Los valores representan los promedios de los siete sitios en las cinco cuencas.. Con letras se indica la estación con la mayor concentración o flujo de nutrientes, donde L=lluvias y T=transición.

En cuanto al análisis de las tendencias estacionales, los modelos de auto-correlación (ACF) mostraron una tendencia tri-estacional en la concentración de ambos elementos, donde la estación de lluvias ejerció una influencia positiva sobre la tendencia general de los datos. Además, los datos mostraron una mayor estabilidad cíclica para el caso del N que para el caso del P (N: ACF máximo significativo= 9; P: ACF máximo significativo= 6; Fig. 5). En el caso de los flujos se encontró que el N mostró una tendencia poco clara, con efectos negativos de la estación de sequía y positivos en la de lluvias. El flujo de P mostró un comportamiento errático (Fig. 5).

Por otro lado, los modelos de auto correlación parcial (PACF) mostraron que la concentración de N tuvo una retroalimentación positiva cada época de lluvias, es decir, cada año aumentó la concentración durante dicha estación (Fig. 6). La concentración de P mostró una retroalimentación negativa cada época de sequía y positiva durante las lluvias (Fig. 6).

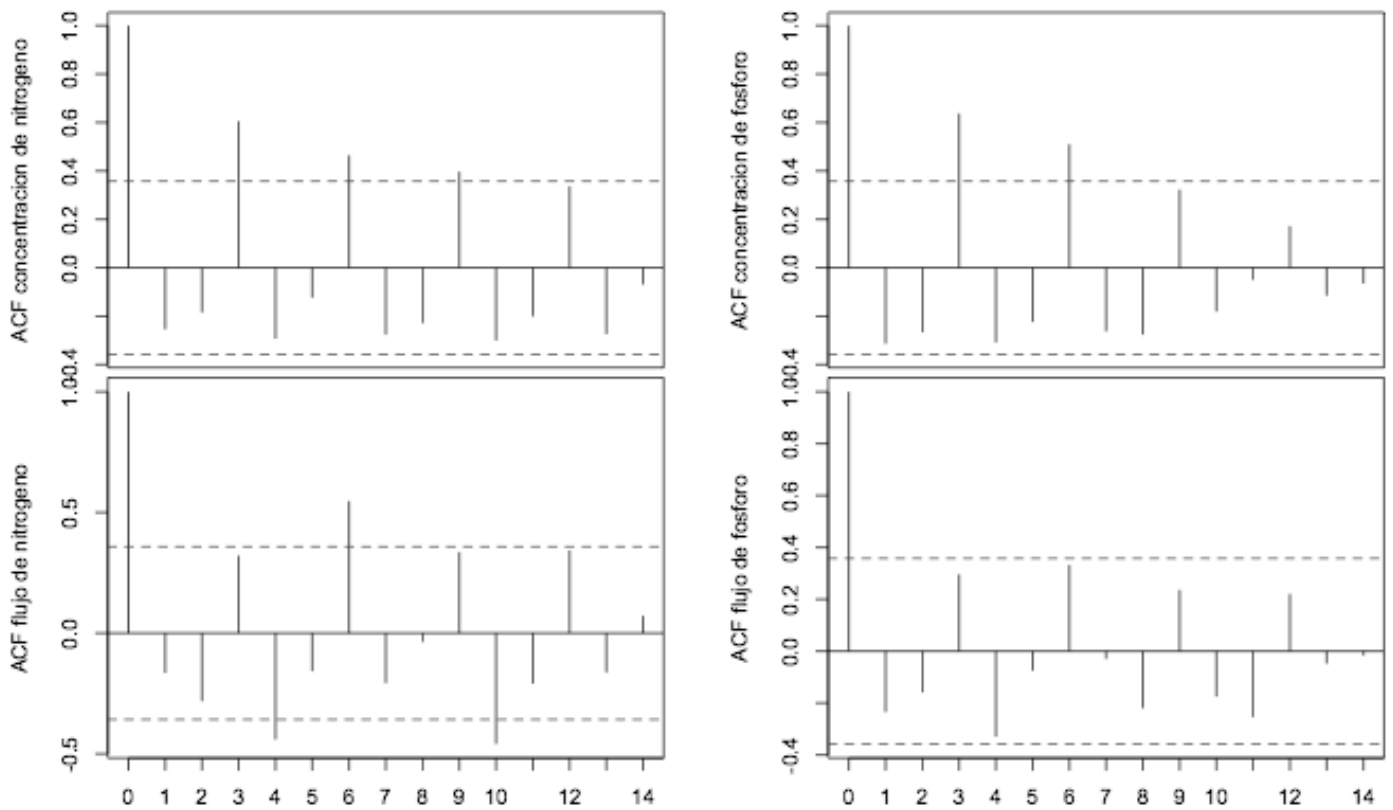


Figura 5. Correlaciones temporales (ACF) para los flujos y las concentraciones de N y P. El eje X indica el retraso temporal de la serie y el Y la probabilidad de que esa estación tenga una influencia sobre la tendencia general (positiva o negativa), la línea horizontal punteada marca el valor crítico de la probabilidad.

Los valores del modelo para el flujo de N no mostraron una tendencia interpretable, aunque sugieren la existencia de una retroalimentación negativa cada cuatro estaciones, es decir, el flujo de N en la estación de sequía tiene una tendencia bi-anual y con valores muy similares (Fig. 6). El flujo de P mostró un movimiento errático.

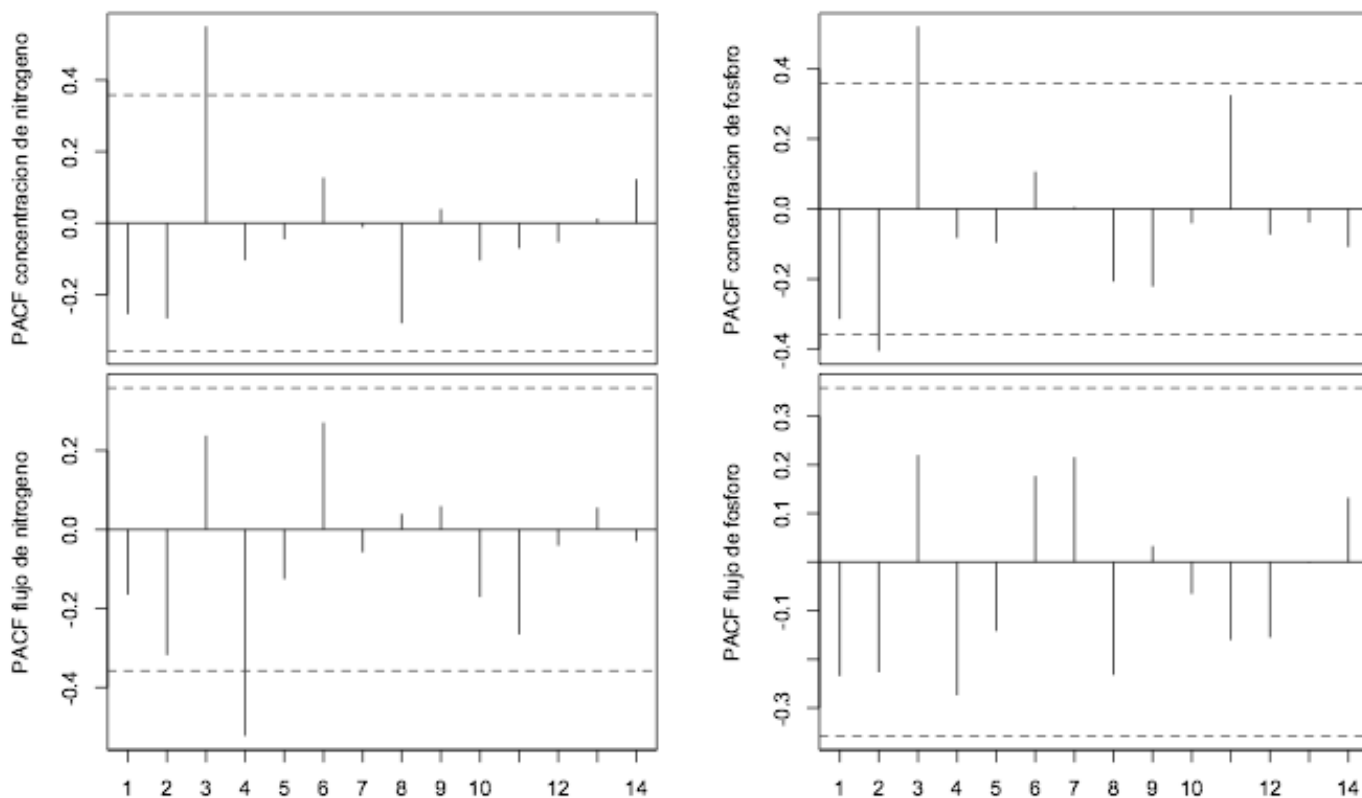


Figura 6. Correlaciones temporales parciales (PACF) para los flujos y las concentraciones de N y P. El eje X indica el retraso temporal de la serie y la probabilidad de que esa estación ejerza una fuerza de retroalimentación en la tendencia general (positiva o negativa), una vez que se controla la dependencia temporal. La línea horizontal punteada marca el valor crítico de la probabilidad.

