



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Centro de Investigaciones en Ecosistemas

DINÁMICA DE C, N Y P EN SUELOS CALCÁREOS EN
EL VALLE DE CUATRO CIÉNEGAS DE CARRANZA
COAHUILA

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

CRISTINA MONTIEL GONZÁLEZ

DIRECTOR DE TESIS: Dr. FELIPE FRANCISCO GARCÍA OLIVA

COMITÉ TUTOR: Dra. VALERIA SOUZA SALDIVAR

Dra. LUISA I. FALCÓN ÁLVAREZ

MORELIA, MICHOACÁN

OCTUBRE, 2011



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

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

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) de la alumna **Montiel González Cristina** con número de cuenta **99214050** con la tesis titulada: "**Dinámica de C, N y P en suelos calcáreos en el valle de Cuatro Ciénegas de Carranza Coahuila**" bajo la dirección del Dr. **Felipe Francisco García Oliva**.

Presidente:	Dr. Jorge Dionisio Etchevers Barra
Vocal:	Dr. John Larsen
Secretario:	Dra. Valeria Souza Saldivar
Suplente:	Dr. Gerardo Vázquez Marrufo
Suplente:	Dra. Luisa I Falcón Álvarez

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 8 de septiembre del 2011

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

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca de Maestría CVU 294295

A la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), al Centro de Investigaciones en Ecosistemas (CIEco), y al laboratorio de Biogeoquímica de Suelos, por la dedicación a la formación con su infraestructura

Dr. Felipe Francisco García Oliva por aceptar ser mi tutor, por compartir sus enseñanzas tanto dentro como fuera del aula, por la infinita paciencia y dedicación, por la confianza depositada en mí y sobre todo por ser mi ejemplo, ¡mil gracias!.

Dra Valeria Souza Saldivár por ser parte de mi comité tutor a lo largo de esta maestría, por las enseñanzas, el apoyo y sobre todo por contagiar su entusiasmo por la ciencia.

Dra Luisa I. Falcón Álvarez por ser parte de mi comité tutor a lo largo de esta maestría, por sus valiosas enseñanzas y comentarios que enriquecieron tanto mi formación como el presente trabajo.

Dr. Jorge D. Etchevers Barra, Dr. John Larsen, Dra. Valeria Sousa Saldivar, Dr. Gerardo Vázquez Marrufo y Dra. Luisa I. Falcón Álvarez, por aceptar revisar, corregir y contribuir a mejorar la presente tesis.

Al proyecto **DGAPA Papiit IN205910-3**, así como al proyecto de la **WWF de Churince**, Cuatro Ciénegas Coahuila, por el financiamiento parcial para realizar esta tesis.

Al **Rancho Pozas Azules, PRONATURA**, de Cuatro Ciénegas Coahuila, por las facilidades brindadas para realizar este trabajo

¡¡G R A C I A S!! A:

El técnico de laboratorio **Rodrigo Velázquez** por su ayuda en campo y análisis de laboratorio y a la técnico **Maribel Nava** por su apoyo en el análisis de muestras en laboratorio. Por su amistad, confianza, cordialidad y sobre todo disposición para ayudarme y orientarme en todo momento muchas gracias Rodrigo y Mary.

Los técnicos **Heberto Feria** y **Alberto Valencia** por la ayuda en los análisis de datos y por su disponibilidad en todo momento.

El Dr. **Eloy Solano Camacho** y al **Herbario de la FES-Zaragoza UNAM** por su ayuda para la determinación taxonómica de las especies vegetales aquí reportadas.

El M. **Ramiro Ríos** y al Dr. **Noé Montaña**, por inspirarme, impulsarme, por sus charlas tan constructivas, por ayudarme a crecer y sobre todo ¡por su amistad!

A **Celeste Martínez Piedragil** y a **Gabriel Sanchez**, Cele no hay palabras para agradecer su amistad, apoyo y preocupación en los momentos más difíciles, tanto en el laboratorio como en lo personal. Gracias amiga por dar tan desinteresadamente te quiero muchísimo y espero que la vida me permita hacer lo mismo con ustedes.

A la M en C. **Yunuen Tapia** por tu linda amistad, apoyo y preocupación, así como por compartir tus conocimientos. Te quiero mucho amiga.

A mis compañeros del cubículo por las muchas pláticas, la retroalimentación, en algunos casos por su apoyo en campo y por los buenos momentos: **Bruno, Celeste, Ingrid, Nataly, Ofelia y Yunuen**, ¡mil gracias chicos!

A todos mis amig@s que han hecho esta atapa más amena: **Fer, Anibal, Elief, Neto, Hernan, Miguel Prado, Shatya, Felipe Arreola, Pepe Miguel e Israel**. Los quiero muchísimo, gracias por todas las pláticas, los consejos, por recordarme que se trata de disfrutar la vida y ¡vamos por más! (Si he olvidado nombrar a alguien mil disculpas).

¡DEDICATORIAS!

A mis padres, **Leticia y Ezequiel** porque sin su apoyo, cariño, comprensión y consejos no hubiese sido posible concluir esta etapa. Porque ambos son mi ejemplo de que en la vida hay que luchar con amor por lo que uno desea. Los quiero mucho.

A mis hermanos **Enrique**, gracias porque siempre me cuidas como el hermano mayor y porque sé que puedo confiar en ti. A **Irene** porque eres una mujer admirable e incansable y un ejemplo y a **Carlos** que por mucho que crezcas siempre serás mi pequeño, te quiero mucho hermano, gracias por las pláticas que tanto me retroalimentan (mi futuro Físico), la compañía y el cariño. A los tres los quiero mucho, gracias por su apoyo en esta etapa.

A mi pequeña **Eliza**, que aunque este tiempo he sacrificado verte crecer, te quiero mucho mi niña, siempre te llevo en mi corazón y por que espero después del largo camino que aun me falta por recorrer, recuperar el tiempo perdido contigo.

A la familia **Franco Tapia y Tapia Castañeda**, por adoptarme en su núcleo familiar, por su calidez, cariño y apoyo durante esta etapa, mil gracias, los quiero a todos.

A **Fernando Franco Tapia** porque durante esta etapa siempre estuviste conmigo y me brindaste tu oído, tu hombro, tu mano, tu paciencia y tu corazón. Gracias por las tantas pláticas de retroalimentación, mi compañero y colega. Por el profundo amor que me has demostrado, muchas gracias Fer, te amo, ¡esto va para un futuro prospero!.

ÍNDICE

ÍNDICE DE TABLAS	iii
ÍNDICE DE FIGURAS.....	iv
I. RESUMEN	1
II. ABSTRACT	3
III. INTRODUCCIÓN	4
Dinámica estacional de nutrientes en zonas áridas	4
Efecto de plantas en el retorno de nutrientes en zonas áridas	6
Relación suelo – planta-microorganismos en procesos biogeoquímicos	8
Procesos que diferencian la mineralización de C, N y P.....	11
Almacenes de nutrientes en pastizales de zonas semiáridas	12
Estequiometría en planta, suelo y microorganismos	14
IV. OBJETIVO GENERAL	16
Objetivos particulares.....	16
V. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO	17
VI. MATERIALES Y MÉTODOS	18
Diseño de muestreo	18
Descripción de los análisis biogeoquímicos.....	21
Análisis de biomasa vegetal aérea y radical.....	21
Análisis de suelo.....	21
Humedad del suelo, pH y densidad aparente	21
Análisis de nutrientes	22
C, N y P totales.....	22
C, N y P disueltos.....	23
Nitrógeno disponible	23
Fraccionamiento de P.....	23
C y N microbiano	25
P microbiano	26
Incubaciones.....	27
Análisis estadístico.....	27
VII. RESULTADOS	29

Estructura de la comunidad vegetal	29
Contenidos de C, N y P en los principales almacenes del ecosistema	30
Análisis de suelo	32
Densidad aparente, Humedad, pH y nutrientes totales.....	32
Formas disueltas y disponibles.....	33
Formas microbianas	35
Relación entre nutrientes.....	36
Fraccionamiento de P.....	37
Tasas potenciales de transformación de nutrientes.	38
VIII. DISCUSIÓN.....	44
Contenido de nutrientes y estequiometría en los principales componentes del ecosistema.....	44
Fraccionamiento de P.....	46
Dinámica estacional de nutrientes.....	47
Dinámica de nutrientes en verano	47
Dinámica de nutrientes en invierno.....	49
Modelo hipotético de dinámica de nutrientes.....	51
IX. CONCLUSIONES.....	54
X. REFERENCIAS	55

ÍNDICE DE TABLAS

TABLA 1. Especies vegetales encontradas en el sitio de estudio, número de individuos, media (\pm error estándar) de altura (cm), cobertura (cm^2) y espacio ocupado eficientemente por las especies vegetales (SOE en porcentaje).....	29
TABLA 2. Media (\pm error estándar) de la concentración, contenido y cocientes de nutrientes de biomasa vegetal en parte aérea y radical, las letras indican diferencias significativas entre biomasa aérea y radical ($p<0.05$)	30
TABLA 3. Media (\pm error estándar) del contenido (g/m^2) de nutrientes, en biomasa aérea (BA), biomasa radical (BR), almacén vegetal (V), almacén suelo y almacén ecosistémico	31
TABLA 4. Media (\pm error estándar) humedad, pH, concentración de carbono total CT, COT, NT y PT. La letra supernumérica indica diferencias significativas entre fechas ($p<0.05$, $n=10$)	33
TABLA 5. Media (\pm error estándar) de las formas disueltas y disponibles de nutrientes, la letra supernumérica indica diferencias significativas entre fechas ($p<0.05$, $n=10$).....	34
TABLA 6. Media (\pm error estándar) de los cocientes de las formas disueltas y disponibles de nutrientes, la letra supernumérica indica diferencias significativas entre fechas ($p<0.05$, $n=10$)	35
TABLA 7. Media (\pm error estándar) de la concentración de nutrientes en biomasa microbiana del suelo, la letra supernumérica indican diferencias significativas entre fechas ($p<0.05$, $n=10$)	36
TABLA 8. Coeficiente de correlación de pearson para humedad, pH, N disponible, formas disueltas y microbianas de C, N y P. Se indica con color rojo las correlaciones significativas.....	36
TABLA 9. Medias (\pm error estándar) del P extraído desde las diferentes fracciones y porcentajes de POT y PIT. La letra supernumérica indicadiferencias significativas entre fechas ($p<0.05$, $n=10$)	37
TABLA 10. Medias (\pm error estándar) de las variables medidas durante las incubaciones a 7 y 14 días para dos fechas. La letra supernumérica mayúscula comparan día de incubación y la minúscula estación para la misma variable ($p<0.05$).....	39
TABLA 11. Análisis de varianza de medidas repetidas (RMANOVA) para las variables medidas de las incubaciones de 7 y 14 días, de dos estaciones (verano e invierno). Se presentan los valores de F y p ($*=p<0.05$, $n=20$).....	40
TABLA 12. Análisis de regresión múltiple por pasos (GRM) para las variables medidas de las incubaciones de 7 y 14 días, de dos estaciones con las formas microbianas y disponibles de nutrientes ($p<0.05$, $n=10$). Los signos después de las variables indican si los valores son positivos (+) o negativos (-).....	42

ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURA 1. Mapa de la zona de estudio, la estrella indica la zona de muestreo (Rancho Pozas Azulez)...	17
FIGURA 2. Esquema de diseño de muestreo	20
FIGURA 3. Porcentaje de suelo desnudo y espacio ocupado eficientemente por cada especie (SOE)	29
FIGURA 4. Porcentaje de carbono orgánico total (COT), nitrógeno total (NT) y fósforo orgánico total (POT).....	31
FIGURA 5. Cocientes COT/NT, COT/POT y NT/POT, en los principales almacenes del ecosistema: suelo, biomasa microbiana, biomasa radical y aérea.....	32
FIGURA 6. Porcentaje de fósforo orgánico (Po) e inorgánico (Pi) en las diferentes fracciones, para dos estaciones: a) verano y b) invierno.	38
FIGURA 7. Medias (\pm error estándar) de a) acumulado de mineralización de c para verano e invierno y b) tasas de mineralización potencial de C para verano e invierno, a lo largo de una incubación de 14 días.....	38
FIGURA 8. Medias (\pm error estándar) de la variación estacional en los cambios (Δ) de a) carbono orgánico disuelto (COD) y b) nitrógeno orgánico disuelto (NOD).	40
FIGURA 9. Medias (\pm error estándar) de la variación estacional en los cambios (Δ) de a) fósforo orgánico disuelto (POD) y b) fósforo inorgánico disuelto (PID).....	40
FIGURA 10. Medias (\pm error estándar) de la variación estacional en los cambios (Δ) de a) amonificación, b) nitrificación y mineralización neta de N.....	41
FIGURA 11. Modelos hipotéticos propuestos de las principales rutas cuantificadas de C,N y P para cada estación. Las cajas representan almacenes y las flechas flujos, el tamaño y grosor respectivo representa la magnitud de cada uno. Las líneas punteadas representan variables no cuantificadas.....	53

I. RESUMEN

En los ecosistemas desérticos, la productividad de las plantas es muy variable en dimensiones espaciales y temporales, la cual está limitada por la escasa precipitación y el marcado patrón estacional. Así mismo, el retorno de materia orgánica producido por las especies vegetales, representa la principal entrada de energía (C) y nutrientes para los microorganismos del suelo. Los microorganismos juegan un papel central en la disponibilidad de nutrientes, ya que bajo condiciones de humedad y disponibilidad de energía, son los encargados de mineralizar el N y P, los cuales pueden ser tomados nuevamente por las plantas, otros microorganismos y ocluidos en el suelo. El desierto Chihuahuense es uno de los ecosistemas desérticos biológicamente más ricos del mundo. En esta tesis se presenta un estudio de la dinámica estacional de C, N y P en los principales almacenes (suelo y vegetación), tomando como modelo la reserva Pozas Azules en Cuatro Ciénegas Coahuila, la cual reúne las principales características del desierto Chihuahuense. Para ello, se colectaron muestras de biomasa vegetal en verano y la colecta de suelo se realizó en dos estaciones contrastantes: verano e invierno. A las muestras se le realizaron análisis biogeoquímicos. Los resultados mostraron que el 45 % de la cobertura es suelo desnudo, el 29% de la vegetación está representada por *Sporobolus airoides* y el resto por otras 7 especies vegetales. El ingreso de la materia orgánica del suelo se explica en un 50 % por la biomasa radical (BR) y 50% por biomasa aérea (BA). Así mismo, el contenido de nutrientes de BA y BR fue similar. Sin embargo, los cocientes C/N y C/P fueron mayores en la BA que en la BR, lo cual sugiere que la BR tiene mayor N y P por unidad de C y representa el principal ingreso de materia orgánica (MO) al suelo. El suelo es el principal almacén de las formas orgánicas de C, N y P (más del 80%). Por otro lado, los microorganismos presentaron los cocientes menores de COT/POT y NT/POT, lo cual sugiere que protegen preferentemente al P en su biomasa, realizando ajustes estequiométricos a partir de los sustratos utilizados (suelo y vegetación). El pH, la humedad, los nutrientes orgánicos disueltos y el NH_4 disponible fueron mayores durante la época de verano. Lo anterior favoreció la actividad de los microorganismos heterótrofos, así como procesos de mineralización de nutrientes. En invierno, la disminución de agua limita la productividad tanto de plantas, como el ingreso de MO al suelo y la actividad de microorganismos, por lo que dominan los microorganismos autótrofos. Por otro lado, el P

es el principal nutriente limitante, ya que sólo el 10% del P en el suelo es disponible y este porcentaje no difiere entre estaciones. La diferencia de disponibilidad de nutrientes entre estaciones está explicada por la humedad, la energía y P disponible para los microorganismos

II. ABSTRACT

In desert ecosystems, the plant productivity had high spatial and temporal heterogeneity, which is limited by low rainfall and marked seasonal pattern. The return of organic matter produced by plants is the main energy (C) and nutrients sources for soil microorganisms. The microorganisms play a central role in soil nutrient availability, because they are responsible for mineralization of N and P when moisture and energy are available. These soil nutrients can be taken by plants, soil microorganisms or are occluded within the soil. The Chihuahuan Desert is among of the most biodiverse desert in the world. This study analyzed the seasonal dynamics of C, N and P in the main ecosystems pools (soil and vegetation), at the Pozas Azules reserve in Cuatro Ciénegas Coahuila, which represents the main characteristics of the Chihuahuan Desert. The plant biomass samples were collected in summer and the sampling soil was conducted in two contrasting seasons: summer and winter. The biogeochemical analyses were done to the all samples. The results showed that 45% of coverage was bare soil, 29% covered by *Sporobolus airoides* and the rest by other seven plant species. The origin of soil organic matter input were 50% from root biomass (RB) and 50% from aboveground biomass (AB). The nutrient content of RB and AB was also similar. However, the ratios C/N and C/P were higher in the AB than in the RB, suggesting that the RB has a higher N and P contents per unit of C and represents the main input of organic matter (OM) to the soil. The soil was the main pool of organic forms of C, N y P (> 80%). The soil microorganisms had the lower COT/POT and NT/POT ratios, suggesting that they protect preferentially the P within their biomass and for that, they make stoichiometric adjustments from substrates (soil and vegetation). The pH, moisture, the concentration of organic dissolved nutrients and available NH_4^+ were higher during the summer. This condition promoted the activity of heterotrophic microorganisms, as well as the mineralization of nutrients. In winter, the decrease of water limited the productivity of plants, as the input of OM to the soil, microbial activity, and promoting the activity of autotrophic microorganism. On the other hand, the P was the main limiting nutrient, since only 10% of P in soil is available for both seasons. However the P mineralization depends on the microbial activity. The difference in nutrient availability between stations is explained by moisture, soil availability of C and P for microbial community.

III. INTRODUCCIÓN

De acuerdo con la FAO (2011), más de 6, 100 millones de hectáreas, casi un 40% de la superficie del planeta, son tierras secas (desiertos, zonas áridas, semiáridas, etc.) parte de las cuales se han convertido en desiertos como consecuencia de las actividades humanas. Se estima que un 70% de las tierras secas productivas están actualmente amenazadas por diversas formas de desertificación, también producto de las actividades humanas. Esto afecta directamente al bienestar y al futuro de una sexta parte de la población mundial.

La distribución de los recursos en los suelos de zonas áridas y semiáridas es heterogénea. Lo anterior se debe a la distribución irregular de la vegetación, agua y nutrientes. Por ello, la distribución natural de las formas de vida presentes en paisajes como pastizales áridos (como arbustos, pastos amacollados, suelo desnudo o interespacios con costras salinas) resultan en una heterogeneidad espacial que afecta las cantidades de C, N y P, así como la disponibilidad de los mismos (Austin *et al.* 2004; Housman *et al.* 2007).

Dinámica estacional de nutrientes en zonas áridas

La precipitación es un factor ambiental clave que determina la estructura y funcionamiento del ecosistema, especialmente en regiones limitadas por agua, como son los pastizales de las zonas áridas (Zhou *et al.* 2009).

Una de las consecuencias principales de la estacionalidad en los ecosistemas áridos y semiáridos, es que la superficie del suelo experimenta periodos de sequía prolongados, seguidos por relativamente rápido humedecimiento. Por esta razón, se han diferenciado dos etapas en la dinámica de nutrientes del suelo en zonas áridas. Por una lado, durante la estación seca, la falta de agua disminuye la descomposición de la materia orgánica y se asocia con una etapa de acumulación de nutrientes potencialmente solubles (Qualls 2000). Por otro lado, durante la estación húmeda, con las primeras lluvias, el ingreso de agua al sistema y la solubilización de los nutrientes acumulados, permiten que se activen tanto organismos del suelo como plantas y esto se asocia con una etapa más dinámica del reciclaje de nutrientes. Lo anterior tiene consecuencias directas en muchos de los procesos

ecosistémicos, así como consecuencias indirectas a través de las interacciones con otras características del ecosistema (Austin *et al.* 2004; Zhou *et al.* 2009).

