



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
ECOLOGÍA

FRACCIÓN ACTIVA DE LA MATERIA ORGÁNICA DEL SUELO EN
BOSQUES TROPICALES ESTACIONALMENTE SECOS: VARIACIÓN
SUCESIONAL Y EDAFOCLIMÁTICA

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

PRESENTA:

VANESSA MALDONADO MONTERO

DIRECTOR DE TESIS:

DR. JULIO CAMPO ALVES, INSTITUTO DE ECOLOGÍA

COMITÉ TUTOR:

DR. JORGE DIONISIO ETCHEVERS BARRA, COLEGIO DE
POSTGRADUADOS

DR. SALVADOR RODRÍGUEZ ZARAGOZA, FACULTAD DE ESTUDIOS
SUPERIORES IZTACALA

MÉXICO, D.F. MAYO, 2013



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
ECOLOGÍA

FRACCIÓN ACTIVA DE LA MATERIA ORGÁNICA DEL SUELO EN
BOSQUES TROPICALES ESTACIONALMENTE SECOS: VARIACIÓN
SUCESIONAL Y EDAFOCLIMÁTICA

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

PRESENTA:

VANESSA MALDONADO MONTERO

DIRECTOR DE TESIS:

DR. JULIO CAMPO ALVES, INSTITUTO DE ECOLOGÍA

COMITÉ TUTOR:

DR. JORGE DIONISIO ETCHEVERS BARRA, COLEGIO DE
POSTGRADUADOS

DR. SALVADOR RODRÍGUEZ ZARAGOZA, FACULTAD DE ESTUDIOS
SUPERIORES IZTACALA

MÉXICO, D.F. MAYO, 2013

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

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 28 de junio de 2010, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de la **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** de la alumna **MALDONADO MONTERO VANESSA** con número de cuenta **95109606** con la tesis titulada: **"FRACCIÓN ACTIVA DE LA MATERIA ORGÁNICA DEL SUELO EN BOSQUES TROPICALES ESTACIONALMENTE SECOS: VARIACIÓN SUCESIONAL Y EDAFOCLIMÁTICA"**, realizada bajo la dirección del **DR. HOMERO JULIO CAMPO ALVES**:

Presidente: DR. JORGE DIONISIO ETCHEVERS BARRA
Vocal: DR. FELIPE FRANCISCO GARCÍA OLIVA
Secretario: DR. SALVADOR RODRÍGUEZ ZARAGOZA
Suplente: DR. FRANCISCO BAUTISTA ZÚÑIGA
Suplente: DRA. MARÍA DEL PILAR ORTEGA LARROCEA

De acuerdo a lo anterior, la alumna se acogió a la nueva normatividad, con base en el Artículo **QUINTO TRANSITORIO** en apego a lo establecido en el Artículo 25 del Reglamento General de Estudios de Posgrado (29 septiembre de 2006).

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 23 de abril de 2013.

M. del Coro Arizmendi
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente de la interesada.

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

Al CONACYT, por la beca que me fue otorgada en el periodo de 2006-2008.

Al proyecto CONACYT (60429) “Procesos que controlan el ciclo del carbono en bosques tropicales estacionalmente secos: estequiometría vs. Flexibilidad”.

Al proyecto PAPIIT-UNAM (204107) “Efectos potenciales de la disponibilidad de nitrógeno sobre los flujos de gases de efecto invernadero en el trópico”.

A mi Comité Tutor:

Al Dr. Julio Campo Alves, mi director de tesis, por su guía, apoyo y paciencia.

Al Dr. Jorge Etchevers Barra, por brindarme un lugar en su laboratorio, por las enseñanzas, y las agradables pláticas.

Al Dr. Salvador Rodríguez Zaragoza, por su tiempo, apoyo y disponibilidad.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Al Dr. Julio Campo, por invitarme a ser parte del Laboratorio de Biogeoquímica Terrestre y Clima, y permitirme ser parte de la avanzada al retomar el trabajo en el estado de Yucatán.

Al Dr. Francisco Bautista y al Dr. Victor Parra, por el espacio en el campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (UADY), por compartir su conocimiento, por el tiempo y las facilidades para realizar este trabajo.

Al Dr. Jorge Etchever, la Dra. Claudia Hidalgo y la Maestra Juliana Padilla, por permitirme ser parte del Laboratoriode Fertilidad de Suelos (COLPOS), por el espacio, la compañía y la enseñanza en el trabajo de laboratorio.

Al Dr. Salvador Rodríguez, al Dr. Felipe García y a la Dra. Pilar Ortega, por el tiempo dedicado y sus comentarios para mejorar éste trabajo.

A mi familia, por el amor, la fuerza, el apoyo y la motivación: Martha, Jaime papá, Juls, Sofía, Jaime, Martín, Hugo, Nancy, Zoe (el nuevo brillo) y Herminia (el inicio de la historia); y al resto del jarocheño, por la alegría.

A la familia Gallardo Cruz, el complemento de mi familia, por la motivación, el cariño y las vivencia compartidas: Beto, Silvia, José Luis, Rodrigo y los abuelos.

A mis compañeros y amigos del Laboratorio de Biogeoquímica Terrestre y Clima, por compartir las aventuras, los deliciosos y dulces momentos, las frustraciones, por ser mi familia durante los años de vida de este trabajo: Sebastian Häfele, Vinisa Saynes, Arturo Alcántara, Enrique Solís, Javier Hernández, Rosa Cuevas, Soledad Vásquez, Wolke Tobón, Lilia Roa, José Contreras, Cuco, Adriana y Rafa. En especial, agradezco a Sebastian por toda su paciencia y ayuda durante las rudas estancias en el campo, y por compartir durante el no menos pesado trabajo en laboratorio.

A quienes fueron parte importante durante el trabajo de campo en Yucatán, por los ratos de diversión, la paciencia, los sábados y domingos de trabajo, la compañía y por compartir su casa: Gonzalo Zapata, Luis, Nico y Juana Salinas, Gualberto Pacheco, Denis Marrufo y Carlos Cervera.

A los cuates con quienes compartí los momento complicados y lindos de éste proceso, y a quienes se sumaron durante estos años: Leticia Ochoa, Tania Rueda, Diana López, Gabriela Nava, Vicente Rodríguez, Martín Zurita, Liz Orta, Nancy Mejía, Marilyn

Bejarano, Fabiola Rojas, Marcela Olgún, Andrés del Valle, Alex Ponce, Oscar, Felipe, y a quienes han escapado a la memoria en estos momentos de premura.

En especial a José Albertico (Beto), por reaparecer después de tantos años, por la paciencia, el amor, la ternura, la curiosidad, la tranquilidad, el ánimo para la aventura, las sonrisas de burro, las palabras, los abrazos, la compañía, la ayuda, la motivación, la luz, en resumen, por ser el balance en esta aventura compartida.

A quienes confiaron, y aguardaron con paciencia
acompañándome en este largo proceso

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

DEDICATORIA

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
1. INTRODUCCIÓN	3
1.1. El ciclo del carbono	4
<i>1.1.1. El papel de los GEI en el cambio climático global</i>	4
<i>1.1.2. Almacenes y flujos de carbono en los ecosistemas terrestres</i>	5
<i>1.1.3. Interacciones biósfera-atmósfera</i>	6
1.1.3.1. Ingreso de C a la biósfera terrestre	7
1.1.3.2. Pérdida de C desde la biósfera terrestre	8
1.2. La materia orgánica del suelo	9
1.3. El cambio de uso del suelo y su efecto en la dinámica ecosistémica y el ciclo del C	11
1.4. El papel de los BTES en el ciclo del C	13
<i>1.4.1. Características generales de los BTES</i>	13
1.4.1.1. Estacionalidad de la lluvia en BTES	14
2. ANTECEDENTES	
2.1. Los BTES en México	16
2.2. Los BTES del estado de Yucatán	16
3. OBJETIVOS	19
4. HIPÓTESIS	20
5. MÉTODOS	
5.1. Sitios de estudio	21
5.2. Diseño experimental	
<i>5.2.1. Muestreo de suelos</i>	32
<i>5.2.2. Análisis físico-químicos</i>	34
<i>5.2.3. Análisis estadísticos</i>	36

6. RESULTADOS	
6.1. Concentración de C y N	38
6.1.1. <i>Carbono total en el suelo (C-total)</i>	38
6.1.2. <i>Nitrógeno total en el suelo (N-total)</i>	38
6.1.3. <i>Relación C:N</i>	39
6.1.4. <i>Carbono en la biomasa microbiana del suelo (CBMS)</i>	39
6.2. Nitrógeno inorgánico	44
6.2.1. <i>Nitrato (NO_3^-)</i>	44
6.2.2. <i>Amonio (NH_4^+)</i>	44
6.2.3. <i>Relación $NO_3^-: NH_4^+$</i>	44
6.3. Respiración basal del suelo (RBS)	48
6.4. Cociente metabólico (qCO_2)	48
6.5. Relación entre variables	53
7. DISCUSIÓN	55
7.1. Efecto del agua en la fracción activa de la materia orgánica del suelo	56
7.1.1. <i>Cambios estacionales en la fracción activa de la MOS</i>	57
7.1.2. <i>Cambios en la fracción activa de la MOS derivados de zonas con diferente precipitación anual</i>	58
7.2. Tendencias en la fracción activa de la MOS durante la sucesión	60
7.3. Variación en la fracción activa de la MOS derivada del tipo de suelo	61
8. CONCLUSIONES	63
9. REFERENCIA	64
ANEXO 1	75
ANEXO 2	78

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.1. Ciclo global del carbono, con los almacenes presentados en rectángulos, los flujos atmósfera-biósfera con líneas delgadas y los flujos biósfera-atmósfera en líneas gruesas.

Figura 1.2. Principales pérdidas de C desde ecosistemas terrestres y los componentes de la respiración del ecosistema (RE).

Figura 5.1.1. Diagrama ombrotérmico para la *zona seca* (Chicxulub).

Figura 5.1.2. Descripción del perfil de suelo café-rojizo (*Leptosol hiperesquelético calcárico*) en la zona Chicxulub, por horizonte y su profundidad correspondiente.

Figura 5.1.3. Descripción del perfil de suelo negro (*Leptosol lítico calcárico-húmico*) en la zona Chicxulub, por horizonte y su profundidad correspondiente.

Figura 5.1.4. Diagrama ombrotérmico para la *zona mésica* (Xmatkuil).

Figura 5.1.5. Descripción del perfil de suelo café-rojizo (*Leptosol lítico*) en la zona Xmatkuil, por horizonte y su profundidad correspondiente.

Figura 5.1.6. Descripción del perfil de suelo negro (*Leptosol mólico calcárico*) en la zona Xmatkuil, por horizonte y su profundidad correspondiente.

Figura 5.1.7. Diagrama ombrotérmico para la *zona húmeda* (Hobonil).

Figura 5.1.8. Descripción del perfil de suelo café-rojizo (*Luvisol*) en la zona Hobonil, por horizonte y su profundidad correspondiente.

Figura 5.1.9. Descripción del perfil de suelo negro (*Leptosol mólico húmico*) en la zona Hobonil, por horizonte y su profundidad correspondiente.

Figura 5.2.1. Diseño de muestreo del suelo en cada sitio de bosque.

Figura 6.1.1. Concentración de carbono total (C-total) en el suelo de bosques tropicales estacionalmente secos de Yucatán. Se presenta su variación en función de la zona (a); la zona (Chicxulub, Xmatkuil y Hobonil) (b); el tiempo de sucesión secundaria (en años) (c); el color del suelo (d).

Figura 6.1.1. Concentración de carbono total (C-total) en el suelo de bosques tropicales estacionalmente secos de Yucatán. Se presenta su variación en función de la zona (a); la zona (Chicxulub, Xmatkuil y Hobonil) (b); el tiempo de sucesión secundaria (en años) (c); el color del suelo (d).

Figura 6.1.2. Concentración de nitrógeno total (N-total) en el suelo de bosques tropicales estacionalmente secos de Yucatán. Se presenta su variación en función de la zona (a); la zona (Chicxulub, Xmatkuil y Hobonil) (b); el tiempo de sucesión secundaria (en años) (c); el color del suelo (d).

Figura 6.1.3. Relación C:N en el suelo de bosques tropicales estacionalmente secos de Yucatán. Se presenta su variación en función de la zona (a); la zona (Chicxulub, Xmatkuil y Hobonil) (b); el tiempo de sucesión secundaria (en años) (c); el color del suelo (d).

Figura 6.1.4. Concentración de carbono en la biomasa microbiana del suelo (CBMS) en bosques tropicales estacionalmente secos de Yucatán. Se presenta su variación en función de la zona (a); la zona (Chicxulub, Xmatkuil y Hobonil) (b); el tiempo de sucesión secundaria (en años) (c); el color del suelo (d).

Figura 6.2.1. Concentración de nitrato (NO_3^-) en el suelo de bosques tropicales estacionalmente secos de Yucatán. Se presenta su variación en función de la zona (a); la zona (Chicxulub, Xmatkuil y Hobonil) (b); el tiempo de sucesión secundaria (en años) (c); el color del suelo (d).

Figura 6.2.2. Concentración de amonio (NH_4^+) en el suelo de bosques tropicales estacionalmente secos de Yucatán. Se presenta su variación en función de la zona (a); la zona (Chicxulub, Xmatkuil y Hobonil) (b); el tiempo de sucesión secundaria (en años) (c); el color del suelo (d).

Figura 6.2.3. Concentración de amonio $\text{NO}_3\text{:NH}_4$ en el suelo de bosques tropicales estacionalmente secos de Yucatán. Se presenta su variación en función de la zona (a); la zona (Chicxulub, Xmatkuil y Hobonil) (b); el tiempo de sucesión secundaria (en años) (c); el color del suelo (d).

Figura 6.3.1. Evolución de CO_2 ($\text{mg C-CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ suelo d}^{-1}$) del suelo durante los 70 días de incubación en bosques tropicales estacionalmente secos de Yucatán, correspondiente a la temporada de secas. Se presenta su variación en función de la zona (a); la zona (Chicxulub, Xmatkuil y Hobonil) (b); el tiempo de sucesión secundaria (en años) (c); el color del suelo (d).

Figura 6.3.2. Evolución de CO_2 ($\text{mg C-CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ suelo d}^{-1}$) del suelo durante los 70 días de incubación en bosques tropicales estacionalmente secos de Yucatán, correspondiente a la temporada de lluvias. Se presenta su variación en función de la zona (a); la zona (Chicxulub, Xmatkuil y Hobonil) (b); el tiempo de sucesión secundaria (en años) (c); el color del suelo (d).

Figura 6.3.3. Respiración basal del suelo (RBS) acumulada en 70 días de incubación en bosques tropicales estacionalmente secos de Yucatán. Se presenta su variación en función de la zona (a); la zona (Chicxulub, Xmatkuil y Hobonil) (b); el tiempo de sucesión secundaria (en años) (c); el color del suelo (d).

Figura 6.4. Cociente metabólico ($q\text{CO}_2$, RBS/CBMS) en el suelo de bosques tropicales estacionalmente secos de Yucatán. Se presenta su variación en función de la zona (a); la zona (Chicxulub, Xmatkuil y Hobonil) (b); el tiempo de sucesión secundaria (en años) (c); el color del suelo (d).

LISTA DE TABLAS

Tabla 5.1.1. Características de los suelos de las zonas climáticas.

Tabla 5.1.2. Contenido de C total en mantillo y suelo (0-5 cm de profundidad) en las tres zonas climáticas.

Tabla 5.2.1. Diseño del trabajo con el número de muestras correspondiente a cada combinación de factores, con el aporte respectivo de cada suelo (%), con base en el número total de muestras colectadas en campo (30 muestras iniciales).

Tabla 6.5.1. Coeficiente de correlación de Spearman (r_s) entre las concentraciones de bioelementos en el suelo.

Tabla 6.5.2. Coeficiente de correlación de Spearman (r_s) entre la respiración basal del suelo y el coeficiente metabólico, con las concentraciones de bioelementos y la relación carbono: nitrógeno en el suelo.

Tabla 7.1.2.1. Características de las zonas de precipitación en los BTES del estado de Yucatán.

RESUMEN

Los bosques tropicales estacionalmente secos (BTES) de Yucatán albergan altas densidades de carbono y han sufrido fuertes transformaciones debido a las actividades humanas. Por ello, es importante comprender cómo la fracción activa de la materia orgánica del suelo (MOS) es afectada por la variación edafoclimática y por los procesos de regeneración.

En este trabajo se consideraron como indicadores de la dinámica de la fracción activa tanto el contenido de carbono en la biomasa microbiana del suelo (CBMS) como la respiración basal del suelo (RBS). Además, se determinó el contenido de carbono (C) total, nitrógeno (N) total y mineral. Dichas variables se cuantificaron en tres cronosecuencias de BTES que representan un gradiente de precipitación anual (687 - 1193 mm). Cada cronosecuencia comprende cinco sitios que representan las siguientes edades de abandono (años): de 1 a 2, 3 a 5, 6 a 10, 15 a 20, y > 40 (bosque maduro). En cada uno de los 15 sitios (3 cronosecuencias × 5 sitios) se tomaron 10 muestras de suelo (0 - 20 cm de profundidad) para dos suelos de color contrastante (diferencias fisicoquímicas). Para considerar la variabilidad estacional las muestras se tomaron tanto en la temporada de secas como en lluvias del año 2006.

Los resultados indicaron que la fracción activa de la MOS responde a la estacionalidad y al gradiente de precipitación. Los valores más altos para la RBS, el CBMS y la acumulación de N se encontraron para la temporada de secas y en la zona seca. El gradiente sucesional no generó un patrón claro, aunque sí se observó una tendencia a la alza en el C total del suelo respecto de la edad. Para entender mejor dichos cambios en la sucesión es importante conocer la historia de uso del suelo del lugar. Los suelos oscuros presentaron mayor RBS y CBMS, con respecto a los suelos de color café-rojizo. Estos resultados podrían estar relacionados con diferencias en el contenido de C inorgánico y arcillas del suelo ya que afectan la descomposición de la MOS; no obstante, es necesario ampliar la investigación ya que este estudio no incorporó estas variables de gran importancia en los suelos calcáreos del estado de Yucatán. Este estudio aporta importantes bases para el entendimiento de la dinámica del carbono en el suelo de los bosques tropicales establecidos en una matriz calcárea.

ABSTRACT

Human-driven activities have transformed the seasonally dry tropical forests (SDTF) distributed in the State of Yucatan that harbors high soil carbon content. For these reasons, it's very important to understand how the active fraction of soil organic matter (SOM) is affected by the edafoclimatic variations and by the regeneration processes.

In this work I considered microbial biomass carbon soil (MBCS) and basal soil respiration (BSR) as indicators of the dynamics in the soil's active fraction. Also, I measured carbon (total) and nitrogen (total and mineral) soil content. These MBCS variables were obtained for three STDF chronosequences that represent a precipitation gradient in the region (687 - 1193 mm). Each chronosequence include five sites with the following abandonment ages (years): from 1 to 2, 3 to 5, 6 to 10, 15 to 20, and > 40 (mature forest). For each of the 15 sites (3 chronosequences \times 5 sites) I obtained 10 soil samples for two soils with contrasting colors (physicochemical differences). The seasonal differences through the year was considered by sampling during both seasons (2006).

The results showed that the active fraction of SOM is related to seasonality and total precipitation. Values for BSR, SCMB and total nitrogen peaked for the dry season and for the driest areas. Succession did not show a clear pattern. However, some positive trends related with age were observed in total carbon content. An important conclusion from this study is that we should consider land use history if we aim at understanding the soil-succession relation. Those areas with dark soils had higher BSR and MBCS values compared to red-soil areas. These results may be related with inorganic carbon and clay soil contents. However, in this regard more research is needed in order to draw better conclusions because both variables play an important role in the calcareous soils of Yucatan. This study provides important basis for the understanding of soil carbon dynamics of the SDTF established on a calcareous matrix.

1. INTRODUCCIÓN

El ciclo global del carbono (C) tiene un papel central en el cambio climático global, fundamentalmente por la participación del dióxido de C (CO_2) como gas con efecto invernadero (GEI) (Schlesinger, 1997; Schlesinger y Andrews, 2000; Jones *et al.*, 2001). A su vez, los bosques tropicales (BT) son un elemento importante en este ciclo global del C, ya que contribuyen con 35% de la productividad primaria neta (PPN) terrestre. De la superficie mundial que cubren los BT 42% se encuentra ocupada por los bosques tropicales estacionalmente secos (BTES), estos ecosistemas están entre los más amenazados a causa de las altas tasas de cambio de uso del suelo (Brown y Lugo, 1982; Janzen, 1988; Miles *et al.*, 2006).

El cambio de uso del suelo conlleva varios efectos dentro de los ecosistemas afectados, entre ellos se encuentra la pérdida de C de la biosfera terrestre hacia la atmósfera (Houghton y Hackler, 2000; Lal, 2004; Powers *et al.*, 2004). El suelo, el mayor almacén terrestre de C, es altamente vulnerable a estas pérdidas de C a causa del cambio en el uso del suelo. Se considera que la fracción con mayor susceptibilidad a este cambio, en el corto plazo, es la fracción activa de la materia orgánica del suelo (MOS) (Six *et al.*, 1998). Dicha fracción está constituida por el mantillo, la materia orgánica particulada (MOP, fracción ligera), la biomasa microbiana (BMS), polisacáridos y otras sustancias no húmicas (Stevenson, 1994; Brady y Weil, 2008). Un indicador de la dinámica de esta MOS es la respiración basal del suelo (o índice del metabolismo del suelo) (Singh y Gupta, 1977).

En México, los BTES constituyen la principal formación boscosa tropical (SERMANAT, 2008); en el estado de Yucatán, estos bosques se han talado para ampliar las tierras de cultivo de henequén (Eastmond, 1999), creando un mosaico en la vegetación (Ceccon *et al.*, 2002; González-Iturbe *et al.*, 2002; Eaton y Lawrence, 2006). Una característica importante de estos bosques en el estado es que se desarrollan sobre suelos con las más altas densidades de C del país (Balbontín *et al.*, 2009), habiendo una alta susceptibilidad en las emisiones de CO_2 del suelo ante el cambio de uso del suelo. Poco se sabe sobre los cambios en el COS y en la fracción activa de la MOS que ocurren durante la

regeneración de la vegetación, lo cual es imprescindible para realizar estimaciones sobre las futuras fuentes o sumideros de C desde estos ecosistemas, bajo escenarios de clima futuro.

1.1. El ciclo del carbono

1.1.1. El papel de los GEI en el cambio climático global

El ciclo global del C tiene un papel central en la regulación del cambio climático, como consecuencia de que el CO₂ es uno de los principales gases con efecto invernadero (Crowley, 2000; Schlesinger y Andrews, 2000; Jones *et al.*, 2001).

El sistema climático terrestre, en una escala temporal amplia, se caracteriza por presentar ciclos formados por la alternancia de períodos glaciales e interglaciales, los cuales difieren en las condiciones climáticas (Petit *et al.*, 1999; Smith *et al.*, 1999; Falkowski *et al.*, 2000). Esta variación es una característica de la Tierra pero se ha acelerado a causa de la actividad humana que ha provocado el aumento en las concentraciones atmosféricas de los GEI (Duarte *et al.*, 2006). Recientemente, después de la era pre-industrial (año 1750), las concentraciones atmosféricas de algunos GEI se han incrementado de forma acelerada. En el caso del CO₂ el incremento ha sido aproximadamente de 280 a 385 partes por millón (ppm; hasta 2008) (GCP, 2008), el metano (CH₄) ha aumentado de 715 a 1774 partes por billón (ppb) y, la concentración de óxido nitroso (N₂O) aumentó de 270 a 319 ppb, datos considerados de la era pre-industrial al 2005, respectivamente (Sabine *et al.*, 2004; Horwath, 2007; IPCC, 2007). Estos aumentos acelerados se deben a las contribuciones realizadas por las actividades antropogénicas tales como la quema de combustible fósil, el cambio de uso del suelo y la agricultura, principalmente (Coleman *et al.*, 1989; Sabine *et al.*, 2004; Lal, 2006; IPCC, 2007). En el caso de México, las emisiones totales de GEI (CO₂, CH₄, N₂O, hidrofluorocarbonos, perfluorocarbonos y hexafluoruro de azufre) para 2006 fueron de 709,005 Gg CO₂ eq (Gg, Gigagramo = 10⁹ g), donde la mayor contribución a estas emisiones provinieron de los sectores energía (60.7%), desechos (14.1%), y uso del suelo y cambio de uso del suelo (9.9%) (INE-SEMARNAT, 2009).