### *Tendencias Espaciales*

#### Variación entre las cuencas

La concentración promedio de N no varió significativamente entre las cuencas ( $p=0.19$ ), pero la de P sí ( $p= 0.002$ ); en este último caso las cuencas CII y CIII tuvieron valores superiores a la CI, mientras que la CIV y la CV mostraron valores intermedios (Fig. 7).

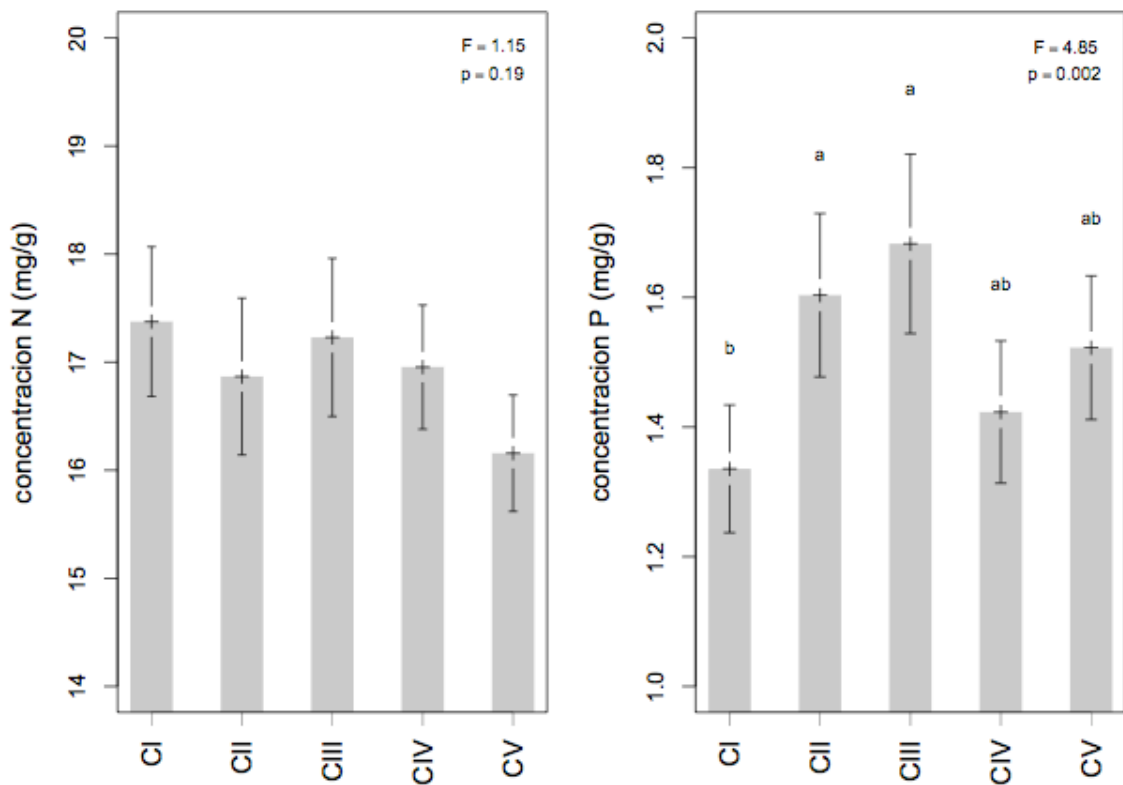


Figura 7. Concentraciones (mg/g) de N y P en la hojarasca de las cinco cuencas. Los valores representan los promedios del periodo de estudio (10 años) para cada cuenca. Letras diferentes sobre las barras indican diferencias estadísticamente significativas entre cuencas ( $p=0.05$ ). Se indica el resultado del ANDEVA en cada caso.

Para el caso de los flujos, ambos elementos variaron entre cuencas (N:  $p=0.001$ ; P:  $p=0.008$ ). En ambos casos, los flujos más bajos se presentaron en las cuencas CI y CIV. La CII mostró valores altos en los flujos de ambos elementos (Fig. 8).

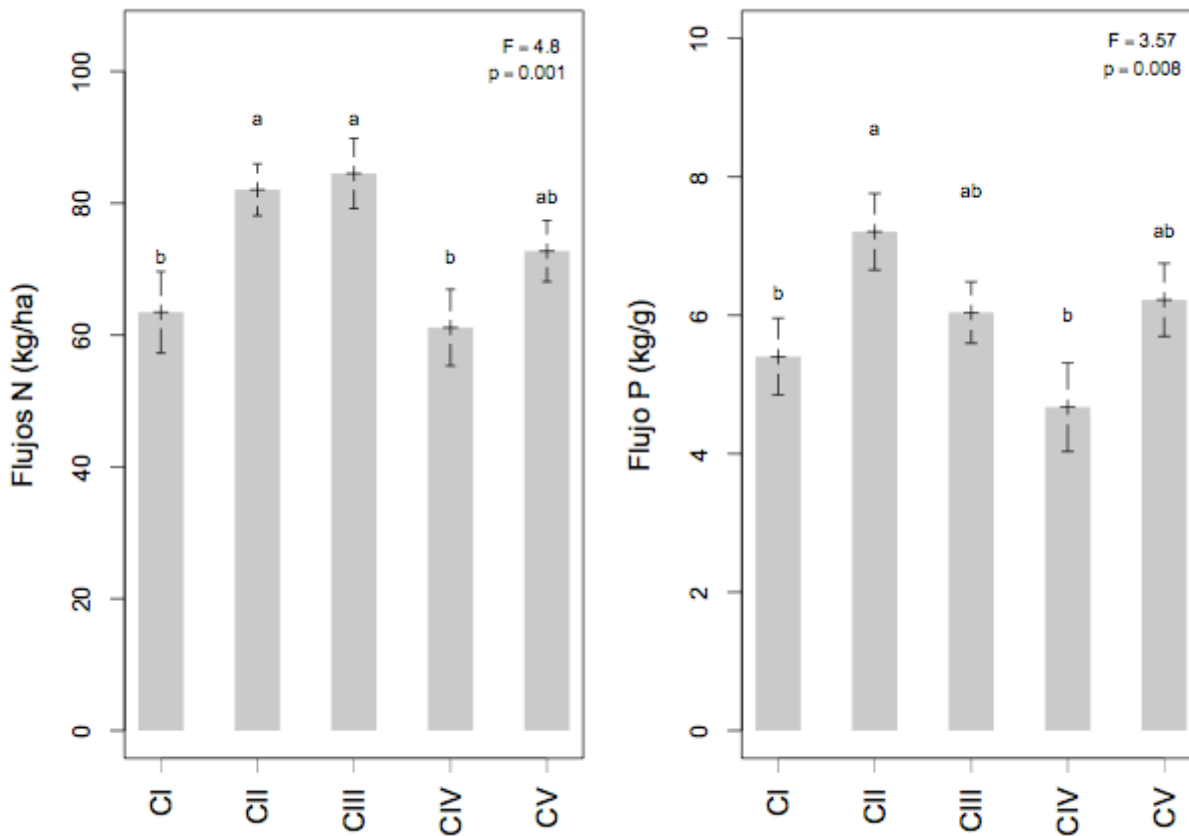


Figura 8. Flujos de N y P en la hojarasca (kg/ha/año) de las cuencas. Los valores representan los promedios de todos los años del estudio para cada sitio. Letras diferentes sobre las barras indican diferencias estadísticamente significativas entre cuencas ( $p=0.05$ ). Se indica el resultado del ANDEVA en cada caso.

Para explorar una posible explicación de estas diferencias, se compararon las concentraciones y los flujos de cada elemento en la hojarasca, con valores de N total y P disponible en el suelo de cada cuenca. Los resultados mostraron que la concentración de N en la hojarasca guardó una relación negativa con el N total del suelo ( $p=0.04$ ,  $r^2=0.72$ ), al contrario la concentración P se relacionó de manera positiva con el P disponible en el suelo ( $p=0.05$ ,  $r^2=0.68$ ; Fig. 9). Los flujos no mostraron relación estadísticamente significativa con los nutrientes en el suelo (N:  $p=0.68$ ; P:  $p=0.18$ ) (Fig. 9).