Dentro de las consecuencias directas, en ecosistemas que reciben menos de 600 mm de precipitación anual, la productividad primaria neta y la producción subterránea (de raíz), están limitadas por disponibilidad de agua. Se ha observado que en estos ecosistemas, las plantas incrementan su relación raíz/tallo para optimizar su crecimiento (es decir la producción radical es mayor) (Burke *et al.* 1998; Austin *et al.* 2004; Zhou *et al.* 2009; Liu *et al.* 2010). También se ha observado que la estacionalidad influencia el flujo de C y nutrientes desde la vegetación al suelo, debido principalmente a la disminución de la producción tanto de la biomasa aérea como de las raíces (principalmente raíces finas) durante la estación seca (Martínez-Yrizar 1995). Por otro lado, de forma indirecta, la disponibilidad de agua controla la actividad de los organismos del suelo, la cual puede determinar la dinámica de nutrientes en el ecosistema. Estos ciclos afectan el retorno de C y nutrientes en todos los aspectos, incluyendo: la composición de la comunidad microbiana en el suelo y su actividad (García-Oliva *et al.* 2003; Liu *et al.* 2010), así como los procesos de transformación de nutrientes como la mineralización de nutrientes (Qualls 2000), desnitrificación, volatilización del amonio (Austin *et al.* 2004) y la disponibilidad de P para las plantas (Buckingham *et al.* 2010)

En los ecosistemas estacionales como los desiertos, durante la época de lluvias se presentan periodos intercalados de lluvias y sequías, a estos periodos se les ha llamado pulsos de agua (Austin *et al.* 2004). Durante los pulsos de agua, el rápido cambio en el potencial hídrico del suelo asociado a entrada de agua al suelo, puede causar que algunos microorganismos sensibles a cambios en potencial hídrico sufran “shock” osmótico, en donde las células microbianas son lisadas o hay liberación de solutos intracelulares (Fierer *et al.* 2003). Estos solutos principalmente son polímeros ricos en nutrientes en formas orgánicas lábiles, fácilmente hidrolizables (tales como proteínas, ácidos nucleicos, aminoácidos, etc.; Paul 2007) y pueden representar una parte del presupuesto inicial de C y nutrientes para la actividad microbiana del suelo (Fierer *et al.* 2003). A pesar de que la biomasa microbiana en sí es generalmente menor (en tamaño) que la biomasa de las plantas, su contenido y diversidad de formas de nutrientes puede ser hasta 10 veces mayor en ecosistemas áridos (Magid *et al.* 1996; Vadstein 2000) que en otros ecosistemas, por lo

que, la biomasa microbiana representa un almacén importante de nutrientes lábiles que pueden hacerse disponibles durante la estación húmeda (Fierer *et al.* 2003). Una de las razones es porque el tiempo generacional es mucho más corto y por tanto, la demanda anual de absorción y captura de nutrientes a menudo supera a la de las plantas (Cleveland *et al.* 2002).

Por otro lado, estos ciclos de sequía y humedad, pueden causar la disrupción de agregados del suelo; lo anterior favorece la exposición física de la materia orgánica que se encontraba protegida dentro de los agregados e incrementan la accesibilidad del sustrato para el ataque microbiano y enzimático, por lo que los nutrientes contenidos en ellos pueden ser rápidamente mineralizados (Austin *et al.* 2004; Six *et al.* 2002). A sí mismo, la producción enzimática y por tanto, el reciclado de nutrientes se ven limitados por la disponibilidad de agua (Neff y Anser 2001; Selmants y Hart 2010).

Efecto de plantas en el retorno de nutrientes en zonas áridas

En ecosistemas áridos y semiáridos, la productividad de las plantas se encuentra limitada principalmente por la precipitación y es muy variable tanto espacial, como temporalmente (Austin *et al.* 2004; Selmants y Hart 2010).

Las especies de plantas en pastizales de ambientes semiáridos, pueden diferir en sus tasas de descomposición, debido a la variación interespecífica en la calidad (Carney y Matson 2005) y en el tipo de materia orgánica (MO) producida (por ejemplo hojas, tallos o raíces). Esto es porque las especies vegetales pueden diferir en su asignación de energía (C) en relación con diferentes estructuras durante el crecimiento, que potencialmente, influye en la forma en que se descompone (Hobbie 1995; Kögel-Knabner 2002; Koukoura *et al.* 2003). Existen varios factores que determinan la asignación de biomasa entre raíces y parte aérea de las plantas (Klepper 1991). Dentro de estos factores se encuentra la humedad del suelo y la disponibilidad de nutrientes, entre otros (Cairns *et al.* 1997). Un indicador de la asignación de recursos en la biomasa vegetal es la relación raíz/tallo, que para pastizales ha sido calculada entre 0.3 y 6 (Kögel-Knabner 2002), se ha observado que en ecosistemas limitados por agua y nutrientes, este cociente tiende a ser mayor, por lo que la producción

de biomasa radical es mayor que en ecosistemas no limitados por agua y nutrientes (Cairns *et al.* 1997, Jaramillo *et al.* 2003)

En la mayoría de los pastizales, gran parte de la MO producida por la biomasa aérea muerta, permanece en pie por periodos prolongados de tiempo antes de ser depositados en el suelo. Lo anterior tiene implicaciones muy importantes para la tasas de descomposición de la MO producida, ya que al no tener contacto con el suelo, disminuye su fragmentación (de la cual es responsable principalmente la macrofauna del suelo) y disminuye también el ataque microbiano para la descomposición (Zhou *et al.* 2009; Kögel-Knabner 2002). Por esta razón se cree que la MO producida por la biomasa radical en pastizales de zonas áridas representa el principal ingreso de MO al suelo (Lauenroth y Coffin 1992; Burke *et al.* 1998; Koukoura *et al.* 2003).

Las diferencias en la composición química de la planta afecta las tasas de liberación de nutrientes. Tanto los residuos de las plantas aéreas como subterráneos están constituidos de mezclas de compuestos orgánicos. La mayoría de los compuestos orgánicos son polisacáridos (almidones, celulosas, hemicelulosas, y pectinas en un 50 – 60%), proteínas, polifenoles (como taninos), clorofila, cutina y suberina, lípidos, ceras y ligninas (15 -20%; Kögel-Knabner 2002). Algunos de estos compuestos son menos degradables debido a su composición estructural (como ligninas y celulosas). La abundancia relativa de estos compuestos puede variar entre especies de plantas (Lützo *et al.* 2006). Los polímeros más resistentes a la degradación son aquellos que contienen anillos aromáticos, tales como ligninas y un rango de moléculas polimetileno tales como lípidos y ceras, cutinas y suberinas (Derenne y Largeau 2001).

Por otro lado, existe evidencia de que gran parte de la MO en suelos de ecosistemas áridos está compuesta por derivados de microorganismos y fauna del suelo (Fierer *et al.* 2003; Olser *et al.* 2007). Así mismo, los residuos microbianos comprenden moléculas complejas (mureina, quitina y ciertos lípidos) y moléculas de rápida degradación (proteínas, ADN, ATP, carbohidratos, etc.; Kögel-Knabner 2002)

El término descomposición hace referencia a la destrucción (desde la fragmentación hasta la despolimerización y mineralización) de materiales orgánicos de origen vegetal, microbiano y animal (Schlesinger 2000). En ecosistemas terrestres es muy importante este proceso, ya que regula la disponibilidad de nutrientes necesarios para el crecimiento de las

plantas y microorganismos (Mason 1977). Este proceso está controlado por factores bióticos y abióticos. Entre los factores bióticos se encuentran la composición química de la materia orgánica, así como la estructura y actividad de la comunidad de organismos del suelo, tanto la macro, meso y microfauna que contribuyen a la fragmentación del la MO, así como los microorganismos del suelo que contribuyen más directamente a la despolimerización y mineralización (Carney y Matson 2005; Olser y Sommerkorn 2007; Liu *et al.* 2010). Entre los factores abióticos se encuentra el intemperismo, textura del suelo, la fotodegradación, entre otros (Silver *et al.* 2000; Koukoura *et al.* 2003; Galantini *et al.* 2004; Feng *et al.* 2011).

Sollins *et al.* (1996) identificaron mecanismos por los cuales la MO es protegida de la descomposición y llamaron a estas características moleculares de la MO del suelo “recalcitrancia” (baja accesibilidad) para la degradación biológica. Así mismo, la MO orgánica de rápida degradación se ha denominado como “lábil”; la composición química de la MO está constituida entonces por una fracción lábil y otra recalcitrante (Kögel-Knabner 2002).

La relación C/N ha sido utilizada como un indicador de la susceptibilidad de la MO para ser degradada, por lo que es un primer indicador de la recalcitrancia de la MO. En general, la MO con relación C/N altas se descomponen más lentamente que otras con C/N bajas. Sin embargo, por encima de ciertos valores (75-100), otras relaciones como lignina/nitrógeno pueden ser predictores más adecuados de la degradación (Oliver *et al.* 2002).

Relación suelo – planta-microorganismos en procesos biogeoquímicos

Tanto el C, N y P orgánicos son depositados en el suelo como MO en diversas moléculas como proteínas, péptidos, carbohidratos, ligninas, ácidos orgánicos aromáticos, lípidos, ácidos nucleicos y amino ácidos, etc. (Mc Gill y Cole 1981), Por otro lado, el C lábil también puede ingresar al suelo por medio de exudados radicales, el cual representa un flujo importante de C en muchos ecosistemas (Cleveland *et al.* 2002). La descomposición de la MO es una vía crítica por la cual, los nutrientes se ponen disponibles para el crecimiento de las plantas y se lleva a cabo principalmente por microorganismos del suelo (Carney y Matson 2005).

Para que las plantas puedan tomar principalmente N y P del suelo, estos nutrientes deben estar en forma inorgánica, por lo que la MO debe ser descompuesta y los nutrientes deben ser mineralizados (Paul 2007; Schesinger 2000). Es probable que una de las características más importantes por las cuales se toman los iones inorgánicos de N y P, se deba a que el pequeño tamaño molecular permite el transporte activo a través de las membranas celulares, lo cual no requiere inversión de energía. Por el contrario, las macromoléculas solubles que llevan la mayor parte del N y P son muy grandes para atravesar la membrana celular, por lo que deben ser hidrolizadas de manera extracelular, esto a su vez requiere de la descomposición extracelular para la asimilación de nutrientes por raíces (Qualls 2000). Se ha observado que en algunas especies vegetales, la membrana de la células retienen eficientemente solutos orgánicos que son virtualmente insolubles (como ligninas y celulosas; Qualls 2000).

Los microorganismos del suelo juegan un papel central en mediar muchos procesos ecológicos que son clave para el funcionamiento de los ecosistemas. Dentro de estos últimos se encuentran: ciclaje de nutrientes y la descomposición de materia orgánica, entre otros (Cleveland *et al.* 2002). Los microorganismos del suelo, pueden continuar activos en momentos en que la planta no lo es y con ello disminuyen la competencia por nutrientes e incrementan la inmovilización en la biomasa microbiana (Austin 2004). Factores bióticos y ambientales son fuerzas fundamentales que determinan la actividad, estructura y diversidad de comunidades microbianas del suelo (Liu *et al.* 2010). Mientras que el suministro de nutrientes a menudo limita el crecimiento de las plantas, las comunidades microbianas (principalmente heterótrofos), en la mayoría de los ecosistemas, se cree que son más limitadas por la disponibilidad de C, cuando el agua no es limitante (Montaño *et al.* 2007; Gallardo y Schlesinger 1990). El carbono orgánico disuelto (COD) representa el mayor recurso de C (energía) lábil para los microorganismos del suelo, por lo que es su principal fuente de energía (Neff y Asner 2001). Diversos estudios de incubaciones de suelo han mostrado que suelos con altas concentraciones de COD presentan mayor biomasa microbiana, así como mayores tasas de mineralización de N y P con respecto a suelos con bajas concentraciones de COD (Cleveland *et al.* 2007; Montaño *et al.* 2007).

Para la mineralización, la MO primero debe ser fragmentada, para favorecer el ataque microbiano (por medio de aumento de superficie de contacto), posteriormente,

producto de este ataque microbiano se llevara a cabo la despolimerización por medio de enzimas extracelulares formando monómeros de C, N y P orgánicos disueltos (COD, NOD y POD, respectivamente). Por último, los microorganismos heterótrofos toman el COD y NOD para sus funciones metabólicas y como producto del catabolismo mineralizan C y N como CO_2 y NH_4 , respectivamente. La mineralización de estos nutrientes se lleva a cabo de manera intracelular (Paul 2007; Carney y Matson 2005). Sin embargo, cuando el COD y el NOD son limitantes, los microorganismos del suelo pueden inmovilizar NH_4^+ para sus funciones metabólicas. Para el caso del POD, la mineralización es exclusivamente extracelular por medio de enzimas (fosfatasa) que pueden provenir tanto de microorganismos, raíces y micorrizas para formar fosfatos (generalmente PO_4^{3-} , H_2PO_4^- y HPO_4^{2-} . Mc Gill y Cole 1981; Coyne 1999; Oleander y Vitousek 2000).

La MO en descomposición es un proceso fundamental que regula las tasas netas de almacenamiento de C y ciclaje de nutrientes en ecosistemas terrestres (Cleveland *et al.* 2007). La estabilización de la MO es definida como la protección de la MO de la mineralización. En el suelo, varios son los mecanismos por los cuales la MO es estabilizada, así mismo estos mecanismos operan simultáneamente y a diferentes grados. La estabilidad de la MO en el suelo se debe a la recalcitrancia química de las moléculas, heterogeneidad de compuestos disponibles para el ataque, protección física, interacción con cationes polivalentes (en suelos alcalinos, los más comunes son el Ca^{+2} y Mg^{+2}) y adsorción en suelo por coloides inorgánicos (Mc Gill y Cole 1981; Lützow *et al.* 2006).

El rompimiento de MO insoluble (o más recalcitrante como, celulosa, hemicelulosa, lignina y polifenoles) se lleva a cabo por enzimas extracelulares microbianas, para la formación de MOD. Por ejemplo, se ha observado que algunos actinomicetes tienen la capacidad de degradar compuestos recalcitrantes como la lignina (Borgmeyer y Crawford 1985). Una vez despolimerizada la MO, el tiempo de residencia de los monómeros (COD, NOD, POD) es tan corto que sólo constituye un pequeño porcentaje de la solución del suelo (Qualls 2000)

Procesos que diferencian la mineralización de C, N y P

McGill y Cole (1981) proponen un modelo conceptual que diferencia los factores que regulan la mineralización de C, N y P en los suelos. En su modelo de McGill y Cole (1981) sugieren que las enzimas involucradas en la mineralización de N, pueden ser menos sensibles a las variaciones en la demanda de N, que las enzimas que mineralizan el P. Mientras que el P inorgánico puede liberarse directamente por actividad enzimática, el N en materia orgánica está estrechamente ligado a los átomos de C en varias configuraciones y el N inorgánico (NH_4) puede solamente ser liberado por medio de múltiples pasos que involucran la participación de una serie de enzimas que selectivamente eliminan tipos de partícula con esqueletos de C-N (Aerts y Chapin 2000). Este modelo implica que la demanda biótica por P determina la producción de fosfatasa y mineralización de P, mientras que la demanda por C o energía puede estar determinando la mineralización de N. Esto puede resultar en una relación inversa entre disponibilidad de P y mineralización de P, pero ya sea que hay una relación débil o ninguna relación entre la disponibilidad de N y la mineralización de N.

Cuando la alta disponibilidad de P inhibe la producción de fosfatasa, no hay otra vía de mineralización de P. En contraste, cuando la alta disponibilidad de N inhibe la producción de quitinasa, hay otras vías para la mineralización de N. En particular, las enzimas que mineralizan al C pueden continuar con la liberación de N. Lo anterior puede sostener niveles de N substancialmente por encima de los niveles umbrales necesarios para inhibir la actividad de enzimas que mineralizan al nitrógeno (Olander y Vitousek 2000)

En ecosistemas limitados por agua, la mineralización e inmovilización de N por las comunidades microbianas del suelo son reguladas primariamente por tres variables: 1) la relación C/N en sustratos orgánicos utilizados por microorganismo, 2) El uso eficiente de N de la comunidad microbiana y 3) el crecimiento eficiente (GE) o usos eficiente de C por la comunidad microbiana. El uso eficiente de N microbiano es la cantidad necesaria de N para producir una unidad de biomasa microbiana, mientras que el GE es la fracción de C orgánico utilizado por microorganismos que es convertido dentro de la biomasa microbiana (el C fijado en biomasa microbiana, es opuesto a lo respirado como CO_2 ; Austin *et al.* 2004).

Almacenes de nutrientes en pastizales de zonas semiáridas

Para la comprensión de la dinámica de los ecosistemas es necesario estudiar sus diferentes componentes, sin embargo, los almacenes y flujos de nutrientes de los ecosistemas terrestres naturales han sido poco estudiados (Jaramillo *et al.* 2003). En los ecosistemas terrestres, los almacenes de nutrientes comprenden la vegetación, el suelo, la biomasa microbiana, entre otros (Galantini *et al.* 2004; Austin *et al.* 2004; Lambers *et al.* 2008). Estos almacenes no sólo están explicados por factores climáticos, pero se ven afectados por otros factores, como la disponibilidad de nutrientes o de agua en el suelo (García-Oliva *et al.* 2006).

Los suelos son los almacenes más grandes de C, N y P orgánico de los ecosistemas terrestres del mundo, ya que pueden contener tres veces más C, N y P que el existente en la vegetación (Schlesinger 1990). En estudios previos en donde se cuantificó el contenido de C y N en suelos bajo cobertura de pastos en bosques tropicales secos, se observó que más del 90% de C y N orgánicos, con respecto al total ecosistémico, se encontraban contenidos en el suelo (Hughes *et al.* 2000; Jaramillo *et al.* 2003). Para el caso de P, el suelo juega un papel fundamental como almacén, ya que este nutriente tiene un ciclo exclusivamente terrestre (Schlesinger 2000). Estudios previos muestran que el P contenido en el suelo puede estar repartido en diversos sub almacenes y que estos se ven afectados con el tiempo de desarrollo de éste. Los sub almacenes en que se reparte el P en el suelo comprenden: el almacén orgánico, inorgánico, ocluido y el P en minerales primarios y/o secundarios (Walker y Syers 1996; Crews *et al.* 1995; Johnson *et al.* 2003). Para ecosistemas áridos se plantea que el P se encuentra repartido en mayor cantidad entre el almacén ocluido y mineral (no disponible para la actividad biológica), seguido por el almacén orgánico (que debe ser mineralizado para ser utilizado para la actividad biológica) y en menor cantidad el inorgánico (disponible para la actividad biológica), por lo que el P en ecosistemas áridos representa el nutriente que principalmente limita la actividad biológica (Selmants y Hart 2010).

El almacén vegetal constituye 10 a 20 % de nutrientes contenidos a nivel ecosistémico en ecosistemas terrestres (Schlesinger 1990). Este almacén representa un recurso que se construye en la planta y puede ser movilizado en el futuro para soportar la biosíntesis (Chapin *et al.* 1990). Se ha propuesto que las especies vegetales pueden formar

tres tipos de sub-almacenes de nutrientes: 1) almacén de acumulación, 2) almacén de reserva y 3) almacén de reciclado. Dentro de la planta el C puede encontrarse almacenado principalmente como carbohidratos, el N cuando es disponible en el suelo (es decir se encuentra como NH_4^+) se almacena principalmente como aminoácidos, amidas o proteínas, sin embargo, cuando el N es limitante puede ser almacenado como NO_3 y posteriormente ser utilizado para las funciones metabólicas de la planta. Para el caso del P éste es almacenado como P inorgánico (ortofosfato o polifosfato) y compuestos orgánicos que contienen P (Lambers *et al.* 2008). Por otro lado, se ha observado que en pastizales de zonas áridas, la proporción de producción vegetal entre la biomasa aérea y subterránea son distintas. Las raíces son un componente importante en la dinámica de nutrientes en los ecosistemas áridos, ya que suelen representar el mayor porcentaje de biomasa total. Se ha observado que aproximadamente el 85% de la biomasa radical se encuentra en los primeros 20 cm de profundidad del suelo en bosques estacionales secos (Jaramillo *et al.* 2003). En estudios previos con pastos, se ha observado que 1.7 % del CO ecosistémico estaba contenido en la raíz, mientras que 7.8% estaba contenido en la biomasa aérea. Para el caso del NT ecosistémico se observó que del contenido ecosistémico, 0.55% estaba contenido en raíz, mientras que 1.4% estaba contenido en biomasa aérea (Jaramillo *et al.* 2003).