Dentro de la atmósfera terrestre, la función de estos GEI es mantener caliente la superficie de la Tierra, proceso normal y característico de nuestro planeta (Schlesinger, 1997; Duarte *et al.*, 2006). Al aumentar las concentraciones atmosféricas de éstos gases se promueve el incremento en la temperatura, alterando el balance de energía de la Tierra (Hansen *et al.*, 2005). Se han generado modelos para estimar el comportamiento futuro del sistema climático, bajo escenarios de incremento de los GEI, los cuales de manera general predicen el aumento en la temperatura y disminución en la cantidad de lluvia anual, para México, aunque la magnitud de los cambios es muy incierta (Bengtsson, 2001; Foley *et al.*, 2003; Houghton, 2004; INE-SEMARNAT, 2006; IPCC, 2007). El comportamiento del ciclo hidrológico se considera que será intenso y cambiante, esto es mayor frecuencia e intensidad de eventos extremos (INE-SEMARNAT, 2006). En estas estimaciones también se considera que las zonas áridas y semiáridas serán las más susceptibles a los cambios en la disponibilidad de agua (IPCC, 1997). Los cambios estimados en dichas predicciones pueden afectar procesos ecosistémicos tales como la PPN terrestre y la actividad de los microorganismos del suelo, entre otros (Gower, 2003; Campbell y Law, 2005; Houghton, 2005; Knorr *et al.*, 2005; Shen *et al.*, 2008).

1.1.2. Almacenes y flujos de carbono en los ecosistemas terrestres

Globalmente, el contenido de C se ha estimado en 1×10^{23} g de C (Schlesinger, 1997). Ésta cantidad de C se encuentra distribuida en cinco principales almacenes (Figura 1.1); el oceánico (38,000-38,100 PgC; Pg, Petagramo = 10^{15} g), geológico (5,000-6,000 PgC), edáfico (2,300-2,500 PgC), atmosférico (750-751 PgC) y biótico (650 PgC) (Sabine *et al.*, 2004; Lal, 2006). Los intercambios que se dan entre éstos almacenes varían en tiempo y espacio. Los principales flujos de C se dan entre la atmósfera y la vegetación terrestre, y entre la atmósfera y los océanos. Enfocándonos en los ecosistemas terrestres, la vegetación captura aproximadamente 120 PgC por año, mientras que la respiración de los suelos y de la vegetación liberan ~75 y 45 PgC por año, respectivamente (Schlesinger, 1997; Schlesinger y Andrews, 2000).

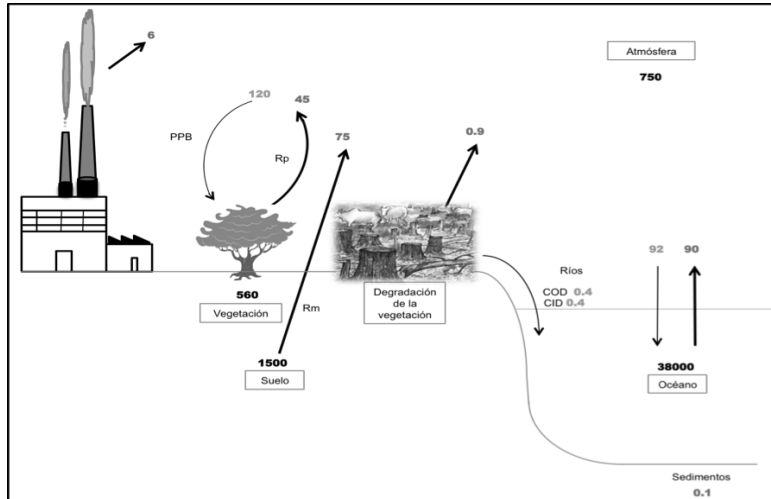


Figura 1.1. Ciclo global del carbono, con los almacenes presentados en rectángulos, los flujos atmósfera-biósfera con líneas delgadas y los flujos biósfera-atmósfera en líneas gruesas. Las unidades en las cuales se presentan los almacenes son PgC y los flujos están en PgC año⁻¹ (modificado de Schlesinger y Andrews, 2000).

En los ecosistemas terrestres el mayor almacén de C se encuentra en el suelo (Gower, 2003; Sabine *et al.*, 2004; Houghton, 2005), y en términos de flujos, el C atmosférico asimilado por la vegetación es el más importante (Schlesinger, 1997).

Con respecto a la distribución de C por tipo de bosque, a nivel mundial, los bosques tropicales y boreales concentran 75% del C en la vegetación, y 40% del C en el suelo (Sabine *et al.*, 2004). De éstos, son los bosques tropicales los que presentan los más altos valores en la PPN y por lo tanto son el elemento principal de participación de la vegetación en el ciclo global del C (Sabine *et al.*, 2004).

1.1.3. Interacciones biósfera-atmósfera

El intercambio de C entre la biósfera terrestre y la atmósfera es una interacción clave en el ciclo del C (Schlesinger, 1997). Dos son los procesos involucrados en dicha interacción: (1) la fotosíntesis, que se refiere al ingreso de CO₂ atmosférico a la biósfera, la cual se ve reflejada en la producción primaria bruta (PPB); y (2) la respiración (del componente aéreo

y del suelo) que representa la principal pérdida de C de la biósfera terrestre hacia la atmósfera (Gower, 2003; Houghton, 2005). El balance de C en la mayoría de los ecosistemas terrestres está determinado por estos dos procesos, pero en algunos otros ecosistemas intervienen de manera considerable otros procesos como los flujos asociados a disturbios (principalmente incendios), erosión, lixiviación, flujos de C soluble y particulado, producción de compuestos orgánicos volátiles, y las transferencias entre ecosistemas (Randerson *et al.*, 2002).

1.1.3.1. Ingreso de C a la biósfera terrestre

La PPB es la fijación del CO₂ de la atmósfera por parte de las plantas, a través de la fotosíntesis (Schlesinger, 1997; Krebs, 2001). Este C fijado tiene varios destinos: (1) producción de tejido, (2) mantenimiento de tejidos existentes, (3) creación de reservas, (4) síntesis de compuestos utilizados en la defensa contra herbívoros y patógenos, (5) mantenimiento de simbiontes (p.e., micorrizas y bacterias fijadoras de N), (6) producción de exudados, (7) compuestos orgánicos volátiles y solubles, y (8) liberación de CO₂ a la atmósfera vía respiración de las plantas (Barnes *et al.*, 1998; Clark *et al.*, 2001).

Este C asimilado por las plantas (*i.e.*, PPB) menos el C perdido por respiración autotrófica es denominado como PPN; aproximadamente 60% del C fijado en la PPB regresa a la atmósfera por la respiración de las plantas (Sabine *et al.*, 2004). La PPN terrestre global fluctúa alrededor de 57 PgC año⁻¹ (Sabine *et al.*, 2004), siendo los bosques tropicales húmedos y las sabanas los ecosistemas más productivos (Schlesinger, 1997; Field *et al.*, 1998). En la mayoría de los ecosistemas, una parte de la PPN es consumida por los herbívoros y otra (la mayor parte) es depositada en el suelo como necromasa, cuyo componente principal es el material foliar (O'Neill y De Angellis, 1981; Meentemeyer *et al.*, 1982; Schlesinger, 1997). Una vez en el piso del ecosistema, una parte importante del C de la necromasa pasa a la atmósfera después de experimentar un proceso de descomposición, otra fracción soluble ingresa al suelo como C disuelto, mientras que una fracción más resistente al ataque microbiano (junto con productos de resíntesis de la actividad de estos organismos) se integra al suelo como C orgánico del suelo (COS), a

través del proceso de humificación (Coleman *et al.*, 2004; Lal, 2006; Berg y McLaugherty, 2008; Brady y Weil, 2008).

La distribución mundial de la PPN terrestre está relacionada con los patrones del clima, debido a que la temperatura y la precipitación son dos de los principales factores que la limitan (Barnes *et al.*, 1998; Lambers *et al.*, 1998). Generalmente la PPN disminuye desde el ecuador a los polos, siendo los desiertos los ecosistemas menos productivos y los bosques tropicales húmedos y lluviosos (BTHs) los más productivos (Barbour *et al.*, 1987; Melillo *et al.*, 1993; Barnes *et al.*, 1998; Gurevitch *et al.*, 2006). Otros factores como la disponibilidad de agua, de luz, y de nutrientes, concentración de CO₂ atmosférico, topografía, características de la vegetación (grupos funcionales y estado sucesional), comunidad microbiana y disturbios antropogénicos, afectan la producción de un ecosistema (Barbour *et al.*, 1987; Sala *et al.*, 1988; Field *et al.*, 1995; Barnes *et al.*, 1998).

1.1.3.2. Pérdida de C desde la biósfera terrestre

Las pérdidas de C de los ecosistemas terrestres a la atmósfera, ocurren principalmente por la respiración del ecosistema (RE) (Figura 1.2). La RE está constituida por la respiración aérea (RA), producto de las partes aéreas de las plantas, y la respiración del suelo (RS), ésta última puede contribuir con 62% a la RE (Jassal *et al.*, 2007). En la RS, participan la respiración autótrofa (Ra), producto de la actividad de las partes subterráneas de las plantas (*i.e.*, raíces y simbiontes) y la respiración heterótrofa (Rh), derivada de la descomposición del mantillo y la oxidación de la MOS, procesos que lleva a cabo la microbiota y fauna del suelo (Bowden *et al.*, 1993; Rey *et al.*, 2002; Gower, 2003; Jiang *et al.*, 2005; Luo y Zhou, 2006). En algunos ecosistemas, la Rh puede contribuir con hasta 95% de la RS (Buchman, 2000; Sabine *et al.*, 2004; Ryan y Law, 2005; Lalonde y Prescott, 2007).

La descomposición del mantillo inicia con la fragmentación física de este material, actividad realizada por la fauna del suelo y la cual resulta en un aumento en la superficie de acción para otros organismos. Este material fragmentado y mezclado con la biomasa viva tanto de plantas como de microorganismos, raíces y microorganismos muertos, y sustancias orgánicas complejas, forman la MOS (Brady y Weil, 2002; Horwath, 2007). Paralelamente

a esta fragmentación, se realizan una serie de procesos bioquímicos de transformación, conocidos como catabolismo; estos procesos son la mineralización y la humificación (Swift *et al.*, 1979; Lavelle y Spain, 2001). Durante la mineralización ocurre la transformación de las formas orgánicas de C, nitrógeno (N), Fósforo (P), azufre (S) a formas inorgánicas (HCO_3^- , CO_2 , NH_4^+ , PO_4^{3+} , etc.; Balesdent, 2003); mientras que durante el proceso de humificación se llevan a cabo las transformaciones bioquímicas de la MOS (Brady y Weil, 2002; Balesdent, 2003), cuyo producto es el humus (mezcla de compuestos complejos de alto peso molecular).

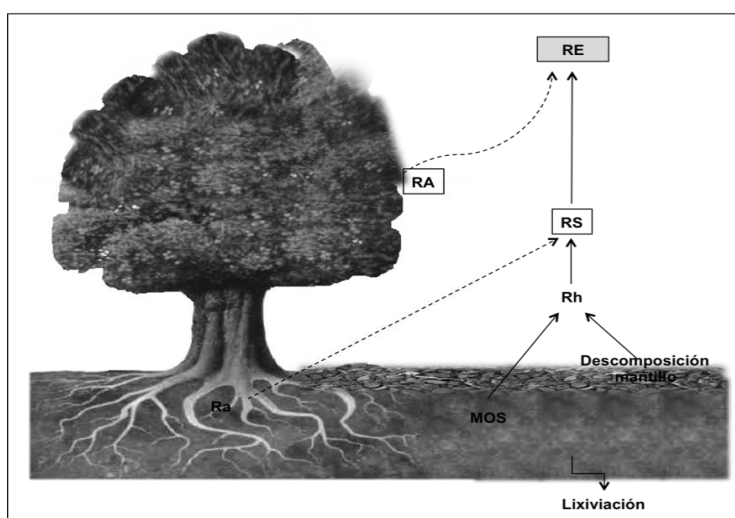


Figura 1.2. Principales pérdidas de C desde ecosistemas terrestres y los componentes de la respiración del ecosistema (RE). En líneas discontinuas de representan los flujos de menor aporte y con líneas continuas los elementos más importantes. RA (respiración aérea), RS (respiración del suelo), Rh (respiración heterótrofa), Ra (respiración autótrofa) y MOS (materia orgánica del suelo). Generado por la autora a partir de datos de Rey *et al.*, 2002, Gower, 2003, Ryan y Law, 2005, Luo y Zhou, 2006 y Jassal *et al.*, 2007.

1.2. La materia orgánica del suelo (MOS)

La materia orgánica del suelo es una mezcla compleja y variada de sustancias orgánicas, y está constituida por el mantillo (residuos vegetales macroorgánicos), la materia orgánica particulada (fracción ligera), compuestos orgánicos solubles en agua y la materia orgánica

estabilizada (Stevenson, 1994; Brady y Weil, 2008; Six *et al.*, 2002). El tamaño de estos componentes puede variar estacionalmente y dependen de las características del suelo, la vegetación y el clima (Stevenson, 1994; Brady y Weil, 2008). La MOS confiere ciertas propiedades benéficas a los suelos tales como protección contra la erosión, mayor estabilidad de los agregados y, mejor aireación y mineralización. Aproximadamente 58% de ésta MOS está constituida de C (Barnes *et al.*, 1998; Brady y Weil, 2008; Sparks, 2003).

Hay distintas maneras en las cuales la MOS puede ser clasificada, de acuerdo con sus características químicas o físicas (peso, densidad, tiempo de recambio). La clasificación de acuerdo a la susceptibilidad al ataque microbiano divide en tres fracciones a la MOS: activa, lenta y pasiva. La *fracción activa* de la MOS está constituida por materiales altamente metabolizables (lábil) e incluye el mantillo vegetal, la biomasa microbiana del suelo (BMS), MOP, polisacáridos, compuestos orgánicos solubles en agua, otras sustancias no húmicas (proteínas, aminoácidos, péptidos, entre otro) y ácidos fúlvicos lábil; la vida media de esta fracción varía de días a unos pocos años y presenta relaciones C:N entre 15 y 30 (Stevenson, 1994; Paul y Clark, 1996; Brady y Weil, 2008). Esta fracción contribuye del 10-20% de la MO total del suelo (Stevenson, 1994; Álvarez *et al.*, 1998; Franzluebbers *et al.*, 2000; Brady y Weil, 2008). En la *fracción lenta* están incluidas las fracciones más finas de la MOP que presentan alto contenido de lignina y otros componentes de lenta descomposición y químicamente resistentes; la vida media de este material es de décadas. Uno de los papeles importantes de esta fracción es ser una fuente de N mineralizable y de otros nutrientes (Brady y Weil, 2008). Finalmente, los materiales más recalcitrantes (resistentes a la degradación microbiana) forman parte de la *fracción pasiva o estable* de la MOS y sus constituyentes son la mayor parte del humus que se encuentra físicamente protegido en complejos arcilla-humus, la mayor parte de las huminas, y muchos de los ácidos húmicos; la vida media de dicho material va de cientos a miles de años y presenta relaciones C:N de 7 a 10. Esta fracción es la que tiene mayor contribución en la MOS siendo su aporte de entre 60 y 90%, en la mayoría de los suelos; por su lenta descomposición las modificaciones a esta fracción se dan de manera lenta y el humus pasivo (parte de esta fracción) funciona como un reservorio de C y nutrientes del suelo a largo plazo (Stevenson, 1994; Brady y Weil, 2008).

Por otro lado, la MOS también se ha clasificado en relación al tipo de estabilización o protección: *MOS estabilizada químicamente* (uniones con algunos minerales), *estabilizada físicamente* (dentro de los agregados), *MOS estabilizada bioquímicamente* (por su propia composición química), y aquella *MOS sin protección* (Six *et al.*, 2002; Stewart *et al.*, 2008); las fracciones más protegidas resisten el ataque de los microorganismos, lo cual resulta en un mayor tiempo de retención del C.

Dado que la fracción activa de la MOS juega un papel importante en el recambio de los nutrientes a corto plazo, influye en el desarrollo de la estructura del suelo y responde rápidamente a cambios en el ambiente del suelo por lo que puede ser un indicador temprano en la dinámica de la MOS (Singh y Singh, 1995; Álvarez *et al.*, 1998; Six *et al.*, 1998). Así mismo, la respiración del suelo es considerada como indicador de la dinámica de la MOS y como parte importante de esta se encuentra la BMS (Singh y Gupta, 1977).

1.3. El cambio de uso del suelo y su efecto en la dinámica ecosistémica y el ciclo del C

Los ecosistemas naturales presentan una gran presión de cambio de uso del suelo debido al incremento en la demanda humana de los recursos (Brown y Lugo, 1982; Janzen, 1988; Miles *et al.*, 2006). Estos ecosistemas al ser perturbados sufren abandono después de un tiempo de utilidad, posteriormente se da la re-cobertura de la vegetación. A lo largo de esta sucesión se dan cambios en los procesos ecosistémicos, provocando diferentes condiciones (Priess *et al.*, 2001; Guo y Gifford, 2002; Powers *et al.*, 2004).

De manera muy general, la productividad primaria neta y la productividad neta de los ecosistemas incrementan en las etapas intermedias y avanzadas de la sucesión secundaria (alrededor de 30-120 años); mientras que la respiración heterótrofa del suelo disminuye con el tiempo de sucesión (i.e., una alta respiración en las primeras etapas de la sucesión). Este patrón es generalizado tanto en biomas boreales como en templados y tropicales, aunque la mayor parte de los datos se han generado en bosques templados y boreales (Lawrence y Foster, 2002; Law *et al.*, 2003; Pregitzer y Euskirchen, 2004).

Además, conforme transcurre la sucesión incrementan la diversidad y riqueza de especies, el área basal, a densidad de individuos, la altura del dosel el C en la biomasa aérea

y subterránea, C total del ecosistema, y se reducen los espacios lumínicos en el piso forestal (Mizrahi *et al.*, 1997; Ceccon *et al.*, 2002; González-Iturbe *et al.*, 2002; Urquiza-Haas *et al.*, 2007; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; Vargas *et al.*, 2008; Leiva *et al.*, 2009b). Como consecuencia, se producen cambios en las tasas de transferencia de C y de nutrientes al suelo (p.e., aumenta la producción de hojarasca, la masa de mantillo, el CO total (COT, pueden ser mayores tasas de descomposición, y disminuye el qCO_2) (Lawrence y Foster, 2002; Law *et al.*, 2003; Xuluc-Tolosa *et al.*, 2003; Lawrence, 2005; Ostertag *et al.*, 2008; Pinheiro *et al.*, 2009).

Otros de los efectos del cambio del uso del suelo es que provoca emisiones de C terrestre hacia la atmósfera, principalmente por la conversión de la vegetación natural a tierras agrícolas y pastizales (Houghton, 1999; Houghton y Hackler, 2000; Gruber *et al.*, 2004; Powers *et al.*, 2004). Esta pérdida de C se ha intensificado por las actividades antropogénicas tales como deforestación, quema de biomasa, labranza, agricultura y aceleración de la erosión de los suelos (Gruber *et al.*, 2004; Lal, 2004); siendo la deforestación la actividad que más afecta a los bosques tropicales (Masera *et al.*, 1997), estimándose que la tasa anual de liberación de CO_2 debida a dicha actividad, durante los primeros años de la década de los 1990s, fue de entre 1.2 y 2.3 GtC, en regiones tropicales (Melillo *et al.*, 1996).

A nivel global, se estimó para el periodo de 1850-1990, que el cambio de uso del suelo agregó 124 PgC a la atmósfera, siendo la conversión de bosques a tierras agrícolas responsable de 84.7% (105 PgC) de estas emisiones (Houghton, 1999). En otro estudio realizado en ecosistemas de Estados Unidos, Houghton y Hackler (2000) obtuvieron que la conversión de bosques a tierras agrícolas contribuyó con aproximadamente 25% de la pérdida de C.

En los suelos, los cambios que se han observado con la conversión de bosques a tierras de cultivos y pastizales son: disminución en el contenido de COS y nitrógeno orgánico del suelo (NOS), así como en la cantidad de macroagregados del suelo (Post y Kown, 2000; Powers *et al.*, 2004; García-Oliva *et al.*, 2006; Yimer *et al.*, 2007). Como ejemplo, el almacén de COS disminuyó con la conversión de los ecosistemas naturales a agrícolas, de

60% en suelos de regiones templadas y 75% en suelos cultivados en los trópicos (Lal, 2004).

Por otro lado, García-Oliva y colaboradores (2006) reportaron que en el cambio de la cubierta de bosques caducifolios tropicales a pastizales se perdieron 3 MgC ha⁻¹ y 0.9 MgN ha⁻¹ en la profundidad de 0-5 cm (entre 6 y 10 años). También se ha encontrado que el aumento en la intensidad de los cultivos provoca la pérdida de macroagregados ricos en C y un aumento en los microagregados pobres en C (Six *et al.*, 2000). Se considera que el suelo tiene un importante potencial de captura de C (incremento medio de COS y carbono inorgánico del suelo -CIS- debido a prácticas de uso del suelo adecuadas) el cual se estima que va de 0.4 a 1.2 PgC año⁻¹, en los suelos del mundo (Sauerbeck, 2001; Lal, 2003; Gamboa *et al.*, 2010).

1.4. El papel de los BTES en el ciclo del C

1.4.1. Características generales de los BTES

A nivel global, los bosques tropicales cubren aproximadamente 4 x 10⁸ km² y contribuyen con 35% a la PPN terrestre (Sabine *et al.*, 2004); así mismo se ha estimado que estos bosques contienen un almacén de C de 425 Pg, lo cual corresponde al 37% del almacén total de todos los bosques (Luo y Zhou, 2006). De esta superficie forestal tropical, 42% está representada por los bosques tropicales y subtropicales secos, ecosistemas que se encuentran entre los más amenazados por las altas tasas de deforestación en comparación con los bosques húmedos (BTH) (Brown y Lugo, 1982; Janzen, 1988). En el 2006, Miles y colaboradores reportaron que los BTES cubrían una superficie de 1,048,700 km², de la cual 69.5% se encontraba en América (la mayoría concentrado en América del Sur), aproximadamente 15% en África y otro porcentaje similar en Eurasia. Las principales amenazas bajo las cuales se encuentran estos ecosistemas se deben al cambio de clima, la fragmentación del hábitat, incendios, la conversión agrícola y el aumento en la densidad de la población humana (Miles *et al.*, 2006).

En general, los BTES (*sensu* Bullock *et al.*, 1995) se pueden encontrar referidos en la literatura internacional con diferentes nombres, entre ellos selva baja caducifolia, bosque

tropical seco o subhúmedo, bosque estacional seco o húmedo, bosque tropical caduco o semicaduco, entre otros (Murphy y Lugo, 1995). Estos BTES se caracterizan por ser comunidades vegetales arbóreas en donde la mayoría de las especies pierden sus hojas durante los meses secos del año, presentan una estatura y área basal bajas en comparación con los BTH, y se encuentran en suelos fértiles poco profundos (Bullock *et al.*, 1995; Mooney *et al.*, 1995; Murphy y Lugo, 1986; Trejo, 1996; Trejo, 1998; Ceccon *et al.*, 2002). El estrato arbóreo está dominado por especies de las familias Leguminosae y Bignoniaceae; las especies espinosas, arbustos y lianas son elementos importantes en estas comunidades (Murphy y Lugo, 1986; Bullock *et al.*, 1995; Pennington *et al.*, 2000).

1.4.1.1. Estacionalidad de la lluvia en BTES

La variación anual en la lluvia es mayor en áreas de bosques tropicales secos en comparación con otros ecosistemas de bosque, y el agua es el principal factor limitante en los procesos ecosistémicos (Gerhardt y Hytterborn, 1992). En estos BTES la estacionalidad de la lluvia regula el crecimiento, fenología floral y frutal, la producción de hojarasca y su descomposición, y la concentración de bioelementos en el suelo (Bullock *et al.*, 1995; Martínez-Yrizar, 1995; Vásquez-Murrieta *et al.*, 2009).