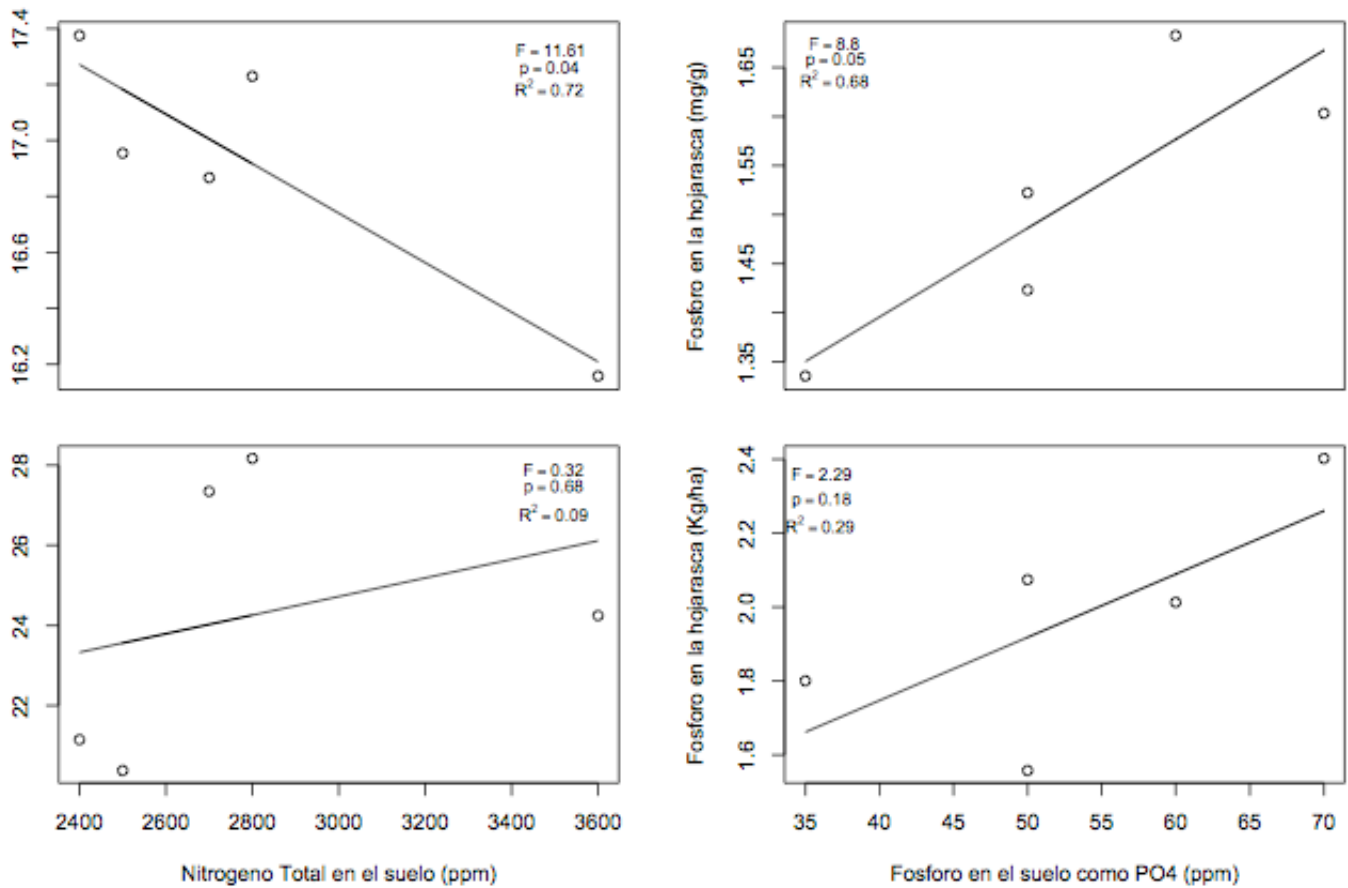


Figura 9. Regresiones entre los nutrientes del suelo y las concentraciones o flujos de N y P en la hojarasca en las diferentes cuencas. La significancia estadística de las regresiones se indica en cada figura. Los cálculos se hicieron con los valores transformados a logaritmo, pero se presentan en su escala original. Los valores de la hojarasca representan el promedio de todos los años para cada cuenca.

### *Tendencias espacio-temporales*

El análisis de la interacción entre el factor temporal (precipitación) y el espacial (cuencas) muestra que la concentración de N fue diferente entre cuencas sólo durante años con precipitación cercanas al promedio (1996: 615 mm; Tabla 7); en este caso, el sitio CIV mostró valores inferiores a CI y CII. En el caso del P, las diferencias entre las cuencas se presentaron en años con condiciones cercanas promedio de precipitación y con años de muy alta precipitación (1996: 615 mm y 2003: 741 mm; 1999: 1250mm), pero no en el año seco (Tabla 8). Cuando se presentaron diferencias en la concentración de P entre los sitios, la jerarquía se mantuvo siempre constante; en ese sentido, la CI mostró siempre valores más bajos que el resto y las CII y CIII valores más altos.



Tabla 7. Valores de probabilidad (p) de los ANDEVA de una vía por sitio para diferentes años, para las concentraciones (mg/g) de N y P. 2001= 391 mm, 1996=615 mm, 2003 =741 mm y 1999 =1,250 mm.

Precipitación (mm)	391	615	741	1250
p				
N	0.12	0.001	0.13	0.11
P	0.60	8e <sup>-4</sup>	0.01	4 e <sup>-5</sup>

Por otro lado, al calcular los coeficientes de variación para los mismos cuatro años en el gradiente de precipitación, se encontró que la concentración de N mostró una variación creciente con la precipitación, mientras que la variación del flujo de N se mantuvo relativamente constante (30-37%; Tabla 8). En cambio, la mayor variación de la concentración y del flujo de P se presentó marcadamente en los extremos del gradiente de precipitación, es decir, en el año más seco y en el más húmedo.

Tabla 8. Coeficientes de variación (CV) de las concentraciones (mg/g) y flujos (kg/ha/año) de N y P en la hojarasca en años con diferente precipitación. 2001=391 mm, 1996=615 mm, 2003=741 mm y 1999= 1,250 mm.

Precipitación (mm)	391	615	741	1250
CV				
N (mg/g)	18.5	18.8	24.6	28.5
P (mg/g)	60.8	22.8	25.2	73.4
N (kg/ha/año)	36.1	36.9	30.2	36.8
P (kg/ha/año)	55.1	33.4	40.5	53.7

Utilizando el mismo gradiente de precipitación, se calculó la EUN para el N (EUN<sub>N</sub>) y para el P (EUN<sub>P</sub>) en los distintos sitios. A partir de este análisis se observan dos patrones: 1) la EUN<sub>N</sub> se mantiene constante (61 ± 2), independientemente de eje de variación que se analice y además los valores anuales se constriñen al promedio (58-69). Al contrario la EUN<sub>P</sub> (854±58) exhibe un ámbito de variación mucho más amplio (750-980), en este segundo caso la variación espacial (832-962) es similar a la anual. 2) La EUN<sub>P</sub> disminuye al incrementarse la lluvia, mientras que la EUN<sub>N</sub> se mantiene constante (Tabla 9).

Tabla 9. Eficiencia de uso de N ( $EUN_N$ ) y P ( $EUN_P$ ) en la hojarasca en años con diferente precipitación. 2001=391 mm, 1996=615 mm, 2003=741 mm y 1999= 1,250 mm. Se muestra el promedio de cada año y su error estándar.

Precipitación (mm)	391	615	741	1250
	EUN			
$EUN_N$	$61 \pm 1.3$	$58 \pm 2.6$	$61 \pm 3.6$	$52 \pm 0.4$
$EUN_P$	$852 \pm 24$	$829 \pm 44$	$798 \pm 57$	$789 \pm 41$

### *Variación topográfica*

El análisis de la variación topográfica de los cuadros ubicados dentro de la Cuenca I (CI alto, CI medio y CI bajo) mostró que cuando se promediaron todos los años, no se encontraron diferencias significativas en las concentraciones de N (17.5, 17.6 y 18.1 mg/g respectivamente,  $p=0.22$ ; Fig. 10), pero si para el caso del P ( $p=0.04$ ), donde el cuadro C1 alto fue menor al resto (Tukey  $p=0.05$ ). Ambos flujos fueron diferentes entre posiciones topográfica siendo y el cuadro C1 bajo el que presentó flujos de N y P mayores que los otros dos cuadros (N:  $p= 0.004$ , P:  $p=1e^{-4}$ ; Tukey,  $p=0.05$ ) (Fig. 10).