Los microorganismos del suelo puede contener en su biomasa C, N y P en formas lábiles, cuando estos mueren su contenido orgánico es muy fácil de mineralizar para ser inmovilizado por otros microorganismos o tomado por las plantas cuando son mineralizados (Austin *et al.* 2004). En un estudio hecho en una zona árida en Arizona, se observó que el C de biomasa microbiana con respecto al C orgánico del suelo correspondía del 0.21 al 2.82%, mientras que el N microbiano con respecto al N total del suelo correspondía del 0.83 al 2.31 % (Selamants y Hart 2008). Particularmente en ecosistemas desérticos limitados por P, los microorganismos representan el almacén más importante para la conservación del P orgánico, cuando hay C lábil y humedad (Cleveland *et al.* 2002; Bünemann *et al.* 2008). En un estudio previo hecho sobre suelos calcáreos, se observó que del P orgánico contenido en el suelo, el 0.9% de P correspondía al de P microbiano (Bünemann *et al.* 2008).

Estequiometría en planta, suelo y microorganismos

El poder predictivo de la relación de Redfiel ha llevado a ecólogos a buscar patrones similares y relaciones en ecosistemas terrestres y ha inspirado a una nueva disciplina: la estequiometría ecológica, que trata de comprender el equilibrio de los múltiples elementos químicos en las interacciones ecológicas. Los organismos demandan para sus actividades metabólicas y construcción de tejidos, energía y un conjunto de elementos en relaciones de abundancia característicos que varían entre organismos y tasas de crecimiento (Sturner y Elser 2002; Elser *et al.* 2009).

Una hipótesis propuesta es que en las cadenas tróficas, los organismos consumidores “tienden” o “no” a la homeostasis estequiométrica, es decir que los organismos pueden tener relaciones C:N:P similares entre organismos consumidores y su ambiente o sus presas y a esto se le llama que no hay homeostasis estequiométrica (“eres lo que comes”) o bien que los organismos tienen la capacidad de realizar ajustes para sus demandas metabólicas específicas y por tanto no son parecidos a sus recursos y se dice que hay homeostasis estequiométrica (Sturner y Elser 2002).

Uno de los principales trabajos de estequiometria en plantas fue hecho por Vitousek (1982). El sugieren que la producción primaria neta puede ser medida como la cantidad de C en la hojarasca por año, así mismo también sugieren que esta productividad está limitada por el N (por la formación de rubisco en la fotosíntesis) y la toma de N por la planta está estrechamente relacionada con la pérdida de N del mantillo en el suelo. Por esta razón, ellos proponen que la productividad del sistema incrementa con la fertilidad, es decir que se tiende a homeostasis estequiométrica entre los recursos del medio y las plantas. Las diferencias estequiométricas entre los tipos de vegetación puede ser relacionadas con las variaciones en la calidad y cantidad del mantillo y la presencia de diversos grupos microbianos capaces de descomponer la MO (Sturner y Elser 2002; Cleveland y Liptzin 2007).

La existencia de relaciones similares en la biomasa microbiana del suelo no ha sido muy estudiada. La biomasa microbiana del suelo es caracterizada por una diversidad anatómica y fisiológica de la comunidad de organismos que se extiende a la mayoría de los dominios de vida. Se ha observado que la biomasa microbiana varía en función del C disponible (principalmente lábil) en el suelo y que la relación C:N varía de 8:1 a 12:1 en

diversos ecosistemas (Wright y Coleman 2000; Paul 2007). Sin embargo, la relación N:P ha resultado ser más informativa que la relación C:N para entender muchos procesos ecosistémicos terrestres. Por lo que el C en biomasa microbiana está fuertemente asociado con el N y P microbianos (Cleveland y Liptzin 2007).

Un ecosistema es descrito como “estequiometricamente balanceado” cuando la relación C:N:P de autótrofos se aproxima a la relación de Redfield de 106:16:1 (Sterner y Elser 2002). En una revisión hecha por Cleveland y Lipzin (2007) encontraron que para los suelos esta relación es aproximadamente 60:7:1 de C:N:P respectivamente, valores que difieren de la relación de Redfield. En un estudio hecho en Arizona se observó que la relación C:N del suelo estuvo entre 10.4 y 18.9 mientras que la relación C microbiano: N microbiano varió entre 3.7 y 17.4 (Selamnts y Hart 2008). Por otro lado, en un estudio hecho bajo pastizales, la biomasa microbiana tuvo los cocientes: C:N 8, C:P 47 y N:P 4, mientras que en el suelo las relaciones estequiométricas fueron de C:N 13, C:P 1660 y N:P 12. Los resultados sugieren que la comunidad microbiana del suelo es altamente homeostática (diferente a la relación propuesta por Redfield en ecosistemas acuáticos), es decir la relación de la biomasa microbiana no está influenciada fuertemente por las relaciones estequiométricas del suelo (Cleveland y Liptzin, 2007).

IV. OBJETIVO GENERAL

Estudiar la dinámica de C, N y P en los principales almacenes del ecosistema (suelo y vegetación) en un pastizal halófilo sobre suelos calcisoles en el valle de Cuatro Ciénegas, Coahuila.

Objetivos particulares:

1. Cuantificar la cantidad de C, N y P en los principales almacenes del Ecosistema (biomasa aérea, subterránea y suelo).
2. Caracterizar la dinámica estacional de C, N y P en el suelo.
3. Determinar la composición de las especies vegetales dominantes.

V. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

El valle de Cuatro Ciénegas se localiza entre las coordenadas $26^{\circ}45'00''$ y $27^{\circ}00'00''$ de latitud norte, y $101^{\circ}48'49''$ y $102^{\circ}17'53''$ de longitud oeste, con una altitud promedio de 735 msnm; ubicado en la región conocida como altiplano septentrional (Espinosa *et al.* 2005). Presenta una extensión aproximada de 150,000 km²; de esta superficie, aproximadamente el 40% está ocupado por las sierras: al norte La Madera y La Menchaca, al oeste La Purísima y San Vicente, al sur San Marcos y Pinos y al sureste La Fragua. El 60% restante son terrenos planos (Velasco-Molina 1991). Su clima es muy seco, semicálido, con pocas lluvias en verano y ocasionalmente algunas en invierno. La temperatura media anual es de 21.4°C y la precipitación promedio anual es de 246.2 mm (datos históricos de 29 años, CONAGUA 2010)

De acuerdo a la clasificación WRB (2007), los suelos que predominan son calcisoles y gipsisoles. En el valle abundan rocas calizas del Cretácico, con basamentos de rocas compuestas de granodiorita del Triásico (Lehman *et al.* 1999). A pesar de la poca precipitación, existen manantiales, pozas y ríos alimentados por corrientes subterráneas (Souza *et al.* 2004). De acuerdo con la clasificación de las Provincias florísticas de México reportada por Rzewdoski (2006), Cuatro Ciénegas se encuentra dentro del reino florístico Neotropical, la región Xerofítica Mexicana y la provincia del Altiplanicie. Predominan en el valle dos tipos de vegetación: matorral y pastizal halófilo.

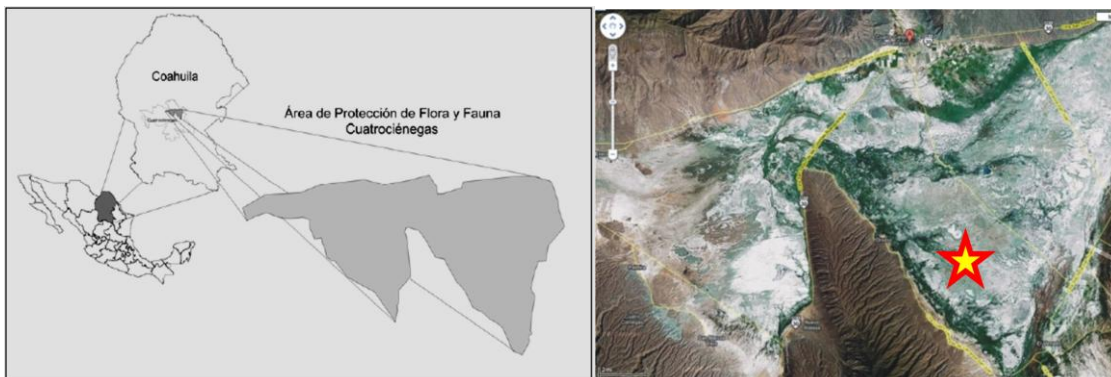


Figura 1. Mapa de la zona de estudio, la estrella indica la zona de muestreo (Rancho Pozas Azules).

VI. MATERIALES Y MÉTODOS

Diseño de muestreo

Dentro del valle, se realizó el muestreo en los terrenos del rancho Pozas Azules, pertenecientes a PRONATURA ($26^{\circ} 49' 30.55''$ latitud N $102^{\circ} 1' 26.91''$ longitud O con una altitud de 733 msnm; GPS marca Garmin, modelo Etrex, 6 satélites) que se encuentra en la porción Este del valle, sobre rocas calizas. El muestreo se llevó a cabo en dos fechas contrastantes: verano (julio del 2009) e invierno (marzo del 2010). Los suelos de este sitio corresponden a calcisoles

Para el año 2009, la temperatura media anual y la precipitación anual fueron 21.7°C y 252.6 mm respectivamente. Específicamente para el mes de muestreo (julio del 2009), la temperatura media y la precipitación fueron de 31.1°C y 4.2 mm, respectivamente. Para el año 2010, la temperatura media anual y la precipitación anual hasta el mes de mayo fueron 18°C y 74.4mm respectivamente. Específicamente para el mes del segundo muestreo (marzo 2010), la temperatura media y precipitación fueron de 31.1°C y 4.2 mm, respectivamente (datos tomados de las estaciones climatológicas de Cuatrociénegas, CONAGUA 2009 y Rancho Pronatura, INIFAP 2010)

Con el fin de realizar la toma de muestras, en el sitio se estableció un cuadro de muestreo al azar de 100m x 50m, mismo que se dividió en 10 transectos separados entre sí por 10 m. En cada uno de estos transectos se estableció un cuadro de muestreo al azar de 2x2m (4m^2). Estos cuadros fueron las unidades experimentales, por lo que se tuvieron 10 réplicas. El muestreo del suelo se realizó utilizando un nucleador de 5 cm de diámetro por 15 cm de profundidad. Dentro de cada unidad experimental se tomaron 5 muestras (dos en las esquinas y una al centro del cuadro) las cuales se mezclaron para formar una muestra compuesta por cuadro. Así mismo, la muestra tomada en el centro de cada cuadro ($n=10$), se utilizó para la determinación de la densidad aparente del suelo (Figura 2). Las muestras se colocaron en bolsas negras y se mantuvieron refrigeradas a 4°C hasta el momento de los análisis químicos en el laboratorio.

Para el caso de la biomasa vegetal, se colectaron muestras de biomasa aérea y radical. Las muestras de biomasa radical fueron extraídas con suelo, utilizando el nucleador para ello. La colecta consistió en obtener una muestra cada diez metros a lo largo de cada uno de

los transectos, para obtener un total de 50 muestras. Por último, las muestras fueron transportadas en bolsas y se almacenaron en refrigeración con el fin de disminuir la actividad biológica. Posteriormente en laboratorio, se separó la mayor cantidad posible de raíz del suelo con ayuda de tres tamices de diferente apertura (No. 8 de 2.3mm, No.20 de 0.84 mm y No. 45 de 335 μm), pinzas y una lupa. La biomasa aérea, se obtuvo cosechando toda la biomasa aérea vegetal de 1m² elegido al azar de las unidades experimentales (10 cuadros de 4m²).

A fin de conocer la abundancia, riqueza y espacio que ocupan eficientemente las especies vegetales (SOE), antes de la colecta de biomasa aérea, se registro el número de individuos vegetales por especie, así como su cobertura y altura. Con estos datos se calculó el índice de Simpson, la equitabilidad (Begone *et al.* 2006) y el SOE (Aarssen 2004). Este último, fue calculado como el porcentaje relativo del espacio físico que es cubierto por cada una de las especies en cada cuadro y es un indicativo del espacio en el cual las especies vegetales tienen influencia directa en el uso de recursos y liberación de nutrientes (Aarssen 2004).

Por último, se realizó una colecta para la determinación taxonómica de las especies vegetales. Esta determinación se realizó en el Herbario FEZA (UNAM), bajo la asesoría del Dr. Eloy Solano Camacho. Todos los ejemplares recolectados fueron determinados taxonómicamente con ayuda de bibliografía especializada (claves botánicas, monografías, revisiones taxonómicas). Posteriormente estos ejemplares fueron cotejados en las colecciones de los herbarios FEZA y MEXU (UNAM), para asegurar su correcta determinación. La correcta escritura de los nombres científicos fue consultada en el Índice Internacional de Nombres de Plantas (IPNI por sus siglas en inglés). La abreviatura o la cita correcta de las autoridades taxonómicas se escribieron de acuerdo con Brummitt y Powell (1992) y Villaseñor (2001).

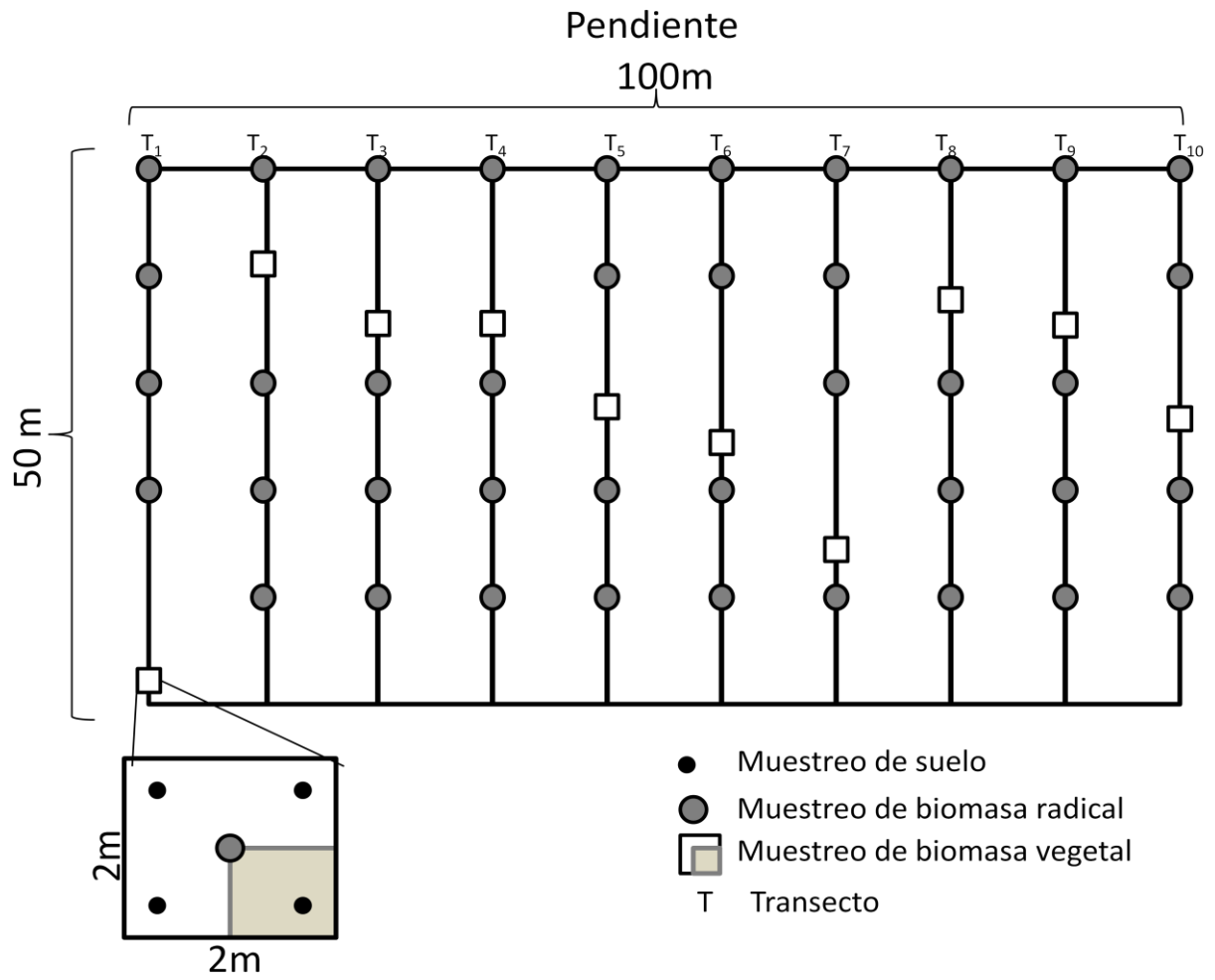


Figura 2. Esquema de diseño de muestreo

Descripción de los análisis biogeoquímicos

Análisis de biomasa vegetal aérea y radical

Las muestras de biomasa aérea y radical obtenidas de cada unidad experimental, fueron pesadas en fresco, posteriormente secadas a 70°C sin circulación forzada de aire (Estufa Novatech), pesadas en seco. Se homogeneizó cada muestra y se tomó una submuestra la cual fue completamente molida (en trituradora Thomas Scientific, modelo 3383-L10, rpm: 1725) y tamizada (tamiz del # 40 de 0.0425mm).

Con objeto de corregir la contaminación de partículas de suelo en las muestras de biomasa aérea y radical, se calcinaron sub muestras (en mufla Thermolyne modelo FB1415m, calcinado progresivo elevando temperatura 100 °C hasta 1093°C), tanto de la parte aérea como radical.

Los análisis de nutrimentos que se realizaron a las muestras previamente secadas y molidas, consistieron en la cuantificación de la concentración de C, N y P explicadas en el siguiente apartado.

Análisis de Suelo

Humedad del suelo, pH y densidad aparente

La humedad se determinó por el método gravimétrico, en el cual se pesó una submuestra de suelo como venía de campo (MF), se secó en el horno a 70°C, durante 24 horas, se registró el peso seco (MS) y se realizaron los siguientes cálculos:

$$\% \text{ de humedad} = [(MF-MS)/MF]*100$$

El pH, se determinó utilizando una solución 1:5 p/v de suelo en agua desionizada (suelo previamente tamizado en malla menor a 2mm) y se leyó en potenciómetro calibrado con buffer pH 10 y 7 (Thermo Scientific, modelo Orion 3star Plus).

La densidad aparente se determinó tomando la muestra del suelo con un nucleador con cuidado de que este quedara completamente lleno de muestra, afectando lo menos posible la estructura del suelo, posteriormente se secó la muestra en el horno a 70°C

durante 24 horas, se registró el peso seco (masa seca) y se realizaron los siguientes cálculos para determinar la densidad (δ):

$$\delta \text{ aparente} = \text{masa seca} / \text{Vol. del nucleador}$$

$$\text{Vol. del nucleador} = (\pi r^2)(h)$$

Análisis de nutrientes

En el análisis de nutrientes, de los distintos almacenes, se utilizó para determinación de todas las formas de C un Analizador de Carbono (marca UIC, modelo CM5012, Chicago, E.U.) y para la determinación de todas las formas de N y P se utilizó un Autoanalizador Bran-Lubbe III (marca Bran-Lubbe, modelo AA3, Norderstedt Alemania,)

C, N y P totales

Previo a la determinación de las formas totales, una submuestra de suelo de cada muestra, fue secada en el horno a 70°C durante 24 horas y posteriormente molida en mortero ágata. El C total (CT) se determinó por medio del método coulométrico (Huffman 1977). A sí mismo, se determinó el C inorgánico total (CIT) por medio del módulo inorgánico que utiliza H₂SO₄. La medición del CT y CIT fue calibrada con CaCO₃ puro. Por tanto, el carbono orgánico total (COT) fue determinado con la resta de CT menos el CIT.

El N y P total (NT y PT respectivamente) fueron determinados después de una digestión ácida con H₂SO₄ y H₂O₂ (20:1) y mezcla digestora de K₂SO₄ y CuSO₄ (10:1) como catalizador a 360 °C. El NT se determinó por el método macro- Kjeldahl (Bremner 1996) y fue leído por colorimetría a 660 nm. El PT se determinó por el método colorimétrico de molibdato de amonio, el heteropolíácido formado fue sometido a una reducción con ácido ascórbico y fue medido por espectrometría a 660 nm (Murphy y Riley 1962).