Otros procesos que presentan cambios debidos a la estacionalidad de las lluvias son la acumulación de bioelementos (C, N y P) en la biomasa microbiana y el suelo, las tasas de mineralización de estos, así como la concentración de nitrato (NO_3^-) y amonio (NH_4^+) en el suelo (Singh *et al.*, 1989; Campo *et al.*, 1998; Srivastava, 1992; García-Oliva *et al.*, 2003; Saynes *et al.*, 2005).

En los BTES, durante la época de secas, hay acumulación de nutrientes debido a la disminución en la pérdida de estos por lixiviación, así como bajas tasas de descomposición acompañadas de una menor tasa de recambio microbiano y retención de C y nutrientes por parte de las comunidades microbianas (Singh *et al.* 1989; García-Oliva *et al.* 2003; Red y Lawrence, 2006). Singh *et al.* (1989), Campo *et al.* (1998), y García-Oliva *et al.* (2003) reportaron que durante la estación seca se acumularon bioelementos (C, N y P) en la biomasa microbiana y el suelo, y con ello las tasas de mineralización potencial de estos

bioelementos fueron mayores en muestras de suelo tomadas durante esta estación, además de que las concentraciones de C y N en los microagregados fueron mayores en la temporada de lluvias. En otros trabajos se ha encontrado que las concentraciones más bajas de NO_3^- en el suelo, se presentan al inicio de la temporada de lluvias, mientras que la concentración de NH_4^+ disminuyen al inicio de lluvias, y la transformación potencial de N aumenta en la temporada de lluvias (Saynes *et al.*, 2005). También se ha encontrado que el C orgánico disuelto (COD) y el carbono en la biomasa microbiana del suelo (CBMS) disminuyen en la estación de lluvias, siendo los principales explicadores de la mineralización potencial del C (mayor en suelos de secas; Montaña *et al.*, 2007). La concentración de C y N en el matillo también es afectada por la estacionalidad de las lluvias, siendo menor en la estación secas con respecto a la de lluvias (Read y Lawrence, 2003).

Davidson *et al.* (1993) determinaron que los flujos de óxido nítrico (NO) y de óxido nitroso del suelo fueron mayores en la temporada de lluvias, y que la adición de agua al suelo seco provocó grandes pulsos de emisiones CO_2 , NO y N_2O . A su vez, García-Méndez *et al.* (1991) encontraron que la estación fue el principal controlador del contenido de NO_3^- y NH_4^+ , en las transformaciones de N y en los flujos de N_2O , siendo la estación húmeda en donde se presentaron los mayores flujos de N_2O , así como las menores concentraciones de NO_3^- y NH_4^+ ; además, en incubaciones de laboratorio se obtuvo que las muestras tomadas durante la estación de lluvias presentaron los más altos valores en la mineralización potencial neta de N y en la producción potencial neta de nitrato, en comparación con las muestras de suelo provenientes de la estación seca.

2. ANTECEDENTES

2.1. Los BTES en México

En México, de acuerdo al Inventario Nacional Forestal y de Suelos 2004-2009, los bosques cubrían 139,692,886.35 ha de las cuales 23% correspondían a bosques tropicales, y 50.4% (16,241,708.24 ha) de estas estaban cubiertas de selvas bajas (BTES) (SEMARNAT, 2008). Aproximadamente 70% de la superficie ocupada por los BTES se encuentra en climas cálidos subhúmedos, 28% en climas semicálidos y el 2% restante en climas más secos (Trejo, 1999). La temperatura media anual varía entre 18 y 28°C, la precipitación media anual entre 300 y 1500 mm, y el número de meses en los cuales la precipitación no excede los 60 mm es de 6 a 10; sólo entre dos y tres meses en el año la precipitación supera los 100 mm (Trejo, 1999).

Se reporta que en el país se han perdido 3.5 y 5.5 millones de hectáreas de bosques y selvas en la última década; considerando una tasa nacional anual de pérdida de la cubierta forestal de 0.4% (INE-SEMARNAT, 2009). Las altas tasas de cambio de cobertura del suelo, a las cuales se ha sometido a los BTES, ha generado en el paisaje un mosaico de vegetación secundaria de distintas edades (Ceccon *et al.*, 2002; González-Iturbe *et al.*, 2002). Esta heterogeneidad no se da sólo a nivel de paisaje sino también en algunos procesos ecosistémicos durante la regeneración del bosque (Campo y Vázquez-Yanes, 2004; Epron *et al.*, 2004).

2.2. Los BTES del estado de Yucatán

En particular, los BTES en el estado de Yucatán han sufrido una fuerte presión por el cambio de uso del suelo debido a la demanda de la fibra del henequén, cultivo que se extendió a principios del siglo XX (Eastmond, 1999; Miles *et al.*, 2006). Estos bosques se desarrollan en suelos ricos en materia orgánica pero con baja disponibilidad de N y de fósforo (P) (Shang y Tiessen, 2003; Campo y Vázquez-Yanes, 2004; Solís y Campo, 2004; Gamboa *et al.*, 2010); se distribuyen en un gradiente climático que va de 500 a 1200 mm de

precipitación anual y en un gradiente de tipos de suelos (Trejo, 1999; Bautista-Zúñiga *et al.*, 2003).

En los estudios realizados en el estado, se han encontrado los patrones estacionales esperados, en suelos muestreados durante la temporada de secas se han presentado incrementos en el carbono de la biomasa microbiana del suelo (CBMS), en el nitrógeno total (N-total) del suelos, en la mineralización potencial de C acumulada, en la concentración de CO y CI extraíble en agua, en el P-total, P-NaHCO₃ (P-lábil) y P-NaOH (P-adsorbido), así como una disminución en el qCO₂ (Häfele, 2008; Hernández-Sandoval, 2009; Cuevas-Corona, 2010). Mientras que en los suelos muestreados durante la temporada de lluvias se han presentado aumentos en la concentración de nitrato, MOP, emisiones de N₂O y mineralización potencial de nitrógeno (Häfele, 2008; Hernández-Sandoval, 2009; Cuevas-Corona, 2010).

Si bien, los patrones sucesionales no son contundentes, hay tendencias de comportamiento general. Se ha encontrado que el CBMS fue mayor en bosques sucesionales tempranos y menor en bosques sucesionales tardíos, y ni el C y N total fueron afectados por la edad, pero presentaron una tendencia siendo mayores en el estado sucesional medio y menor en el sucesional tardío (Vásquez-Murrieta *et al.*, 2009). La concentración de P total del suelo disminuyó con el aumento en la edad del bosque (Hernández-Sandoval, 2009).

Además de las variaciones ya mencionadas, en estos BTES se ha observado una gran heterogeneidad espacial en los suelos en función de variaciones en el microrrelieve; por ejemplo, en una superficie de 1350 m² se encontraron dos grupos de suelo con más de tres calificadores primarios en donde el color resultó ser una propiedad distintiva que puede ser de utilidad para diferenciar rápidamente entre suelos de diferentes grupos y de diferentes calificadores (Bautista-Zúñiga *et al.*, 2003). Esta diferenciación del suelo por color, se asoció con cambios en la concentración de MOS, P, Ca, S, y K, en textura, pedregosidad y tipos de minerales (Bautista-Zúñiga *et al.*, 2003; Shang y Tiessen, 2003; Bautista *et al.*, 2005a). Por ejemplo, los suelos rojizos (*Leptosoles mólicos*, *Cambisoles* y *Luvisoles*) que generalmente se encuentran en las partes bajas del microrrelieve (ondonadas), son más profundos, y tienen mayor cantidad de minerales y pueden presentar

una mayor descomposición de la materia orgánica por la actividad catalítica del óxidos de manganeso y aluminio; en contraste, los suelos oscuros (*Leptosoles mólicos* y *Leptosoles líticos*) que se vinculan con los montículos, presentan mayor concentración de MOS, Ca intercambiable, y fósforo total, menos concentraciones de arcillas y óxidos de aluminio; los suelos intermedios de color café-rojizo (*Leptosoles líticos*) tienen características intermedias en la, abundancia de minerales y MOS en comparación con los antes mencionados (Bautista-Zúñiga *et al.*, 2003; Bautista *et al.*, 2005a; Bautista *et al.*, 2005b; Bautista *et al.*, 2005c; Hernández-Sandoval 2009).

Conocer el comportamiento de la fracción activa de la materia orgánica del suelo (enfocado en la actividad microbiana), a lo largo de la regeneración de la vegetación y en un gradiente edafoclimático bajo los supuestos del cambio climático, en donde se predicen cambios en la precipitación en cuanto a distribución y cantidad, es de importancia para comprender como éstos suelos de los BTES del estado de Yucatán (que presentan unas de las mayores densidades de C del país) podrían actuar como sumideros o fuentes de C en el futuro.

3. OBJETIVOS

General

Evaluar el efecto de la regeneración de la vegetación y de un gradiente edafoclimático en la dinámica de la fracción activa de la materia orgánica del suelo (carbono en la biomasa microbiana y respiración basal del suelo -RBS, como indicador de la dinámica de la MOS-) de BTES en el estado de Yucatán, así como el carbono total (C-total) y otras variables edáficas relacionadas con dicha fracción (N-total y N-inorgánico).

Particulares

1. Evaluar el efecto de la época de muestreo sobre la concentración de CBMS, C-total, N-total, N-inorgánico, y la RBS en BTES.
2. Evaluar los cambios entre zonas de precipitación (duración de la temporada de crecimiento vegetal) en la concentración de CBMS, C-total, N-total, N-inorgánico, y la RBS.
3. Determinar la variación de la concentración de CBMS, C-total, N-total, N-inorgánico, y la RBS a lo largo de la regeneración de la vegetación de BTES.
4. Determinar el efecto del tipo de suelo, a partir de la diferenciación por color (suelos negros y suelos café-rojizos) en la concentración de CBMS, C-total, N-total, N-inorgánico, y la RBS de BTES.

4. HIPÓTESIS

Hipótesis 1. La concentración de CBMS, C-total, N-total, N inorgánico, y la RBS son mayores en las muestras de suelo tomadas durante la estación secas que en aquellas muestras obtenidas durante la estación de lluvias.

Hipótesis 2. La concentración de CBMS, C-total, N-total, N inorgánico, y la RBS son mayores en las muestras de suelo correspondientes a la zona seca (temporada de crecimiento de menor duración) en comparación con la zona húmeda (temporada de crecimiento de mayor duración).

Hipótesis 3. En estadios intermedios y maduros de BTES la concentración de CBMS, C-total, N-total, N inorgánico, y la RBS son mayores que en los estadios iniciales.

Hipótesis 4. En BTES de Yucatán los suelos negros (con alto contenido de MO y carbonatos de calcio) presentan los valores más altos en la concentración de CBMS, C-total, N-total, N inorgánico, y la RBS en comparación con los suelos café-rojizos (con bajo contenido de MO y la presencia de minerales).

5. MÉTODOS

5.1. Sitios de estudio

El presente estudio se realizó en el estado de Yucatán, México. La Península de Yucatán, de la cual forma parte este Estado, se ha desarrollado sobre rocas calizas Terciarias, que datan del Plioceno-Mioceno al Eoceno (Delgado *et al.*, 2010), y presenta una amplia variación en el relieve (Lugo, 1999; Bautista *et al.*, 2005b). Dentro del estado de Yucatán se seleccionaron tres zonas, Chicxulub, Xmatkuil y Hobonil, las cuales se diferencian climáticamente en la duración de la temporada de crecimiento vegetal, dada por la evapotranspiración y la precipitación (Bautista *et al.*, 2009). En cada zona se seleccionaron BTES de diferente edad con el fin de establecer una cronosecuencia representativa de la regeneración de la vegetación, que incluía (1) bosques de uno a dos años, (2) bosques de tres a cinco años, (3) bosques de seis a diez años, (4) bosques de 15 a 20 años y, (5) bosques maduros (de aproximadamente 40 años de edad); la variable sitio no tuvo réplica, en cada cronosecuencia solo se tuvo un sitio por categoría de edad. La selección de edades se realizó con base en la apreciación de los pobladores consultados en cada localidad.

En el extremo norte del estado, se encuentra Chicxulub (21°10' N y 89°33'O), denominada “zona seca”. Esta zona presenta un clima semiárido cálido, el más seco de los semiáridos (BS₀; de acuerdo a la clasificación climática de Köppen modificada por García, 2004), con canícula intensa y un período de crecimiento vegetal limitado a sólo 3 meses del año; recibe una precipitación anual de 687 mm y su temperatura media es de 26,4°C (Bautista *et al.*, 2009; SMN, 2008). Durante 6 meses del año (Junio a Noviembre) la precipitación mensual supera los 40 mm pudiendo alcanzar los 117 mm; en ese lapso hay dos picos de precipitación que ocurren los meses de Junio y Septiembre (Figura 5.1.1). Esta localidad se ubica en la región geomorfológica Planicie cárstica con paisajes que no superan los 10 msnm; los principales suelos son *Leptosoles líticos* y el acuífero está a menos de 10 m de profundidad (Ihl *et al.*, 2007; Bautista *et al.*, 2005a).

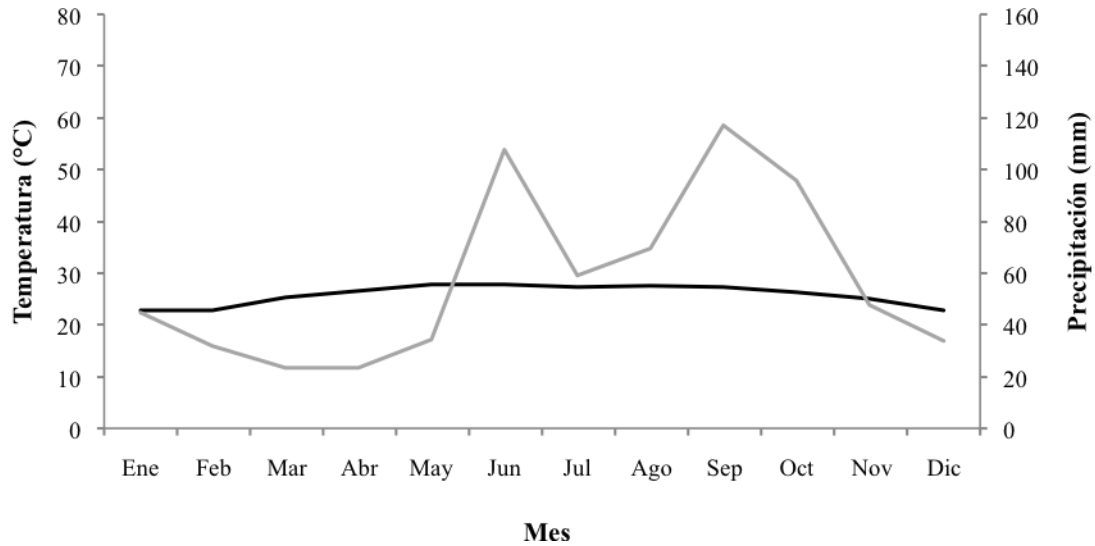


Figura 5.1.1. Diagrama ombrotérmico para la zona seca (Chicxulub). La línea negra representa la temperatura y la gris a la precipitación. Estación: Chicxulub Puerto (00031007); coordenadas: 21°17'34" N y 89°36'28" O; altitud: 2 m. Aproximadamente a 14.5 km de los sitios de muestreo. Datos promedio tomados del Servicio Meteorológico Nacional para el periodo de 1971-2000 (<http://smn.cna.gob.mx/>).

Los suelos dominantes en esta zona, y por lo tanto los seleccionados para mi estudio fueron *Leptosol hiperesquelético calcárico* (suelo café-rojizo con bajo contenido de materia orgánica) y *Leptosol lítico calcárico-húmico* (suelo negro con alto contenido de materia orgánica) (Figura 5.1.2 y 5.1.3). Los suelos son de pH ligeramente alcalino y ricos en materia orgánica (Tabla 4.1). En esta zona, se presenta la mayor masa de mantillo y capital de C en el piso forestal (Tabla 5.1.2). El tipo de vegetación es *selva baja caducifolia espinosa* (*sensu* Miranda y Hernández X., 1963) dominada por leguminosas que pertenecen a las subfamilias *Mimosoidea* y *Caesalpinioidea*; su altura varía entre 3 y 8 m, y con diámetro a la altura del pecho máximo de 20 cm. En la Tabla 1 del Anexo I se presentan las especies comunes de la zona, entre las cuales destaca *Mamillaria gaumeri*, especie endémica y en peligro de extinción (Flores y Espejel, 1994). Esta es la zona más seca del estudio y se utilizó para el cultivo de henequén *Agave fourcroydes* Lem., en los siglos XIX y XX (Eastmond, 1999).



 <p>Leptosol hiperesquelético calcárico</p>	<p>Oa 0-5 cm</p>	<p>Color negro rojizo en húmedo (2.5YR2.5/1), textura franco arenosa, contenido de materia orgánica 26.8% (muy alto), la pedregosidad es del 20%, pH 7.29 ligeramente básico (en agua), 2-10% de CaCO₃ (medio); estructura granular, de fina a moderada, estabilidad de agregados moderada; con poros comunes finos intersticiales, densidad de raíces muy alta, el límite es claro e irregular.</p>
	<p>5-17 cm</p>	<p>Laja de roca caliza</p>
	<p>Ak 17-23 cm</p>	<p>Color negro en húmedo (5YR2.5/1), textura franco-arenosa, contenido de materia orgánica de 21.2%, pH neutro (pH=7, en agua), de 10-25% de CaCO₃; estructura migajón muy fino, débil, débil estabilidad de agregados; menos del 1% de piedras, densidad de raíces finas mediana.</p>

Figura 5.1.2. Descripción del perfil de suelo café-rojizo (Leptosol hiperesquelético calcárico) en la zona Chicxulub, por horizonte y su profundidad correspondiente.

 <p>Leptosol lítico calcárico-húmico</p>	<p>Oa 0-6 cm</p>	<p>Color negro rojizo en húmedo (2.5YR2.5/1) textura arenosa franca, contenido de materia orgánica 32.1% (muy alto), pedregosidad del 15%, pH 7.41 ligeramente básico (en agua), de 10-25% de CaCO₃; estructura granular, de fina a moderada, estabilidad de agregados moderada; 20% de pedregosidad, con poros comunes muy finos intersticiales, densidad de raíces muy alta.</p>
	<p>A 6-10 cm</p>	<p>Color negro rojizo en húmedo (2.5YR2.5/1), textura arenosa franca, contenido de materia orgánica de 20.7% (muy alto), pH casi neutro</p>

		(pH=7.13, en agua), de 10-25% de carbonato de calcio; estructura granular muy fina, moderada, estabilidad de agregados moderada; menos del 40% de piedras, poros comunes, micro e intersticiales, densidad de raíces finas mediana.
--	--	---

Figura 5.1.3. Descripción del perfil de suelo negro (Leptosol lítico calcárico-húmico) en la zona Chicxulub, por horizonte y su profundidad correspondiente.

Tabla 5.1.1. Características de los suelos de las tres zonas climáticas, media \pm 1E.E.

	Chicxulub		Xmatkuil		Hobonil	
Precipitación anual (mm)	687		1050		1193	
Nombres locales de suelos	<i>Boxlu'um (negro)</i>	<i>Chaclu'um (café-rojizo)</i>	<i>Boxlu'um (negro)</i>	<i>Chaclu'um (café-rojizo)</i>	<i>Boxlu'um (negro)</i>	<i>Haylu'um (café-rojizo)</i>
Clases de suelo	<i>Leptosol lítico calcárico-húmico</i>	<i>Leptosol hiperesquelético calcárico</i>	<i>Leptosol mólico calcárico</i>	<i>Leptosol lítico</i>	<i>Leptosol mólico calcárico-húmico</i>	<i>Luvisol</i>
pH (H ₂ O)	8,1 \pm 0,05	8,1 \pm 0,06	8,0 \pm 0,04	7,9 \pm 0,05	7,8 \pm 0,06	7,6 \pm 0,07
Textura	Franco-arenosa ¹	Nd	Franco-arenosa ¹	Areno-franca ²	Franco-arcillo arenosa ¹	nd

¹ Datos obtenidos de Cuevas-Corona (2009), datos no publicados.
² Datos obtenidos de Vásquez-Murrieta (2009).
nd, no hay datos

Tabla 5.1.2. Contenido de C total en mantillo y suelo (0-5 cm de profundidad) en las tres zonas climáticas, media \pm 1EE.

	Chicxulub	Xmatkuil	Hobonil	TOTAL
Mantillo				
Masa (g/m ²)	76,5 \pm 11,61	47,5 \pm 9,04	48,7 \pm 6,38	57,9 \pm 5,84
C (mg/g)	418,0 \pm 5,14	418,8 \pm 5,91	412,0 \pm 6,58	416,3 \pm 3,26
C (g/m ²)	32,0 \pm 4,97	19,9 \pm 3,84	20,1 \pm 2,76	24,2 \pm 2,49
Suelo				
<i>Suelo café-rojizo</i>	156,9 \pm 7,06	114,5 \pm 5,14	60,1 \pm 1,84	115,6 \pm 4,69
C (mg/g)				
<i>Suelo negro</i>	204,5 \pm 9,37	168,2 \pm 5,49	85,4 \pm 3,01	151,3 \pm 5,60
C (mg/g)				

Hacia el sur de la ciudad de Mérida se encuentra Xmatkuil, zona con condiciones climáticas de precipitación intermedia, así como la duración del periodo de crecimiento vegetal. Los sitios se ubican en el Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad Autónoma de Yucatán (20°51' N y 89°37' O). Con fines comparativos a esta zona se le denominará en el presente documento “zona *mésica*”. La zona es caracterizada por un clima cálido subhúmedo, el más seco de los subhúmedos, con lluvias en verano y sequía intraestival (A_{w0} , de acuerdo a la clasificación de Köppen modificada por García, 2004), presenta 5 meses de condiciones favorables para el crecimiento vegetal (de Junio a Octubre; Bautista *et al.*, 2009); recibe 1050 mm de precipitación anual y tiene una temperatura media anual de 27,2°C (Bautista *et al.*, 2005b; Bautista *et al.*, 2005c). La distribución mensual de la lluvia evidencia la existencia de dos picos de precipitación en los meses de Julio y Septiembre, y durante 6 meses del año la lluvia acumulada en el mes supera los 50 mm, alcanzando los 170 mm en el mes más húmedo (Figura 5.1.4).

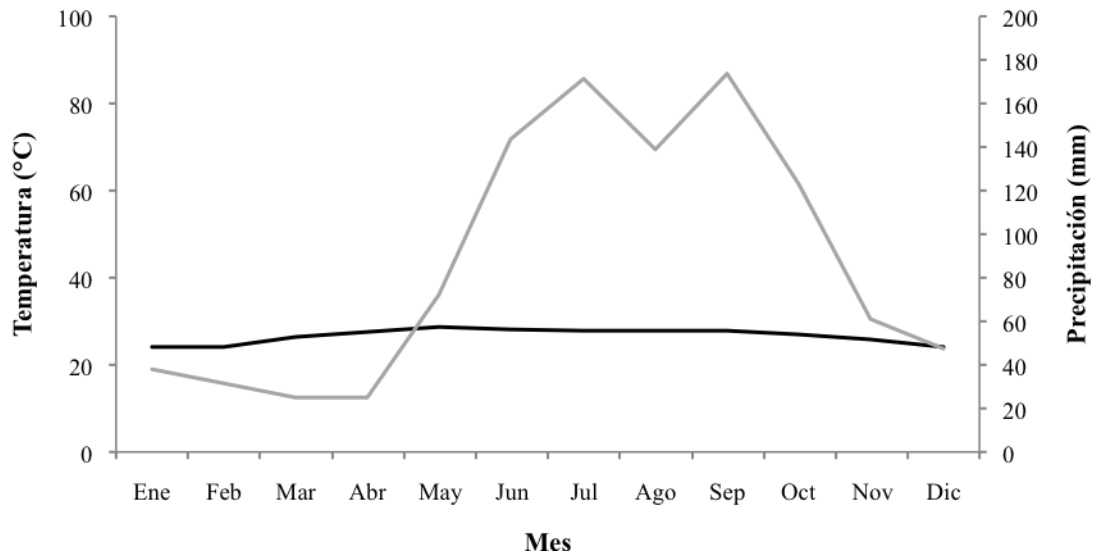


Figura 5.1.4. Diagrama ombrotérmico para la *zona méstica* (Xmatkuil). La línea negra representa la temperatura y la gris a la precipitación. Estación: Mérida (00031044); coordenadas: 20°59'00" N y 89°38'00" O; altitud: 22 m. Aproximadamente a 13 km de los sitios de muestreo. Datos promedio tomados del Servicio Meteorológico Nacional para el periodo de 1971-2000 (<http://smn.cna.gob.mx/>).