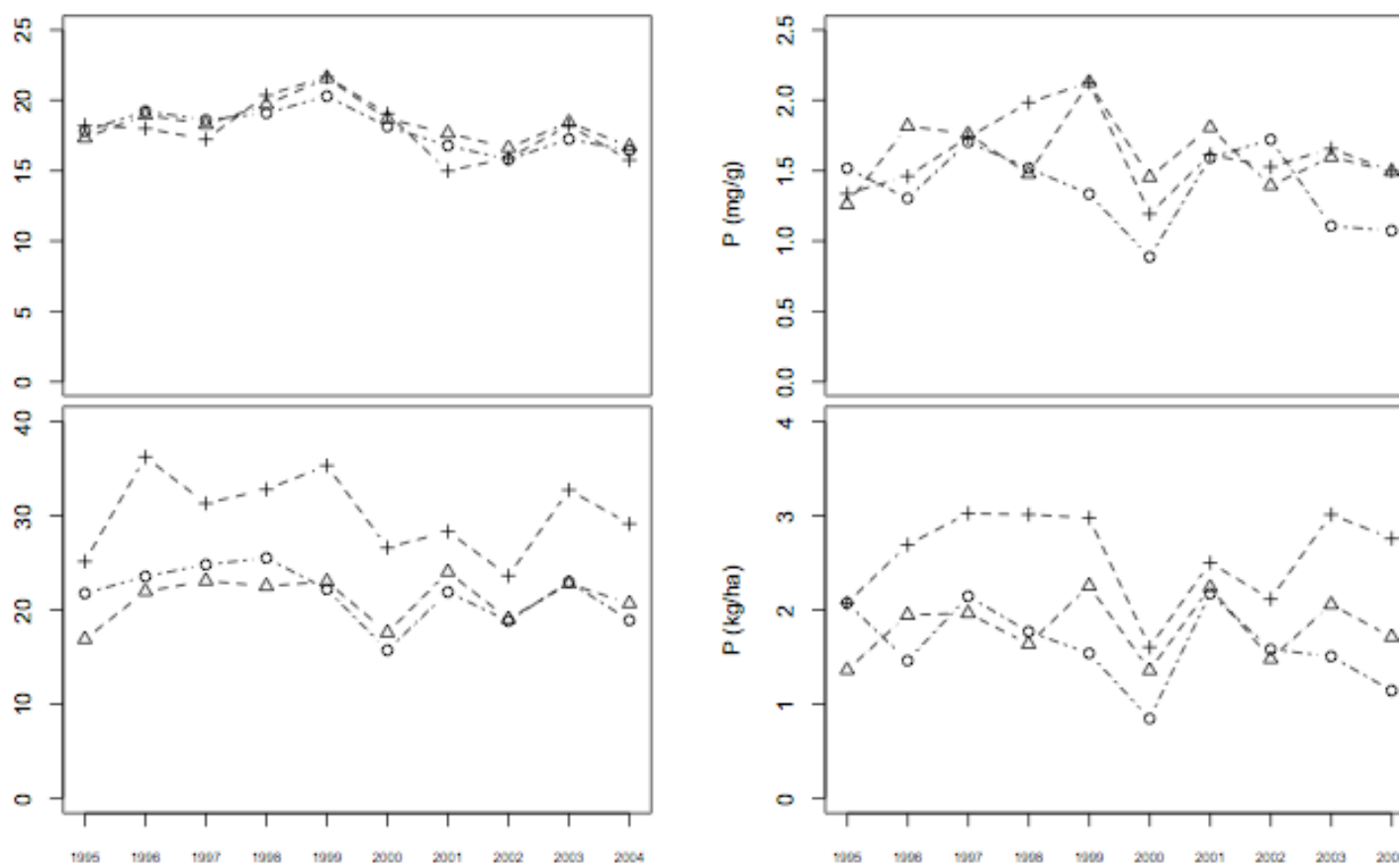


Figura 10: Concentraciones (mg/g) y flujos anuales (kg/ha/año) de N y P en los tres cuadros que difieren en ubicación topográfica dentro de la Cuenca I. Simbología: + C1 bajo, Δ C1 medio, o C1 alto

A escala estacional, los patrones se vuelven complejos y difícilmente interpretables; no obstante, la correlación de las concentraciones de elementos por ubicación topográfica con la precipitación estacional mostró que los cuadros C1 bajo y C1 medio tuvieron valores superiores (N:  $r = 0.80$  y  $0.84$ ; P:  $r = 0.77$  y  $0.69$ , respectivamente) al C1 alto (N:  $r = 0.36$  y P:  $r = 0.44$ ). El patrón se invirtió con el flujo de N, donde la correlación con la precipitación fue superior y negativa en el cuadro C1 alto que en los otros dos (cuadros: C1 bajo  $r = -0.18$ , C1 medio  $r = -0.14$  y C1 alto  $r = -0.41$ ). El flujo de P no se correlacionó con la precipitación en ninguno de los tres cuadros ( $r = 0.05$ ,  $0.08$  y  $0.01$ , respectivamente).

La variación en las concentraciones y flujos de elementos debida a la topografía fue similar a la encontrada a nivel paisajístico, es decir, entre cuencas (Tabla 10). Esto se aplica para el rango y el coeficiente de variación (CV) de ambas concentraciones y flujos. Las únicas discrepancias encontradas se dieron en el valor máximo de la concentración de P, que es el

doble a nivel paisajístico que topográfico y en el CV del flujo de N, que fue mayor a nivel topográfico (Tabla 10).

Tabla 10. Valores de distintas medidas de variación de la concentración de N y P (mg/g) y los flujos anuales de N y P (kg/ha/año) de los sitios agrupados por topografía (CI bajo, CI medio y CI alto) y por paisaje (CI medio y CII, CIII, CIV y CV). Los valores se calcularon a partir de los datos anuales. CV = coeficiente de variación.

	Elemento	Topográfica	Paisajística
Ámbito	N (mg/g)	11.7-21.5	11.5-21.6
	P (mg/g)	0.87-2.12	0.87-5.29
	N (kg/ha/año)	6.8-50.6	5.8-48.5
	P (kg/ha/año)	0.31-4.79	0.31-4.78
CV (%)	N (mg/g)	22.4	22.2
	P (mg/g)	45.7	47.1
	N (kg/ha/año)	47.3	37.2
	P (kg/ha/año)	51.6	48.4

## DISCUSIÓN

Los valores promedio generales de concentración de N (17.4 mg/g) y P (1.40 mg/g) en la hojarasca fueron similares a los reportados en la misma región para un menor número de años (Díaz, 1997; Campo et al. 2000). Según la revisión de Jaramillo & Sanford (1995), estos valores son superiores a los de la mayoría de los BTS del mundo, y en especial a los de los BTS Neotropicales (Jaramillo et al. 2011). Por otro lado, los valores de concentración de la hojarasca (N=17.4 mg/g, P=1.4 mg/g) son consistentes con la tendencia de disminución de las concentraciones en las hojas maduras (N=30.3 mg/g, P=2.28 mg/g; Rentería & Jaramillo, 2011), las hojas senescentes (N=17.9 mg/g, P=1.03 mg/g; Rentería & Jaramillo, 2011) y el mantillo (N=16.2 mg/g, P=0.61 mg/g; Anaya, 2007). El mayor porcentaje de cambio se observa de la hojarasca al mantillo, especialmente para el caso de P, lo que podría estar sugiriendo una inmovilización del elemento en la biomasa microbiana (Campo *et al.*, 1998).

Una predicción del presente trabajo fue que el P, tanto la concentración como el flujo, guardaría una relación más estrecha con el agua que el N. En ese sentido se esperaba que el P en la hojarasca se relacionara con la lluvia anual y estacional, pero que esto no sucedería así con el N. Los resultados indican que tanto el N como el P están igualmente determinados por el ciclo de agua en el ecosistema, lo que claramente se observa en la relación de estos elementos con la lluvia acumulada en diferentes periodos –lluvias, transición y sequía (Tabla 5). Sin embargo, el análisis de las tendencias anuales y temporales, revela que existe evidencia en apoyo a la predicción original. A escala anual, la cantidad total de lluvia regula la concentración y el flujo de N en la hojarasca, pero la distribución y temporalidad de la misma tienen un efecto más importante sobre la concentración y el flujo de P. Al agrupar los datos anualmente se observa un incremento en los valores de las concentraciones y los flujos –tanto de N como de P- en años con precipitaciones 1.5 veces superiores al promedio (1.8 desviaciones estándar o 1100 mm aproximadamente). Esto indica que ambos elementos reaccionan a la cantidad total de precipitación que cae durante un año. Sin embargo, en el caso de la concentración de P, la distribución de la precipitación representa un control igual de importante que la cantidad. Si tomamos por ejemplo a 1997, un año seco, los valores de concentración y flujo de P están por encima del promedio. Al analizar los datos mensuales de precipitación, este año tiene dos peculiaridades: una extensa estación de lluvias (6 meses) y 6 eventos con precipitación mayores a 30 mm (el promedio eventos de toda la serie es 4). Si

bien la precipitación total de 1997 fue apenas la mitad del promedio anual, la distribución temporal de la lluvia produce un incremento general en la circulación de P. Rentería *et al.* (2005) propusieron que no sólo la cantidad, sino la distribución temporal de la precipitación – específicamente la lluvia que cae antes de la época seca- explicaba diferencias en la reabsorción del P y no de N durante dos años con precipitaciones totales similares, en el BTS de Chamela. Los resultados de este trabajo y las evidencias previas (Rentería *et al.*, 2005; Anaya *et al.*, 2007; Rentería & Jaramillo, 2011), además de otros estudios en BTS de México (Read & Lawrence, 2003), sugieren que la distribución de la precipitación determina la manera en que el P circula en el BTS. Esto es contrario a la propuesta de Fay (2009) quien argumenta que en ecosistemas limitados por agua la temporalidad de la lluvia debe ser más importante para la circulación de N que para la de P.

Los patrones que se observan en escala anual son consistentes a escala estacional: la circulación de N en la hojarasca depende de la cantidad de agua, mientras que la de P depende de la temporalidad. Esto se comprobó: 1) al remover secuencialmente las estaciones con mayor precipitación el N pierde su relación con la precipitación, lo que no se da con el P y, 2) la concentración de N muestra valores estables con respecto a su promedio -excepto en la estación de lluvias de años muy húmedos-, lo que indica que la circulación de N sólo varía durante la estación de lluvias y en función de la cantidad de la precipitación. Al contrario, el P muestra un ámbito de variación mucho mayor en todas las estaciones y en todos los años, lo que indica que la circulación de este elemento responde a pulsos menores de precipitación y a lluvias en cualquier período del año. Anaya *et al.* (2007) mostraron que la mineralización de N en el mantillo sigue un patrón estacional definido, donde en cada año, las formas disponibles del elemento se acumulan durante la época seca y se liberan con las primeras lluvias; este mecanismo se repite anualmente y sólo depende de la entrada de agua. De manera contraria, Campo *et al.* (1998) encontraron que la mineralización de P en el mantillo depende principalmente de la cantidad de lluvia que cae, donde precipitaciones mayores a 30 mm parecen activar el metabolismo microbiano y con ello la movilización del elemento.