C, N y P disueltos

Para la extracción de C, N y P inorgánicos disueltos (CID, NID y PID), se pesó una submuestra de 20g de suelo fresco y se adicionó 80 ml de agua desionizada, se agitó por 30 minutos a baja velocidad y se filtró por Wathman 0.42 μm (Jones and Willett 2006), seguido de otra filtración al vacío en membranas millipore de 0.45 μm . De este extracto, el CID se leyó en el analizador de carbono en un módulo de acidificación CM513, con H_2SO_4 2N. El NID se leyó como NH_4^+ y NO_3^- (su nomenclatura en adelante D- NH_4^+ y D- NO_3^-) y el PID como PO_4^{3-} en el autoanalizador Bran-Lubbe III.

El C total disuelto (CTD) se leyó en el analizador de C, en el módulo para líquidos (UIC-COULOMETRICS). Para la extracción de N y P total digeribles (NTd y PTd), se tomó una alícuota de 25 ml del extracto anterior, el cual fue digerido en H_2SO_4 y H_2O_2 a 250°C , posteriormente se adicionaron 25 ml de agua desionizada, se neutralizó el extracto con NaOH al 20% y H_2SO_4 5 N, la solución final se aforó a 50 ml y se filtró a través de Wathman 1. Los extractos el NTd se leyeron como NH_4^+ y el PTd como ortofosfatos.

Las formas orgánicas de C, N y P (COD, NOD y POD) se determinaron calculando la diferencia entre el total digerido y el inorgánico disuelto, con excepción del NOD que fue calculado por la diferencia del NTd y el NH_4^+ .

El NTD (N total disuelto) que se reporta en los resultados fue calculado con la suma del NOD más el D- NH_4^+ más D- NO_3^- .

Nitrógeno disponible

Las formas inorgánicas de N (NH_4^+ y NO_3^-) fueron extraídas con KCl 2N, de muestras frescas. Los extractos se filtraron a través de papel Whatman No. 1(125 mm) (Robertson *et al.* 1999). La determinación se realizó mediante el método colorimétrico del hipoclorito-fenol (Solórzano 1969)

Fraccionamiento de P

Para la identificación de las formas lábiles a recalcitrantes de P se utilizó el procedimiento de fraccionamiento secuencial de Hedley (1982) que se basa en la separación de fracciones de P extraídos secuencialmente.

El procedimiento consiste en separar en fracciones el P, a partir de un gramo de suelo. La primera fracción que se extrajo consistió en el P lábil y fácilmente dissociable de la superficie de suelo; esta fracción se obtuvo adicionando 30 ml de NaHCO_3 0.5M al suelo, la solución se agitó por 16 horas a 150 rpm (en placa de agitación mecánica) y posteriormente se centrifugaron las muestras a 3500 rpm (centrífuga SOL-VAT, modelo C500). El sobrenadante se filtró por papel Watman #42. El extracto obtenido, se dejó reposar toda la noche en refrigeración, con el fin de que se separaran la fase orgánica de la inorgánica, posteriormente se determinó el P inorgánico y el P total. El P inorgánico se obtuvo tomando una alícuota de la parte superior del extracto refrigerado, se colocó en matraces aforados de 25 ml, se le adicionó agua desionizada, se acidificó con 0.55 ml de HCl 5M. Estas muestras se agitaron manualmente de manera periódica (aproximadamente cada 10 minutos) hasta que la muestra se desgasificó, posteriormente se adicionó una gota de fenoltaleína y se basificó la muestra con NaOH 5M y por último se neutralizó con unas gotas de HCl 5M, se aforaron los matraces y se leyó el P como fosfatos (PO_4^{3-}). El P total se obtuvo al tomar una alícuota de 5 ml del extracto, previa agitación de la muestra, la alícuota se colocó en viales de boca ancha y se adicionó H_2SO_4 11N y persulfato de amonio, los viales fueron semitapados y las muestras se digirieron en autoclave a 121°C (1 a 4 Kg cm^{-2} , Autoclave EVAR modelo EV-24) durante una hora, posteriormente se adicionó dos gotas de p-nitrofenol y se basificó la muestra con NaOH 5M (vira a color ámbar) y por último se neutralizó con unas gotas de HCl 5M (vira a transparente), se aforaron los matraces y se leyó el P como fosfatos (PO_4^{3-}).

Para la obtención de la segunda y tercer fracción, se utilizó el precipitado de la fracción anterior. En estas fracciones se leyó la forma inorgánica y total, en las cuales se utilizó el mismo método de extracción descrito para la fracción anterior. En la segunda fracción se utiliza como extractante NaOH 0.1M con éste, es posible obtener el P que se encuentra fuertemente unido a compuestos de Fe y Al. Antes de la obtención de la tercer fracción, fue necesario realizar un lavado al precipitado con una solución de NaCl, H_3BO_3 , NaOH y EDTA (propuesta por Perrot 1992), en caso contrario la digestión ácida precipita el P como fosfato de calcio causando una sobre estimación de P. En la tercera fracción se utiliza HCl 1M como extractante para la obtención de P unido a Ca y complejos de Ca y Mg, así como el P mineral relativamente insoluble.

La cuarta y última fracción, se extrajo con H_2SO_4 y de esta fracción se obtuvo el P unido a complejos de Ca y Mg, así como el P mineral residual que está relativamente insoluble. Para esta fracción, se utilizó el precipitado remanente de la extracción anterior, se le adicionó H_2O_2 al 30% y H_2SO_4 1M y se digirió a $275^\circ C$ (en bloque digestor) durante aproximadamente una hora, posteriormente se filtraron las muestras por papel Watman #1, se aforaron a 25 ml y se leyó el P como fosfatos (PO_4^{3-}).

C y N microbiano

El C y N microbiano del suelo, se realizaron con el método de extracción y fumigación, el cual consistió en pesar 20 g de suelo fresco por duplicado para tener muestras fumigadas y no fumigadas. Las muestras se fumigaron con 80 ml de $CHCl_3$.

Ambos tratamientos se incubaron dentro de un desecador en un intervalo de temperaturas de 24 a $27^\circ C$ durante 24 horas, posteriormente, a las muestras se les adicionó 80 ml de K_2SO_4 , y se agitaron por 30 minutos, se filtraron a vacío por membranas millipore de $0.45\mu m$. El C total microbiano (CTmic), se determinó por el método coulométrico, así mismo, el C inorgánico (CI) se determinó por medio del módulo inorgánico que utiliza H_2SO_4 2N y el C orgánico microbiano (COmic) fue determinado con la resta de CTmic menos el CImic.

Para la extracción del N microbiano (Nmic), el extracto se digirió con H_2SO_4 y $CuSO_4$ como catalizador a $300^\circ C$ y se filtro en Whatman # 1 (125 mm), posteriormente se leyó por el método colorimétrico. En el cálculo del valor final de Cmic y Nmic se utilizan las siguientes ecuaciones:

$$C_{mic} = \frac{CO \text{ mic muestra fumigada} - CO \text{ mic muestra sin fumigar}}{0.45}$$

$$N_{mic} = \frac{N \text{ mic muestra fumigada} - N \text{ mic muestra sin fumigar}}{0.54}$$

Los coeficientes de extracción utilizados son los propuestos por Joergensen (1996) para Cmic y Joergesen y Mueller (1996) para Nmic.

P microbiano

En la extracción del P microbiano, las muestras fueron pesadas por duplicado, para realizar dos tratamientos (fumigado y no fumigado). Se extrajo el P con 30 ml de agua desionizada, se agitó y centrifugó, se desechó el sobrenadante. Al precipitado remanente se le realizó un lavado con la solución sugerida por Perrot (1992) de NaCl/EDTA con el fin de eliminar el exceso de Ca que atrapa al P, posteriormente a uno de los tratamientos se le adicionó CHCl_3 (con el fin de fumigar la biomasa microbiana) y se agitó durante una hora, el otro tratamiento no fue fumigado. Posteriormente ambos tratamientos se dejaron evaporar toda la noche, el fumigado en campana de extracción y el no fumigado en refrigeración a $4\text{ }^\circ\text{C}$ (para evitar que continúe la actividad microbiana). Al día siguiente, se adicionó NaHCO_3 0.5M y se agitaron durante 16 horas, se centrifugaron las muestras y el extracto obtenido fue filtrado por whatman 42. Por último se realizó la extracción del P total, el cual obtuvo al tomar una alícuota de 5 ml del extracto, la alícuota se colocó en vial de boca ancha y se adicionó H_2SO_4 11N y persulfato de amonio, los viales fueron semitapados y se digirió en autoclave a $121\text{ }^\circ\text{C}$ durante una hora, posteriormente se adicionaron unas gotas de p-nitrofenol y se basificó la muestra con NaOH 10M y por último se neutralizó con unas gotas de HCl 5M, se aforaron los matraces, se leyó el P como PO_4^{3-} y se realizan los siguientes cálculos:

$$P_{\text{mic}} = \frac{P_{\text{fumigado}} - P_{\text{no fumigado}}}{Kp}$$

Donde el k_p es el factor de recuperación y varía de acuerdo al tipo de suelo, porque los efectos de la retención geoquímica pueden alterar la recuperación de P liberado de las células microbianas en el suelo (Hedley *et al.* 1982), el Kp utilizado en este trabajo, tiene valor de 0.4, mismo que es recomendado para suelos con pH de 6.2 a 8.2. (Hedley y Stewart 1982; Lajtha *et al.* 1999)

Incubaciones

Las incubaciones de las muestras colectadas en cada fecha, se llevaron a cabo en el laboratorio durante 7 y 14 días. De cada muestra se pesaron 100 g de suelo fresco por duplicado, el cual se colocó en tubos de PVC con un extremo cerrado con malla de diámetro de poro de 0.05 mm. El suelo fue humedecido por capilaridad. Cada muestra se colocó en un frasco de vidrio con capacidad aproximada de 1L, posteriormente, se introdujo en el frasco un vial con 10mL de NaOH 0.2 N, el cual fue utilizado como una trampa para capturar CO₂ producido durante la incubación, esta trampa fue cambiada periódicamente a lo largo de los días de incubación (cada 2 días durante a 14 días) y se determinó la cantidad de CO₂ atrapado en ella. Esto se logró adicionando a la trampa BaCl₂ (con el fin de detener la fijación de C) y titulando con HCl 0.2 N y fenolftaleína como indicador.

Al término de cada periodo de incubación, se determinó la concentración de NH₄⁺ y NO₃⁻ disponibles, así como de la concentración de todas las formas disueltas de C, N y P, por los métodos antes descritos. Con las formas orgánicas disueltas se determinaron los deltas de C, N y P y con las formas inorgánicas disponibles de N se calculó la tasa de mineralización:

$$\Delta COD = COD \text{ postincubación} - COD \text{ preincubación}$$

$$\Delta NOD = NOD \text{ postincubación} - NOD \text{ preincubación}$$

$$\Delta POD = POD \text{ postincubación} - POD \text{ preincubación}$$

$$\text{Mineralización neta} = \text{Amonificación neta} + \text{Nitrificación neta}$$

$$\text{Amonificación neta} = \text{NH}_4 \text{ postincubación} - \text{NH}_4 \text{ preincubación}$$

$$\text{Nitrificación neta} = \text{NO}_3 \text{ postincubación} - \text{NO}_3 \text{ preincubación}$$

Finalmente los valores fueron corregidos por el contenido de humedad medida a 70°C y se reportan en masa de suelo seco.

Análisis estadístico

Se utilizó el programa STATISTICA 7 (StatSoft) para realizar todos los análisis estadísticos. Para saber si las concentraciones y contenidos de los nutrientes en la biomasa aérea y subterránea fueron diferentes se realizó una prueba de t-Student. Los datos

obtenidos de sometieron a un análisis de varianza de medidas repetidas (RMANOVA; Von Ende, 1993), donde se puso a prueba la diferencia entre las fechas de muestreo. Posteriormente, se realizó una correlación de Pearson de las formas de nutrientes más móviles de ambas fechas de muestreo.

Por otro lado, con los datos de incubación se realizó un RMANOVA para observar si había diferencias entre el día de incubación, la estación de las muestras trabajadas y la interacción. Así mismo, se realizó un análisis de regresión múltiple por pasos (GRM), donde las variables dependientes fueron las tasas potenciales de mineralización de C, las tasas netas de mineralización de N y los cambios de las formas orgánicas solubles. Las variables independientes fueron los nutrientes disponibles (COD, NOD, NH_4disp , NO_3disp , POD, PoNaHCO_3) y las formas microbianas (Cmic, Nmic y Pmic), de las muestras preincubadas.

VII. RESULTADOS

Estructura de la comunidad vegetal

Se contaron un total de 302 individuos y un total de 7 especies vegetales: *Sporobolus airoides* (Torr) Torrey, *Eustoma exaltatum* (L.) Salisb. Ex G., *Allerolfea occidentalis* (S. Wats) Kuntze, *Salicornia utahensis* (Tidestr.), además de tres especies sin determinación taxonómica (Tabla1).

Tabla 1. Especies vegetales encontradas en el sitio de estudio, número de individuos, media (\pm error estándar) de altura (cm), cobertura (cm^2) y espacio ocupado eficientemente por las especies vegetales (SOE en porcentaje)

Especie	Individuos	Altura (cm)	Cobertura (cm^2)	SOE %
<i>Sporobolus airoides</i>	257	14.3 (0.5)	300 (63)	29
2	11	18.3 (3.5)	68 (27)	1.4
<i>Eustoma exaltatum</i>	7	64 (19.9)	952 (343)	11.3
4	6	15.8 (0.8)	348 (33)	7.4
5	8	10.6 (1.3)	44 (16)	0.7
<i>Allenrolfea occidentalis</i>	1	21	230	2.3
<i>Salicornia utahensis</i>	12	16.9 (1)	402 (107)	3.4

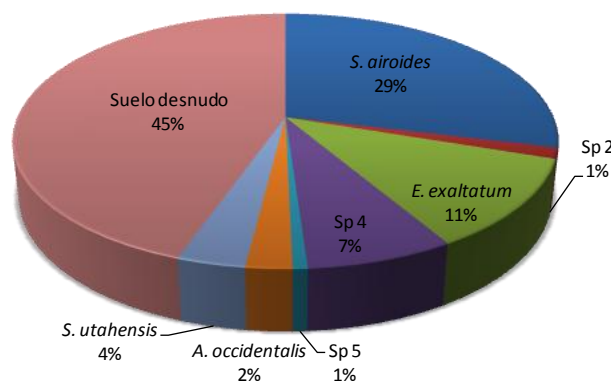


Figura 3. Porcentaje de suelo desnudo y espacio ocupado eficientemente por cada especie (SOE)

Sporobolus airoides fue la especie con mayor número de individuos, por su parte *Eustoma exaltatum* tuvo la mayor cobertura vegetal promedio seguida por *Salicornia utahensis*. Se obtuvo que el 45% del espacio muestreado correspondió a suelo desnudo, así

mismo, se encontró que *S. airoides* fue la especie dominante, ya que el espacio ocupado eficientemente (SOE) por esta especie fue 29%, seguida por *E. exaltatum* con un SOE del 11% (Tabla1, Figura 3). Se calculó el valor del índice de Simpon (D) y de equitabilidad (E), cuyos valores fueron 1.304 y 0.19, respectivamente.

Contenidos de C, N y P en los principales almacenes del ecosistema

La biomasa vegetal de la parte aérea y radical fueron similares ($p=0.72$). Sin embargo, la concentración de C en la biomasa vegetal fue mayor en la parte aérea que en la radical; mientras, que la concentración de N mostró un comportamiento inverso, siendo mayor en la biomasa radical que en la aérea. Por su parte, la concentración de P no exhibió diferencias significativas entre ambos almacenes (Tabla 2). Los contenidos de C, N y P no presentaron diferencias entre la biomasa aérea y radical. Para el caso de los cocientes, la relación C/N y C/P, fueron mayores en la biomasa aérea que en la radical y la relación N/P no presentó diferencias significativas entre ambos almacenes.

Tabla 2. Media (\pm error estándar) de la concentración, contenido y cocientes de nutrientes de biomasa vegetal en parte aérea y radical, las letras indican diferencias significativas entre biomasa aérea y radical ($p<0.05$)

	Biomasa aérea	Biomasa radical	
Concentración de nutrientes en mg g^{-1} en seco			p
C	383 (5.06) ^a	198 (8.67) ^b	>0.00000
N	6.5 (0.28) ^b	9.4 (1.26) ^a	0.042
P	0.24 (0.01)	0.24 (0.01)	0.61
Contenido de nutrientes g/m^2			
Biomasa	323 (91)	288(23)	0.72
C	124.9 (36)	58.2 (6.20)	0.083
N	1.97 (0.47)	2.73 (0.42)	0.242
P	0.079 (0.03)	0.071 (0.01)	0.745
Cocientes			
C/N	60 (3.3) ^a	24 (2.7) ^b	>0.00000
C/P	1668 (93) ^a	821(48) ^b	>0.00000
N/P	28 (1.7)	39 (6)	0.107

En la Tabla 3 se presentan los datos de contenidos de C, N y P en los principales almacenes del ecosistema (suelo y vegetación) y del contenido ecosistémico de nutrientes. Los datos sugieren que el suelo es el mayor almacén de nutrientes a nivel ecosistémico, ya que contienen más del 85% de los nutrientes (Tabla 3, Figura 4). En el almacén vegetal, el mayor porcentaje de C se encontró en la biomasa aérea (BA), mientras que el porcentaje de N y P a nivel ecosistémico fue el mismo (Tabla 3, Figura 2).

Tabla 3. Media (\pm error estándar) del contenido (g/m^2) de nutrientes, en biomasa aérea (BA), biomasa radical (BR), almacén vegetal (V), almacén suelo y almacén ecosistémico

	BA	BR	V	SUELO	ECOSISTEMICO
Contenido de nutrientes g/m^2					
COT	125 (36)	58.2 (6.2)	183(40)	1173(141)	1356 (161)
CIT	--	--	--	680(127)	680(127)
CT	125 (36)	58.2 (6.2)	183(40)	1853(191)	2036(206)
NT	1.97 (0.5)	2.73 (0.4)	4.7(0.8)	125(13)	130(13)
POT	0.08 (0.03)	0.07 (0.01)	0.15(0.03)	3.6(0.4)	3.8 (0.4)
PIT	--	--	--	14.96 (1.57)	14.96(1.57)
PT	0.08 (0.03)	0.07 (0.01)	0.15(0.03)	18.6(1.95)	18.7(1.9)

COT: carbono orgánico total, CIT: carbono inorgánico total, CT: carbono total, NT: nitrógeno total, POT: fósforo orgánico total, PIT: fósforo inorgánico total y PT fósforo total.

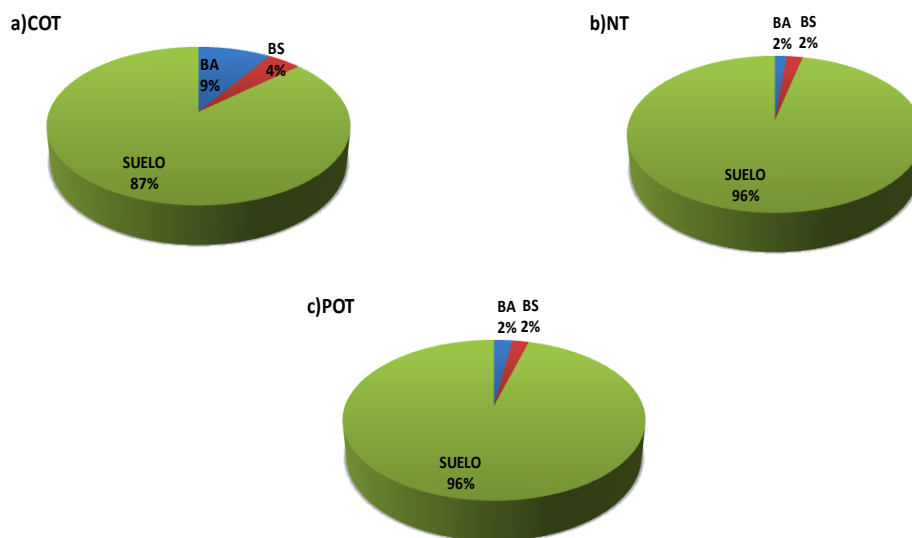


Figura 4. Porcentaje de carbono orgánico total (COT), nitrógeno total (NT) y fósforo orgánico total (POT).