Al igual que Chicxulub, se encuentra en la Planicie cárstica (Ihl *et al.*, 2007); es una zona de alta heterogeneidad espacial en cuanto a los suelos donde se reportan *Leptosoles réndzicos, líticos, hiperesqueléticos y crómicos* (Bautista *et al.*, 2005b). Para este estudio se muestreo en *Leptosol mólico calcáricos* (suelo negro con alto contenido de materia orgánica) y *Leptosol lítico* (suelo café-rojizo con menor contenido de materia orgánica) (Figura 5.1.5 y 5.1.6). En general, estos suelos presentan pH ligeramente alcalino y con concentraciones de C comparables a los de la *zona seca* (Tabla 5.1.1). La zona presenta los valores más bajos de masa de C en el piso forestal, respecto a las otras regiones (Tabla 5.1.2.). La vegetación típica es la *selva baja caducifolia (sensu* Miranda y Hernández X., 1963), con una altura media entre 6 y 15 m. En este tipo de vegetación hay un alto porcentaje de leguminosas de las cuales muchas son endémicas y presentan espinas (Flores y Espejel, 1994) (ver las especies comunes en la Tabla 1 del Anexo I). La vegetación en ésta zona también fue sustituida por el cultivo de henequén (Eastmond, 1999).



 <p>Leptosol lítico</p>	Ah 0-3 cm	Color café oscuro rojizo en húmedo (5YR3/3), textura franco arenosa, 20.1% de contenido de materia orgánica (muy alto), 30% de pedregosidad, pH 6.84 (en agua); estructura subangular en bloques, muy fina y moderada, estabilidad de agregados mediana; con poros comunes tamaño micro e intersticiales, densidad de raíces muy alta, el límite es claro y ondulado.
	A/C 3-7 cm	Color en húmedo es café oscuro rojizo (5YR2.5/2), textura franco arenosa, contenido de materia orgánica del 16%, pH 6.60 en agua, de 0.5-2% de carbonato de calcio (bajo); estructura subangular en bloques muy fino y moderado, moderada estabilidad de los agregados; poros comunes, micro e intersticiales y, tubulares, pocos y muy finos, densidad de raíces alta.

Figura 5.1.5. Descripción del perfil de suelo café-rojizo (*Leptosol lítico*) en la zona Xmatkuil, por horizonte y su profundidad correspondiente.

 <p>Leptosol mólico calcárico</p>	Ah 0-11 cm	Color negro rojizo en húmedo (2.5YR2.5/1), textura franco-arenosa, contenido de materia orgánica 28.7% (muy alto), pedregosidad del 50%, pH 6.76 (en agua), contenido de carbonatos de 10-25% (alto); estructura subangular en bloques, muy fina y moderada, estabilidad de agregados alta; poros comunes muy finos, intersticiales y tubulares, densidad de raíces muy alta, el límite es claro e irregular.
	Ah2 11-16 cm	Color en húmedo negro rojizo (2.5YR2.5/1), textura franco-arenosa, contenido de materia orgánica del 25.3%, pedregosidad del 60%, pH 6.92 en agua, carbonatos de 10-25%;

		estructura subangular en bloques, muy fina y moderada, estabilidad de agregados alta; poros comunes muy finos e intersticiales, densidad de raíces alta, límite claro e irregular.
	A/C 16-21 cm	Color negro rojizo en húmedo (2.5YR2.5/1), textura franco-arenosa, contenido de materia orgánica de 23.5%, 60% de piedras, pH 6.78 (en agua), carbonatos de 10-25%; estructura subangular en bloques, muy fina y moderada, estabilidad de agregados alta; 60% de piedras, poros comunes muy finos e intersticiales, densidad de raíces mediana.

Figura 5.1.6. Descripción del perfil de suelo negro (*Leptosol mólico calcárico*) en la zona Xmatkuil, por horizonte y su profundidad correspondiente.

Hobonil, la “zona húmeda”, se encuentra en el sur del estado de Yucatán (20°00’ N y 89°00’ O), cerca del poblado Tzucacab. En esta zona el clima es cálido subhúmedo, el intermedio de los subúmedos (Aw_1 , de acuerdo al sistema climático de Köppen modificado por García, 2004), con lluvias en verano, precipitación anual de 1193 mm y temperatura media anual de 26,3 °C (Tzec, 2001; Figura 5.1.7). Pertenece a la región geomorfológica Planicie (Ihl *et al.*, 2007); los suelos que se pueden encontrar en esta región son *Cambisoles*, *Luvisoles* y *Leptosoles* (Bautista *et al.*, 2005d).

En la cronosecuencia de esta zona húmeda se consideraron dos suelos, *Leptosol mólico calcárico-húmico* (suelo negro con alto contenido de materia orgánica) y *Luvisol* (suelo café-rojizo con bajo contenido de materia orgánica) (Figura 5.1.8 y 5.1.9). Los suelos presentan pH cercano a la neutralidad (Tabla 5.1.1). El contenido C en el piso forestal es menor al de la zona seca y comparable al de la zona métrica, mientras que en el suelo el contenido de materia orgánica es el menor de las tres zonas (Tabla 5.1.2).

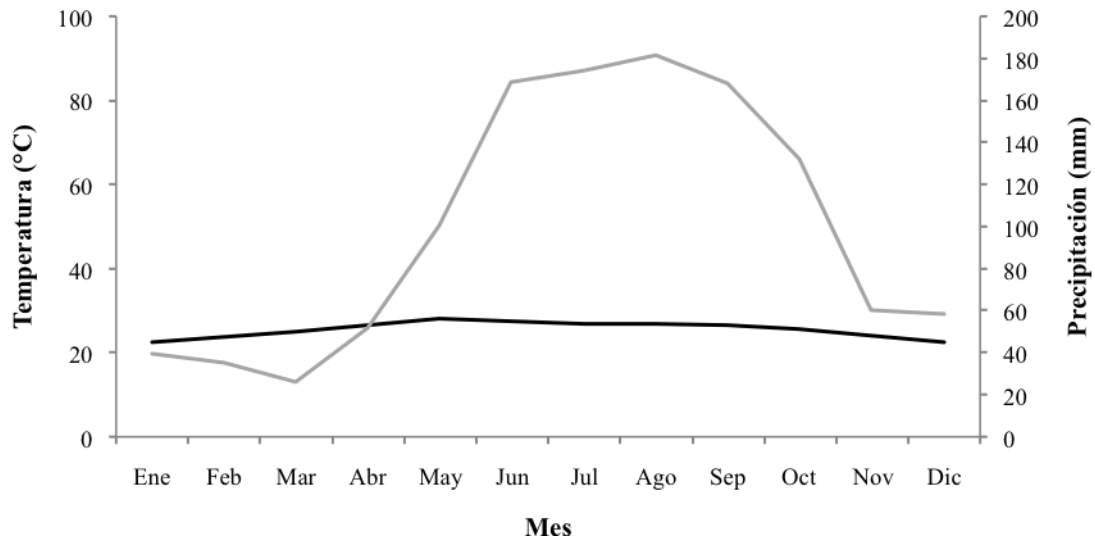



Figura 5.1.7. Diagrama ombrotérmico para la zona húmeda (Hobonil). La línea negra representa la temperatura y la gris a la precipitación. Estación: Tzucacab (00031073); coordenadas: 20°04'14" N y 89°02'38" O; altitud: 36 m. Aproximadamente a 6.8 km de los sitios de muestreo. Datos promedio tomados del Servicio Meteorológico Nacional para el periodo de 1971-2000 (<http://smn.cna.gob.mx/>).

 <p>Luvisol</p>	<p>A1 0-5 cm</p>	<p>Color rojo muy oscuro en húmedo (2.5YR3/4), textura franco arcillo-arenosa, contenido de materia orgánica 8.9% (medio), pedregosidad del 2%, pH 7.34 (en agua); estructura subangular en bloques, fina y fuerte, alta estabilidad de agregados; con poros comunes muy finos e intersticiales y, pocos poros tubulares muy finos, densidad de raíces alta.</p>
	<p>A2 5-14 cm</p>	<p>Color rojo muy oscuro en húmedo (2.5YR2.5/4), textura arcillo-arenosa, contenido de materia orgánica 4.9% (media-alta), pH 6.74 (en agua); estructura subangular en bloques, fina y fuerte, alta estabilidad de agregados; con poros comunes muy finos e intersticiales,</p>

		densidad de raíces mediana.
	Bt1 14-23 cm	Color rojo muy oscuro en húmedo (2.5YR2.5/4), textura arcillosa, contenido de materia orgánica 4.8% (media), pH 6.87 (en agua); estructura subangular en bloques, fina y fuerte, estabilidad de agregados alta; poros comunes muy finos e intersticiales, densidad de raíces baja.
	Bt2 23-38 cm	Color rojo oscuro en húmedo (10R3/4), textura arcillosa, 3.4% de materia orgánica (media), pH 7.27 (en agua); estructura subangular en bloques, muy fina y moderada, estabilidad de agregados moderada; pocos poros micro y vesiculares, densidad de raíces baja.
	Bt3 38-62 cm	Color rojo oscuro en húmedo (10R3/4), textura arcillosa, pH neutro en agua (pH=7); estructura subangular en bloques, muy fina y moderada, estabilidad de agregados baja; poros comunes micro e intersticiales, densidad de raíces muy baja.
	Bt4 62-100 cm	Color café oscuro amarillento en húmedo (10YR3/6), textura arcillosa, pH de 7.11 en agua; estructura granular fina y moderada, estabilidad de agregados baja; pocos poros micro e intersticiales, densidad de raíces muy baja.

Figura 5.1.8. Descripción del perfil de suelo café-rojizo (*Luvisol*) en la zona Hobonil, por horizonte y su profundidad correspondiente.


 <p>Leptosol mólico húmico</p>	<p>Ah 0-4 cm</p>	<p>Color café oscuro rojizo en húmedo (5YR2.5/2), textura franco arcillo-arenosa, contenido de materia orgánica 13.8% (alto), pedregosidad es del 15%, pH en agua cercano al neutro (6.97); estructura subangular en bloques, mediana y moderada, estabilidad de agregados alta; con poros comunes, muy finos e intersticiales y, pocos poros tubulares muy finos, densidad de raíces muy alta.</p>
	<p>A/C 4-16 cm</p>	<p>Color en húmedo rojo muy oscuro (2.5YR2.5/2), textura franco arcillo-arenosa, contenido de materia orgánica del 9.9%, pH neutro (7) en agua; estructura subangular en bloques, fina y moderada, alta estabilidad de agregados; muchos poros comunes muy finos e intersticiales, densidad de raíces mediana.</p>

Figura 5.1.9. Descripción del perfil de suelo negro (*Leptosol mólico húmico*) en la zona Hobonil, por horizonte y su profundidad correspondiente.

La vegetación típica es la selva mediana subcaducifolia (*sensu* Miranda y Hernández X., 1963), con árboles de 10 a 20 m de altura, y entre 50 y 75% de las especies pierde sus hojas durante la época seca del año (Flores y Espejel, 1994). La composición arbórea tiene similitudes con la correspondiente a las otras regiones (ver Tabla 1 del Anexo I). El desmonte de la vegetación natural de ésta zona se realizó principalmente para el cultivo de pastizales con fines de explotación ganadera y el cultivo de la milpa (Serrano, 2004).

5.2. Diseño experimental

5.2.1 Muestreo de suelos

En cada uno de los 15 sitios de BTES seleccionados, se establecieron tres transectos paralelos de 50 m de longitud cada uno, los cuales estuvieron separados entre sí por 5 m; se colectaron diez muestras de suelo (de 0-20 cm de profundidad) en cada uno de los transectos. Se realizó el muestreo en dos momentos del año, en Marzo (mediados de la estación seca) y en Septiembre (mediados de la estación de lluvias) de 2006 (Figura 5.2.1). Por bosque, se colectaron 30 muestras de suelo en cada oportunidad de muestreo (estación seca y estación de lluvias).

Para la toma de muestras, primero se ubicó el sitio y nos adentramos, a partir del punto de entrada se consideraron cinco metros y de ahí y hacia adentro (en relación a la entrada) se colocaron los transectos. Los tamaños de los sitios fueron variables de aproximadamente 0.25 a 8 ha, siendo los bosques maduros los más grandes.

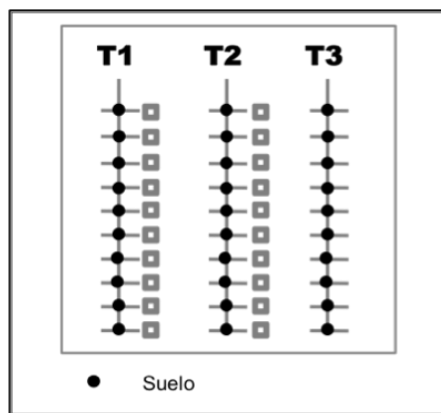


Figura 5.2.1. Diseño de muestreo del suelo en cada sitio de bosque.

En el laboratorio, de las 30 muestras de suelo por cada bosque, se seleccionaron cinco muestras para cada uno de los dos suelos dominantes en cada zona (uno negro y otro rojo o café-rojizo, según el caso); la diferenciación entre suelos se realizó con base en su color en húmedo con ayuda de las tablas Munsell. No en todos los casos se obtuvieron las cinco muestras por color; en la Tabla 5.2.1 se presentan los factores considerados en este

trabajo así como el número de muestra de cada combinación y el porcentaje de cada suelo con base en el número de muestras total de cada sitio; cabe mencionar que el factor sitio no tiene réplicas. Esta característica (color del suelo) es un indicador de las diferencias fisicoquímicas entre los suelos, y puede ser de gran ayuda a la hora de tomar muestras en campo (Bautista-Zúñiga *et al.*, 2003; Bautista *et al.*, 2005a).

Las muestras de suelo seleccionadas fueron tamizadas (malla 10; 2 mm). De cada una de estas se tomaron submuestras para las determinaciones de pH y la concentración de carbono total en el suelo (C-total), C en biomasa microbiana del suelo (CBMS), N-total, N mineral (NO_3^- y NH_4^+). Otra submuestra de suelo fue utilizada para la determinación de respiración basal del suelo (RBS). En otra submuestra se determinó el contenido gravimétrico de agua.

Tabla 5.2.1. Diseño del trabajo con el número de muestras correspondiente a cada combinación de factores, con el aporte respectivo de cada suelo (%) con base en el número total de muestras colectadas en campo (30 muestras iniciales).

Zona	Sucesión (edad)	Color del suelo	No. muestras	Aporte por suelo (%)
Chicxulub	1 año	Café-rojizo	4	60
		Negro	4	35
	5 años	Café-rojizo	5	27
		Negro	5	59
	10 años	Café-rojizo	4	45
		Negro	4	45
	20 años	Café-rojizo	5	40
		Negro	5	40
	Maduro (~40 años)	Café-rojizo	5	65
		Negro	5	30
Xmatkuil	1 año	Café-rojizo	5	23
		Negro	5	67
	5 años	Café-rojizo	5	53
		Negro	5	23

	10 años	Café-rojizo	5	27	
		Negro	5	73	
	20 años	Café-rojizo	5	70	
		Negro	5	30	
	Maduro (~40 años)	Café-rojizo	5	37	
		Negro	5	60	
Hobonil	1 año	Café-rojizo	5	23	
		Negro	4	60	
	5 años	Café-rojizo	4	13	
		Negro	5	83	
	10 años	Café-rojizo	3	9	
		Negro	5	49	
	20 años	Café-rojizo	5	27	
		Negro	5	47	
	Maduro (~40 años)	Café-rojizo	-	-	
		Negro	5	73	
				137	

5.2.2. Análisis físico-químicos

El pH fue determinado en agua (relación 1:10); se pesaron 5 g de suelo (peso fresco) a los cuales se les agregó 50 ml de agua destilada, posteriormente se agitaron las muestras durante 30 minutos, se dejaron reposar por 10 minutos y se midió el pH con un potenciómetro (Anderson e Ingram, 1993). El contenido gravimétrico de agua se estimó secando 10 g de suelo a 105°C durante 24 h, u obtención de peso constante, (Anderson e Ingram, 1993) y aplicando la siguiente fórmula (1):

$$(1) \quad \text{Contenido gravimétrico de H}_2\text{O \%} = \frac{\text{Peso suelo húmedo} - \text{Peso suelo seco}}{\text{Peso suelo seco}} \times 100$$

La extracción del C en la biomasa microbiana del suelo (CBMS) fue determinada por el método fumigación-extracción (Vance *et al.*, 1987; utilizando una $k_c = 0,45$), pre-incubación. Se pesaron dos submuestras de suelo (10 g cada una), la primera fue fumigada con cloroformo (CHCl_3) durante 24 h, mientras que la segunda se dejó sin tratar; después de las 24 h a las muestra fumigadas y no fumigadas se le agregó 50 ml de sulfato de potasio (K_2SO_4 0,5 M), se agitó durante una hora y se filtraron a través de papel Whatman No. 42. La determinación de la concentración de C en cada extracto se realizó por combustión a 680°C y con un detector infrarrojo en un autoanalizador de C (TOC SHIMADZU 5005 A). El CBMS no fue corregido por la presencia de carbonatos, lo cual puede afectar la medición como se ha encontrado en otros suelos calcáreos (Perroni-Ventura *et al.*, 2010).

La determinación del C-total del suelo se realizó por medio del método de oxidación por combustión (900°C) y medido con un detector infrarrojo en un autoanalizador de C (SHIMADZU 5005A). Se tomó una muestra de 10 g de suelo, la cual fue pulverizada en un mortero, y luego tamizada por una malla de 100.

La concentración de N-total en el suelo se determinó mediante digestión ácida (Anderson e Ingram, 1993); se pesaron 2.5 g de suelo de cada muestra, los que se colocaron en un tubo digestor (250 ml de capacidad) y se agregaron 25 ml de ácido sulfúrico (H_2SO_4) concentrado, también se agregó 0.5 g de mezcla digestora (sulfato de sodio y sulfato de cobre) y se digirieron a 375°C durante 3 h. Después, se aforó cada muestra a 250 ml con agua destilada y su contenido fue filtrado en papel Whatman No. 1. Las concentraciones de N-NH_4^+ y de N-NO_3^- se determinaron por extracción con cloruro de potasio 2N (Robertson *et al.*, 1999); a 10 g de suelo de cada muestra se le agregaron 50 ml de KCl 2N y se agitaron durante 1 hora, después el extracto fue filtrado en papel Whatman No. 1. Las concentraciones de N-total, NO_3^- y NH_4^+ se determinaron por colorimetría (en un espectro de 660 nm) con análisis de flujo continuo en un Technicon Autoanalyzer II (Technicon Industrial Systems, 1977).

La determinación de RBS se realizó incubando 50 g de suelo (peso fresco), los cuales fueron colocados en cilindros de PVC (5 cm de diámetro y 10 cm de altura) y tapados en un extremo con tela organza; a cada submuestra de suelo se le agregó agua destilada hasta alcanzar su capacidad de campo, la cual fue previamente determinada por el

método del cilindro. Los tubos con suelo se colocaron dentro de frascos de vidrio (750 ml) junto con un recipiente que contenía 10 ml de hidróxido de sodio (NaOH 1N) como trampa para el CO₂ liberado, y se taparon herméticamente. El período de incubación fue de 70 días (en cada ocasión; lluvias y secas), en los días 1, 2, 3, 5, 7, 14, 21, 28, 35, 42, 50, 56, 63 y 70 la trampa de NaOH fue removida y sustituida por otra nueva. A cada trampa de NaOH retirada del frasco de incubación se le agregó cloruro de bario (BaCl₂ 1N) para detener la fijación del CO₂ del aire y posteriormente se tituló con ácido clorhídrico (HCl 1N), utilizando como indicador fenolftaleína. Los cálculos del CO₂ atrapado se obtuvieron aplicando la siguiente fórmula:

$$(2) \quad C\text{-CO}_2 = [(H \times HB) - (H \times HM)] \times 6 / t \times p$$

Donde, H es la normalidad del HCl, HB el volumen de HCl utilizado para titular el blanco, HM el volumen de HCl utilizado en la titulación de la muestra, 6 es el peso equivalente del C para transformar éstos a miligramos, t es el tiempo en días, y p es el peso seco del suelo (Coleman *et al.*, 2004).

Se determinó el cociente metabólico (qCO₂) o tasa respiratoria específica que nos indica la respiración de la comunidad microbiana por unidad de biomasa microbiana (Anderson, 2003; Anderson y Domsch, 1993). Este cociente se obtuvo con los datos de C-CO₂ acumulado hasta el final de la incubación (mg g⁻¹ suelo) entre el CBMS pre-incubación (mg g⁻¹ suelo).

5.2.3. Análisis estadísticos

El análisis de los datos se realizó en el programa R (R Development Core Team, 2008). Primero se realizaron pruebas para comprobar la normalidad de los datos y la homogeneidad de varianza con las pruebas estadísticas de Shapiro-Wilk y Levene, respectivamente (Zar, 1999). Cuando los datos con las transformaciones no cumplieron con los supuestos de normalidad o de homogeneidad de varianza, se analizaron mediante procedimientos no paramétricos.

Para probar el efecto de la estación de muestreo (estación seca y estación de lluvias), la zona (seca, mésica y húmeda), la sucesión (edad del bosque) y el tipo de suelo (alto y bajo contenido de materia orgánica), se realizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (*análisis de varianza por rangos*); cuando se comprobó la existencia de efecto (*i.e.*, $p < 0,05$) se aplicó una prueba de comparación múltiple para saber en cuales de los pares de tratamientos estaban las diferencias; dicha prueba consiste en obtener las diferencias entre pares de grupos y si éstas son mayores a un valor crítico se consideran estadísticamente diferentes con una probabilidad dada (en este caso fue 0,05) (Siegel y Castellan, 1988). Estos análisis se aplicaron tanto a los datos de RBS como al resto de las variables medidas.

Por último, se exploró la existencia de alguna correlación significativa entre las variables mediante el test de rangos de Spearman (Zar, 1999).

6. RESULTADOS

6.1. Concentración de C y N

En esta sección se presentan los datos obtenidos de las concentraciones de C-total, N-total, relación C:N y CBMS, en los BTES estudiados, analizando su variación por estación del año, zona, sucesión y tipo de suelo. En el Anexo I se presentan los valores para cada bosque.

6.1.1. Carbono total en el suelo (C-total)

La concentración de C-total en el suelo no fue afectada por la temporada de muestreo ($\chi^2=0,0019$, $P=0,965$) (Figura 6.1.1a), pero sí varió significativamente entre zonas de precipitación ($\chi^2=151,6$, $P<0,001$), disminuyendo en la zona de mayor humedad (Chicxulub vs. Xmatkuil, $Q_{0,05,3}=27,31$; Chicxulub vs. Hobonil, $Q_{0,05,3}=28,61$; Hobonil vs. Xmatkuil, $Q_{0,05,3}=27,91$) (Figura 6.1.1b). La concentración de C también varió con la sucesión ecológica ($\chi^2=15,3$, $P=0,004$), siendo mayor en los BTESs de 10 años, 20 años y maduro, en comparación con los bosques de 5 años (5 años vs. 10 años, $Q_{0,05,5}=42,03$; 5 años vs. 20 años, $Q_{0,05,5}=40,71$; 5 años vs. Maduro, $Q_{0,05,5}=42,70$), mientras que los bosques con un año constituyeron un grupo de valores intermedio que no difirió de los anteriores (Figura 6.1.1c). Esta concentración, como era esperado, fue mayor en los suelos negros que en los color café-rojizos, debido al mayor contenido de materia orgánica en los suelos negros ($\chi^2=25,7$, $P<0,001$).