Otra evidencia de que el agua regula de forma distinta la circulación de P que la de N en este ecosistema, proviene del análisis de los flujos a escala estacional. Martínez-Yrizar *et al.* (1990) demostraron que la producción de hojarasca sigue un patrón estacional, donde la caída máxima se registra en la época seca y la mínima en la de lluvias; adicionalmente, la

cantidad total depende de la precipitación. El flujo de N muestra se comporta igual que la producción de hojarasca, lo que sugiere que los factores que controlan a ambos deben ser los mismos. Al contrario, el flujo de P varía año con año: en años húmedos los máximos se registran durante la época de lluvias y en años secos los máximos se observan durante la de sequía. Esto indica que en años secos el flujo de P se comporta de manera similar al N, pero en los años húmedos el efecto de la concentración sobre el flujo predomina sobre el efecto de la producción. Posiblemente esto se deba a que la plantas tienden a conservar menos P al incrementarse la lluvia (Rentería et al. 2005; Rentería & Jaramillo, 2011).

Al comparar la circulación de P y N en la hojarasca, entre cuencas (i.e. cuencas CI a CV) o entre ubicaciones topográficas (i.e. al interior de la CI), se observa que el P muestra una mayor variación (Tabla 9), tal y como se esperaba. Adicionalmente, en el caso de P ambas formas de variación espacial se explican por la disponibilidad del elemento en el suelo, lo que no sucede en el caso de N. Rentería *et al.* (2005) reportan que el P disponible varía significativamente entre el cuadro alto y el cuadro bajo de la CI, lo que tiene un impacto sobre el estatus nutrimental de las hojas vivas. En contraste, el N disponible en el suelo y en las hojas son similares entre las tres ubicaciones topográficas. Read & Lawrence (2003) también sugieren que el P del suelo funge como controlador del flujo de P en la hojarasca, en distintos estados sucesionales en un BTS secundario de Yucatán. Además, Jaramillo *et al.* (2011) indican que este patrón se sostiene en distintos BTS del Neotrópico. Todo lo anterior indica que el P del suelo es un control de la circulación del elemento en este ecosistema.

Cuando los flujos se comparan entre sitios o ubicaciones topográficas, se observa que tanto el flujo de N como el de P se comportan de manera similar a la producción. Martínez-Yrizar *et al.* (1996) muestran diferencias en la producción primaria neta y en la producción de hojarasca entre las tres ubicaciones topográficas en la CI del sitio de estudio, donde el cuadro bajo es más productivo que el alto. Adicionalmente, los sitios CII, CIII y CIV también tienen una mayor producción que el cuadro medio de la Cuenca I (Martínez-Yrizar, datos no publicados). Los mismos patrones se observan en ambos flujos, lo que sugiere que espacialmente la producción y la circulación de nutrientes responden a los mismos factores.

El análisis del gradiente de precipitación y la variación entre los sitios de estudio se observan tres patrones que diferencian la circulación de N y P en la hojarasca. En primer lugar, la concentración de N no varía significativamente entre los sitios, independientemente

de la cantidad de lluvia anual, excepto en un solo caso (1996). Es posible que esto se deba a la concentración similar del N en el suelo de los sitios (Solís, 1989) y a la abundancia general de N en el ecosistema, posiblemente como resultado de la dominancia de leguminosas fijadoras de N (Lott, 1995; Durán *et al.* 2002).

En segundo lugar, parece existir un valor de precipitación mínimo a partir del cual se manifiestan las diferencias en la concentración de P en la hojarasca entre los sitios (Tabla 8). Estas diferencias fueron consistentes en el gradiente de precipitación (en años con una precipitación intermedia o superiores) y están relacionadas linealmente con la disponibilidad de P en el suelo. Read & Lawrence (2003) proponen que la circulación de P en la hojarasca en un BTS secundario de Yucatán depende de la disponibilidad de P en el suelo y que esta relación está determinada por la disponibilidad de agua. Jaramillo *et al.* (2011) llegan a una conclusión similar en el caso de los BTS primarios del Neotrópico. Los resultados de este trabajo y los reportados en la literatura sugieren que el ciclo del P en los BTS depende en primer lugar del agua y en segundo de la disponibilidad de P en el suelo.

En tercer lugar, se observa que la variación en la concentración de N en la hojarasca se mantiene constante en el gradiente de precipitación, mientras que la concentración de P varía menos en años con precipitaciones intermedias y es más alta en los extremos del gradiente. Rentería & Jaramillo (2011) reportan que la concentración de nutrientes a nivel de especie en hojas vivas de árboles de Chamela, especialmente de P, muestra la mayor variabilidad en el año más húmedo de su estudio, que corresponde también a 1999. Esto sugiere que durante años muy secos o muy húmedos se manifiestan las estrategias individuales de las especies en la adquisición y uso de P, mientras que en años con disponibilidad de agua intermedia (i.e. más cercana al promedio), la variación se debe primordialmente a las diferencias en disponibilidad de P en el suelo, lo que explicaría además las diferencias entre los sitios. Santiago *et al.* (2005) también muestran que la variabilidad en la producción y circulación de nutrientes en la hojarasca en bosques tropicales húmedos aumenta con la precipitación.

#### Eficiencia de uso de nutrientes

Los valores de EUN del presente estudio son ligeramente superiores en el caso del N e inferiores en el caso del P, comparados con los reportados por Jaramillo & Sanford (1995) para Chamela ( $EUN_N=44$ ,  $EUN_P=926$ ) calculados a partir de un número menor y diferente de



años. Asimismo, son mucho menores que los reportados por Read & Lawrence (2003) en el BTS secundario de Yucatán, especialmente en el caso de P ( $EUN_P \sim 2000$ ), pero similares a los reportados por Tang *et al.* (2010) ( $EUN_N=61$ ,  $EUN_P=979$ ) en un BTS de China y por Singh & Singh (1991) ( $EUN_N=79$ ,  $EUN_P=1028$ ) en un BTS de India. Al parecer, en el caso del BTS de Yucatán que crece sobre suelos calizos y que tienden a fijar el P (Reed & Lawrence, 2003), hay un impacto claro en la eficiencia con la que la vegetación usa dicho elemento.

La  $EUN_N$  promedio (61) en el BTS de Chamela es igual al valor mínimo ( $\sim 60$ ) que menciona Vitousek (1982) para los bosques tropicales húmedos dominados por leguminosas fijadoras de N. El mismo autor menciona además, que el valor de la concentración de N en la hojarasca de dichos bosques se encuentra alrededor de 17 mgN/g. En el BTS de Chamela, las leguminosas potencialmente fijadoras de N dominan el dosel de vegetación (Lott, 1985; Durán, 2002) y la concentración promedio de N en la hojarasca es de 17.5 mg/g. Más aún, el flujo de N en el BTS de Chamela se relaciona linealmente con la producción de hojarasca y la pendiente no es diferente de la  $EUN_N$  promedio (Fig. 16). Esto es consistente con la hipótesis propuesta por Vitousek (1982) y que indica que los factores que controlan la producción de hojarasca son iguales a los que controlan el flujo de N y que por lo tanto la  $EUN_N$  permanece constante. Adicionalmente, los resultados del presente trabajo muestran que la  $EUN_N$  se mantiene en el valor promedio sin importar la cantidad de lluvia (Tabla 10; excepto en el año extremadamente húmedo) o la disponibilidad del elemento en el suelo ( $p=0.59$ ,  $r^2=0.10$ ). Todo lo anterior sugiere que el N es un elemento abundante en el ecosistema y que no limita la productividad primaria.

Los de  $EUN_P$  encontrados son más altos que el promedio global (Vitousek, 1982). Aunque el flujo de P y la producción de hojarasca se relacionan linealmente, la relación no es tan estrecha y hay más variación (Fig. 11), de tal forma que valores altos del flujo de P no corresponden necesariamente a valores altos de producción. Esto indica una menor relación entre los controles de la producción de hojarasca y del flujo de P, lo que se traduce en que la  $EUN_P$  no sea constante (Fig. 11). Efectivamente, la EUP disminuye consistentemente con un aumento en la precipitación (Tabla 10) y se relaciona lineal y negativamente con la disponibilidad del elemento en el suelo ( $p=0.02$ ,  $r^2=0.84$ ). Es decir, en el sitio de estudio la

limitante hídrica controla la productividad en lo general, pero la dinámica biogeoquímica está determinada también por la disponibilidad de P, lo que parece cumplirse para diversos BTS.