Para el caso de los cocientes, la biomasa aérea presentó los valores mayores de los cocientes COT/NT y COT/POT, mientras que la biomasa microbiana presentó los valores menores. En la relación NT/POT, la biomasa radical y el suelo presentaron los mayores valores mientras que la biomasa microbiana presentó el menor valor (Figura 5, datos tomados de Tabla 2, 3 y 7).

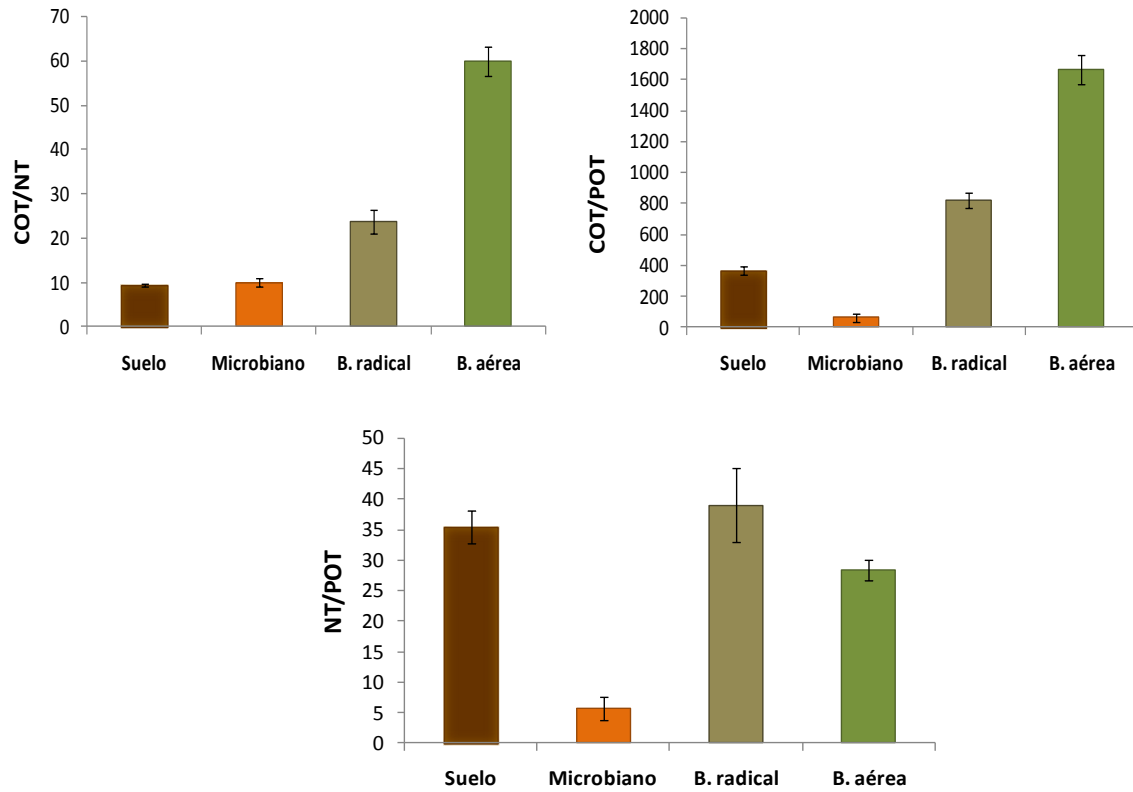


Figura 5. Cocientes COT/NT, COT/POT y NT/POT, en los principales almacenes del ecosistema: suelo, biomasa microbiana, biomasa radical y aérea.

Análisis de Suelo

Densidad aparente, humedad, pH y nutrientes totales

La densidad aparente del suelo fue de $1.16 (\pm 0.07) \text{ g cm}^{-3}$. El porcentaje de humedad en el suelo en la estación de verano fue casi el doble que en la estación de invierno (Tabla 4). Así mismo, el pH fue más alcalino en la estación de verano que en la de invierno (Tabla 4). La concentración de CT y PT, no presentaron diferencias entre fechas; mientras que el NT fue mayor en la época de verano que en el invierno. Para el caso de los

cocientes, el COT/NT resultó menor en verano que en invierno, la relación COT/PT no presentó diferencia entre fechas y el cociente NT/PT fue mayor en verano que en invierno (Tabla 4).

Tabla 4. Media (\pm error estándar) humedad, pH, concentración de CT, COT, NT y PT. La letra supernumérica indica diferencias significativas entre fechas ($p < 0.05$, $n=10$)

Parámetros	Verano	Invierno	P
	% de humedad	22 (1.2) ^a	
pH	9 (0.04) ^a	8.3 (0.03) ^b	$p < 0.001$
Concentración de nutrientes (mg g⁻¹)			
CT	9.4 (0.97)	8.3 (0.55)	0.24
COT	5.9 (0.72)	5.9 (0.58)	0.96
NT	0.6 (0.07) ^a	0.4 (0.06) ^b	0.006
PT	0.09 (0.01)	0.10 (0.01)	0.96
Cocientes			
COT/NT	9.3 (0.35) ^b	16.8 (2.4) ^a	0.012
COT/PT	64.7 (4.96)	61.6 (4.2)	0.487
NT/PT	6.9 (0.55) ^a	4.3 (0.59) ^b	0.012

CT: carbono total, COT: carbono orgánico total, NT: nitrógeno total, PT fósforo total

Formas disueltas y disponibles

Todas las formas disueltas de nutrientes presentaron diferencias significativas entre fechas. Tanto el carbono total disuelto (CTD), como el orgánico disuelto (COD) fueron mayores en la estación de verano que en la de invierno, así mismo, el COD de verano fue 3 veces mayor al COD de invierno (Tabla 5).

Tabla 5. Media (\pm error estándar) de las formas disueltas y disponibles de nutrientes, la letra supernumérica indica diferencias significativas entre fechas ($p < 0.05$, $n=10$)

	Verano	Invierno	
Formas disueltas, concentración de nutrientes ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)			
CTD	80.2 (4.1) ^a	61.8 (7.5) ^b	0.031
COD	44.3 (3.4) ^a	14.2 (3.9) ^b	$p < 0.001$
NTD	29.8 (3.5) ^a	8.9 (1.3) ^b	$p < 0.001$
D-NH ₄ ⁺	4.8 (0.5) ^a	0.8 (0.1) ^b	$p < 0.001$
D-NO ₃ ⁻	0.1 (0.06) ^b	0.6 (0.2) ^a	0.003
NID	4.9 (0.5) ^a	1.4 (0.3) ^b	$p < 0.001$
NOD	24.9 (3.6) ^a	7.6 (1.3) ^b	$p < 0.001$
PTD	1.9 (0.2) ^a	0.8 (0.2) ^b	0.003
PID	0.31 (0.02) ^a	0.04 (0.01) ^b	$p < 0.001$
POD	1.6 (0.23) ^a	0.7 (0.17) ^b	0.02
Formas disponibles de N y P concentración ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)			
Dp-NH ₄ ⁺	5.4 (0.99) ^a	1.7 (0.21) ^b	0.008
Dp-NO ₃ ⁻	0.98 (0.52)	1.02 (0.1)	0.93
Pi NaHCO ₃	4.8 (0.4)	3.8 (0.3)	0.79

CTD: carbono total disuelto, COD: carbono orgánico disuelto, NTD: Nitrógeno total disuelto, D-NH₄⁺: amonio disuelto, D-NO₃⁻: nitrato disuelto, NID: nitrógeno inorgánico disuelto, NOD: nitrógeno orgánico disuelto, PTD: fósforo total disuelto, PID fósforo inorgánico disuelto, POD fósforo orgánico disuelto, Dp-NH₄⁺ amonio disponible y Dp-NO₃⁻ nitrato disponible

El NTD y NOD, fueron tres veces mayores en verano que en invierno. Así mismo, el D-NH₄ fue seis veces mayor en la época de verano que en la de invierno, mientras que, el D-NO₃ siguió un patrón inverso al D-NH₄, ya que se observó que fue cinco veces menor en verano que en invierno (Tabla 5). El NID principalmente se encuentra en forma de D-NH₄, ya que fue ocho veces mayor que el D-NO₃ en ambas fechas (ver cociente en Tabla 6). Respecto al PTD y POD fueron dos veces mayores en la época de verano que en la de invierno, siendo siete veces mayor en el caso del PID (Tabla 5).

En los cocientes de las formas disueltas, el COD/NOD, COD/POD y el NID/PID no presentaron diferencias significativas entre fechas. Sin embargo, el NOD/POD fue mayor para la estación de verano que la del invierno (Tabla 6).

De las formas disponibles de nitrógeno, sólo el $Dp-NH_4^+$ presentó diferencias entre fechas, ya que en la estación de verano fue tres veces mayor a la del invierno, mientras que el $Dp-NO_3^-$ no presentó diferencias significativas. Por lo anterior, el $Dp-NH_4^+$ fue siete veces mayor que el $Dp-NO_3^-$, pero esta diferencia se reduce drásticamente en el invierno (ver cociente $Dp-NH_4^+ / Dp-NO_3^-$).

Tabla 6. Media (\pm error estándar) de los cocientes de las formas disueltas y disponibles de nutrientes, la letra supernumérica indica diferencias significativas entre fechas ($p < 0.05$, $n = 10$)

	Verano	Invierno	P
Cocientes de formas disueltas de nutrientes			
COD/NOD	2.0 (0.3)	2.7 (0.9)	0.42
COD /POD	29.3 (3.8)	21.7 (8.8)	0.43
NOD/POD	16.9 (3.6) ^a	9.7 (1.8) ^b	0.02
NID/PID	16.4 (2)	29.5 (5.8)	0.06
D- NH_4^+ / D- NO_3^-	8.3 (2.3)	8.3 (4.8)	0.99
Cocientes de formas disponibles de N			
Dp- NH_4^+ / Dp- NO_3^-	6.9 (1.3)	1.85 (0.26)	0.01

COD: carbono orgánico disuelto, NOD: nitrógeno orgánico disuelto, POD fósforo orgánico disuelto, NID: nitrógeno inorgánico disuelto, PID fosforo inorgánico disuelto, D- NH_4^+ : amonio disuelto, D- NO_3^- : nitrato disuelto, Dp- NH_4^+ amonio disponible y Dp- NO_3^- nitrato disponible

Formas microbianas

Las formas microbianas del carbono (Cmic) y el nitrógeno (Nmic) no presentaron diferencias entre fechas, no obstante, el fósforo microbiano (Pmic) fue dos veces mayor en la época de verano que en la de invierno (Tabla 7). Los cocientes, Cmic/Nmic y Cmic/Pmic no presentaron diferencias significativas entre ambas fechas. Sin embargo, el cociente Nmic/Pmic fue mayor en la época de invierno que en la de verano (Tabla 7).

Tabla 7. Media (\pm error estándar) de la concentración de nutrientes en biomasa microbiana del suelo, la letra supernumérica indica diferencias significativas entre fechas ($p < 0.05$, $n = 10$)

	Verano	Invierno	p
Concentración de nutrientes en $\mu\text{g g}^{-1}$			
Cmic	152.9 (15.42)	116.7 (26.92)	0.21
Nmic	15.4 (0.70)	16.7 (2.19)	0.57
Pmic	4.3 (0.72) ^a	2.0 (0.044) ^b	0.04
Cocientes			
Cmic/Nmic	10.0 (0.93)	8.1 (2.1)	0.37
Cmic/Pmic	62.8 (24)	87.3 (26.6)	0.52
Nmic/Pmic	4.5 (1.9) ^b	11.0 (2) ^a	0.03

Cmic: carbono microbiano, Nmic: nitrógeno microbiano, Pmic: fósforo microbiano

Relación entre nutrientes

En la Tabla 8 se presentan los resultados del análisis de correlación de la humedad, el pH, formas disponibles de N, formas disueltas y microbianas de C, N y P. La humedad se correlacionó positivamente con el pH, COD, D-NH₄⁺, NOD, PID, POD, Dp-NH₄⁺ y Pmic y negativamente con el D-NO₃. En contraste, el pH correlacionó negativamente con el D-NO₃ pero positivamente con COD, D-NH₄⁺, NOD, PID, Dp-NH₄⁺ y Pmic.

Tabla 8. Coeficiente de correlación de Pearson para humedad, pH, N disponible, formas disueltas y microbianas de C, N y P. Se indica con color rojo las correlaciones significativas

	Hum	pH	COD	D-NH ₄ ⁺	D-NO ₃ ⁻	NOD	PID	POD	Dp-NH ₄ ⁺	Cmic	Nmic	Pmic
Hum	1.00											
pH	0.74	1.00										
COD	0.63	0.83	1.00									
D-NH₄⁺	0.85	0.73	0.62	1.00								
D-NO₃⁻	-0.54	-0.54	-0.58	-0.41	1.00							
NOD	0.59	0.76	0.59	0.55	-0.28	1.00						
PID	0.77	0.96	0.79	0.80	-0.51	0.77	1.00					
POD	0.60	0.43	0.30	0.73	-0.22	0.24	0.46	1.00				
Dp-NH₄⁺	0.62	0.57	0.52	0.77	-0.27	0.58	0.69	0.37	1.00			
Cmic	0.19	0.30	0.28	0.22	0.12	0.13	0.29	0.15	0.15	1.00		
Nmic	-0.14	-0.10	0.07	-0.14	0.07	-0.17	-0.11	0.18	-0.08	-0.12	1.00	
Pmic	0.54	0.56	0.54	0.48	-0.36	0.43	0.48	0.43	0.46	-0.06	0.25	1.00

Hum: humedad, COD carbono orgánico disuelto, D-NH₄⁺: amonio disuelto, D-NO₃⁻: nitrato disuelto, NOD: nitrógeno orgánico disuelto, PID fósforo inorgánico disuelto y POD fósforo orgánico disuelto, Dp-NH₄⁺: amonio disponible, Cmic: carbono microbiano, Nmic: nitrógeno microbiano y Pmic: fósforo microbiano

El COD correlacionó de manera negativa con el D-NO₃ y de forma positiva con el D-NH₄⁺, NOD, PID, Dp-NH₄⁺ y Pmic. El D-NH₄⁺ únicamente presentó correlaciones

positivas con el NOD, PID, POD, Dp-NH₄⁺ y Pmic. Por su parte el D-NO₃ se correlacionó negativamente con el PID. El NOD correlacionó de forma positiva con el PID y el Dp-NH₄⁺. El PID correlacionó positivamente con el POD, Dp-NH₄ y Pmic. El Dp-NH₄ correlacionó positivamente con el Pmic. Por último, el Cmic y el Nmic no correlacionaron de manera significativa con las otras variables (Tabla 8).

Fraccionamiento de P

En la Tabla 9 se presentan los valores del fósforo extraído desde las diferentes fracciones, en las cuales no hubo diferencias entre fechas independientemente de la fracción.

Tabla 9. Medias (\pm error estándar) del P extraído desde las diferentes fracciones, y porcentajes de POT y PIT. La letra supernumérica indica diferencias significativas entre fechas ($p < 0.05$, $n = 10$)

	Verano	Invierno	P
Concentración de P ($\mu\text{g g}^{-1}$) extraídas secuencialmente			
NaHCO ₃ PT	8.0 (0.5)	7.0 (0.4)	0.23
NaHCO ₃ PI	4.8 (0.4)	3.8 (0.3)	0.79
NaHCO ₃ PO	3.3 (0.4)	3.2 (0.3)	0.84
NaOH PT	4.5 (0.4)	5.6 (0.6)	0.05
NaOH PI	2.4 (0.2)	2.7 (0.08)	0.12
NaOH PO	2.1 (0.3)	2.9 (0.7)	0.14
HCl PT	60.1 (3.3)	59.3 (1.3)	0.86
HCl PI	50.9 (3.9)	50.1 (2.1)	0.87
HCl PO	9.1 (3.2)	9.2 (2.1)	0.99
H ₂ SO ₄ PT	1.9 (0.04) ^b	1.8 (0.1) ^a	0.48
Fracciones totales ($\mu\text{g g}^{-1}$)			
PT	74.5 (4)	73.8 (1.9)	0.88
POT	14.6 (3.5)	15.4 (2.5)	0.75
PIT	60 (4.5)	58.4 (2.5)	0.86
% de P			
POT	19.6	20.8	
PIT	80.4	79.2	

PT: fósforo total, PI: fósforo inorgánico, PO: fósforo orgánico, POT: fósforo orgánico total y PIT: fósforo inorgánico total.

Los resultados muestran que el P está atrapado en su mayoría en la fracción mineral del suelo, ya que el 68% de P se encuentra de forma inorgánica, principalmente en la fracción extraída con HCl y el 12% se halla de forma orgánica, asociado principalmente al HCl. El 20% restante de P está distribuido entre las fracciones lábiles (NaHCO_3 y NaOH) y la más recalcitrante (H_2SO_4 , ver Tabla 9 Figura 6).

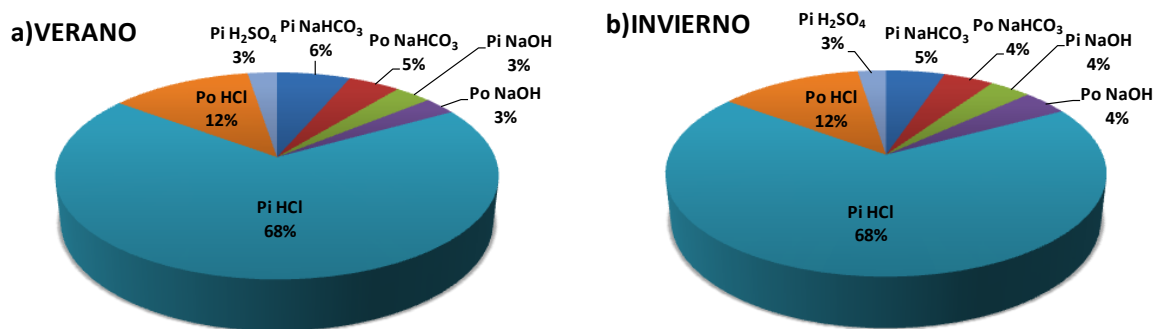


Figura 6. Porcentaje de fósforo orgánico (Po) e inorgánico (Pi) en las diferentes fracciones, en dos estaciones: a) verano y b) invierno.

Tasas potenciales de transformación de nutrientes.

En la Figura 7, se muestra el acumulado de la mineralización potencial de C y las tasas de mineralización de carbono. El resultado de la mineralización potencial de C ($\text{CO}_2\text{-C}$) en las muestras incubadas, mostró que aquellas incubadas y colectadas en el invierno fueron mayores que las de verano, independientemente del número de días de incubación (Tabla 10 y 11).

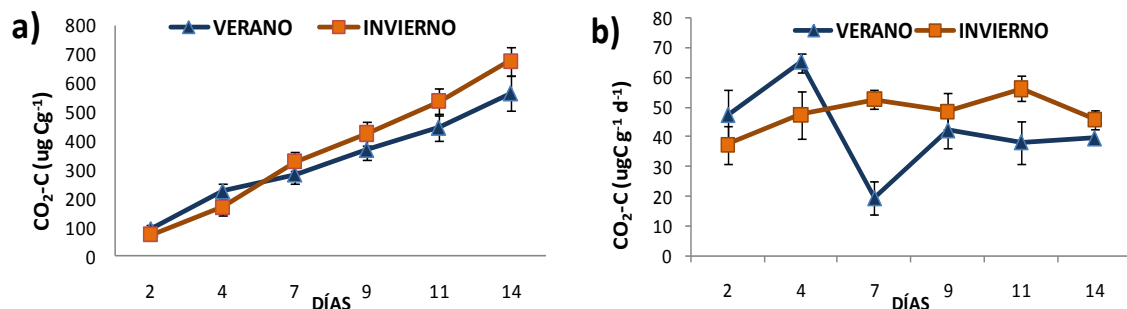


Figura 7. Medias (\pm error estándar) de a) acumulado de mineralización de C para verano e invierno y b) tasas de mineralización potencial de C en muestras colectadas en verano e invierno, a lo largo de una incubación de 14 días.

En el Δ COD no hubo efecto entre los días de incubación (7 y 14 días). Sin embargo, sí hubo efecto de estacionalidad, ya que tanto a 7 como a 14 días, el Δ COD fue mayor en las muestras colectadas en invierno que en verano, observándose inclusive valores negativos para las muestras de verano (Tabla 10, 11 y Figura 8). Estos resultados sugieren que durante el verano hay demanda de COD y en invierno hay producción.