6.1.2. Nitrógeno total en el suelo (N-total)

La concentración de N-total en el suelo fue afectada por la temporada de muestreo, la zona y el tipo de suelo ($\chi^2=3,9$, $P=0,048$; $\chi^2=138,5$, $P<0,001$; $\chi^2=38,5$, $P<0,001$, respectivamente) (Figura 6.1.2). Fue mayor en suelos colectados durante la estación de secas que en suelos de lluvias (Figura 6.1.2a). Al igual que la concentración de C-total, la concentración de N-total disminuyó conforme aumentó la humedad, hacia el sur del estado (Chicxulub vs. Xmatkuil, $Q_{0,05,3}=27,33$; Chicxulub vs. Hobonil, $Q_{0,05,3}=28,64$; Xmatkuil vs.

Hobonil, $Q_{0.05,3}=28,02$) (Figura 6.1.2c); y fue mayor en los suelos negros que en los café-rojizo (Figura 6.1.2d). Finalmente, no se comprobó la existencia de efectos de la sucesión sobre la concentración de N-total en el suelo de los bosques estudiados ($\chi^2=3,0$, $P=0,565$) (Figura 6.1.2c).

6.1.3. Relación C:N

La relación C:N en el suelo varió entre estaciones de muestreo ($\chi^2=18,2$, $P<0,001$), entre zonas ($\chi^2=22,8$, $P<0,001$), durante la sucesión secundaria ($\chi^2=18,5$, $P<0,001$) y entre suelos (Figura 6.1.3); fue mayor en la estación de lluvias que en la de secas, al igual que en la zona de Hobonil más que en las zonas secas (Hobonil vs. Chicxulub, $Q_{0.05,3}=28,60$; Hobonil vs. Xmatkuil, $Q_{0.05,3}=27,90$); la relación fue mayor en el bosque maduro que al comienzo de la sucesión (bosques con 1 y 5 años) (Maduro vs. 1 año, $Q_{0.05,5}=43,28$; Maduro vs. 5 años, $Q_{0.05,5}=42,54$), e incrementó en los suelos negros en comparación con los café-rojizos ($\chi^2=18,5$, $P<0,001$).

6.1.4. Carbono en la biomasa microbiana del suelo (CBMS)

La concentración de CBMS fue mayor en las muestras provenientes de la temporada de secas que en las de lluvias ($\chi^2=50,1$, $P<0,001$) (Figura 6.1.4a). Los suelos provenientes de la zona de Chicxulub presentaron valores de concentración tres veces mayores que los de la zona húmeda (Hobonil), mientras que los valores de los suelos de Xmatkuil fueron intermedios a los dos grupos anteriores ($\chi^2=110,9$, $P<0,001$) (Chicxulub vs. Xmatkuil, $Q_{0.05,3}=27,01$; Chicxulub vs. Hobonil, $Q_{0.05,3}=28,39$; Hobonil vs. Xmatkuil, $Q_{0.05,3}=27,54$) (Figura 6.1.4b). En contraste, el tiempo de sucesión ecológica (*i.e.*, la cronosecuencia) no afectó la concentración de CBMS ($\chi^2=1,7$, $P=0,786$) (Figura 6.1.4c), pero los suelos negros duplicaron la magnitud del CBMS en los suelos café-rojizos ($\chi^2=5,0$, $P=0,025$) (Figura 6.1.4d).

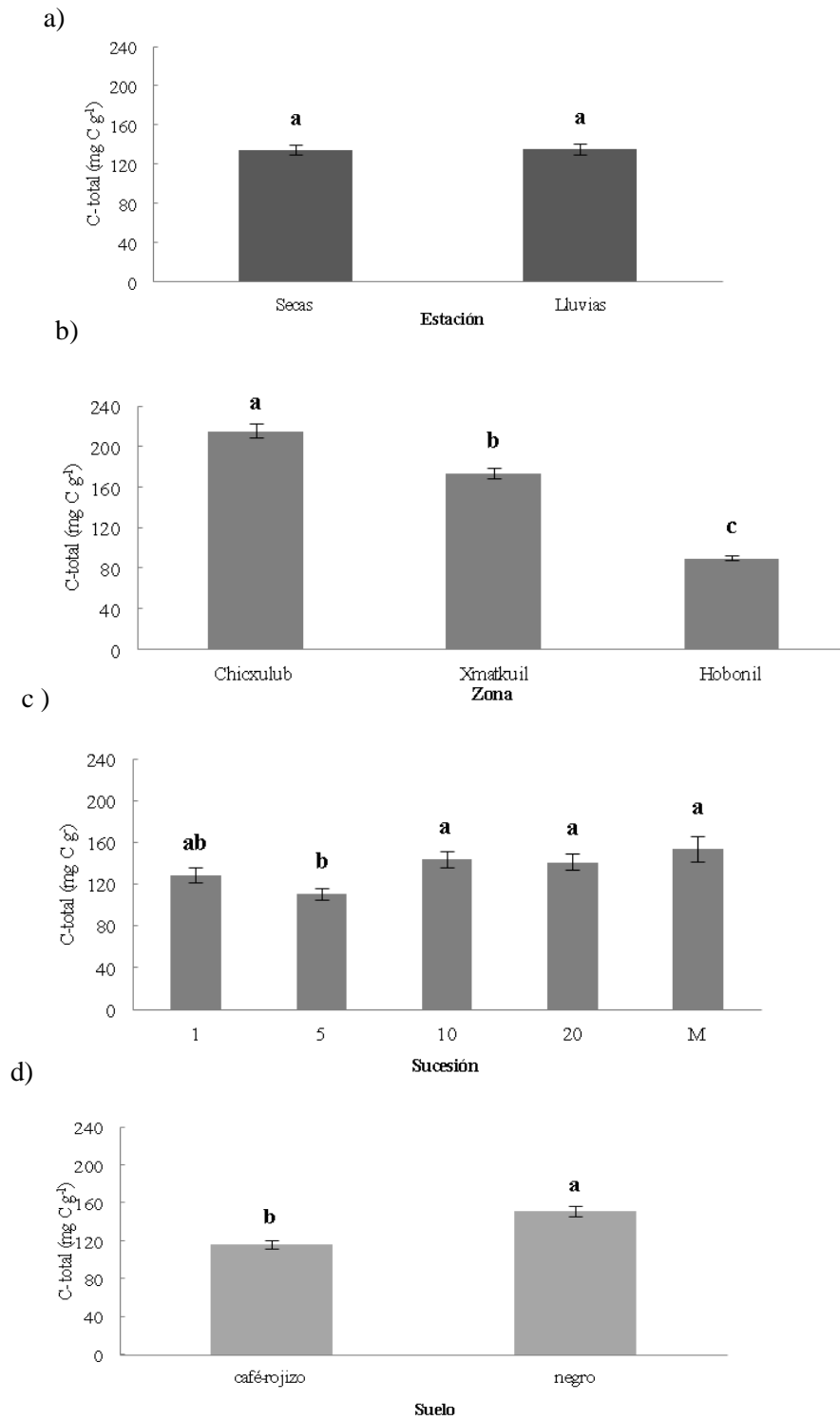


Figura 6.1.1. Concentración de carbono total (C-total) en el suelo de bosques tropicales estacionalmente secos de Yucatán. Se presenta su variación en función de la zona (a); la zona (Chicxulub, zona seca; Xmatkuil, zona mésica; Hobonil, zona húmeda) (b); el tiempo de sucesión secundaria (en años; M, bosque maduro o de referencia) (c); el color del suelo (d). Letras distintas indican diferencias significativas.

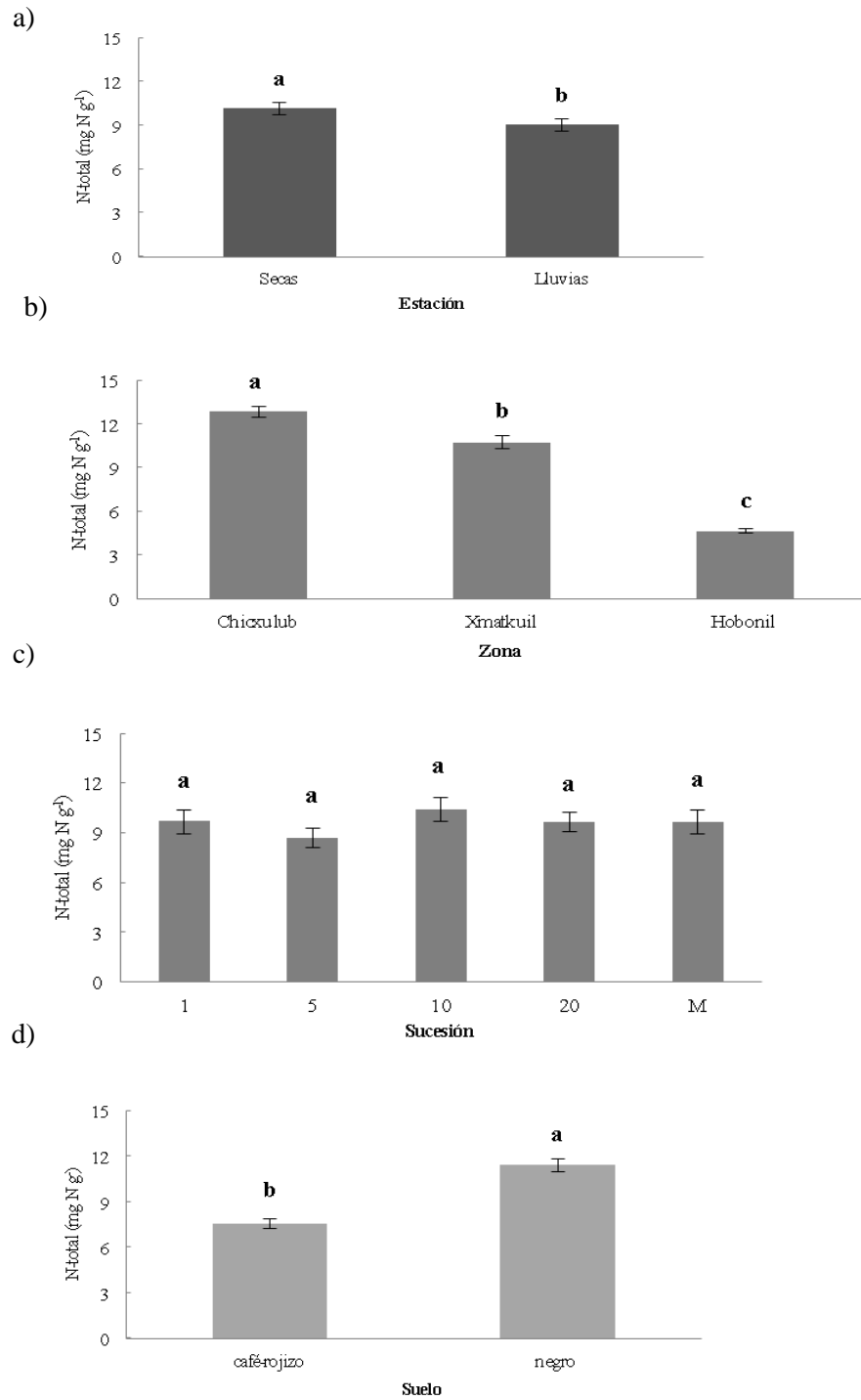


Figura 6.1.2. Concentración de nitrógeno total (N-total) en el suelo de bosques tropicales estacionalmente secos de Yucatán. Se presenta su variación en función de la estación (a); la zona (Chicxulub, zona seca; Xmatkuil, zona mésica; Hobonil, zona húmeda) (b); el tiempo de sucesión secundaria (en años; M, bosque maduro o de referencia) (c); el color del suelo (d). Letras distintas indican diferencias significativas.

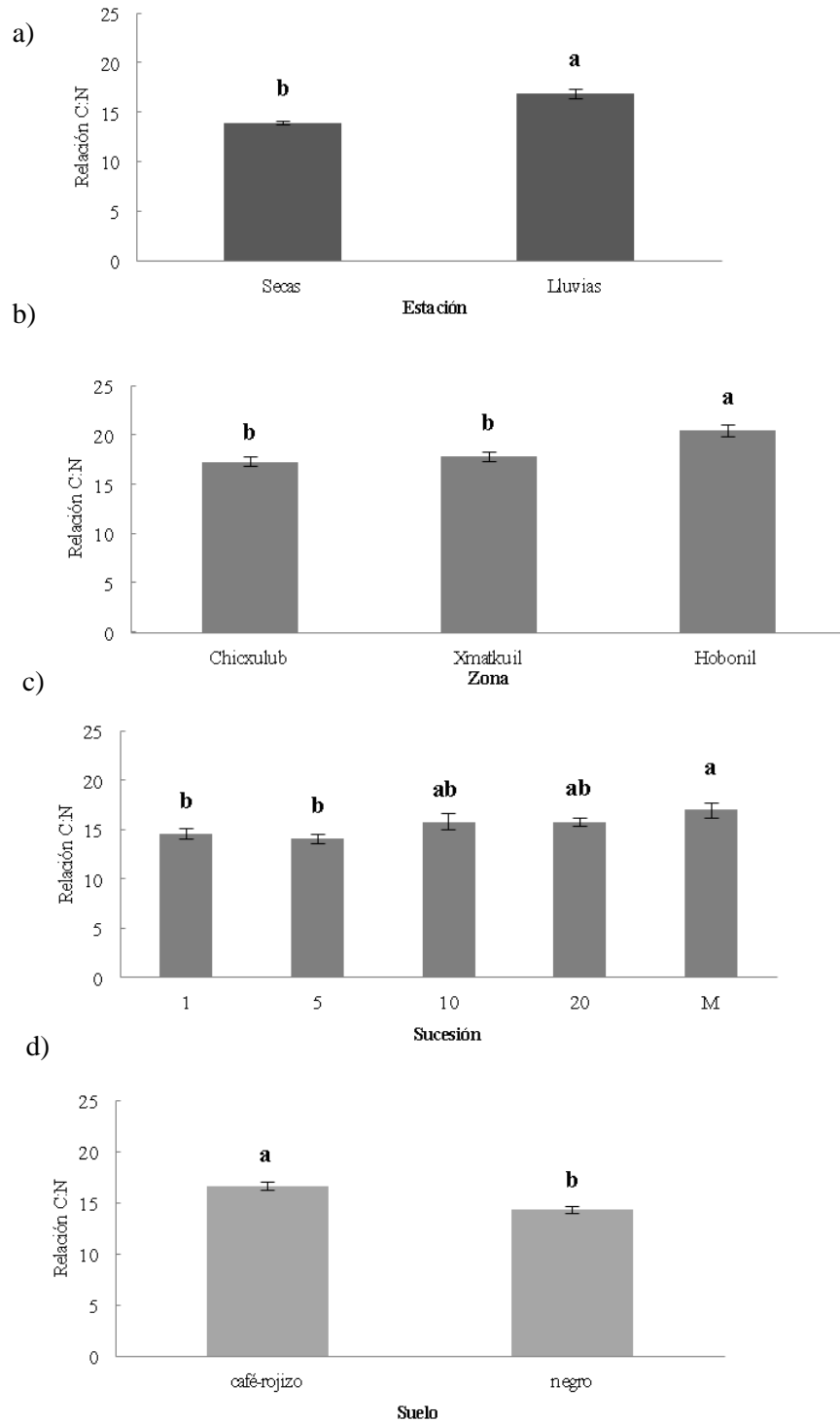


Figura 6.1.3. Relación C:N en el suelo de bosques tropicales estacionalmente secos de Yucatán. Se presenta su variación en función de la estación (a); la zona (Chicxulub, zona seca; Xmatkuil, zona mésica; Hobonil, zona húmeda) (b); el tiempo de sucesión secundaria (en años; M, bosque maduro o de referencia) (c); el color del suelo (d). Letras distintas indican diferencias significativas.

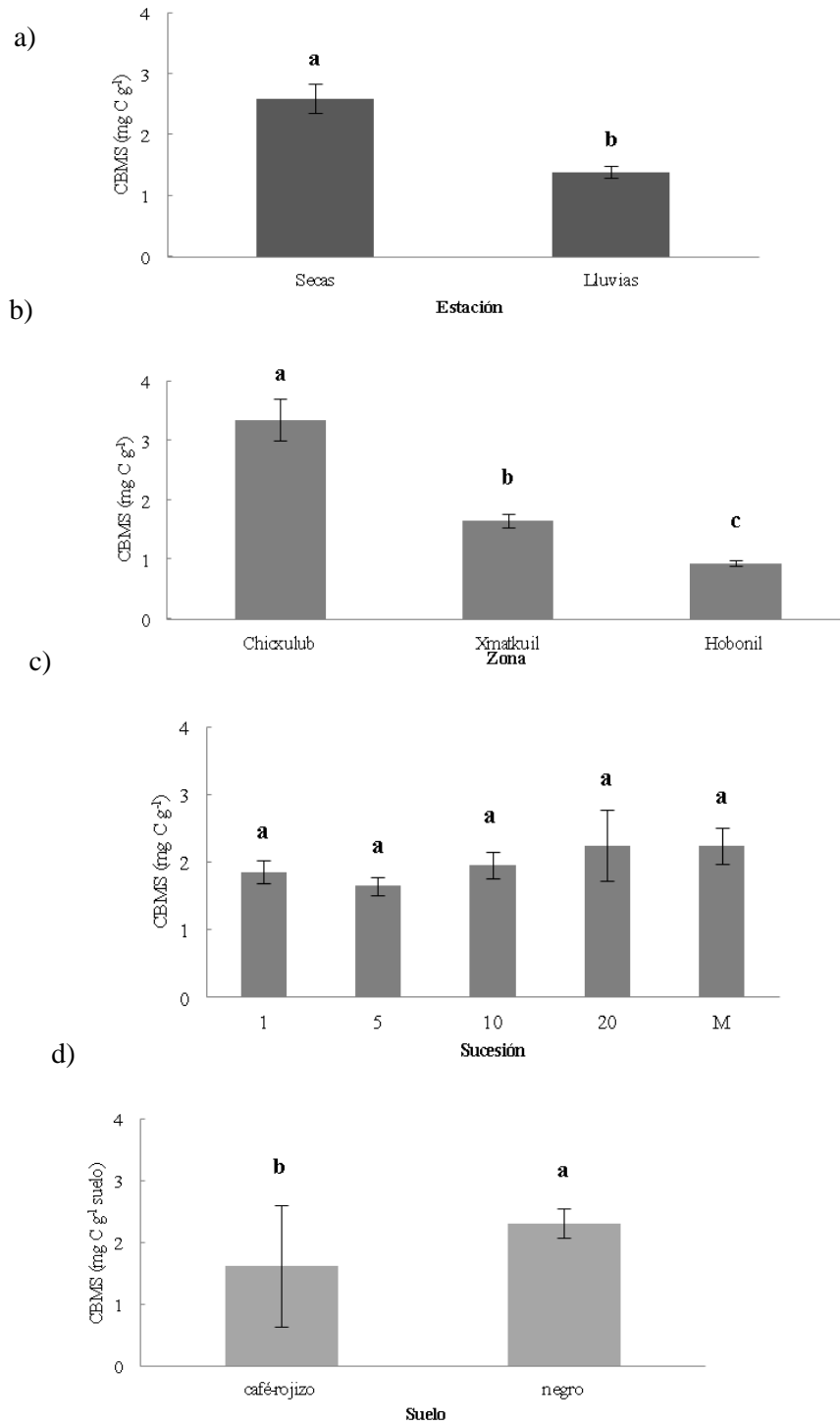


Figura 6.1.4. Concentración de carbono en la biomasa microbiana del suelo (CBMS) en bosques tropicales estacionalmente secos de Yucatán. Se presenta su variación en función de la estación (a); la zona (Chicxulub, zona seca; Xmatkuil, zona mésica; Hobonil, zona húmeda) (b); el tiempo de sucesión secundaria (en años; M, bosque maduro o de referencia) (c); el color del suelo (d). Letras distintas indican diferencias significativas.

6.2. Nitrógeno inorgánico

6.2.1. Nitrato (NO_3^-)

La concentración de NO_3^- en el suelo fue afectada por la temporada de muestreo, varió debido a la zona de precipitación y con la sucesión ecológica ($\chi^2=106,9$, $P<0,001$; $\chi^2=11,8$, $P=0,003$; $\chi^2=17,9$, $P=0,001$, respectivamente) (Figura 6.2.1). Estacionalmente, la concentración de NO_3^- fue mayor en los suelos colectados en la estación de lluvias, con valores medios poco más del doble de la concentración observada en la temporada seca (Figura 6.2.1a). La concentración disminuyó de la zona seca a la zona húmeda (Chicxulub vs. Xmatkuil, $Q_{0,05,3}=27,39$; Chicxulub vs. Hobonil, $Q_{0,05,3}=28,55$) (Figura 6.2.1b). La concentración de nitrato se incrementó con el tiempo de sucesión, con los valores más altos en bosques Maduros y de 20 años (1 año vs. 10 años, $Q_{0,05,5}=42,94$; 1 año vs. 20 años, $Q_{0,05,5}=41,64$; 1 año vs. Maduro, $Q_{0,05,5}=43,60$). El suelo de color negro presentó la mayor concentración de NO_3^- en comparación con el suelo de color café-rojizo ($\chi^2=14,1$, $P<0,001$) (Figura 6.2.1d).

6.2.2. Amonio (NH_4^+)

La concentración de NH_4^+ fue afectada por la temporada de muestreo y por el tipo de suelo ($\chi^2=179,6$, $P<0,001$; $\chi^2=10,1$, $P=0,0013$), pero no varió entre zonas ni con la sucesión ecológica (Figura 6.2.2). Los suelos de la estación de lluvias tuvieron una concentración de NH_4^+ casi cinco veces mayor a aquella de secas (Figura 6.2.2a). La concentración de NH_4^+ fue mayor en suelos negros en contraste con la de los suelos color café-rojizo (Figura 6.2.2d).

6.2.3. Relación $NO_3:NH_4$

La relación $NO_3:NH_4$ en el suelo varió entre temporadas de muestreo ($\chi^2=67,5$, $P<0,001$), entre zonas ($\chi^2=9,8$, $P=0,0076$) y durante la sucesión ($\chi^2=14,9$, $P=0,0048$) (Figura 6.2.3). Los suelos colectados en la estación seca presentaron una mayor relación $NO_3:NH_4$ que los colectados en la estación de lluvias (Figura 6.2.3a). La zona seca y la húmeda presentaron los mayores valores de la relación $NO_3:NH_4$ (Xmatkuil vs. Chicxulub, $Q_{0,05,3}=27,39$; Xmatkuil vs. Hobonil, $Q_{0,05,3}=27,99$) (Figura 6.2.3b). La relación $NO_3:NH_4$ aumentó con la sucesión ecológica, siendo mayor en bosques Maduros y menor en los bosques de 1 año (1 año vs. Maduro, $Q_{0,05,5}=43,60$) (Figura 6.2.3c).