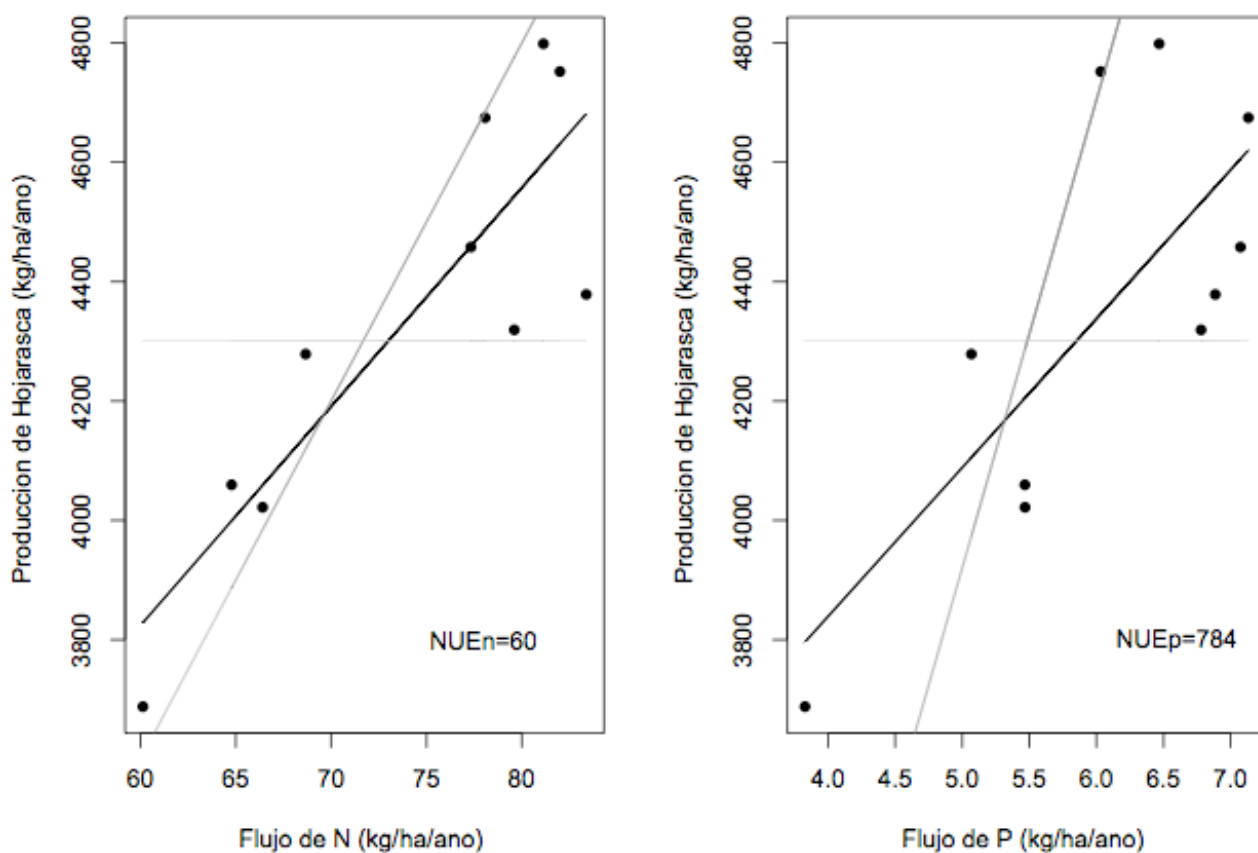


Figura 11. Relación entre el flujo de N (izquierda) y P (derecha) con la producción de hojarasca anual promedio para todos los sitios. En negro se indican las gráficas del modelo de regresión lineal, en gris claro la Ho1 y en gris oscuro la Ho2 propuestas por Vitousek (1982). Ambas regresiones son significativas donde N:  $p=0.001$ ,  $r^2=0.72$ ; P:  $p=0.01$ ,  $r^2=0.52$ .

Los análisis temporales muestran que, según el elemento, la circulación de N y P en la hojarasca está ligada diferencialmente con la precipitación. Sin embargo, el grado de dependencia puede expresarse también calculando la correspondencia porcentual entre los cambios relativos de la precipitación y los cambios en las concentraciones de N y P en la hojarasca. Para ello, se calcularon las desviaciones anuales en términos porcentuales de la precipitación y de las concentraciones con respecto al promedio global. Después, se promediaron los dos años que presentaran los valores extremos (tanto inferiores como superiores) y los tres años con valores ligeramente inferiores (-10%) o superiores (+13%) al promedio de precipitación, tomando en cuenta la base de datos completa.

A partir de este análisis se encontró que la concentración de P en la hojarasca responde más que la concentración de N a las anomalías en la precipitación (Tabla 11). Además, se observa que el cambio relativo en la concentración de P es mayor con cambios ligeros en la precipitación, de tal forma que la concentración de N exhibe un ámbito de variación mucho menor ( $\pm 10\%$ ) que la variación de P ( $\pm 22.5\%$  en promedio). Esto refuerza la idea de que los cambios en la dinámica hídrica en el ecosistema tienen un efecto más importante sobre la circulación del P en la hojarasca que sobre la circulación del N.

Tabla 11. Porcentaje de cambio de la precipitación promedio (disminución o aumento, según el símbolo) y su correspondencia con el porcentaje de cambio en la concentración de N (CN) y de P (CP).

Precipitación (mm)	-29%	-10%	+13%	+23%
CN	-10%	-8%	+9%	+10%
CP	-20%	-12%	+20%	+25%

En ese sentido la disponibilidad de agua determina la dinámica y eficiencia de uso de P, pero no de N en el BTS. Las relaciones entre las variables involucradas en esta dinámica están representadas en la Fig. 12.

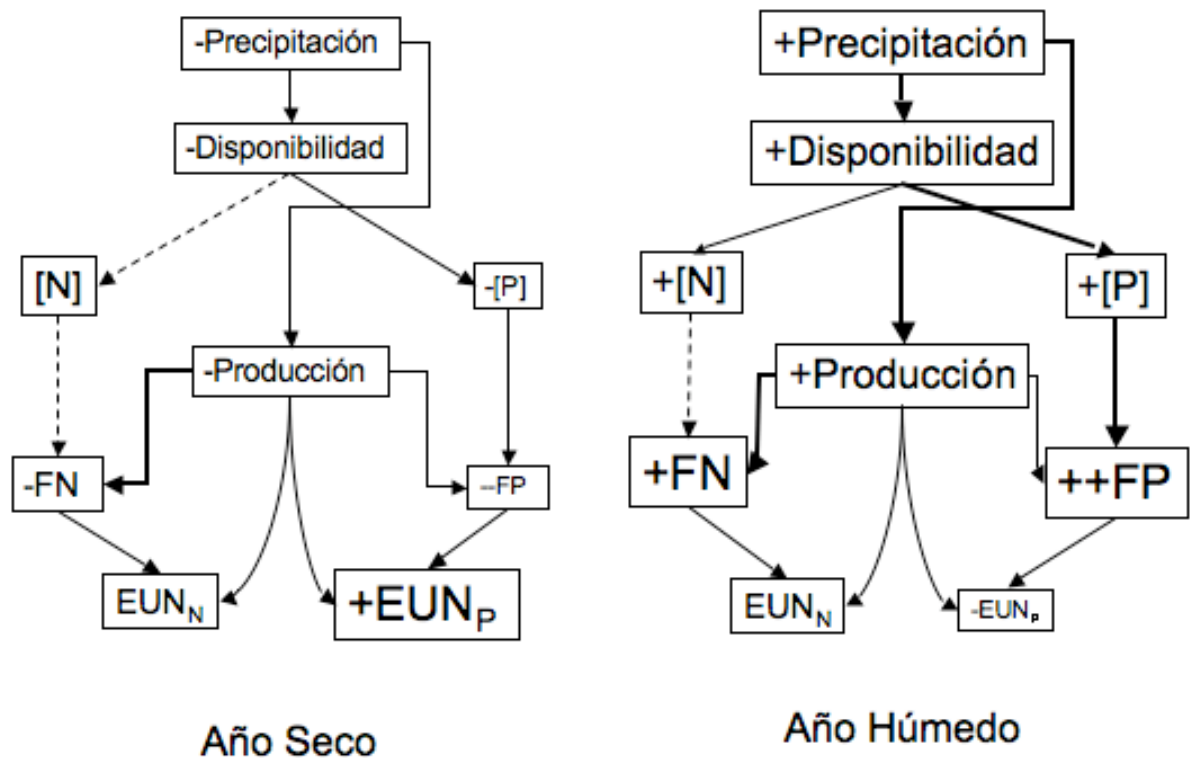


Figura 12. Diagrama conceptual de la circulación de N y P en la hojarasca del BTS de Chamela. Disponibilidad se refiere a la disponibilidad de los elementos en el suelo, producción es la producción de hojarasca, [N] y [P] son la concentraciones de ambos elementos, FN y FP los flujos y EUN<sub>N</sub> y EUN<sub>P</sub> son las eficiencias de uso de N y P. Las cajas representan procesos y su tamaño indica la magnitud relativa en el contraste de un año seco y un año húmedo; los símbolos dentro de la cajas (+ o -) representan incrementos o decrementos en el proceso. Las flechas representan la conexión entre los procesos, donde el grosor representa la fuerza de la interacción y las líneas punteadas representan una interacción débil. En años secos la concentración y el flujo de P disminuyen, mientras que la eficiencia aumenta; en años húmedos el proceso es al revés. En el caso del N, la concentración y el flujo aumentan en años húmedos, pero el aumento relativo es menor en comparación con el P. La eficiencia de uso de N permanece constante e independiente de la precipitación.

Una posible explicación a la diferencia en la circulación de N y P se desprende de lo sugerido por Rentería & Jaramillo (2011). Estos autores proponen tres posibles mecanismos ecosistémicos que modifican la dinámica de ambos elementos: 1) mecanismos bioquímicos en las hojas que hacen más plástica la reabsorción de P que la de N, 2) la alta abundancia de leguminosas en el sitio, que posiblemente mantienen al sistema en un estatus de alto N y 3) la baja movilidad del P inorgánico y el control que ejercen los microorganismos sobre el P orgánico.

El primer argumento es consistente con lo observado por McGroddy *et al.* (2004) en la hojarasca a nivel global. Estos autores sugieren que reabsorber N es energéticamente más costoso que reabsorber P, debido a la unión que tiene este elemento con el C; más aún, este patrón se cumple a nivel global y afecta la hojarasca de todos los bosques. Rentería *et al.* (2005) observaron este patrón a nivel de especie y Rentería & Jaramillo (2011) mostraron que el agua es el controlador fundamental de la reabsorción a esta escala. Estos dos trabajos proponen que la respuesta flexible de la reabsorción en función del agua debe de escalarse a escala ecosistémica, hecho que se robustece lo observado en este trabajo a escalas temporales y espaciales mayores.