El Δ NOD no presentó ninguna diferencia entre las estaciones ni en los días de incubación (Tabla 10, 11 y Figura 8).

Tabla 10. Medias (\pm error estándar) de las variables medidas durante las incubaciones a 7 y 14 días para dos fechas. La letra supernumérica mayúscula comparan día de incubación y la minúscula estación para la misma variable ($p < 0.05$)

	Verano	Invierno
7 DIAS concentración de nutrientes en		
CO ₂ -C	229.9 (26.) ^{bB}	321.7 (30.2) ^{aB}
Amonificación	-0.9 (0.8) ^b	0.9 (0.2) ^a
Nitrificación	-0.8 (0.5) ^b	0.1 (0.1) ^a
Mineralización	-1.8 (0.9) ^b	0.9 (0.3) ^a
Δ COD	-19.3 (5) ^b	16.2 (4.5) ^a
Δ NOD	4.6 (6.1)	-1.9 (1.5)
Δ POD	-1.4 (0.2) ^b	1.3 (0.5) ^a
Δ PID	-0.3 (0.02) ^b	-0.002 (0.008) ^a
14 DIAS		
CO ₂ -C	562.9 (57.3) ^{bA}	674.5 (47.9) ^{aA}
Amonificación	-2.6 (1.2)	0.1 (0.1)
Nitrificación	-0.8 (0.5)	-0.2 (0.3)
Mineralización	-3.4 (1.3)	-0.1 (0.3)
Δ COD	-25.9 (3.9) ^b	9.6 (6.6) ^a
Δ NOD	2.7 (8.6)	-0.9 (1.7)
Δ POD	-1.4 (0.4) ^b	1.3 (0.6) ^a
Δ PID	-0.3 (0.02) ^b	0.006 (0.008) ^a

Δ : indica tasa potencial del transformación, COD: carbono orgánico disuelto, NOD: nitrógeno orgánico disuelto, POD: fósforo orgánico disuelto y PID: fosforo inorgánico disuelto

Con respecto al P, el Δ POD y el Δ PID no mostraron efecto de días de incubación (7 o 14 días). Sin embargo, sí se observó efecto de estacionalidad, ya que las muestras incubadas provenientes del verano exhibieron los valores más bajos (los cuales fueron negativos), con respecto a los valores de las muestras colectadas en invierno, que para el caso del Δ PID no fueron diferentes de cero en invierno (Tabla 10 y 11 y Figura 9).

Tabla 11. Análisis de varianza de medidas repetidas (RMANOVA) para las variables medidas de las incubaciones de 7 y 14 días, de dos estaciones (verano e invierno). Se presentan los valores de F y p (*= p<0.05, n=20)

VARIABLES	Días	Estación	DI*E
CO ₂ -C	52.5 (0.000001)*	7.7 (0.012)*	0.073 (0.78)
Δ COD	1.44 (0.24)	55.4 (0.000001)*	0.00013 (0.99)
Δ NOD	0.005 (0.94)	1.07 (0.31)	0.089 (0.77)
Δ POD	0.11 (0.92)	40.52 (0.000005)*	0.009 (0.92)
Δ PID	0.066 (0.79)	527.8 (<0.001)*	0.0823(0.78)
Amonificación	2.55 (0.13)	8.9 (0.008)*	0.34 (0.57)
Nitrificación	0.16 (0.69)	3.73 (0.07)*	0.16 (0.69)
Mineralización	2.68 (0.12)	15.4 (0.0009)*	0.12 (0.73)

CO₂-C: mineralización potencial de C, Δ: indica tasa potencial del transformación, COD: carbono orgánico disuelto, NOD: nitrógeno orgánico disuelto, POD: fósforo orgánico disuelto y PID: fosforo inorgánico disuelto

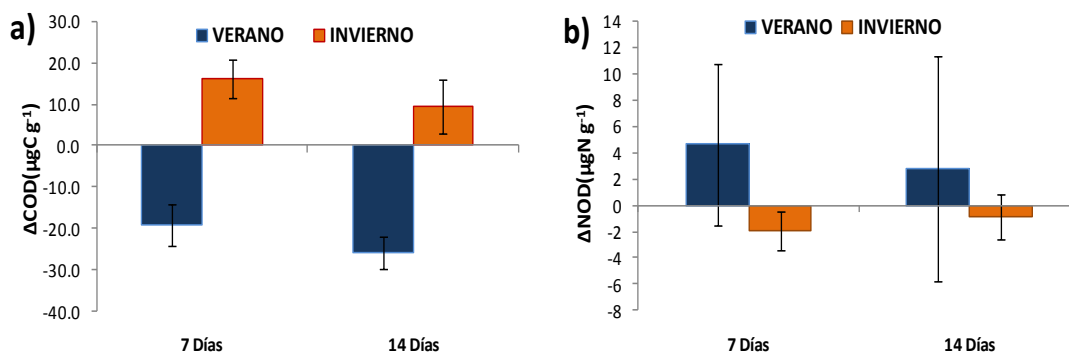


Figura 8. Medias (± error estándar) de la variación estacional en los cambios (Δ) de a) carbono orgánico disuelto (COD) y b) nitrógeno orgánico disuelto (NOD).

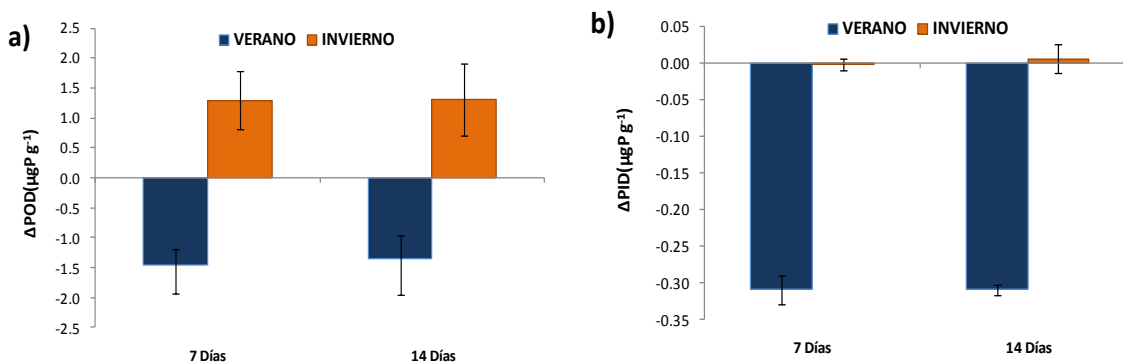


Figura 9. Medias (± error estándar) de la variación estacional en los cambios (Δ) de a) fósforo orgánico disuelto (POD) y b) Fósforo inorgánico disuelto (PID).

La amonificación, nitrificación y mineralización neta de N, no fue afectada por los días de incubación (7 y 14 días), no obstante, se observó efecto de la estacionalidad, ya que las muestras colectadas en verano presentaron los valores más bajos, los cuales fueron negativos en todos los casos (Tabla 10, 11 y Figura 10). Aunado a lo anterior, la magnitud de la amonificación fue un orden de magnitud mayor que la de la nitrificación, sugiriendo que esta última está limitada inclusive en condiciones potenciales de la incubación.

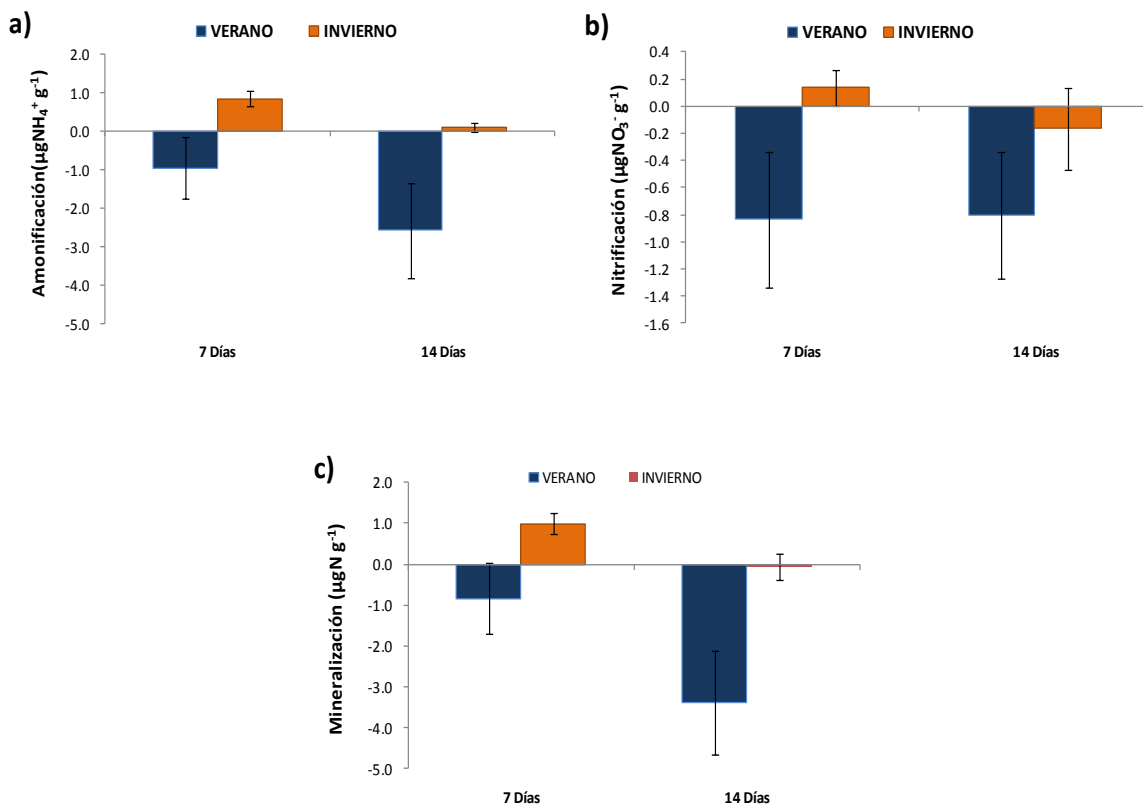


Figura 10. Medias (± error estándar) de la variación estacional en los cambios (Δ) de a) amonificación, b) nitrificación y mineralización neta de N

Los resultados del análisis de regresión múltiple por pasos (GRM, Tabla 12), sugieren que por lo menos hasta 7 días de incubación para las muestras colectadas en verano, el aumento en la respiración (CO₂-C) depende principalmente del aumento del POD en el suelo. Por otro lado, a mayor COD hay más demanda para el consumo de éste (disminución del ΔCOD). El valor negativo del ΔPOD a 14 días de incubación sugiere que a mayor POD, éste puede ser demandado principalmente para la inmovilización en biomasa

microbiana (relación positiva con Pmic). Por otro lado, el valor negativo del Δ PID sugiere que el consumo de PID se relaciona estrechamente con que exista P inorgánico disponible en el suelo (relación positiva con Pi NaHCO₃). Por otro lado, los resultados también sugieren que tanto a 7 como a 14 días de incubación, cuando hay Dp-NH₄⁺ en el suelo aumenta la demanda por este ión por parte de los microorganismos (relación negativa con amonificación). Para que se lleve a cabo la mineralización del N a 14 días de incubación, es necesario que disminuya la cantidad de NH₄ y NO₃ disponibles en el suelo (relación negativa con NH₄disp y NO₃disp, Tabla 12)

Tabla 12. Análisis de regresión múltiple por pasos (GRM) para las variables medidas de las incubaciones de 7 y 14 días, de dos estaciones con las formas microbianas y disponibles de nutrientes (p<0.05, n=10). Los signos después de las variables indican si los valores son positivos (+) o negativos (-).

	7 días	14 días
VERANO		
CO ₂ -C (+)	POD (0.05)	---
Δ COD (-)	COD (0.012)	---
Δ NOD (+)	---	NOD (0.032)
Δ POD (-)	POD (0.000002)	POD (0.00003)
	NO ₃ disp (0.0007)	
	Pmic (0.008)	
Δ PID (-)	Pi NaHCO ₃ (0.04)	Pi NaHCO ₃ (0.04)
Amonificación (-)	NH ₄ disp (0.02)	NH ₄ disp (0.00004)
Nitrificación (-)	NO ₃ disp (<0.001)	NO ₃ disp (<0.001)
		Nmic (0.04)
Mineralización (-)	---	NH ₄ disp (0.0008)
		NO ₃ disp (0.02)
INVIERNO		
CO ₂ -C (+)	NO ₃ disp (0.041)	NO ₃ disp (0.047)
Δ COD	---	---
Δ NOD (-)	NOD (0.0011)	NOD (0.00005)
		Nmic (0.00006)
		COD (0.005)
Δ POD (+)	Nmic(0.003)	POD(0.003)
		PoNaHCO ₃ (0.02)
Δ PID	---	---
Amonificación (+)		PoNaHCO ₃ (0.047)
Nitrificación (+)	Nmic (0.045)	---
Mineralización (+)	NO ₃ disp(0.025)	---

Para las muestras colectadas durante la estación de invierno, los datos sugieren que el bajo contenido de COD promueve la nitrificación por parte de organismos autótrofos (produciendo $\text{CO}_2\text{-C}$), los cuales serían los principales responsables de la producción de nitrato (NO_3disp). Por otro lado, el ΔNOD presentó una relación inversa entre el NOD, lo cual sugiere que hay demanda por NOD a 7 días, sin embargo, a 14 días de incubación el NOD es principalmente demandado por la biomasa microbiana (relación inversa con Nmic) y a su vez depende de que haya COD para ser consumido (relación inversa con COD). Para el caso del ΔPOD , los resultados sugieren que la transformación del POD depende de que haya Nmic (relación positiva Nmic) hasta 7 días de incubación, sin embargo a 14 días de incubación la transformación de POD depende de la cantidad de POD y P orgánico disponible en el suelo (relación positiva con POD y PoNaHCO_3). Así mismo, la amonificación de N a 14 días depende de que exista P orgánico disponible en el suelo para los microorganismos (relación positiva con Po NaHCO_3). En el caso de la nitrificación a 7 días, los resultados sugieren que las nitrificantes son las más abundantes, ya que la nitrificación esta explicada por el Nmic . Por otro lado, los resultados también sugieren que las muestras de invierno a 7 días de incubación, el nitrato es la principal forma de N en el suelo (relación positiva entre mineralización y NO_3disp , Tabla 12).

VIII. DISCUSIÓN

Contenido de nutrientes y estequiometría en los principales componentes del ecosistema

En comparación con otros ecosistemas, la comunidad de plantas de pastizal en esta zona calcárea es poco diversa ($D=1.304$), aun así, es ligeramente más diversa que otro pastizal del mismo valle de Cuatro Ciénegas y otro tipo de suelo (*gipsisol*, Perroni 2010, comunicación personal). En este pastizal que se desarrolla en suelo calcáreo, las especies vegetales presentan baja equitabilidad, ya que *S. airoides*, es la especie dominante sobre las otras seis encontradas y a su vez, es la especie que ocupa el espacio de manera más eficiente, característica que también fue observada en los pastizales que crecen en *gipsisoles* (Perroni, 2010, comunicación personal). De acuerdo con Aarssen (2004), lo anterior implica que *S. airoides* tiene mayor influencia sobre el uso de recursos y la liberación de nutrientes del suelo, para utilizarlas en su crecimiento, comparado con las otras especies vegetales del sitio.

En este estudio, los datos de contenido de biomasa aérea (BA) y radical (BR) indican que la relación raíz/tallo es cercano a 1, lo anterior implica que el ingreso de materia orgánica de origen vegetal se explica en un 50 % por la producción de raíces y en otro 50% por la producción de biomasa aérea. Esta relación coincide con lo señalado por Kögel-Knabner (2002) y Mokany *et al.* (2006) quienes reportaron que la relación raíz-tallo en pastizales desérticos va de 0.3 a 6, donde el menor valor se observó en ecosistemas limitados por agua. Para el sitio de estudio, la precipitación contribuyó a que la biomasa subterránea fuera similar a la biomasa aérea. Sin embargo, dado que la BA presentó valores mayores de cocientes COT/N y COT/POT, se sugiere que la BR tiene mayor N y P por unidad de C. Lo anterior puede explicarse por que en la BA de pastos, se invierte más C para la formación estructural y de soporte, que en la BR (Kögel-Knabner 2002). Esto sugiere que la BR, es el almacén que aporta MO al suelo con moléculas más ricas en N y P. Por lo anterior, la MO producto de BR representa el almacén más lábil para los procesos microbianos en el suelo (Kögel-Knabner 2002; Austin *et al.* 2004), mientras que la MO producto de BA puede ser más difícil de mineralizar (Lützo *et al.* 2006).

El suelo es el principal almacén de las formas orgánicas de C, N y P, ya que más del 80% se encuentran en este componente del sistema. Estos resultados coinciden lo reportado por Schlesinger (1990) para diferentes ecosistemas y por Golubiewski (2006) para suelos bajo cobertura de pastizal.

La información de los cocientes COT/NT, COT/POT y NT/POT reveló que la biomasa microbiana tenía un valor similar al cociente COT/NT del suelo, lo cual implicaría que los microorganismos no se ven limitados por ninguno de los dos nutrientes y que no tienden a la homeostasis (la biomasa microbiana con el suelo). Sin embargo, valores de los cocientes COT/POT y NT/POT son menores en biomasa microbiana que en suelo, este patrón también fue observado por Cleveland y Liptzin (2007) en pastizales. Lo anterior podría deberse a que la baja disponibilidad de P en el suelo favorece la protección de este nutriente dentro de biomasa microbiana (disminuyendo los cocientes con POT), lo cual ha sido observado para sistemas pobres en P (Oleander y Vitousek 2000; Cleveland 2002; Zhao *et al.* 2009) y sugiere que para el P la biomasa microbiana del suelo tiende a la homeostasis.

Con respecto a la diferencia de los cocientes COT/NT, COT/POT y NT/POT de biomasa microbiana y biomasa vegetal (BA y BR), la biomasa microbiana presentó cocientes más bajos que la biomasa vegetal (BR y BA). Bajo la teoría estequiométrica de homeostasis propuesta por Sterner y Elser (2002), lo anterior implicaría que los microorganismos llevan a cabo ajustes metabólicos para cumplir con sus demandas de energía y nutrientes provenientes de la MO, por lo que los microorganismos inmovilizan las cantidades necesarias de energía y nutrientes, y mineralizan lo que no utilizan para su metabolismo. Lo anterior sugiere que los microorganismos se mantienen en homeostasis con este recurso (vegetación), esto también fue observado por Austin y colaboradores (2004). Por otro lado, los cocientes ecosistémicos son muy parecidos a los cocientes del suelo, esto se debe que el suelo es el mayor almacén de nutrientes a nivel ecosistémico.

Con respecto a los cocientes del suelo, el bajo valor del cociente COT/NT, COT/POT en el suelo, podría explicarse porque el COT es más pequeño en relación al COT de los otros almacenes y no se debe a que haya más NT o POT en este almacén. Esto se corroboró en la relación NT/POT, en donde el cociente del suelo es más parecido a la

biomasa radical, un comportamiento similar fue observado en un estudio hecho en un bosque tropical seco por Jaramillo *et al* (2003).

Fraccionamiento de P

La fracción que representa el P más lábil en el suelo (P intercambiable) es la fracción de Pi que es extraído con NaHCO_3 , esta fracción representa el almacén del cual tanto plantas como microorganismos puede tomar (o inmovilizar) P para sus funciones metabólicas (Qualls y Richardson 1995; Lajtha 1999). En este estudio se observó que el Pi lábil solo representa el 6% del PT del suelo. Así mismo, el 80% del Pi (68% HCl y 12% H_2SO_4) se encuentra en los almacenes más recalcitrantes del suelo, al cual tanto plantas como microorganismos no tendrían acceso. La fracción de P extraído con HCl está asociada al CaCO_3 , mientras que la fracción extraída con H_2SO_4 representa el almacén más estable de P en el suelo y por tanto más recalcitrante y se le ha llamado P ocluido (Lajtha 1999; Selmants y Hart 2010). Estos valores son similares a los encontrados en un estudio previo hecho en el desierto chihuahuense (Cross y Schlesinger 2001) y en zonas áridas de Utah (Bukingam *et al.* 2010). La poca disponibilidad de P se debe a la fuerte influencia de la geoquímica del suelo, por lo que, cuando el Pi se encuentra en solución puede formar compuestos muy estables casi inmediatamente después de su ingreso al suelo. Estos compuestos estables pueden formarse con arcillas, Ca^{2+} y/o Mg^{2+} (Bukingam *et al.* 2010). Es probable que la oclución de P se dé por la formación de compuestos organominerales (es decir Ca^{2+} y/o Mg^{2+} unidos a P que a su vez se une a arcillas del suelo; Mc Gill y Cole 1981; Lajtha 1999; Lützow *et al.* 2006).