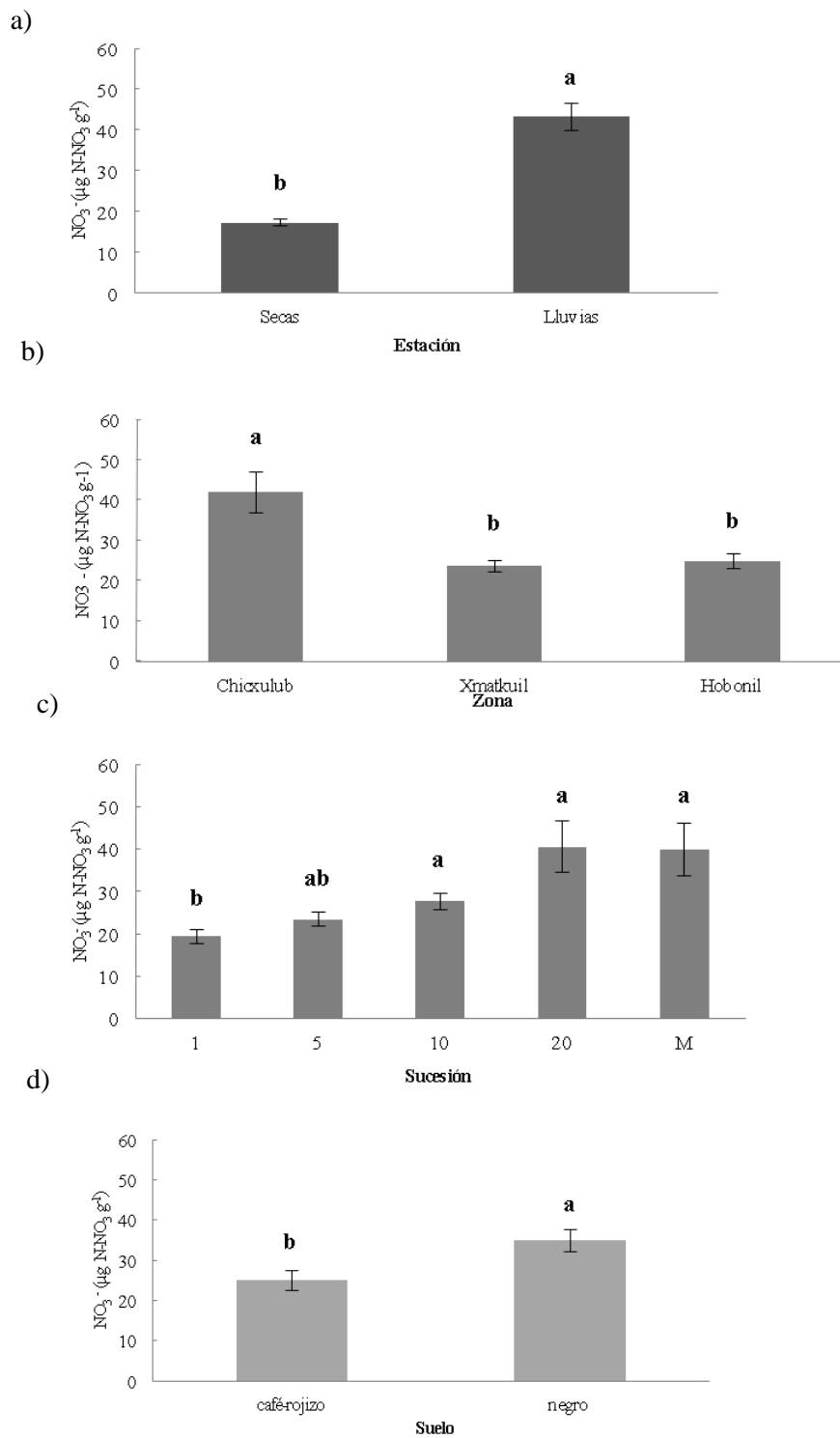


Figura 6.2.1. Concentración de nitrato (NO_3^-) en el suelo de bosques tropicales estacionalmente secos de Yucatán. Se presenta su variación en función de la estación (a); la zona (Chicxulub, zona seca; Xmatkuil, zona méstica; Hobonil, zona húmeda) (b); el tiempo de sucesión secundaria (en años; M, bosque maduro o de referencia) (c); el color del suelo (d). Letras distintas indican diferencias significativas.

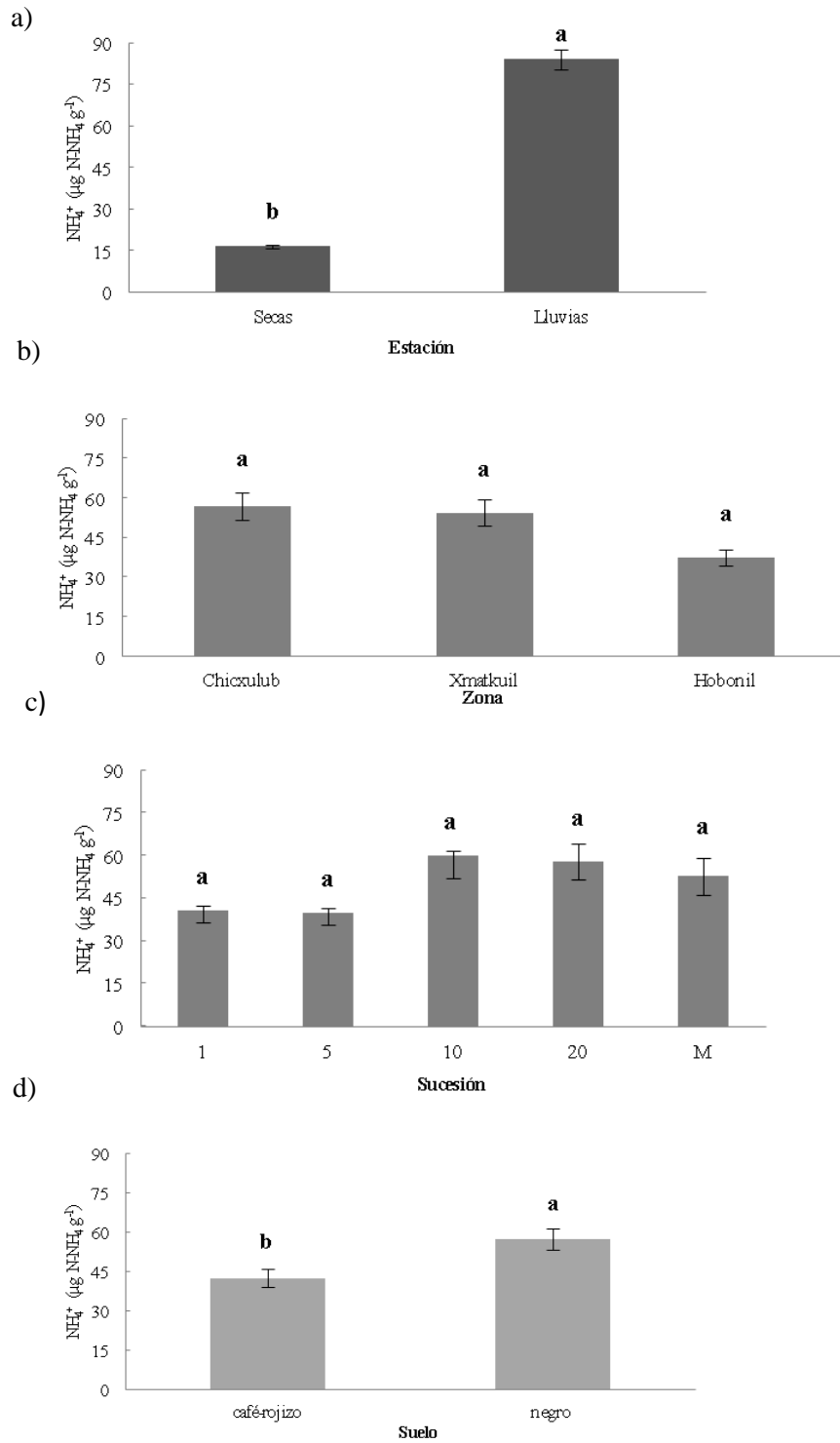


Figura 6.2.2. Concentración de amonio (NH₄⁺) en el suelo de bosques tropicales estacionalmente secos de Yucatán. Se presenta su variación en función de la estación (a); la zona (Chicxulub, zona seca; Xmatkuil, zona mélica; Hobonil, zona húmeda) (b); el tiempo de sucesión secundaria (en años; M, bosque maduro o de referencia) (c); el color del suelo (d). Letras distintas indican diferencias significativas.

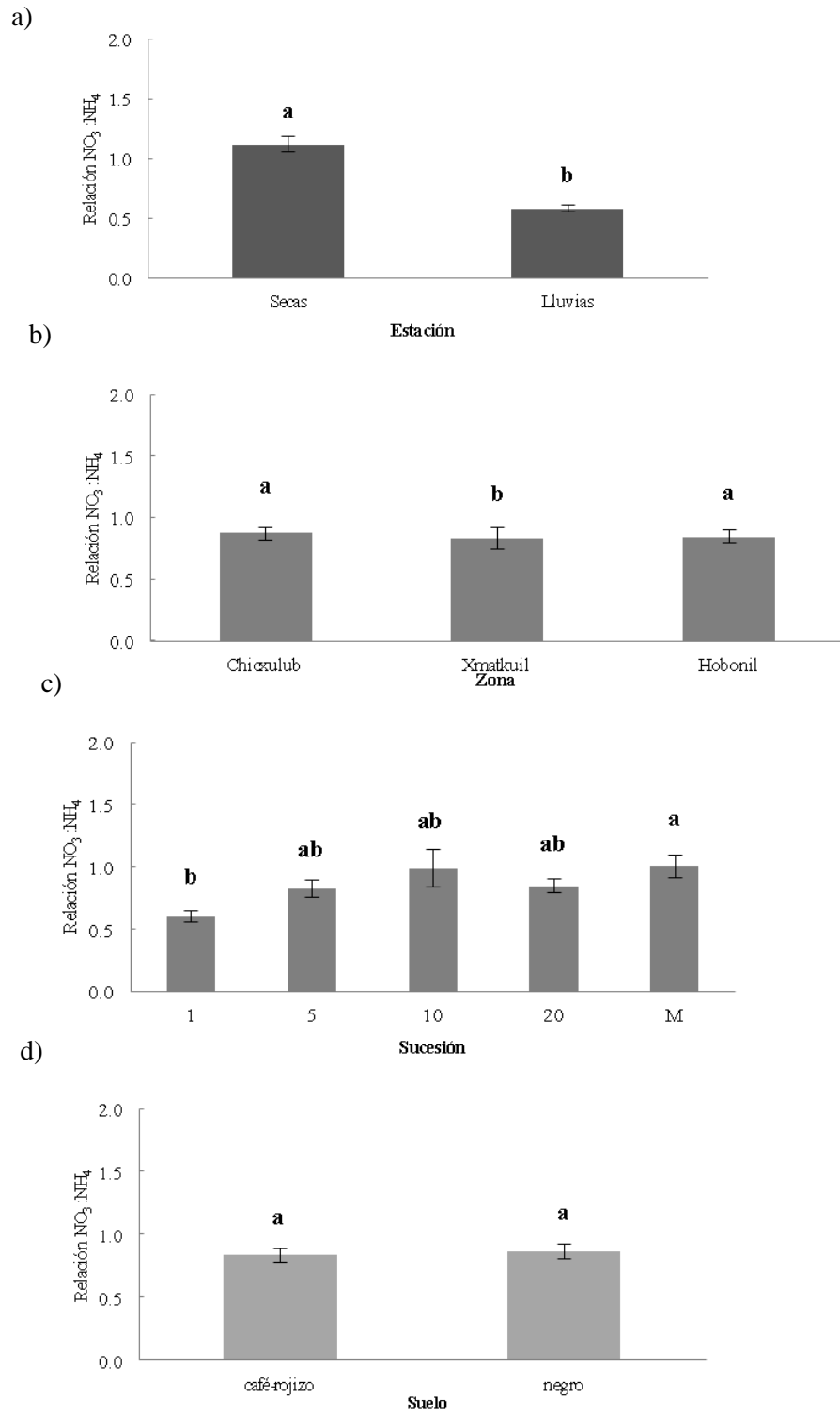


Figura 6.2.3. Relación $\text{NO}_3:\text{NH}_4$ en el suelo de bosques tropicales estacionalmente secos de Yucatán. Se presenta su variación en función de la estación (a); la zona (Chicxulub, zona seca; Xmatkuil, zona métrica; Hobonil, zona húmeda) (b); el tiempo de sucesión secundaria (en años; M, bosque maduro o de referencia) (c); el color del suelo (d). Letras distintas indican diferencias significativas.

6.3. Respiración basal del suelo (RBS)

En la Figura 6.3.1 se presenta el comportamiento de la RBS (o evolución de CO₂) a lo largo del periodo de incubación (70 días), para las muestras tomadas en la temporada de secas, mientras que la evolución de CO₂ correspondiente a las muestras de lluvias se presenta en la Figura 6.3.2. Se observa que el comportamiento de la evolución de CO₂ entre estaciones fue diferente, ya que en las muestras de secas se presentó un pico en la producción de CO₂ entre el día dos y el tres, y un segundo pico de menor dimensión en el día 28. Durante la evolución de CO₂, en las muestras provenientes de la temporada de lluvias, se presentó un aumento en el día tres parecido a lo ocurrido con las muestras de secas pero sin ser tan alta la respuesta, y posteriormente disminuyó siendo más variable el comportamiento entre tratamientos en comparación con la temporada seca. En general, los suelos de color negro presentaron mayor liberación de con respecto a los suelos café-rojizo.

Estadísticamente, la RBS acumulada en los 70 días de incubación no varió entre estaciones, pero sí entre zonas, con la sucesión y entre tipos de suelos ($\chi^2=39,5$, $P<0,001$; $\chi^2=12,9$, $P=0,0117$; $\chi^2=48,7$, $P<0,001$; respectivamente). Entre zonas, el valor de la RBS acumulada en 70 días de incubación disminuyó de manera inversa al gradiente de humedad, con la mayor respiración en suelos de Chicxulub, la zona seca (Chicxulub vs. Xmatkuil, $Q_{0.05,3}=27,41$; Chicxulub vs. Hobonil, $Q_{0.05,3}=28,63$; Hobonil vs. Xmatkuil, $Q_{0.05,3}=27,92$) (Figura 6.3.3b). La RBS acumulada fue menor en los primeros 5 años de la sucesión y mayor luego de 20 años de sucesión (5 años vs. 20 años, $Q_{0.05,5}=40,86$) (Figura 6.3.3c). Fue en los suelos color negro en los que se presentó la mayor respiración basal más que en los suelos café-rojizos (Figura 6.3.3d).

6.4. Cociente metabólico (qCO₂)

El qCO₂ fue afectado por la temporada de muestreo ($\chi^2=52,1$, $P<0,001$) y la zona ($\chi^2=71,2$, $P<0,001$). El cociente metabólico fue mayor en el suelo colectado en la temporada de lluvias que en suelos colectados durante la estación seca (Figura 6.4a). El qCO₂ fue mayor en la zona métrica de Xmatkuil y menor en la zona seca Chicxulub (Chicxulub vs. Xmatkuil, $Q_{0.05,3}=27,01$; Chicxulub vs. Hobonil, $Q_{0.05,3}=28,39$) (Figura 6.4b). El cociente no varió con la sucesión ni con el color del suelo (Figura 6.3.2c y Figura 6.4d).

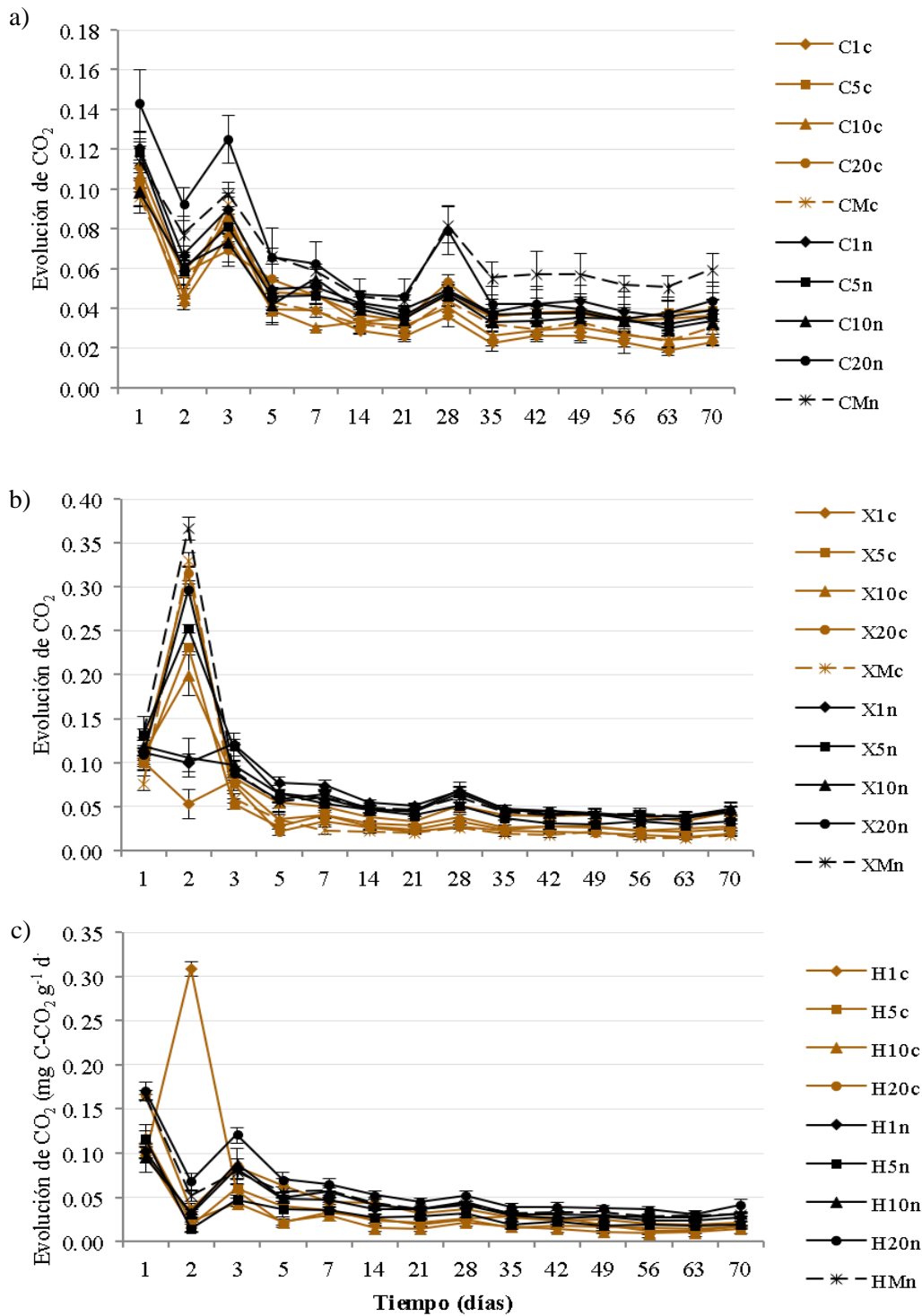


Figura 6.3.1. Evolución de CO₂ (mg C-CO₂ g⁻¹ suelo d⁻¹) del suelo durante los 70 días de incubación en bosques tropicales estacionalmente secos de Yucatán, correspondiente a la temporada de secas. Se presenta por zona Chicxulub (a), Xmatkuil (b) y Hobonil (c), el tiempo de sucesión secundaria (en años; M, bosque maduro o de referencia) y el suelo (n-negro y c-café-rojizo).

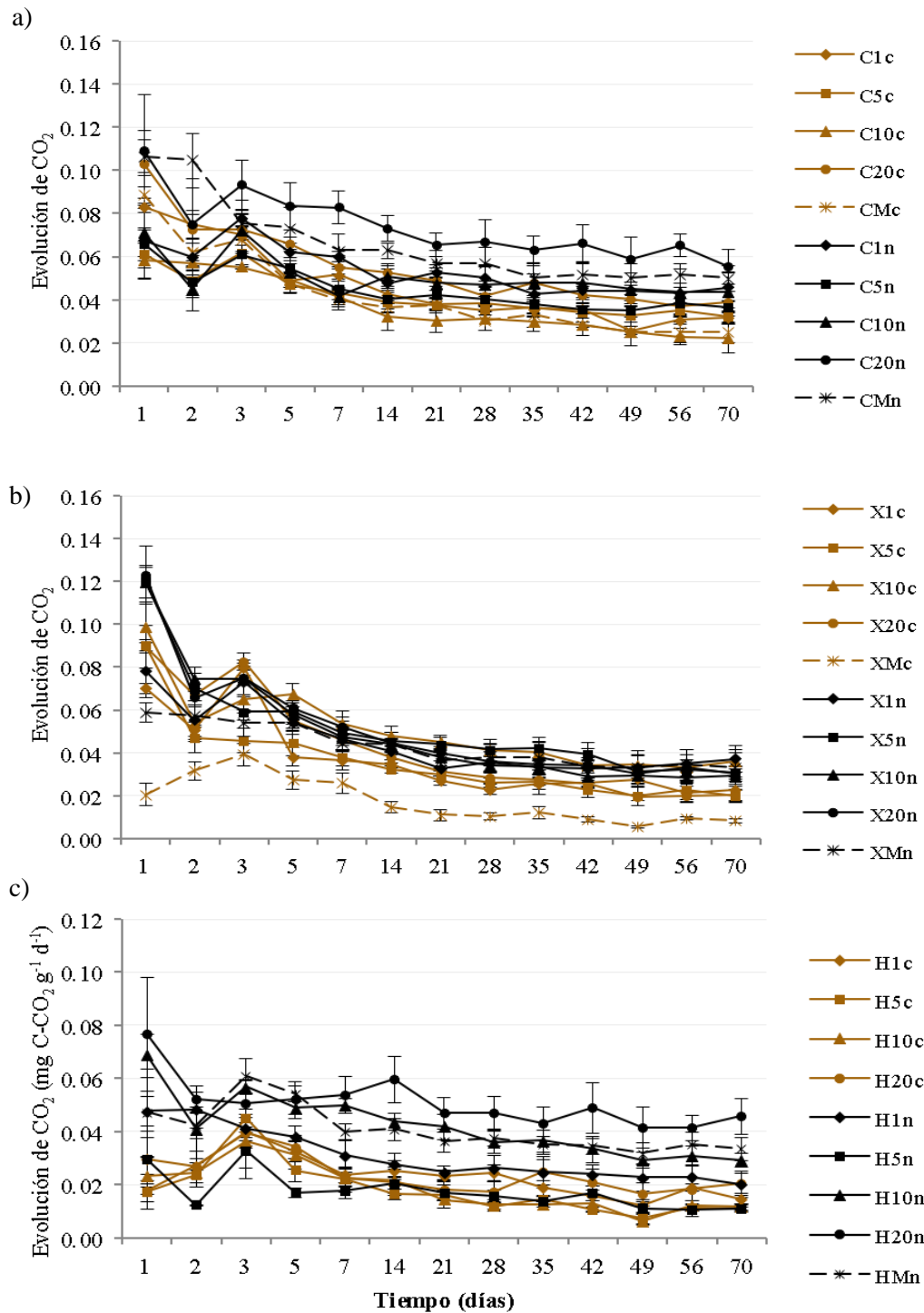


Figura 6.3.2. Evolución de CO₂ (mg C-CO₂ g⁻¹ suelo d⁻¹) del suelo durante los 70 días de incubación en bosques tropicales estacionalmente secos de Yucatán, correspondiente a la temporada de lluvias. Se presenta por zona Chicxulub (a), Xmatkuil (b) y Hobonil (c), el tiempo de sucesión secundaria (en años; M, bosque maduro) y el suelo (n-negro y c-café-rojizo).