La alta presencia de leguminosas en el sistema (Lott, 1985; Durán *et al.* 2002) sugiere la continua entrada de N vía fijación. Hipótesis actuales sobre el ciclo de N en los bosques tropicales proponen que, la redistribución del elemento en el suelo genera micrositios ricos y pobres en N (Schimel & Bennet, 2004), lo que podría explicar por que la fijación es constante y por que el sistema se mantiene en un status de poca conservación de N (Hedin *et al.* 2009). En ese sentido, la señal se transfiere a las hojas vivas y senescentes (Rentería & Jaramillo, 2011) y finalmente a la hojarasca, lo que sugiere que estos procesos deben operar en todo el ecosistema.

En términos de la disponibilidad de P se sabe que este elemento está menos ligado a la descomposición y que se mueve más lentamente debido a su afinidad por las fases minerales del suelo (McGuile & Cole 1984, Chapin *et al.*, 2002). En el BTS de Chamela el P se acumula en el mantillo y en el suelo durante la época de sequía (Campo *et al.*, 1998) y es liberado con el comienzo de las lluvias; sin embargo, para que se activen los mecanismos microbianos y que las plantas puedan absorber este elemento se necesita un evento de precipitación mayor a 30 mm (Campo *et al.* 1998).

A partir de los tres puntos anteriores se hipotetiza que la diferencia entre la circulación de N y de P debe tener su origen en la circulación que se da en el suelo, controlado a su vez principalmente por la disponibilidad de agua. Este patrón, reportado en trabajos anteriores en el mismo sitio pero a menores escalas –tanto espaciales como temporales-, parece traducirse a todo el ecosistema y ocurre en temporalidades más extensas.

## CONCLUSIONES

Los resultados de este trabajo sobre las concentraciones y flujos de N y P en la hojarasca del BTS de Chamela en el largo plazo, permitieron establecer diferencias importantes en el reciclaje de ambos elementos. En particular se encontró que la circulación de N tiene una mayor estabilidad temporal. Es decir, la variación en la cantidad y distribución estacional de la lluvia tuvo poca influencia sobre la circulación del N en la hojarasca. Las evidencias previas en el sitio de estudio de Chamela, los patrones anuales de las concentraciones, los flujos estacionales y la EUN sugieren que la circulación de N responde a la producción de hojarasca y que lo hace de manera similar en todos los años y en todos los sitios analizados. Esto significa que una vez que llueve, los procesos de circulación y uso de N por parte de la vegetación se activan, independientemente de la cantidad de agua que haya entrado al ecosistema.

En contraste, la circulación de P en la hojarasca del BTS de Chamela depende en primer lugar de la temporalidad de la precipitación y en segundo de la disponibilidad del elemento en el suelo. Esto confirma los patrones observados en distintos trabajos a menores escalas temporales y espaciales y robustece la idea de que el P controla la dinámica biogeoquímica del BTS de Chamela.

Los resultados de este estudio muestran que la complejidad de los procesos en ecosistemas estacionalmente secos con una alta variabilidad en el régimen de lluvias pueden ser abordados de forma más robusta con un enfoque de largo plazo; en especial permiten comprender el contraste que existe no sólo dentro de un año, sino entre años con precipitaciones distintas.

## Referencias

- Aerts R (1996) Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *Journal of Ecology* 84: 597–608
- Aerts R & Chapin FS (2000) The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research* 30: 1-67
- Amunson R & Jenny H (1997) On a state factor model of ecosystems. *Bioscience* 47: 536-543
- Anaya CA (2007) Dinámica del C y N en el mantillo de un bosque tropical caducifolio en Jalisco, México. Tesis Doctoral, Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM
- Anaya CA, García-Oliva F & Jaramillo VJ (2007). Rainfall and labile carbon availability control litter nitrogen dynamics in a tropical dry forest. *Oecologia* 150: 602-610
- Balvanera P, Lott E, Segura G, Siebe C & Islas A (2002) Patterns of  $\beta$ -diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* 13: 145-158
- Binkley D & Giardina C (1998) Why do tree species affect soils? The warp and woof of tree-soil interactions. *Biogeochemistry* 42: 89-106
- Bormann FH & Likens GE (1964) Nutrient cycling. *Science* 155: 424-429
- Bormann FH & Likens GE (1995) *Biogeochemistry of a Forested Ecosystem*. Springer-Verlag, USA
- Bullock SH (1995) Phenology of a tropical dry forest. Pp 277-303. En: Bullock SH, Mooney HA & Medina E (Eds) *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, USA.
- Campo J & Dirzo R (2003) Leaf quality and herbivory responses to soil nutrient addition in secondary tropical dry forests of Yucatán, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 19: 525-530
- Campo J, Jaramillo VJ & Maass JM (1998) Pulses of soil phosphorus availability in a Mexican tropical dry forest: effects of seasonality and level of wetting. *Oecologia* 115: 167-172
- Campo J, Maass M, Jaramillo VJ & Martínez-Yrizar A (2000) Calcium, potassium and magnesium cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem. *Biogeochemistry* 49: 21-36.
- Campo J, Maass JM, Jaramillo VJ, Martínez-Yrizar A & Sarukhán J (2001) Phosphorus cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem. *Biogeochemistry* 53: 161-179
- Cavalier J, Wright SJ & Santamaria J (1999) Effects of irrigation on litterfall, fine root biomass and production in a semideciduous lowland forest in Panama. *Plant and Soil* 211: 207–213
- Cervantes L, Maass JM & Domínguez R (1988) Relación lluvia-escurrimiento en un sistema pequeño de cuencas de selva baja caducifolia. *Ingeniería Hidráulica en México*. Segunda época, Vol III: 30-42.
- Chapin FS (1980) The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 233-261



- Chapin FS, Matson P & Mooney HA (2002) Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. Springer. USA
- Chave J, Navarrete D, Almeida S, Alvarez E, Aragao L, Bonal D, Chatelet P, Silva-Espejo JE, Goret JY, Hildebrand P, von and Jimene E, Stevenson P, Malhi Y (2010) Regional and seasonal patterns of litterfall in tropical South America. *Biogeoscience* 7: 43-55
- Clark D, Brown DS, Kicklighter DW, Chambers D, Thomlinson JR, Ni J & Holland E (2001) Net primary production in tropical forests: an evaluation and synthesis of existing field data. *Ecological Applications* 11: 371–384
- Coley PD & Barone JA (1996) Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 305-335
- Díaz SV (1997) Dinámica de nitrógeno y de fósforo en la hojarasca de una selva baja caducifolia en Chamela Jalisco, México. Tesis de Licenciatura, ENEP Iztacala, UNAM
- Dirzo R & Dominguez CA (2002) Interacciones planta-herbívoro en la selva baja caducifolia de Chamela. Pp 25-41. En: Noguera FA, Vega JH, García AN & Quesada M (Eds) *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM
- Durán E, Balvanera P, Lott E, Segura G, Pérez-Jimenez A, Islas A & Franco M, (2002) Estructura, composición y dinámica de la vegetación. Pp 443-472 En: Noguera FA, Vega JH, García AN & Quesada M (Eds) *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM
- Durán E, Meave J, Lott E & Segura G (2006) Structure and tree diversity patterns at a landscape level in a Mexican tropical dry deciduous forest. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 79: 43-60
- Esteban R (1986) Contenido mineral en la hojarasca de una selva baja caducifolia en la costa de Jalisco, México. Tesis de Licenciatura. ENEP Zaragoza, UNAM, México
- Fay, P (2009) Precipitation variability and primary productivity in water-limited ecosystems: how plants “leverage” precipitation to “finance” growth. *New Phytologist* 181: 5-8
- Filip V, Dirzo R, Maass JM & Sarukhán J (1995) Within- and among-year variation in levels of herbivory on the foliage of trees from a Mexican tropical deciduous forest. *Biotropica* 27: 78-86
- García E (1988) Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México
- García-Oliva F, Camou A & Maass JM (2002) El clima de la región central de la costa del Pacífico Mexicano. Pp 3-10 En: Noguera FA, Vega JH, García AN & Quesada M (Eds) *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM
- García-Oliva F, Martínez Lugo R & Mass JM (1995) Long-term net soil erosion as determined by <sup>137</sup>Cs redistribution in an undisturbed and perturbed tropical deciduous forest. *Geoderma* 68: 135-147
- García-Oliva F, Sanford RL & Kelly E (1998) Effects of slash-and-burn management on soil aggregate organic C and N in a tropical deciduous forest. *Geoderma* 88: 1-12