A pesar de que el 80% del P es P orgánico (PO) a nivel ecosistémico, se observó que del contenido de PT en el suelo, únicamente el 20% es orgánico. Así mismo, sólo 5% del PT en el suelo representa la fracción de PO fácilmente mineralizable (extraído con NaHCO_3). La mineralización de este P proporciona parte de P disponible para microorganismo y plantas (Anderson 1980; Cross y Schlesinger 2001). Por lo anterior, se sugiere que en este sistema donde el P es limitante, la comunidad microbiana ayuda a mantener las formas más lábiles de P de forma activa en el ciclo biológico y que este reciclaje es muy rápido para evitar pérdidas de P en la geoquímica (Cleveland *et al.* 2002).

Así mismo se sugiere que la estabilidad del P en el sistema es afectada por el ambiente químico, incluyendo al pH y la presencia de cationes como Ca^{2+} (Bünemann *et al.* 2008)

La ausencia del cambio de P con estacionalidad podría deberse a que el ingreso de agua al sistema no alcanza a traducirse en cambios a lo largo de los almacenes de P, lo anterior se debe a que el P se encuentra en almacenes tan recalcitrantes que el ingreso de agua no es suficiente para que los microorganismos tengan la energía suficiente para sacar el P de los almacenes más recalcitrantes. Sin embargo, cuando en la determinación del P en biomasa microbiana (P_{mic}) se observó que la biomasa microbiana tiende a inmovilizar más P en verano que en invierno, esta diferencia podría ser atribuida únicamente al almacén orgánico del suelo (debido a la etapa de acumulación) y no a que la biomasa microbiana saquen el P del almacén más recalcitrante.

Dinámica Estacional de Nutrientes

Dinámica de nutrientes en verano

Durante verano se concentra la precipitación anual, lo cual explica que las muestras de esta fecha presentaran mayor humedad que las muestras de invierno. De acuerdo con los datos derivados de la correlación de Pearson durante esta época, el porcentaje de humedad favoreció la presencia de formas orgánicas disueltas de C, N y P (COD, NOD y POD respectivamente). Estas formas de nutrientes son fácilmente hidrolizables, principalmente se encuentran como proteínas, ácidos nucleicos, aminoácidos, etc. y representan la forma más lábil de nutrientes para que los microorganismos puedan tomar principalmente C y N para sus funciones metabólicas (Osler y Sommerkorn 2007; Paul 2007; Qualls 2000)

Dado que en ecosistemas desérticos la escasa precipitación favorece la acumulación de formas orgánicas potencialmente solubles (Qualls, 2000), durante esta fecha se puede sugerir que el ingreso de agua al sistema favorece la hidrólisis de estos compuestos y así los microorganismos tienen el presupuesto inicial, tanto de agua, energía y nutrientes, para la formación de enzimas que favorece la despolimerización de MO para formación de nuevo COD, NOD y POD.

De acuerdo con los datos de la correlación de Pearson, el NH_4^+ de suelo se relacionó de manera positiva con la humedad, el COD y el NOD. Estos resultados sugieren que los microorganismos cuentan tanto con energía (en forma de COD), como agua suficiente para

despolimerizar el NOD, formar monómeros pequeños que puedan introducir en su biomasa, utilizar el N para sus funciones metabólicas y producir NH_4^+ como producto del desecho metabólico (Montaño *et al* 2007). Este NH_4^+ puede seguir 3 caminos: 1) ser inmovilizado por bacterias, ya sea por autótrofas como fuente de energía, principalmente las nitrificantes o por bacterias heterótrofas cuando ya se terminaron el NOD, 2) ser absorbido por la raíz de las plantas y 3) ser atrapado por las arcillas en superficie de intercambio catiónico (Schlesinger 2000; Osler y Sommerkorn 2007; Paul 2007). Otra forma inorgánica de N en el suelo es el NO_3 , el cual es producto metabólico de las bacterias nitrificantes (Paul 2007; Schlesinger 2000). De acuerdo con los datos de incubación se puede sugerir que el NH_4^+ es cada vez más inmovilizado en biomasa microbiana, a medida que transcurre el tiempo (disminución de NH_4^+ a de 7 a 14 días de incubación). Sin embargo, durante esta estación, se puede sugerir que dominan las bacterias heterótrofas, ya que los datos de incubación indican que la nitrificación es mínima y que no cambia conforme pasa el tiempo, por lo que se esperaría que los microorganismos autótrofos tuvieran menor actividad durante esta época.

El POD es la forma de P orgánico más lábil en el suelo, sin embargo las bacterias inmovilizan el P en biomasa microbiana de forma inorgánica y para ello requieren mineralizar POD (Johnson *et al.* 2003). La mineralización de P se lleva a cabo de manera extracelular por medio de producción de fosfatasas. La producción de enzimas demanda agua, energía y nutrientes (Bünemann *et al.* 2008). En verano, los datos de correlación de Pearson nos indican que la humedad también se correlacionó positivamente con COD, NOD, POD, PID y Pmic. Lo anterior sugiere que los microorganismos durante esta época tienen los recursos suficientes para poder producir enzimas que mineralicen al P, lo cual se ve reflejado en el aumento del PID en la solución del suelo. Por otro lado, igual que el N, el P inorgánico (P_i) puede seguir tres rutas: 1) ser inmovilizado en biomasa microbiana, 2) ser ocluido en el suelo y 3) ser absorbido por la raíz de las plantas (Johnson *et al.* 2003). De acuerdo con la correlación de Pearson, en este sistema, el Pmic incrementa cuando la humedad y el COD incrementan. Lo anterior sugiere que durante esta época, la inmovilización de P en biomasa microbiana se favorece con la disponibilidad tanto de agua como de COD, lo cual fue observado también por Cleveland y colaboradores (2002). De acuerdo con los datos de fraccionamiento de P, el P_i tiene gran probabilidad de quedar

atrapado en la geoquímica del suelo, por lo que la inmovilización del Pi por parte de los microorganismos debe ser muy rápida y por lo tanto, se sugiere que en este sistema los mayores competidores por Pi en orden de importancia son la biomasa microbiana, el suelo y por último las plantas.

La dinámica de las formas de C, N y P anteriormente descrita, se observaron también en la incubación de verano. Los datos sugieren que el COD es consumido rápidamente por los microorganismos (disminución del COD y aumento del CO₂ a 7 y 14 días). Por otro lado, el NOD no presentó ningún efecto durante las incubaciones. Sin embargo, para el NH₄⁺ se observó una rápida disminución con el tiempo. Los datos anteriores podrían sugerir que el NH₄⁺ es rápidamente inmovilizado en biomasa microbiana y que es probable que la biomasa microbiana también contribuya al aporte de NOD, probablemente por biomasa microbiana muerta, por esta razón no hay efectos notables en la transformación del NOD a lo largo del tiempo (Cui y Caldwell 1997). Para el caso del POD, se observó que la biomasa microbiana lo mineraliza e inmoviliza rápidamente. De acuerdo con la GRM este P que es inmovilizado está explicado por el Pi (NaHCO₃) el cual es el P inorgánico más lábil en el sistema y solamente representa el 6% del P total.

Dinámica de nutrientes en invierno

La disminución de la humedad se correlacionó con la disminución del COD, NOD, POD y PID. Lo anterior se debe a que la disminución de agua limita la productividad tanto de plantas (para el ingreso de MO), como de microorganismos (producción enzimática; Austin *et al.* 2004). Debido a que el agua y energía (COD) son limitados, los microorganismos principalmente heterótrofos disminuyen la producción enzimática y con ello disminuyen también la despolimerización, para la generación de nuevo COD NOD y POD. Así mismo, la disminución de la humedad disminuye la hidrólisis de compuestos fácilmente degradables. Lo anterior tiene como resultados, por un lado la acumulación en el suelo de las pocas formas lábiles de nutrientes provenientes de MO y por otro lado afecta el presupuesto inicial de nutrientes para la actividad de los microorganismos principalmente heterótrofos (Chapin *et al.* 1990; Neff y Ansner 2001; Austin *et al.* 2004)

Lo mismo ocurrió con el NH₄⁺, ya que esta forma de N es producto de la mineralización por parte de bacterias heterótrofas, la baja disponibilidad de agua, energía y

NOD limitan la actividad de la comunidad bacteriana heterótrofa y con ello la mineralización de NH_4^+ . De acuerdo con lo anterior, se podría sugerir que cuando disminuye tanto el agua como el COD en esta fecha, también disminuye la capacidad de los microorganismos para despolimerizar el NOD. Por otro lado, el aumento del NO_3^- en la solución del suelo indica que la comunidad de bacterias autótrofas son las que principalmente se encuentran activas durante invierno, estas bacterias utilizan NH_4^+ como fuente de energía y C para la formación de biomasa. El uso de NH_4^+ por parte de las bacterias autótrofas en la solución del suelo también podría explicar la disminución de esta forma de N en invierno. (Barret y Burke 2000; Booth *et al.* 2005; Montaña *et al.* 2007).

La escasa precipitación durante la época de invierno, no favorece la humedad en las muestras de suelo. De acuerdo con los datos de la correlación de Pearson, la disminución de humedad también favoreció a que el pH disminuyera. Lo anterior, podría explicarse por que durante esta época la nitrificación es mayor, lo cual implica que las moléculas de NH_4^+ al ser oxidadas liberan H^+ a la solución del suelo, disminuyendo así el pH (Paul 2007).

El PID que es la forma más disponible de P para los microorganismos y las plantas, disminuyó al reducirse la humedad y el COD. Esto puede deberse a que los microorganismos no cuentan con energía y nutrientes para la producción de enzimas que mineralizan el POD. Esta disminución de PID se ve traducida en la reducción de la capacidad de los microorganismos para inmovilizar el P en biomasa microbiana, lo cual se observa que el Pmic disminuye de verano a invierno (Zhou *et al.* 2009)

En la incubación se observó una dinámica similar a la descrita anteriormente. De acuerdo con los datos de la GRM, la producción de CO_2 durante el invierno esta explicada principalmente por el NO_3^- disponible del suelo. Lo anterior puede ser atribuido a que las bacterias nitrificantes se encuentran más activas durante esta época, que las heterótrofas. Así mismo, por esta razón se observó disminución de NH_4^+ durante la incubación. Por otro lado, el NO_3^- también disminuyó durante la incubación, de acuerdo con la GRM, la principal variable que explica esta disminución es el Nmic. Lo anterior sugiere que durante esta época la demanda de N por parte de microorganismos autótrofos es muy grande y que durante esta fecha se espera dominen los organismos autótrofos.

Para el caso del POD y el PID, no se observó ningún efecto a lo largo de la incubación, ya que el POD en solución del suelo no fue transformado y no se produjo PID. Lo anterior puede deberse a que los microorganismos del suelo no contaban con energía y nutrientes para la producción de enzimas que mineralicen al POD. Por último, se sugiere que durante la época de invierno el sistema está fuertemente limitado por P, pero también por N.

En diversos estudios se ha observado que la biomasa microbiana disminuye con la reducción de C disponible para los microorganismos (COD), afectando la transformación de nutrientes en el suelo. Sin embargo, en este estudio, de acuerdo con la correlación de Pearson, no se observó disminución de biomasa microbiana (el C_{mic} no fue distinto entre estaciones) al reducirse el COD, pero sí se observó un efecto claro en la transformación de nutrientes. Con base en lo anterior, se puede sugerir que la disponibilidad de COD conlleva a la dominancia de diferentes grupos microbianos, es decir, durante verano dominan microorganismos heterótrofos, mientras que durante invierno dominan los autótrofos (Schimel y Bennet 2004; Cleveland *et al* 2007; Montaña *et. al.* 2007).

Modelo hipotético de dinámica de nutrientes

En la época de verano se observó que el cociente COD/NOD del suelo fue menor que en invierno, esto implica que en verano el suelo está más enriquecido por NOD, posiblemente debido a una mayor mineralización de N ($D-NH_4^+$ y $Dp-NH_4^+$) por la biomasa microbiana en verano. Estos resultados fueron observados también por Austin *et al.* (2004). A pesar de que en el cociente COD/POD no se observaron diferencias, esto no implica que durante ambas estaciones, el POD pueda ser transformado de la misma manera, lo cual se discutió en las secciones anteriores. Así mismo, el cociente NOD/POD fue mayor durante la época de verano. Con base en lo anterior, se podría sugerir que en verano, el POD es limitante. Sin embargo, el bajo valor de este cociente está explicado porque hay muy poco NOD durante el invierno y no porque el POD sea más limitante. Lo anterior implica que en invierno los microorganismos están más limitados tanto por NOD como por POD. Así mismo, el cociente NID/PID tuvo el comportamiento inverso, siendo menor en verano, lo cual implica que durante la época de verano el P disponible para microorganismos y plantas es mayor. Cabe mencionar que ese PID básicamente procede de la mineralización del

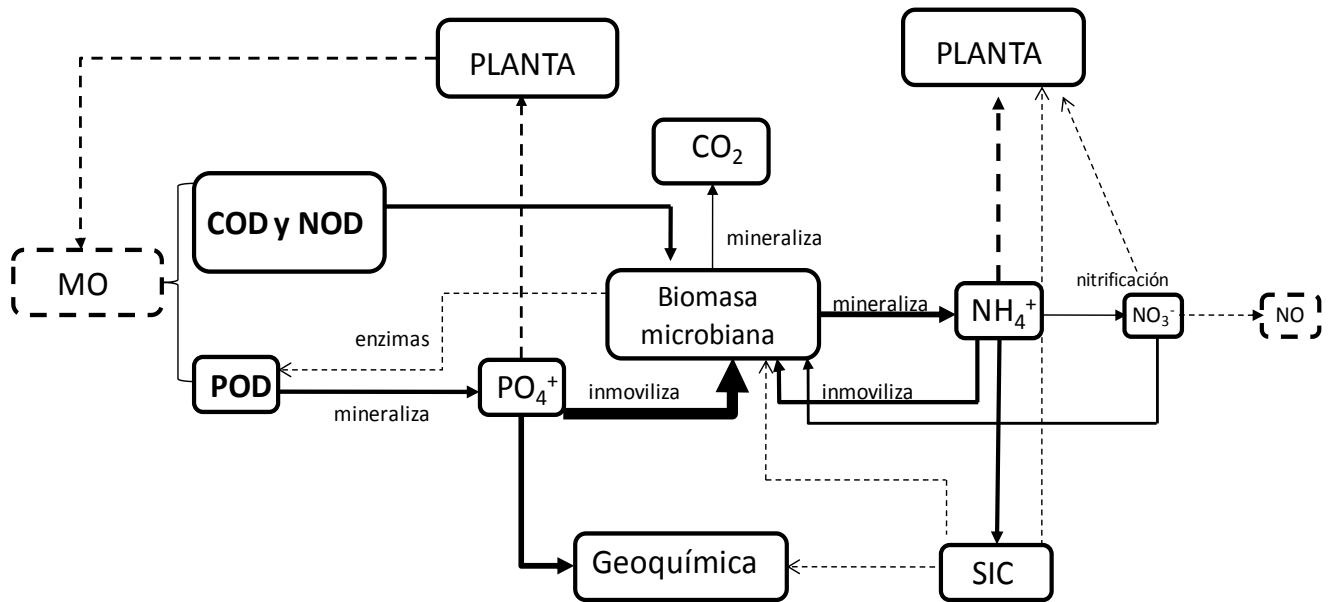
POD ya que a mayor energía y nutrientes disponibles durante la época de verano se favoreció la actividad microbiana.

También se observó que los cociente C_{mic}/N_{mic} y C_{mic}/P_{mic} fueron similares entre estaciones. Lo anterior implica que para ambas fechas, los microorganismos son igualmente eficientes en el uso de C (Austin *et al.* 2004), es decir que pueden producir biomasa microbiana similar cuando el N_{mic} es similar entre fechas, y cuando el P_{mic} , es distinto entre fechas. Por otra lado, la relación N_{mic}/P_{mic} , fue menor en verano que en invierno, esto implica que durante la época de invierno los microorganismos están más limitados por P que durante verano (Liu *et al.* 2010). Por esta razón se sugiere que durante el invierno, la actividad microbiana se ve limitada principalmente por la disponibilidad de P y N, mientras que durante la época de verano el mayor limitante es el P.

En la Figura 11 se presentan modelos hipotéticos propuestos para describir la dinámica estacional (verano e invierno) de transformación de nutrientes en los principales almacenes del ecosistema (suelo, vegetación y microorganismos). En estos modelos se observa que durante verano (Figura 11a), tanto COD y NOD se encuentran en mayor cantidad y son más inmovilizados en biomasa microbiana que en invierno (Figura 11b). Esto conlleva a mayor mineralización tanto de NOD y POD y por tanto incremento del NH_4^+ y PO_4^+ . Así mismo, durante esta época, el P es más inmovilizado en biomasa microbiana que en invierno. Por otro lado, durante invierno, la disminución de COD favoreció la nitrificación. Por último la geoquímica juega un papel importante en el secuestro de nutrientes, principalmente del P, el menor competidor por nutrientes en este ecosistema son las plantas.

De forma general, durante la estación de verano la presencia de COD, NOD y POD, favorece la actividad de microorganismos heterótrofos con procesos de inmovilización de C, N y P y mineralización de N y P (Figura 11a). Para la estación de invierno la menor concentración de COD, NOD y POD favorecen la actividad de microorganismos autótrofos con procesos de nitrificación y se reduce la mineralización e inmovilización del P (Figura 11b)

a) Verano



b) Invierno

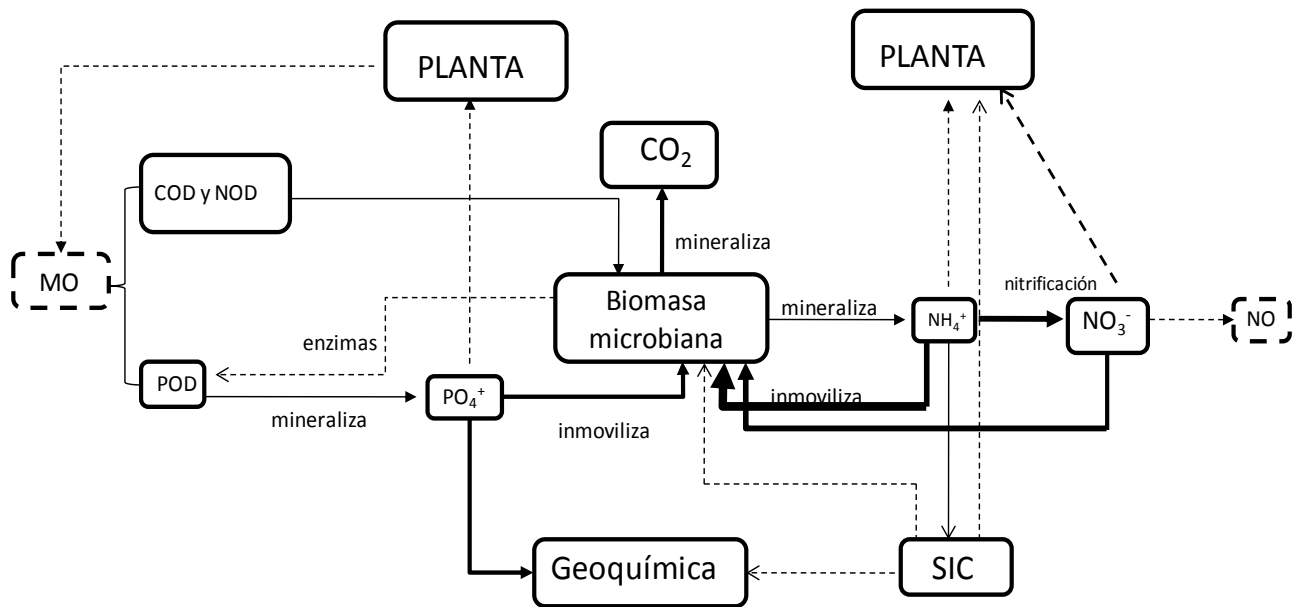


Figura 11. Modelos hipotéticos propuestos de las principales rutas cuantificadas de C, N y P para cada estación. Las cajas representan almacenes y las flechas flujos, el tamaño y grosor respectivo representa la magnitud de cada uno. Las líneas punteadas representan variables no cuantificadas.