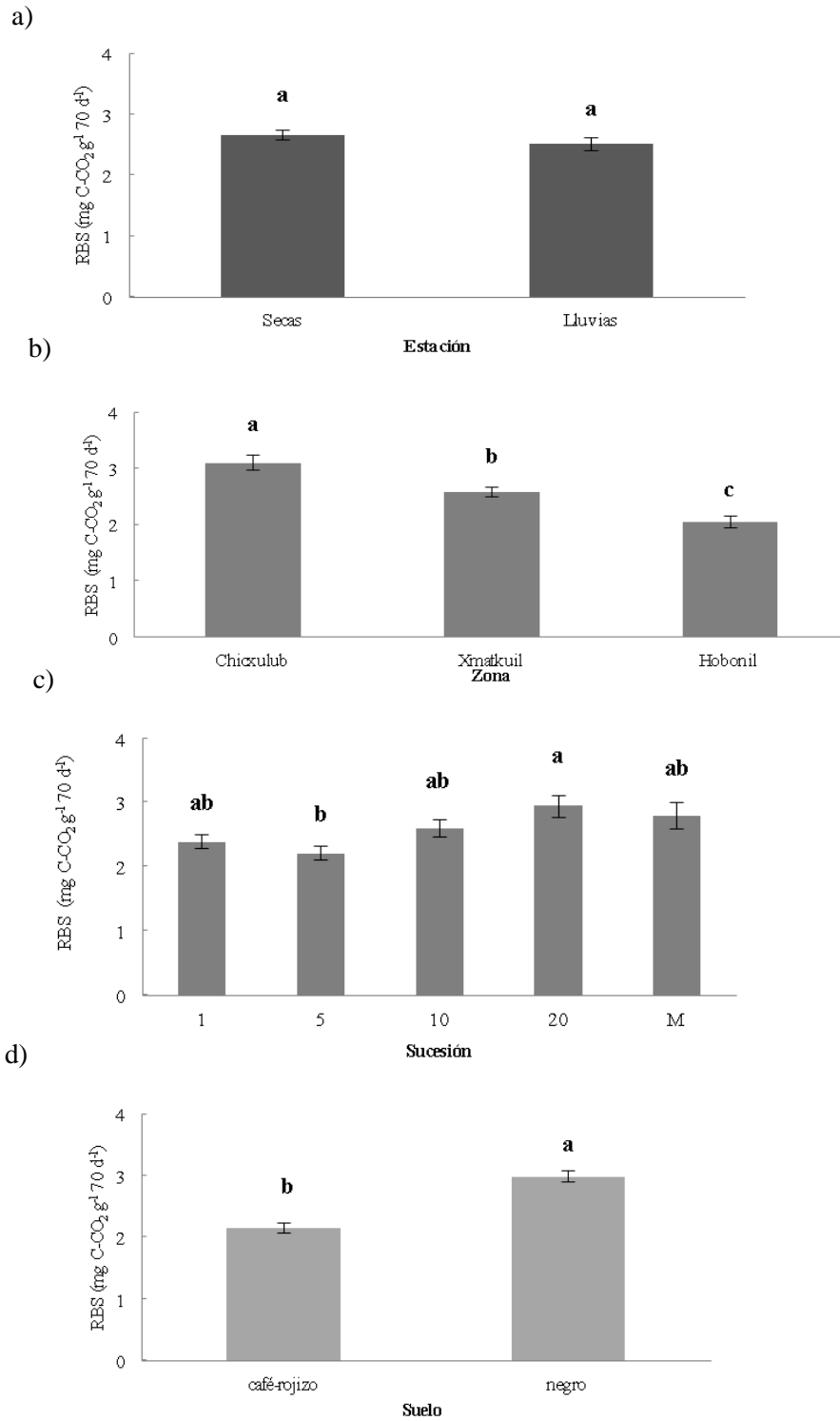


Figura 6.3.3. Respiración basal del suelo (RBS) acumulada en 70 días de incubación en bosques tropicales estacionalmente secos de Yucatán. Se presenta su variación en función de la estación (a); la zona (Chicxulub, zona seca; Xmatkuil, zona méscica; Hobonil, zona húmeda) (b); el tiempo de sucesión secundaria (en años; M, bosque maduro o de referencia) (c); el color del suelo (d). Letras distintas indican diferencias significativas.

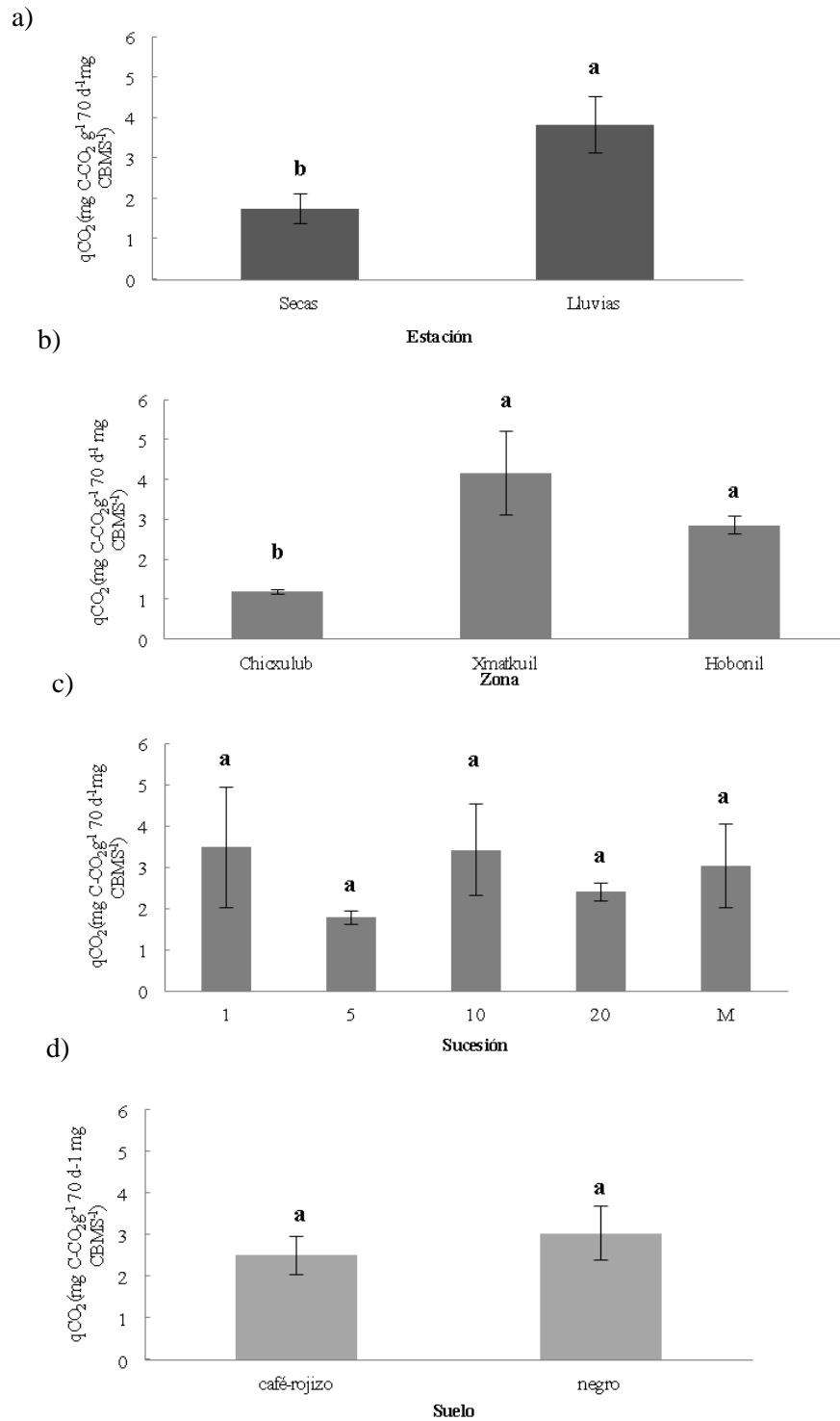


Figura 6.4. Cociente metabólico (qCO_2 , RBS/CBMS) en el suelo de bosques tropicales estacionalmente secos de Yucatán. Se presenta su variación en función de la estación (a); la zona (Chicxulub, zona seca; Xmatkuil, zona mésica; Hobonil, zona húmeda) (b); el tiempo de sucesión secundaria (en años; M, bosque maduro o de referencia) (c); el color del suelo (d). Letras distintas indican diferencias significativas.

6.5. Relación entre variables

En esta sección se presentan los datos en dos partes; en la primera se exploran las relaciones entre las concentraciones de bioelementos, mientras en la segunda se exploran las relaciones de los flujos con la concentración de bioelementos.

La mayoría de las concentraciones de los bioelementos mostraron relaciones positivas en la correlación por intervalos de Spearman (Tabla 6.5.1). Se presentaron correlaciones significativas entre la concentración de C-total y las otras variables (N-total, NO_3^- , NH_4^+ y CBMS), pero la relación con el N-total y el CBMS fue mayor que con el resto, con valores de r_s mayores a 0.6. En el caso de la concentración de N-total, este se correlacionó positivamente con el N inorgánico y el CBMS, presentando el coeficiente de correlación más alto con el CBMS. La parte mineral del N mostró una alta correlación positiva entre sí, reflejando la fuerte relación que hay entre el nitrato y el amonio.

Tabla 6.5.1. Coeficiente de correlación de Spearman (r_s) entre las concentraciones de bioelementos en el suelo.

	C-total	N-total	NO_3^-	NH_4^+
N-total	0.910***			
NO_3^-	0.400***	0.288***		
NH_4^+	0.292***	0.162**	0.781***	
CBMS	0.642***	0.664***	-0.001	-0.192

Nivel de significancia: ** <0.001, *** <0.001

La relación entre los flujos y los bioelementos mostraron también fuertes relaciones (Tabla 6.5.2). La respiración basal del suelo presentó una alta correlación positiva con el C-total, N-total y el CBMS, como se esperaba. Finalmente, en el caso del cociente metabólico, este presentó una correlación positiva baja con la relación C:N.

Tabla 6.5.2. Coeficiente de correlación de Spearman (r_s) entre la respiración basal del suelo y el coeficiente metabólico, con las concentraciones de bioelementos y la relación carbono:nitrógeno en el suelo.

	RBS	qCO ₂
C-total	0.725***	-0.298
N-total	0.682***	-0.344
C:N	-0.280	0.246***
CBMS	0.558***	-

Nivel de significancia: *** <0.001

7. DISCUSIÓN

La fracción activa de la materia orgánica está constituida por el mantillo, la materia orgánica particulada, la biomasa microbiana, polisacáridos y otras sustancias no húmicas (Stevenson, 1994; Brady y Weil, 2008). En éste trabajo nos concentramos en la biomasa microbiana y en la respiración basal del suelo como un indicador de la dinámica de la MOS a corto plazo (Singh y Gupta, 1977) y otras variables relacionadas con estos componentes de la MOS, así como en el contenido de C-total del suelo.

Los valores obtenidos en el presente trabajo en la concentración de C-total del suelo, fueron comparables con los reportados en la literatura para otros BTES del estado de Yucatán, en un intervalo que va de 142 a 242 mg C g⁻¹ (Häfele, 2008; Cuevas-Corona, 2010). Si bien en éste trabajo no se cuantificó el carbono inorgánico del suelo (CIS), se tomó información de Roa-Fuentes (datos no publicados), en donde obtuvieron que los suelos de la zona de Chicxulub presentan 24,01% de CIS, para la zona de Xmatkuil obtuvieron dos datos, 2,98 % (suelos rojizos) y 17,70 % (suelos oscuros), y para la zona de Hobonil 2.37 % de CIS. Con estos datos se hicieron los ajustes al C-total del suelo y se obtuvo un estimado del COS, con valores promedio que van de 48 a 198 mg g⁻¹; aún con este ajuste el CO estimado fue mayor a los reportados en otros BTES, en donde se reporta valores de 30-34 mg g⁻¹ (García-Oliva *et al.*, 2003), 16,3-25,4 mg g⁻¹ (Jaramillo *et al.*, 2003) y 40-60 mg g⁻¹ (Saynes *et al.*, 2005) de CO; pero caen en el mismo rango que el reportado por Campo y Vázquez-Yanez en 2004 (118-229 mg g⁻¹). Estos resultados se relacionan con lo reportado por Balbontín y colaboradores (2009), en donde indican que estos bosques en el estado se desarrollan sobre suelos con las mayores densidades de C en el país. Los suelos de la Península de Yucatán se caracterizan por tener carbonato de calcio lo cual promueve la estabilidad del suelo (Bautista *et al.*, 2005a), esta condición junto con la limitación de agua disponible provoca la acumulación de MOS.

En cuanto a la concentración de N-total, los valores obtenidos de entre 2,69 y 18,47 mg N/g también son comparables con los reportados; para otros BTES del estado de Yucatán se han obtenido valores de 3,38 a 23 mg g⁻¹ (Ceccon *et al.*, 2002; Solís y Campo, 2004), y algunos otros más altos de 11,9 a 23,0 para BTES del norte del estado y suelos rojizos cercanos a Mérida (Campo y Vázquez-Yanes, 2004; Vázquez-Murrieta *et al.*, 2009).

En otros BTES del país, de Jalisco y Morelos, los valores del presente trabajo resultaron ser seis veces mayores (de 1,2 a 3,4 mg N g⁻¹; García-Oliva *et al.*, 2003; Jaramillo *et al.*, 2003; Saynes *et al.*, 2004; Montaña *et al.*, 2007).

La relación C:N en el suelo también se encuentra dentro de lo reportado en la literatura, siendo estos valores intermedios (10,18-24,73); los mayores valores encontrados en los bosques de Morelos van de 15-30, mientras que otros reportados en el estado de Yucatán y en el estado de Jalisco están entre 3 y 24,8 (Saynes *et al.*, 2004; Solís y Campo, 2004; Montaña *et al.*, 2007; Häfele, 2008), con los valores más bajos en los suelos rojizos cercanos a la ciudad de Mérida (de 3 a 4) los cuales a su vez presentan valores de C muy bajos (Vásquez-Murrieta *et al.*, 2009).

Los valores de CBMS fueron de 0,323 - 4, 14 mg C g⁻¹, los cuales se encuentran por arriba de los reportados en otros BTES en México, con valores de 0,280 a 0,889 mg C g⁻¹ (García-Oliva *et al.*, 2006; Montaña *et al.*, 2007); si bien éstas diferencias pueden deberse a que no se hizo corrección por CI, como se recomienda para suelos calcáreos (Perroni-Ventura *et al.*, 2006), incluso en la comparación con datos del estado de Yucatán resultan ser altos, con valores de 0,37 a 3,3 mg C g⁻¹ (Häfele, 2008; Vásquez-Murrieta *et al.*, 2009; Cuevas-Corona, 2010).

Los valores de la RBS reportada en otros suelos, tanto del estado de Yucatán como de Jalisco, son mayores a los obtenidos en éste trabajo, con un rango de 15 a 91 µg C-CO₂ g⁻¹ d⁻¹; pero se encuentran dentro del rango de valores obtenido por Cuevas-Corona, 2010), de 31 – 36 µg C-CO₂ g⁻¹ d⁻¹.

7.1. Efecto del agua en la fracción activa de la materia orgánica del suelo

En los bosques tropicales estacionalmente secos, la disponibilidad de agua es un factor clave en la dinámica de estos ecosistemas (Murphy y Lugo, 1986; Gerhardt y Hytterborn, 1992; Bullock, 1995; Martínez-Yrizar, 1995; Epron *et al.*, 2004). Particularmente, la MOS es afectada por cambios en la humedad debido a la influencia de ésta en la actividad microbiana (Eaton, 2001). En los BTES del estado de Yucatán, evaluamos el efecto del agua en la fracción activa de la MOS bajo dos enfoques: 1) comparación entre estaciones

del año (secas y lluvias), y 2) comparación entre tres zonas con diferente precipitación anual (seca, mésica y húmeda).

7.1.1. Cambios estacionales en la fracción activa de la materia orgánica del suelo

En los bosques tropicales estacionalmente secos se ha reportado que en suelos tomados durante la temporada de secas, se presenta acumulación de nutrientes (e.g. N y P), el aumento en la mineralización potencial de carbono, mayor concentración de CBMS, N-BMS, P-BMS y C orgánico e inorgánico extraíbles en agua, NO_3^- , NH_4^+ , menores flujos de NO y N_2O , principalmente (Srivastava, 1992; Davidson *et al.*, 1993; Jaramillo *et al.*, 2003; Saynes *et al.*, 2005; Montaña *et al.*, 2007; Häfele, 2008; Vásquez-Murrieta *et al.*, 2009; Cuevas-Corona, 2010).

Para el presente trabajo, se obtuvo que la concentración de C-total y la RBS no fueron sensitivas a los cambios estacionales, resultados esperados al menos en el caso del C-total ya que los cambios en éste almacén se dan a largo plazo. Si bien la RBS no fue significativamente diferente, sí presentó valores más altos en las muestras tomadas durante la estación de secas, resultado consistente con lo reportado por Cuevas-Corona (2010) para BTES maduros del estado de Yucatán. Estos resultados nos indican que la comunidad microbiana en las muestras de secas fue más eficiente en términos energético, con una RBS mayor a la de lluvias, pero a la vez manteniendo una alta concentración de CBMS, casi el doble que el encontrado en las muestras de lluvias, lo cual se refleja en el mayor aporte del CBMS al C-total en secas (1.8%) con respecto a las lluvias (0.96%). El poder mantener, por parte de la microbiota, una alta actividad a la vez que una alta concentración de CBMS, pueden deberse a que en la temporada de secas se presenta una alta disponibilidad de formas lábiles de C (i.e. CO, CI y CT extraíbles en agua y materia orgánica particulada; Cuevas-Corona, 2010). Otros trabajos en BTES sí han observado diferencias en la RBS, con valores de muestras de secas siendo entre 20 y 60% mayor a la observada en muestras provenientes de la estación de lluvias (García-Oliva *et al.*, 2003; Montaña *et al.*, 2007; Häfele, 2008).

Esta sensibilidad de la comunidad microbiana, apoya la idea de que es una fracción que responde rápidamente a cambios en los ecosistemas, los cuales podrían deberse a perturbaciones, convirtiendo a ésta fracción en una indicadora de cambios a corto plazo (Insam y Haselwandter, 1989).

7.1.2. Cambios en la fracción activa de la materia orgánica del suelo derivados de zonas con diferente precipitación anual

Las diferencias en cuanto a la disponibilidad del agua no solo se dan a corto plazo como sucede con los cambios estacionales en un año, sino también a largo plazo con las características del clima (precipitación anual) que determina el patrón de crecimiento de la vegetación en estos ecosistemas. Los BTES del estado de Yucatán se presentan en un gradiente de condiciones climáticas, en la zona seca de Chicxulub los bosques tienen una precipitación anual de 687 mm con un periodo limitado de crecimiento vegetal, de apenas 3-4 meses (Bautista *et al.*, 2009). La zona Mésica de Xmatkuil presenta una precipitación anual de 1050 mm, con 5 meses favorables para el crecimiento vegetal. Finalmente, la zona húmeda Hobonil con 1193 mm de precipitación anual y un periodo de crecimiento vegetal de 6 meses (Bautista *et al.*, 2009).

El efecto de las diferentes zonas de precipitación en la fracción activa de la MOS fue claro. La concentración de C-total, N-total, NO_3^- , NH_4^+ y CBMS fueron mayores en las muestras de suelo tomadas en la zona seca, lo cual da una evidencia de la acumulación de MO y nutrientes derivada de la baja actividad microbiana la cual se ve limitada por falta de agua. Otros trabajos en el estado también reportan acumulación de P-total, P-lábil, P-adsorbido, C-total, N-total, MOP intermedia y pesada, en la zona seca (Hernández-Sandoval, 2009; Cuevas-Corona, 2010; Roa-Fuentes *et al.*, 2012). Los suelos en Chicxulub tiene menor porcentaje de arcilla en comparación con los de las regiones mésica y húmeda (Roa-Fuentes *et al.*, 2012), presentan menor cantidad de tierra fina por su alto contenido de piedras (Bautista-Zúñiga *et al.*, 2003) y un alto porcentaje de carbonato de calcio (Tabla 7.1.2.1); todas estas características hacen que en ésta zona los suelos se vean limitados por la disponibilidad de humedad, protección física de la MO y una menor actividad

microbiana, que dan como resultado la acumulación de C y nutrientes. La pedregosidad es una variable importante en estos BTES, la cual no fue considerada en éste trabajo, pero es necesario tener información precisa sobre esta característica.

Tabla 7.1.2.1. Características de las zonas de precipitación en los BTES del estado de Yucatán.

Variable	Zona		
	Chicxulub	Xmatkuil	Hobonil
Masa de hojarasca (g/m ²)*	2204.55 (1186.75)	2026.68 (797.07)	1213.01 (518.73)
C:N hojarasca *	24	21	16
CaCO ₃ (%)**	24.1	10.34	2.37
Arcilla (%)**	31.7	58.2	56.1
COS (mg/g)***	136.12 (4.69)	129.55 (4.26)	72.94 (2.25)

* Campo y colaboradores (comunicación personal) **Roa-Fuentes *et al.*, 2012 ***El presente trabajo con un ajuste en el C-total con base en datos de CI reportados para el estado de Yucatán.

En trabajos realizados en el sur de la Península de Yucatán han observado que la biomasa de mantillo, la concentración de P en el mantillo y la MOS son mayores en las zonas húmedas, cabe resaltar que estos bosques se encuentran en zonas más húmedas que los considerados en el presente estudio, ya que el gradiente de precipitación en el cual se encuentran estos va de 892-1418 mm, por lo que el estrés por la disponibilidad de agua podría no ser el mismo, pero encuentran patrones debido a las diferencias regionales (Lawrence y Foster, 2002; Read y Lawrence, 2003).

En el caso de la RBS y el qCO₂ mostraron una clara tendencia a lo largo del gradiente de precipitación, siendo la zona seca la que presentó los mayores valores de RBS, seguida de la zona métrica y finalmente por la zona de Hobonil; la tendencia del qCO₂ fue inversa a la de la RBS. Estos resultados nos indican que la comunidad microbiana de Chicxulub es más eficiente, lo cual puede ser el resultado de las condiciones de estrés bajo las cuales se encuentra la mayor parte del tiempo. Datos parciales de la masa y contenido de C en el mantillo (derivados del presente estudio), muestran que estas variables disminuyen con el aumento en la precipitación, que indica una mayor fuente de MO para la biomasa microbiana en el sitio seco, lo cual puede explicar la alta RBS y a la vez el

mantenimiento de un alto contenido de CBMS. En otros datos de Campo y colaboradores (no publicados), se tiene que la producción de hojarasca es mayor en la zona mésica, intermedia en la seca y baja en la húmeda, con mayor concentración de C y N en la zona seca, dando como resultado una relación C:N mayor en Chicxulub, lo cual es un indicador de una menor calidad de la MO que puede así limitar la actividad microbiana.

7.2. Tendencias en la fracción activa de la materia orgánica del suelo durante la sucesión secundaria

Los ecosistemas de BT sufren una fuerte presión de cambio de uso del suelo (Janzen, 1988; Miles *et al.*, 2006), al ser perturbados y posteriormente abandonados presentan cambios en los procesos ecosistémicos durante su recuperación (Mizrahi *et al.*, 1997; Lawrence y Foster, 2002; Law *et al.*, 2003; Pregitzer y Euskirchen, 2004).

La sucesión y su efecto en la fracción activa de la materia orgánica del suelo no ha sido abordada en muchos trabajos, la mayor parte de los estudios que tratan la sucesión se enfocan en los cambios de la vegetación (Aide *et al.*, 2000; Kennard *et al.*, 2002; Lawrence y Foster, 2002; Ruiz *et al.*, 2005; Lebrija-Trejo *et al.*, 2008; Vargas *et al.*, 2008; Leiva *et al.*, 2009a).

En los BTES del estado de Yucatán se encontró una tendencia general de aumento a lo largo de la sucesión secundaria de la concentración de C-total, la RBS, la relación C:N, NO_3^- y la relación $\text{NO}_3^- : \text{NH}_4^+$, con los valores menores en los primeros 5 años de la sucesión y los mayores entre los 20 y 40 años. El aumento en la RBS conforme el avance de la sucesión parece ser producto del incremento en el C-total por la alta relación entre estas variables, ya que no se presentan diferencias significativas en la biomasa microbiana que es una componente lábil; se ha encontrado que en los primeros estadios de la sucesión la mayor parte del C se encuentra en los mesoagregados del suelo y la mayor parte de N en los microagregados (Gamboa *et al.*, 2010), lo que indica una mayor protección del C contra el ataque microbiano, que puede reflejarse en una baja RBS.

En algunos estudios no se han encontrado cambios en el contenido de C del suelo con la edad del bosque (Law *et al.*, 2003; Pregitzer y Euskirchen, 2004; Jia *et al.*, 2009),

mientras en otros se ha observado la tendencia contraria, una disminución del contenido de CO a lo largo de la sucesión del bosque (Ceccon *et al.*, 2002; Saynes *et al.*, 2005; Vásquez-Murrieta *et al.*, 2008; Gamboa *et al.*, 2010). Es importante resaltar que en éste trabajo no se obtuvo la edad precisa de los bosques ni tampoco se conoce su historia de uso, la cual tiene una fuerte influencia en los cambios que se observan en el suelo durante la sucesión (Diekmann *et al.*, 2007).

Al inicio de la sucesión, los suelos de BTES de Yucatán presentan bajas concentraciones de C-total, N-inorgánico, CBMS, RBS, con altos valores del cociente metabólico que indica poca eficiencia en la comunidad microbiana que puede deberse a estrés; conforme aumenta la sucesión, aumentan las concentraciones de C-total, N-total, N-inorgánico y RBS, con valores menores en el qCO_2 que indican que la microbiota es más eficiente en términos energéticos, ya que no es energéticamente costoso mantener la biomasa microbiana.

7.3. Variación en la fracción activa de la materia orgánica derivada del tipo de suelo

En los BTES de Yucatán, los tipos de suelo pueden diferenciarse a través de su color, siendo esta característica un indicador de las diferencias físico-químicas entre tipos de suelo (Bautista-Zúñiga *et al.*, 2003; Shang y Tiessen, 2003) y por lo tanto de la fracción activa de la MOS.