- Gosz JR, Likens GE & Bormann FH (1972) Nutrient content of litterfall in the Hubbard Brook experimental forest, New Hampshire. *Ecology* 53: 769-784
- Hedin L (2004) Global organization of terrestrial plant-nutrient interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101: 10849-10850
- Hedin L, Brookshire J, Menge D & Barron A (2009) The nitrogen paradox in tropical forest ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 40: 613-635
- Hobbie JE (2003) Scientific accomplishments of the long-term ecological research program: an introduction. *BioScience* 53: 17-21
- IPCC (2007) Climate Change 2007 synthesis report. IPCC Secretariat. Geneva, Switzerland
- Jara P, Martinez E & Campo J (2009) N and P dynamics in the litter layer and soil of Mexican semi-arid forests, state of Morelos. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 130: 164-170
- Jaramillo VJ & Sanford RL (1995). Nutrient cycling in tropical deciduous forest. Pp 346-361 En: Bullock SH, Mooney HA & Medina E (Eds) *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, USA
- Jaramillo VJ, Martínez-Yrizar A & Sanford Jr RL (2011) Primary productivity and biogeochemistry of seasonally dry tropical forests. pp. 109-128 En: Dirzo R, Young HS, Mooney HA & Ceballos G (Eds). *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation*. Island Press, USA
- Jenny H (1941) *Factor of soil formation*. McGraw-Hill. USA.
- Jordan CF (1983) Productivity of tropical rain forest ecosystems and the implications for their use as future wood and energy sources. Pp 117-132. En Golley (ed). *Ecosystems of the World*. Island Press, USA.
- Kobe RK, Lepczyk CA & Iyer M (2005) Resorption efficiency decreases with increasing green leaf nutrients in a global data set. *Ecology* 86: 2780-2792
- Kratz TK, Deegan LA, Harmon ME & Lauenroth WK (2003) Ecological variability in space and time: insights gained from the US LTER program. *BioScience* 53: 57-67
- Kummerow J, Castellanos J, Maass JM & Larigauderie A (1990) Production of fine roots and the seasonality of their growth in a Mexican deciduous dry forest. *Vegetatio* 90: 73-80
- Larcher W (1983) *Physiological Plant Ecology*. Springer-Verlag. New York, USA.
- Likens GE (2004a) Biogeochemistry: some opportunities and challenges for the future. *Water, Air and Soil Pollution* 4: 5-24
- Likens GE (2004b) Some perspectives on long-term biogeochemical research from the Hubbard Brook ecosystem study. *Ecology* 85: 2355-2362
- Lott EJ (1985) Listados florísticos de México. III. La Estación de Biología Chamela, Jalisco. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico
- Lott EJ, Bullock SH, Solís-Magallanes JA (1987) Floristic diversity and structure of upland and arroyo forest in costal Jalisco. *Biotropica* 19: 228-235
- Lonsdale WM (1988) Predicting the amount of litterfall in forests around the world. *Annals of Botany* 61: 321-324

- MacLean R & Wein RW (1978) Litter production and forest floor nutrient dynamics in pine and hardwood stands of New Brunswick, Canada. *Ecography* 1:1-15
- Martínez-Yrizar, A (1995) Biomass distribution and primary productivity of tropical dry forest. Pp 326-345 En: Bullock SH, Mooney HA & Medina E (Eds) *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, USA
- Martínez-Yrizar A, Maass JM, Pérez-Jiménez LA & Sarukhán J (1996) Net primary productivity of a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12: 169-175
- Martínez-Yrizar A, Núñez S & Búrquez A (2007) Leaf-litter decomposition in a southern Sonoran Desert, northwestern Mexico: effect of habitat and litter quality. *Acta Oecologica* 32: 291-300
- Martínez-Yrizar, A & Sarukhán J (1990) Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in México over a five-year period. *Journal of Tropical Ecology* 6: 433-444
- Maass JM & Burgos A (2011) Water dynamics at the ecosystem level in seasonally dry tropical forests. pp. 141-156 En: Dirzo R, Young HS, Mooney HA & Ceballos G (Eds). *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation*. Island Press, USA
- Maass JM, Jardel E, Calderón L, Herrera J, Castillo A, & Equihua M (2010) Las áreas naturales protegidas y la investigación ecológica de largo plazo en México. *Ecosistemas*, 19: 69-83
- McGroddy ME, Daufrense T & Hedin LO (2004) Scaling of C:N:P stoichiometry in forests worldwide: implications of terrestrial Redfield-type ratios. *Ecology* 85: 2390-2401
- Melillo JM, Aber JD & Muratome JF (1982) Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* 63: 621-626
- Mooney HA, Bullock SH & Medina E (1995) Introduction. Pp 5-15. En: Bullock SH, Mooney HA & Medina E (Eds) *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, USA
- Murphy PG & Lugo AE (1986) Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88
- Nardoto GB, Bustamante MM, Pinto AS & Klink CA (2006) Nutrient use efficiency at ecosystem and species level in savanna areas of Central Brazil and impacts of fire. *Journal of Tropical Ecology* 22: 1-11
- Newbould PJ (1967). *Methods for estimating the primary production of forest*. IBP Handbook No. 2. Blackwell Scientific Publications. Oxford, UK
- Noguera F, Vega JH & García AN. 2002. Introducción. En: Noguera FA, Vega JH, García AN & Quesada M (Eds) *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM
- Palma RM, Prause J, Fontanive AV & Jimenez MP (1998) Litterfall and litter decomposition in a forest of the Parque Chaqueno Argentino. *Forest Ecology and Management* 106: 205-210.
- Patiño MC (1990) Variación espacial y temporal de la capa de hojarasca (mantillo) en una selva baja caducifolia en Chamela. Tesis de licenciatura. UNAM, México

- R Development Core Team (2009). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Raghubanshi AS (1992) Effect of topography on selected soil properties and nitrogen mineralization in a dry tropical forest. *Soil Biology and Biochemistry* 24: 145-150
- Read L & Lawrence D (2003) Litter nutrient dynamics during succession in dry tropical forests of the Yucatan: regional and seasonal effects. *Ecosystems* 6: 747–761
- Reich PB & Oleksyn J (2004). Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101: 11001-11006
- Rentería LY (2007) Grupos funcionales de plantas de interés biogeoquímico en un ecosistema tropical estacional: evaluación de los patrones de reabsorción de nitrógeno y fósforo. Tesis de Doctorado. UNAM, México
- Rentería LY & Jaramillo VJ (2011) Rainfall drives leaf traits and leaf nutrient resorption in a tropical dry forest in Mexico. *Oecologia* 165: 201-211
- Rentería LY, Jaramillo VJ, Martínez-Yrizar A & Pérez-Jiménez A (2005) Nitrogen and phosphorus resorption in trees of a Mexican tropical dry forest. *Trees* 19: 431-441
- Sánchez GR & Alvarez-Sánchez J (1995) Litterfall in primary and secondary tropical forest of Mexico. *Tropical Ecology* 36: 191-201
- Saynes V, Hidalgo C, Etcheverts J & Campo J (2005) Soil C and N dynamics in primary and secondary seasonally dry tropical forests in Mexico. *Applied Soil Ecology* 29: 282-289
- Schaff, P (2002) Geología y geofísica de la costa de Jalisco. Pp 11-16. En: Noguera FA, Vega JH, García AN & Quesada M (Eds) *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM
- Schimel J & Bennet J (2004) Nitrogen mineralization: challenges of a changing paradigm. *Ecology* 85: 591–602
- Schlesinger WH (1997). *Biogeochemistry: an Analysis of Global Change*. Academic Press, USA
- Silver WL (1994) Is nutrient availability related to plant nutrient use in humid tropical forests? *Oecologia* 98: 336-343
- Simmons JA (2006) *Litterfall: a laboratory exercise in ecology*. Ed. West Virginia College. USA
- Singh L & Singh JS (1991) Storage and flux of nutrients in a dry tropical forest in India. *Annals of Botany* 68: 275-284
- Singh L & Singh JS (1993) Importance of short-lived components of a dry tropical forest for biomass production and nutrient cycling. *Journal of Vegetation Science* 4: 681–686
- Solís E (1989) Características fisicoquímicas de un suelo en un ecosistema tropical estacional. Tesis de Licenciatura. UNAM, México

- Songwe NC, Okali DU & Fasehun FE (1995) Litter decomposition and nutrient release in a tropical rainforest, Southern Bakundu Forest Reserve, Cameroon. *Journal of Tropical Ecology* 1: 33–350
- Technicon Industrial System (1997). Technicon Industrial System Method No. 329-74W/B. Individual/simultaneous determinations of nitrogen and/or phosphorus in BD acid digest. Technicon Industrial System, Tarrytown, NY
- Townsend AR, Cleveland CC, Asner GP & Bustamante MM (2007) Controls over foliar N:P ratios in tropical rain forest. *Ecology* 88: 107–118
- Veneklaas E (1991) Litterfall and nutrient fluxes in two montane tropical rain forests, Colombia. *Journal of Tropical Ecology* 7: 319–336
- Villar R & Merino J (2001) Comparison of leaf construction costs in woody species with differing leaf life-spans in contrasting ecosystems. *New Phytologist* 151: 213–226
- Vitousek PM (1982) Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *American Naturalist* 119: 553–572
- Vitousek PM (1984) Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology* 65: 285–298
- Vitousek PM & Howarth RW (1991) Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? *Biogeochemistry* 13:87–115
- Vitousek PM, Porder S, Houlton B & Chadwick O (2010) Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen–phosphorus interactions. *Ecological Applications* 20: 5–15
- Vitousek PM & Sanford RL (1986) Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review Ecology and Systematics* 17: 137–167
- Vogt KA, Grier CC & Vogt DJ (1986) Production, turnover, and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forests. *Advances in Ecological Research*: 303–377
- Wood TA, Lawrence D & Clark DA (2006) Determinants of leaf litter nutrient cycling in a tropical rain forest: soil fertility versus topography. *Ecosystems* 9: 1–11