IX. CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos en el presente trabajo, sugieren que para un ecosistema desértico y estacional como Cuatro Ciénegas, Coahuila:

- La vegetación de rápido crecimiento es de suma importancia para el ingreso de MO al suelo.
- Las raíces representan la principal entrada de MO al suelo.
- Durante la verano, el mayor ingreso de COD al sistema, favorece la actividad de microorganismos heterótrofos, mientras que la disminución de esta forma lábil de C, favorece la actividad de microorganismos autótrofos en invierno.
- La geoquímica del suelo juega un papel muy importante en la oclusión de nutrientes, principalmente de P.
- La baja disponibilidad de P en el suelo, ha conducido al rápido reciclado de P principalmente por microorganismo y plantas, por lo que, el P representa el nutriente limitante en este ecosistema.
- Durante el verano, el elemento limitante es el P mientras, que durante el invierno el N también puede ser un elemento limitante principalmente para la actividad microbiana.
- Durante la época de verano, la inmovilización del amonio promueve la permanencia de N en el sistema, mientras que, debido al aumento de la nitrificación durante el invierno, el N es puede ser vulnerable a perderse del suelo.
- Los microorganismos tienden a la homeostasis estequiometria, ya que hacen ajustes siendo más eficientes en el uso de N y P del suelo con respecto a las plantas

X. REFERENCIAS

- Aarssen L. W. 2004. Interpreting co-variation in species richness and productivity in terrestrial vegetation: making sense of causations and correlations at multiple scales. *Folia Geobotanica*. 39: 385–403.
- Anderson G. 1980. Assessing organic phosphorus in soil. En Khasawneh E (Ed). The role of phosphorus in agriculture. ASA CSSA SSSA, Madison. Pp: 411-431
- Aerts R. y Chapin III F. S. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in ecological research*. 30: 2-67
- Austin. A. T., Yahdjian L., Stark J.M., Belnap J., Porporato A., Norton U., Ravetta D. A. y Schaeffer S. M. 2004. Water biogeochemical pulses and cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia*. 141: 221–235
- Barrett J.E. y Burke I. C. 2000. Potential nitrogen immobilization in grassland soils across a soil organic matter gradient. *Soil Biology and Biochemistry*. 32:1707–1716
- Begon M., Towsend C. R. y Harper J. L. 2006. Ecology from individuals to ecosystems. 4ta ed. Blackwell Publisshing. P 738.
- Borgmeyer J.L. y D. L Crawford. 1981. Production and Characterization of Polymeric Lignin Degradation Intermediates from Two Different Streptomyces spp. *Applied and Enviromental Microbiology*. 49:273-278
- Booth M. S., Stark J. M., Rastetter E. 2005. Controls on nitrogen cycling in terrestrial ecosystems: a synthetic analysis of literature data. *Ecology*. 75:139–157
- Bremmer J. M. 1996. Nitrogen-Total. In: Methods of soil analysis Part 2 (ed C. A. Black), pp 1149-1178. *American Society of Agronomi*, Madison.
- Brummit, R. K. y Powell C. E. 1992. Authors of Plant Names. Royal Botanic Gardens. Kew. 732 pp
- Buckingham E. S., Neff J., Titiz-Maybach B. y Reynolds R. L. 2010. Chemical and textural controls on phosphorus mobility in drylands of southeastern Utah. *Biogeochemistry* 100:105–120
- Bünemann E. K., Smernik R. J., Doolette A. L., Marschner P., Stonor R., Wakelin S. A., Mc Neill A. M. 2008. Forms of phosphorus in bacteria and fungi isolated from two Australian soils. *Soil Biology and Biochemistry*. 40: 1908–1915
- Burke I. C., Lauenroth W. K., Vinton M. A., Hook P. B., Kelly R. H., Epstein H. E., Aguiar M. R., Robles M. D., Aguilera M. O., Murphy K. L. y Gill R. 1998. A. Plant-Soil interactions in temperate grasslands. *Biogeochemistry*. 42:121-143

- Cairns M. A., Sandra B., Helmer E. H. y Baumgardner G. A. 1997. Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia*. 111:1-11
- Carney K.M. y Matson P. A. 2005. Plant Communities, Soil Carbon Cycling: Does Altering the World Belowground Matter to Ecosystem Functioning?. *Ecosystems* 8:928-940
- Chapin III F. S., E. D. Schulze y H. A. Money. 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology System*.21: 423-444
- Cleveland C.C., Townsend A. R. y Schmidt A. K. 2002. Phosphorus limitation of microbial processes in moist tropical forest: evidence from short-term laboratory incubations and field studies. *Ecosystems*.5:680-691.
- Cleveland C. C. y Liptzin D. 2007 C:N:P stoichiometry in soil: is there a “Redfield ratio” for the microbial biomass?. *Biogeochemistry*. 85:235–252
- Cleveland C. C., Nemergut D. R., Schmidt S. K. y Townsend A. R. 2007. Increases in soil respiration following labile carbon additions linked to rapid shifts in soil microbial community composition. *Biogeochemistry*. 82:229–240
- Coyne M. S.1999. Soil Microbiology: An Exploratory Approach. Delmar Publishers. N. Y. E. U. p 462.
- Crews T. E., Kitayama K., Fownes J. H., Riley R. H., Mueller-Dombois D. y Vitousek P. M. 1995. Changes in Soil Phosphorus Fractions and Ecosystem Dynamics across a Long Chronosequence in Hawaii. *Ecology*. 76: 1407-1424
- Cross A. F. y Schlesinger W. H. 2001. Biological and geochemical control on phosphorus fractions in semiarid soil. *Biogeochemistry*. 52:155-172
- Cui M. y Caldwell M. M. 1997. A large ephemeral release of nitrogen upon wetting of dry soil and corresponding root responses in the field. *Plant and Soil* 191: 291–299.
- Derenne S. y Largeau C. 2001. A review of some important families of refractory macromolecules: composition, origin, and fate in soils and sediments. *Soil Science*. 166: 833–847.
- Elser J. J., Andersen T., S. Baron J., Bergström A. K., Jansson M., Kyle M., Nydick R. K., Sterger L. y Hessen D. O. 2009. Shifts in lake N:P stoichiometry and nutrient limitation driven by atmospheric nitrogen deposition. *Science*.326: 835-837
- Espinosa L, Escalante A., Eguiarte L. y Souza V. 2005. El mar en el desierto y su importancia para la conservación CONABIO. *Biodiversitas*. 58:7-11.
- Feng X., Hills K. M., Simpson A. J., Whalen J. K. y Simpson M. J. 2011. The role of biodegradation and photo-oxidation in the transformation of terrigenous organic matter. *Organic Geochemistry* 42: 262–274

- Fierer N., Schimel J. P. y Holden P. A. 2003. Influence of Drying–Rewetting Frequency on Soil Bacterial Community Structure. *Microbial Ecology*. 45:63-71
- Galantini J.A., N. Senesi, G. Brunetti y R. Rosell. 2004. Influence of texture on organic matter distribution and quality and nitrogen and sulphur status in semiarid Pampean grassland soils of Argentina . *Geoderma*. 123 : 143–152
- Gallardo A. y Schlesinger W. H. 1990. Estimating microbial biomass nitrogen using the fumigation-inbation and fumigation-extraction methods in a warm-temperate forest soil. *Soil Biology and Biochemistry*. 22: 927-932.
- García-Oliva F., Sveshtarova B. y Oliva M. 2003. Seasonal effects on soil organic carbon dynamics in a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 19:179–188
- García-Oliva F., Hernández G. y Gallardo J. F. 2006. Comparison of ecosystem C pools in three forests in Spain and Latin America. *Annals of Forest Science*. 63: 519–523
- Golubiewski, Nancy E. 2006. Urbanization Increases Grassland Carbon Pools: Effects Of Landscaping In Colorado's Front Range. *Ecological Applications* 16:555–57
- Halvorson W.L., Patten D.T. 1975. Productivity and flowering of winter ephemerals in relation to Sonoran Desert shrubs, *American Midland Naturalist*. 93: 311–319.
- Hedley M J, Stewart J W B y Chauhan B S. 1982. Changes in inorganic and organic soil phosphorus fractions induced by cultivation practices and by laboratory incubations. *Soil Science Society of America Journal*. 46: 970-976
- Housman D. C., Yeager C. M., Darby B. J., Sanford Jr. R. L., Kuske C. R., Neher D. A., Belnap J. 2007. Heterogeneity of soil nutrients and subsurface biota in a dryland ecosystem. *Soil Biology & Biochemistry* 39: 2138-2149.
- Hobbie, S.E., 1995. Direct and indirect effects of plant species on biogeochemical processes in arctic ecosystems. In: Chapin, F.S., Körner, C. (Eds.), *Arctic and Alpine Biodiversity: Patterns, Causes and Ecosystem Consequences*. Springer, Berlin, Germany, pp. 213–224
- Huffman E. N. 1997. Performance of a new automatic carbon dioxide coulometer. *Microchemical Journal* 2: 567-573.
- Hughes R. F., Kauffman J. B., Jaramillo V. J. 1999. Biomass, carbon, and nutrient accumulation in tropical evergreen secondary forest of the Los Tuxtlas region, Mexico. *Ecology* 80:1892–907.

IUSS Grupo de Trabajo WRB. 2007. Base Referencial Mundial del Recurso Suelo. Primera actualización 2007. Informes sobre Recursos Mundiales de Suelos No. 103. FAO, Roma.

Jaramillo J. V., Kauffman J. B., Rentería-Rodríguez L., Cummings D. L. y Ellingson L. J. 2003. Biomass, Carbon, and Nitrogen Pools in Mexican Tropical Dry Forest Landscapes. *Ecosystems*. 6: 609–629

Joergensen R. G. 1996. The fumigation-extraction method to estimate soil microbial biomass: calibration of the k_{EC} value. *Soil Biology and Biochemistry*. 28:25–31

Joergensen R.G., Mueller T. 1996. The fumigation-extraction method to estimate soil microbial biomass: calibration of the k_{EN} value. *Soil Biology Biochemistry*. 28:33–37

Johnson A. H., Frizano J. y Vann D. R. 2003. Biogeochemical implications of labile phosphorus in forest soils determined by the Hedley fractionation procedure. *Oecologia*. 135: 487-499

Klepper B. 1991. Root-shoot relationships. In: Waisel Y., Eshel A., Kafkafi U. (eds) Plant roots: the hidden half. Marcel Dekker, New York. pp 265-286

Kögel-Knabner, I. 2002. The macromolecular organic composition of plant and microbial residues as inputs to soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*. 34:139–162.

Koukoura Z., A.P. Mamolos y K. L. Kalburtji. 2003. Decomposition of dominant plant species litter in a semi-arid grassland. *Applied Soil Ecology*. 23 : 13–23

Lambers H. F. S. Chapin III y Pons T. L. 2008. Plant Physiological Ecology. 2da ed. Springer. Australia.

Lajtha K, Driscoll C.T., Jarrel W. M. y Elliot E.T. 1999. Soil Phosphorus characterization and total element analysis. In: Robertson GP, Coleman DC, Bledsoe C S, Sollins P. Standard soil methods for long term ecological research. 115-142 pp. Oxford University Press, Oxford

Lauenroth, W.K. y Coffin, D.P. 1992. Belowground processes and the recovery of semiarid grasslands from disturbance. *Ecology Rehabilitation*. 2:131–150.

Lehman C., Osleger D.A., Montañez I. P., Sliter W., Arnaud-Vanneau A., Banner J., 1999. Evolution of Cupido and Coahuila carbonate platforms, Early Cretaceous, northeastern Mexico. *Geological Society of America Bulletin* 111, 1010–1029.

Liu Z., Fu B., Zheng X y Liu G. 2010. Plant biomass, soil water content and soil N:P ratio regulating soil microbial functional diversity in temperate steppe: A regional scale study. *Soil Biology and Biochemistry*. 42: 445-450

Lützo M. V., Kögel-Knabner I., Ekschmitt K., Matzner E., Guggenberger G. Marschner B. y Flessa H. 2006. Stabilization of organic matter in temperate soils: mechanisms and

their relevance under different soil conditions – a review. *European Journal of Soil Science*. 57: 426–445.

Magid, J., Tiessen, H., Condon, L.M., 1996. Dynamics of organic phosphorus in soils under natural and agricultural ecosystems. In: Piccolo, A. (Ed.), *Humic Substances in Terrestrial Ecosystems*. Elsevier, Amsterdam, pp. 429–466.

Mokany K., Raison R. J., Anatoly S. y Prokushkinz S. 2006. Critical analysis of root: shoot ratios in terrestrial biomes. *Global Change Biology*. 12: 84–96

Martinez-Yrizar A. 1995. Biomass distribution and primary productivity of tropical dry forest. Pp. 326–345 in Bullock, S. H., Mooney, H. A. & Medina, E. (Eds). *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press, Cambridge

Mason C.F., 1977. *Decomposition*. Camelot Press, Southampton, p. 58.

Mc Gill W. B. y Cole C. V. 1981 Comparative Aspects of Cycling of Organic C, N, S and P Through Soil Organic Matter. *Geoderma*. 26: 267—286

Montaño N. M., García-Oliva F y Jaramillo V. 2007. Dissolved organic carbon affects soil microbial activity and nitrogen dynamics in a Mexican tropical deciduous forest. *Plant and Soil*. 295:265–277

Mun H.T., Whitford W.G. 1998. Changes in mass and chemistry of plant roots during long-term decomposition on a Chihuahuan Desert watershed. *Biology and Fertility of Soils* 26 : 16–22.

Murphy J. Riley J. P. 1962. A modified single solution method for determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chemical Acta* 27: 31-36.

Neff J. C. y Asner G. P. 2001. Dissolved Organic Carbon in Terrestrial Ecosystems: Synthesis and a Model. *Ecosystems*. 4: 29–48

Núñez S., Martínez-Yrizar A., Búrquez A., García-Oliva F. 2001. Carbon mineralization in the southern Sonoran Desert. *Acta Oecologica*. 22: 269–276

Oleander P. L. y Vitousek M. P. 2000. Regulation of soil phosphatase and chitinase activity by N and P availability. *Biogeochemistry* 49: 175–190

Oliver L., Pérez-Corona M. E. y Bermúdez de Castro F. 2002. Degradación de la hojarasca en un pastizal oligotrófico mediterráneo del centro de la Península Ibérica. *Anales de Biología*. 24: 21-32, 2002

Olser H. R.G. y Sommerkorn M. 2007. Toward a Complete Soil C and N Cycle: Incorporating The Soil Fauna. *Ecology*. 88:1611-1621

- Paul E. A. 2007. Soil microbiology, ecology, and biochemistry. 3ra ed. Academic Press.
- Perrot K.W. 1992. Effect of exchangeable calcium on fractionation of inorganic and organic soil phosphorus. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 23:7, 827-840.
- Qualls R. G. y Richardson C. J.. 1995. Forms of soil phosphorus along enrichment gradient in the northern everglades. *Soil Science*.16:183-198
- Qualls R. G. 2000. Comparison of the behavior of soluble organic and inorganic nutrients in forest soils. *Forest Ecology and Management* 138: 29-50
- Robertson P. G., Coleman D. C., Bledsoe C. S. y Sollins P. 1999. Standard soil methods for long-term ecological research (LTER). University Press, Oxford, New York, pp. 258–271
- Rzedowski, J., 2006. *Vegetación de México*. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional de la Biodiversidad, México, 504 pp.
- Saco P. M., Willgoose G. R., Hancock G. R. 2006. Eco-geomorphology and vegetation patterns in arid and semi-arid regions. *Hydrology and Earth System Sciences Discuss* 3:2559–93.
- Schlesinger W. H. 1990. Evidence from chronosequence studies for a low carbon-storage potential in soil. *Nature*. 348: 232-234
- Schlesinger H. W. 2000 Biogeoquímica, un análisis global. Editorial Ariel S. A. Barcelona p 576
- Schimel J. P., Bennett J. 2004. Nitrogen mineralization: challenges of a changing paradigm. *Ecology* 85:591–602
- Selmants P. C. y Hart S. C. 2008. Substrate age and tree islands influence carbon and nitrogen dynamics across a retrogressive semiarid chronosequence. *Global Biogeochemical Cycles*. 22: 1-13
- Selmants P. C. y Hart S. C. 2010. Phosphorus and soil development: Does the Walker and Syers model apply to semiarid ecosystems?. *Ecology*. 9:474-484.
- Silver W. L., Neff J., McGroddy M., Veldkamp E., Keller M. y Cosme R. 2000. Effects of Soil Texture on Belowground Carbon and Nutrient Storage in a Lowland Amazonian Forest Ecosystem. *Ecosystems*. 3: 193–209
- Singh L., Singh J.S. 1993. Importance of short-lived components of a dry tropical forest for biomass production and nutrient cycling, *Journal of Vegetable Science*. 4: 681–686.
- Six J., Conant R. T., Paul E. A y Paustian K. 2002. Stabilization mechanisms of soil organic matter: Implications for C-saturation of soils. *Plant and Soil* 241: 155–176.

Sollins P, Hofmann P. y Caldwell B. A. 1996 Stabilization and destabilization of soil organic matter: mechanisms and controls. *Geoderma*. 74: 65–105.

Solorzano L. 1969. Determination of ammonia in natural waters by the phenolhypochlorite method. *Limnol. Oceanogr.* 14: 799- 801.

Souza V., Escalante A., Espinoza L. y Valera A. 2004. Cuatro Ciénegas un Laboratorio de Astrobiología. *Ciencias*. 75: 4-12

Sterner W. R. y Elser J. J. 2002. Ecological Stoichiometry. The biology of elements from molecules to the biosphere. Princeton University Press. New Jersey. E. U.

Vadstein O. 2000. Heterotrophic, planktonic bacteria and cycling of phosphorus-phosphorus requirements, competitive ability and food web interactions. *Advances in Microbial Ecology*. 16:115–167.

Velasco-Molina H. A. 1991. La zonas áridas y semiáridas sus característica y manejo. Limusa p. 115-12

Villaseñor J., L. 2001. Catálogo de autores de plantas vasculares de México. Instituto de Biología, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D. F.40 p

Vitousek P. 1982. Nutrient Cycling and Nutrient Use Efficiency. *The American Naturalist*. 119: 553-572

Walker T. W. y Syers J. K. 1976. The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma*. 15:1-19

Wright C. J. y Coleman D. C. 2000. Cross-site comparison of soil microbial biomass, soil nutrient status y nematode trophic groups. *Pedobiology*. 44:2-23

Zhao Q., De-Hui Z., Zhi-Ping F., Zhan-Yuan Y, Ya-Lin H. y Jianwei Z. 2009. Seasonal variations in phosphorus fractions in semiarid sandy soils under different vegetation types. *Forest Ecology and Management*. 258: 1376–1382

Zhou X., Talley M. y Luo Y. 2009. Biomass, Litter, and Soil Respiration Precipitation Gradiente in Souther Great Plains, USA. *Ecosystems*. 12: 1369-1380

Páginas electrónicas

CNA, normales climatológicas de 1971-2000. Estado de Coahuila. Estación Cuatro Ciénegas, 2010:
<http://smn.cna.gob.mx/climatologia/normales/estacion/coah/NORMAL05009.TXT>

Estación climatológica de Cuatrociénegas, CONAGUA, 2009:
<http://smn.cna.gob.mx/productos/emas/>

Estación climatológica Rancho Pronatura, INIFAP, 2010:
<http://clima.inifap.gob.mx/redclima/clima/historicos.aspx>

FAO Y PNUMA. Programa FAO/PNUMA para el control de la desertificación:
Actividades y perspectivas, Consultado en Marzo 2011 en:
<http://www.fao.org/docrep/x5323s/x5323s01.htm>