Los suelos café-rojizos en estos BTES presentaron menor concentración de C-total, CBMS, N, N inorgánico y RBS. Estos suelos se diferencian de los suelos negros por ser más arcillosos, presentan mayor cantidad de minerales tales como óxidos de manganeso (Mn) y aluminio (Al), y tienen menor proporción de agregados ricos en CO (Bautista-Zúñiga *et al.*, 2002; Shang y Tiessen, 2000; Shang y Tiessen, 2003). Los suelos arcillosos tienen una mayor capacidad de retención de agua, aunado a la presencia de óxidos de hierro y aluminio que favorecen la descomposición por tener una actividad catalítica, lo cual hace que esta combinación de condiciones favorezca los procesos biológicos, físicos y químicos que dan como resultado los bajos contenidos de Ct y nutrientes, así como una baja RBS (en incubaciones de laboratorio).

Por el contrario a lo observado en los suelos rojos, los suelos negros de los BTES presentaron mayor concentración de C-total, CBMS, N, N-inorgánico y RBS. Además, en estos mismos suelos negros, Hernández-Sandoval (2009) encontró mayor concentración de P-lábil y P-adsorbido, en las fracciones totales e inorgánicas, pero no encontró diferencias en las fracciones orgánicas derivadas del tipo de suelo. Estos suelos negros en el estado de Yucatán son altamente pedregosos y por lo tanto tienen escasa cantidad de tierra fina, presentan menos contenido de arcilla y alto contenido de carbonato de calcio (CaCO_3) debido a que se desarrollan sobre roca caliza (Bautista-Zúñiga *et al.*, 2003; Shang y Tiessen, 2000; Shang y Tiessen, 2003; Bautista *et al.*, 2005b). El CaCO_3 es un factor de estabilización física de la MOS, ya que promueve la formación de agregados protegiendo la MOS de la descomposición microbiana; esta condición y el alto contenido de piedras (que disminuye la capacidad de retención de agua del suelo), pueden explicar la acumulación de Ct, CBMS y N en estos suelos negros. Como parte del procesamiento de los suelos, después de ser tomados del campo, se tamizan, proceso que destruye los agregados del suelo y pone accesible el C protegido dentro de estos, lo cual puede explicar los valores mayores de RBS en los suelos negros, ya que al haber disponibles C y nutrientes, y poniendo en condiciones favorables de temperatura y humedad el suelo, la microbiota presenta una alta actividad. En otros trabajos también se ha registrado este aumento en la mineralización de C en suelos negros, en comparación con suelos rojizos del estado de Yucatán, pero en sitios bajo cultivo (Anaya *et al.*, 2005). Ante la importancia del CaCO_3 es necesario cuantificarlo en estudios de éste tipo de suelos.

Si bien estas características de los suelos rojos y negros que apoyan los resultados obtenidos en el presente trabajo no fueron tomadas en los mismos sitios y suelos del trabajo, son características bien conocidas de éstos sitios; para tener argumentos más contundentes es necesario contar con la caracterización físico-química precisa de los suelos bajo las combinaciones de condiciones consideradas en éste estudio.

8. CONCLUSIONES

- En los BTES del estado de Yucatán se observaron diferencias en la fracción activa de la MOS (CBMS y RBS) derivadas de las variaciones estacionales y de las zonas de precipitación, con un patrón de acumulación de C y N, y mayor actividad microbiana en la estación seca y en la zona de Chicxulub (seca). Además de estos patrones dados por diferentes condiciones de humedad, en los suelos calcáreos de la Península de Yucatán, hay variables que pueden estar afectando la estabilidad de la MOS y la disponibilidad del agua y es necesario que sean evaluadas, estos son: pedregosidad, contenido/tipo de arcillas, y CI derivado del CaCO_3 .
- Durante la sucesión secundaria, la fracción activa de la MOS mostró una tendencia general en aumento, pero sin tener patrones claros, por lo que es necesario conocer la edad precisa de los sitios y su historia de uso, que permitan entender el detalle de estos comportamientos.
- Los distintos tipos de suelo presentaron diferencias en la fracción activa de la MOS, con una actividad microbiana más activa (RBS) en los suelos negros derivada de la acumulación de C y nutrientes. En éste caso es importante tener información clave sobre contenido de CaCO_3 , minerales y arcilla, que pueden explicar éste comportamiento y diferencias entre los suelos rojos y negros.
- El alto contenido de C-total de los suelos de BTES en la Península de Yucatán, y su ubicación en una región afectada por huracanes, hace a éstos suelos vulnerables a cambios en la dinámica del C del suelo bajo escenarios de aumento en los eventos de huracanes, lo cual podría favorecer las condiciones de disponibilidad de agua que promuevan el ataque de éste C y por lo tanto aumente las emisiones de C a la atmósfera. Para tener una idea más clara de éste comportamiento, es necesario tener mediciones de emisiones de C del suelo en campo, ya que este tipo de trabajos en laboratorio solo nos indica el potencial de estos suelos, pero no lo que sucede en el campo, en donde las condiciones no están controladas.

REFERENCIAS

Aide, M.T., J.K. Zimmerman, J.B. Pascarella, L. Rivera y H. Marcano-Vega. 2002. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: implications for restoration ecology. *Restoration Ecology* 8 (4): 328-338.

Álvarez, C.R., R. Álvarez, M.S. Grigera y R.S. Lavado. 1998. Associations between organic matter fractions and the active soil microbial biomass. *Soil Biology and Biochemistry* 30: 767-773.

Anaya, M, F. Bautista y J. Castillo. 2005. Dinámica de la calidad del suelo de la milpa con el uso de leguminosas como cultivos de cobertura. En: F. Bautista y A.G. Palacio (eds). *Caracterización y manejo de los suelos de la Península de Yucatán: implicaciones agropecuarias, forestales y ambientales*. Universidad Autónoma de Campeche, Universidad Autónoma de Yucatán e Instituto de Ecología. México, D. F. pp. 229-246.

Anderson, J.M. y J.S.I. Ingram (eds). 1993. *Tropical soil biology and fertility: A handbook of methods*. CAB International. Wallingford.

Anderson, T. 2003. Microbial eco-physiological indicators to assess soil quality. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 98: 285-293.

Anderson, T. y K.H. Domsch. 1993. The metabolic quotient for CO₂ (qCO₂) as a specific activity parameter to assess the effects of environmental conditions, such as pH, on the microbial biomass of forest soils. *Soil Biology and Biochemistry* 25: 393-395.

Balbontín, C., C. Cruz, F. Paz, J.D. Etchevers. 2009. Soil carbon sequestration in different ecoregions of Mexico. En: Lal, R. y R.F. Follet. *Soil carbon sequestration and the greenhouse effect*. 2nd ed. SSSA. Spec. Publ. 57.

Balesdent, J. 2003. Biotransformation of carbon and nitrogen. En: P. Stengel y S. Gelin. *Soil Fragile Interface*. Science Publishers. Enfield. pp. 79-98.

Barbour, M.G., J.H. Burk y W.D. Pitts. 1987. *Terrestrial plant ecology*. The Benjamin Cummings Publishing Company. Menlo Park.

Barnes, B.V., D.R. Zak, S.R. Denton y S.H. Spurr. 1998. *Forest Ecology*. John Wiley & Sons. Nueva York.

Bautista-Zúñiga, F., J. Jiménez-Osornio, J. Navarro-Alberto, A. Manu y R. Lozano. 2003. Microrelieve y color del suelo como propiedades de diagnóstico en Leptosoles cársticos. *Terra* 21: 1-11.

Bautista, F., S. Díaz-Garrido, M. Castillo-González y J.A. Zinck. 2005a. Soil heterogeneity in karst zone: Mayan Nomenclature, WRB, multivariate analysis and geostatistics. *Eurasian Soils Science* 38(S1): 81-88

Bautista, F., D. Palma-López y W. Huchin-Malta. 2005b. Actualización de la clasificación de los suelos del estado de Yucatán. En: F. Bautista y A.G. Palacio (eds). *Caracterización y manejo de los suelos de la Península de Yucatán: implicaciones agropecuarias, forestales y ambientales*. Universidad Autónoma de Campeche, Universidad Autónoma de Yucatán e Instituto de Ecología. México, D. F. pp. 105-122.

Bautista, F., G. Palacio, M. Ortiz-Pérez, E. Batllori-Sampedro y M. Castillo-González. 2005c. El origen y el manejo maya de las geoformas, suelos y aguas en la Península de Yucatán. En: F. Bautista y A.G. Palacio (eds). *Caracterización y manejo de los suelos de la Península de Yucatán: implicaciones agropecuarias, forestales y ambientales*. Universidad Autónoma de Campeche, Universidad Autónoma de Yucatán e Instituto de Ecología. México, D. F. pp. 21-32.

Bautista, F., D. Bautista y C. Delgado-Carranza. 2009. Calibration of the equations of hargreaves and thornthwaite to estimate the potential evapotranspiration in semi-arid and subhumid tropical climates for regional applications. *Atmósfera* 22(4): 331-348.

Bengtsson, L. 2001. Uncertainties of global climate predictions. En: E. Schulze, M. Heimann, S. Harrison, E. Holland, J. Lloyd, I.C. Prentice y D. Schimel (eds). *Global biogeochemical cycles in the climate system*. Academic Press. California. pp. 15-29.

Berg, B. y C. McClaugherty. 2008. *Plant litter. Decomposition, humus formation, carbon sequestration*. Springer-Verlag. Heidelberg.

Bowden, R.D., K.J. Nadelhoffer, R.D. Boone, J.M. Melillo y J.B. Garrison. 1993. Contributions of aboveground litter, belowground litter, and root respiration to total soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Canadian Journal of Forest Research* 23(7): 1402-1407.

Brady, N.C. y R.R. Weil. 2008. *The nature and properties of soils*. Prentice Hall. Nueva Jersey.

Brown, S. y A. Lugo. 1982. The storage and production of organic matter in tropical forests and their role in the global carbón cycle. *Biotropica* 14(13): 161-187.

Buchman, N. 2000. Biotic and abiotic factors controlling soil respiration rates in Picea abies stands. *Soil, Biology and Biochemistry* 32: 1625-1635.

Bullock, S.H., H.A. Mooney y E. Medina (eds). 1995. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press. Cambridge.

Campbell, J.L. y B.E. Law. 2005. Forest soil respiration across three climatically distinct chronosequences in Oregon. *Biogeochemistry* 73: 109-125.

Campo, J., V.J. Jaramillo, J.M. Maass. 1998. Pulses of soil phosphorus availability in a tropical dry forest: effects of seasonality and level of wetting. *Oecologia* 115: 167-172.

Campo, J., C. Vázquez-Yañes. 2004. Effects of nutrient limitation on aboveground carbon dynamics during tropical dry forest regeneration in Yucatan, Mexico. *Ecosystems* 7:311-319.

Ceccon, E., I. Olmsted, C. Vázquez-Yañez y J. Campo-Alves. 2002. Vegetación y propiedades del suelo en dos bosques tropicales secos de diferente estado de regeneración en Yucatán. *Agrociencia* 36: 621-631.

Clark, D.A., S. Brown, D.W. Kicklighter, J.Q. Chambers, J.R. Thomlinson y J. Ni. 2001. Measuring net primary production in forests: concepts and field methods. *Ecological Applications* 1(2): 356-370.

Coleman, D.C., J.M. Oades y G. Uehara (eds). 1989. *Dynamics of soil organic matter in tropical ecosystems*. NifTAL Project. Honolulu.

Coleman, D.C., D.A. Crossley, Jr. y P.F. Hendrix. 2004. *Fundamentals of soil ecology*. Elsevier Academic Press. San Diego.

Crowley, T. J. 2000. Causes of climate change over the past 1000 years. *Science* 289: 270-277.

Cuevas-Corona, R. 2010. Dinámica de la fracción activa de la materia orgánica del suelo en bosques tropicales estacionalmente secos a lo largo de un régimen de humedad. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

Davidson, E.A., P.A. Matson, P.M. Vitousek, R. Riley, K. Dunkin, G. García-Méndez y J.M. Maass. 1993. Processes regulating soil emissions of NO and N₂O in a seasonally dry tropical forest. *Ecology* 74 (1): 130-139.

Delgado, C. A. Cabrera, E. Bartllori, R. Orellana y F. Bautista. 2010. Quality of groundwater for irrigation in tropical karst environment: The case of Yucatán, Mexico. *Agricultural Water Management* 97: 1423-1433.

Diekmann, L.O., D. Lawrence y G.S. Okin. 2007. Changes in the spatial variation of soil properties following shifting cultivation in a Mexican tropical dry forest. *Biogeochemistry* 84: 99-113.

Duarte, C.M., S. Alonso, G. Benito, J. Dachs, C. Montes, M. Pardo, A.F. Ríos, R. Simó y F. Valladares. 2006. *Cambio Global: Impacto de la actividad humana sobre el sistema*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid.

Eastmond, A. 1999. El sector agropecuario en Yucatán. En: *Atlas de Procesos Territoriales de Yucatán*. Universidad Autónoma de Yucatán y Facultad de Arquitectura UNAM. México, D. F. pp. 81-105.

Epron, D., Y. Nouvellon, O. Roupsard, W. Mouvondy, A. Mabilia, L. Saint-Andrés, R. Joffre, C. Jourdan, J. Bonnefond, P. Berbigier y O. Hamel. 2004. Spatial and temporal variations of respiration in a Eucalyptus plantation in Congo. *Forest Ecology and Management* 202: 149-160.

Eaton, J.M. y D. Lawrence. 2006. Woody debris stocks and fluxes during succession in a dry tropical forest. *Forest Ecology and Management* 232: 46-55.

Falkowski, P. R.J. Scholes, E. Boyle, J. Canadell, D. Canfield, J. Elser, N. Gruber, K. Hibbard, P. Högberg, S. Linder, F.T. Mackenzie, B.M. Ill, T. Pedersen, Y. Rosenthal, S. Seitzinger, V. Smetacek y W. Steffen. 2000. The Global carbon cycle: a test of our knowledge of earth as a system. *Science* 290: 291-296.

Foley, J.A., M.H. Costa, C. Delire, N. Ramankutty, P. Snyder. 2003. Green surprise? How terrestrial ecosystems could affect earth's climate *Frontiers in Ecology and the Environment* 1: 38-44.

Field, C.B., J.T. Randerson y C.M. Malmström. 1995. Global net primary production: combining ecology and remote sensing. *Remote Sensing of Environment* 51: 74-88.

Field, C.B., M.J. Behrenfeld, J.T. Randerson y P. Falkowski. 1998. Primary production of the Biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science* 281: 237-240.

Flores, J. e I. Espejel. 1994. Tipos de vegetación de la Península de Yucatán. *Etnoflora yucatanense*. Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida. Fascículo 3.

Franzluebbers, A.J., J.A. Stuedemann, H.H. Schomberg y S.R. Wilkinson. 2000. Soil organic C and N pools under long-term pasture management in the Southern Piedmont USA. *Soil Biology and Biochemistry* 32 (4): 469-478.

García E., 2004. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Serie Libros Núm. 6. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. 5th. ed.

García-Méndez, G., J.M. Maass, P.M. Matson y P.M. Vitousek. 1991. Nitrogen transformations and nitrous oxide flux in a tropical deciduous forest in México. *Oecologia* 88: 362:366.

Gamboa, A.M., C. Hidalgo, F. de León, J.D. Etchevers, J.F. Gallardo y J. Campo. 2010. Nutrient addition differentially affects soil carbon sequestration in secondary tropical dry forests: early- versus late-succession stages. *Restoration Ecology* 18(2): 252-260.

García-Oliva, F., B. Sveshtarova y M. Oliva. 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., J.F. Gallardo, N.M. Montañaño y P. Islas. 2006. Soil carbon and nitrogen dynamics followed by a forest-to-pasture conversion in western Mexico. *Agroforestry Systems* 66: 93-100.

González-Iturbe, J.A., I. Olmsted y F. Tun-Dzul. 2002. Tropical dry forest recovery after long term Henequen (sisal, *Agave fourcroydes* Lem.) plantation in northern Yucatan, Mexico. *Forest Ecology and Management* 167: 67-82.

Gower, S. T. 2003. Patterns and mechanisms of the forest carbon cycle. *Annual Review of Environment and Resources* 28: 169-204.

Gruber, N., P. Friedlingstein, C.B. Field, R. Valentine, M. Heimann, J.E. Richey, P. Romeo Lankao, E.D. Schulze y C.A. Chen. 2004. The vulnerability of the carbon cycle in the 21st century: an assessment of carbon-climate-human interactions. En: Field, C.B. y M.R. Raupach. *The global carbon cycle: integrating humans, climate, and the natural world*. Island Press. Washington. pp 45-76.

Guo, L.B. y R.M. Gifford. 2002. Soil carbon stocks and land use change: a meta analysis. *Global Change Biology* (: 345-360.

Gurevitch, J., S.M. Scheiner y G.A. Fox. 2006. *The ecology of plants*. Sinauer Associates. Sunderland.

Häfele, S. 2007. *Land use effects on decomposition of soil organic matter in a tropical dry landscape in México*. Diploma thesis in Geoecology. Faculty of Biology, Chemistry and Geosciences. University of Bayreuth. Bayreuth.

Hansen, J., L. Nazarenko, R. Ruedy, M. Sato, J. Willis, A. del Genio, D. Koch, A. Lacis, K. Lo, S. Menon, T. Novakov, J. Perlwits, G. Russell, G.A. Schmidt y N. Tausnev. 2005. Earth's energy imbalance: confirmation and implications. *Science* 308: 1431-1435.

Hernández-Sandoval, J. 2009. *Distribución del P en suelos de bosques tropicales estacionalmente secos: efectos del clima y la sucesión vegetal*. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de Chiapas, Centro de Biociencias.

Horwath, W. 2007. Carbon Cycling and Formation of Soil Organic Matter. En: E.A. Paul (ed). *Soil Microbiology, Ecology, and Biochemistry*. Elsevier. pp. 303-339.

Houghton, R.A. 1999. The annual net flux of carbon to the atmosphere from changes in land use 1850-1990. *Tellus* 51B: 298-313.

Houghton, J. 2004. *Global warming*. Cambridge University Press. Cambridge.

Houghton, R.A. 2005. The contemporary carbon cycle. En: W.H. Schlesinger (ed). *Biogeochemistry*. Vol. 8 Treatise on Geochemistry. Elsevier. Oxford. pp. 473-413.

Houghton, R.A. y J.L. Hackler. 2000. Changes in terrestrial carbon storage in the United States. I: The roles of agriculture and forestry. *Global Ecology & Biogeography* 9: 125-144.

Ihl, T., O. Frausto, J. Rojas, S. Giese, S. Goldacker, F. Bautista and G. Bocco. 2007. Identification of geodisasters in the state of Yucatan, Mexico. *N. Jb. Geol. Paläont.* 246 (suplemento 3): 299-311.

INE-SEMARNAT. 2006. México Tercera Comunicación Nacional ante la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el cambio Climático. México, D.F.

INE-SEMARNAT. 2009. México Cuarta Comunicación Nacional ante la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el cambio Climático. México, D.F.

Insam, H. y K. Haselwandter. 1989. Metabolic quotient of the soil microflora in relation to plant succession. *Oecologia* 79: 174-178.

IPCC. 1997. Informe Especial del IPCC. Impactos regionales del Cambio Climático: evaluación de vulnerabilidad. Resumen para responsables de políticas. Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático.

IPCC. 2007. Climate Change: The physical science basis. Contribution of working I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.

Janzen, D.H. 1988. Tropical dry forests, the most endangered major tropical ecosystem. En: E.O. Wilson y F.M. Peter (eds). *Biodiversity*. National Academy Press. Washington, D.C. pp. 130-137.

Jaramillo, V.J., R. Ahedo-Hernández y B. Kauffman. 2003. Root biomass and carbon in a tropical evergreen forest of Mexico: changes with secondary succession and forest conversion to pasture. *Journal of Tropical Ecology* 19: 457-464.

Jassal, R.S., T.A. Black, T. Cai, K. Morgenstern, Z. Li, D. Gaumont-Guay y Z. Nescic. 2007. Components of ecosystem respiration and an estimate of net primary productivity of an intermediate-aged Douglas-fir stand. *Agricultural and Forest Meteorology* 144: 44-57.

Jia, G., J. Cao, C. Wang y G. Wang. 2005. Microbial biomass and nutrients in soil at the different stages of secondary forest succession in Ziwulin, northwest China. *Forest Ecology and Management* 217: 117-125.

Jones, P.D., T.J. Osborn y K.R. Briffa. 2001. The evolution of climate over the last millennium. *Science* 292: 662-667.

Knorr, W., I.C. Prentice, J.I. House, E.A. Holland. 2005. Long-term sensitivity of soil carbon turnover to warming. *Nature* 433: 298-301.

Krebs, C.J. 2001. *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Addison Wesley Longman. San Francisco. pp. 695.

Lal, R. 2003. Global potential of soil carbon sequestration to mitigate the greenhouse effect. *Critical Reviews in Plant Sciences* 22 (2): 151-184.

Lal, R. 2004. Soil carbon sequestration impacts on global climate change and food security. *Science* 304: 1623-1627.

Lal, R. 2006. Soil carbon sequestration in Latin America. En: R. Lal, C.C. Cerri, M. Bernoux, J. Etchevers y E. Cerri. *Carbon sequestration in soils of Latin America*. The Haworth Press. Nueva York. pp. 49-64.

Lalonde, R.G. y C.E. Prescott. 2007. Partitioning heterotrophic and rhizospheric soil respiration in a mature Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) forest. *Canadian Journal of Forest Research* 37: 1287-1297.

Lambers, H., F.S. Chapin III y T.L. Pons. 1998. *Plant physiological ecology*. Springer-Verlag. Nueva York.

Lavelle, P.A. y A.V. Spain. 2001. *Soil Ecology*. Kluwer Academic Publishers. Hardbound.

Law, B.E., O.J. Sun, J. Campbell, S. Van Tuyl y P.E. Thornton. 2003. Changes in carbon storage and fluxes in a chronosequence of ponderosa pine. *Global Change Biology* 9: 510-524.

Lawrence, D. 2005. Regional-scale variation in litter production and seasonality in tropical dry forests of southern Mexico. *Biotropica* 37(4): 561-570.

Lawrence, D. y D. Foster. 2002. Changes in forest biomass, litter dynamics and soils following shifting cultivation in southern Mexico: an overview. *Interciencia* 27(8): 400-408.

Leiva, J.A., R. Mata, O.J. Rocha y M.V. Gutiérrez-Soto. 2009a. Cronología de la regeneración del bosque tropical seco en Santa Rosa, Guanacate, Costa Rica. I. Características edáficas. *Revista de Biología Tropical* 57 (3): 801-815.

Leiva, J.A., R. Mata, O.J. Rocha y M.V. Gutiérrez-Soto. 2009b. Cronología de la regeneración del bosque tropical seco en Santa Rosa, Guanacate, Costa Rica. II. La vegetación en relación con el suelo. *Revista de Biología Tropical* 57 (3): 817-836.

Lebrija-Trejo, E., F. Bongers, E.A. Pérez-García y J.A. Meave. 2008. Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica* 40(4): 422-431.

Lugo, J. 1999. El relieve de la Península de Yucatán. En: *Atlas de Procesos Territoriales de Yucatán*. Universidad Autónoma de Yucatán y Facultad de Arquitectura UNAM. México, D. F. pp. 159-162.

Luo, Y. y X. Zhou. 2006. *Soil respiration and the environment*. Elsevier Academic Press. San Diego.

Martínez-Yrizar, A. 1995. Biomass distribution and primary productivity of tropical dry forests. En: S.H. Bullock, H.A. Mooney y E. Medina (eds). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press. Cambridge. pp 326-345.

Masera, O.R., M.J. Ordóñez y R. Dirzo. 1997. Carbon emissions from Mexican forests: current situation and long-term scenarios. *Climatic Change* 35: 265-295.

Meentemeyer, V., E.O. Box y R. Thompson. 1982. World patterns and amounts of terrestrial plant litter production. *BioScience* 32: 125-128.

Melillo, J.M., A.D. McGuire, D.W. Kicklighter, B. Moore III, C.J. Vorosmarty y A.L. Schloss. 1993. Global climate change and terrestrial net primary production. *Nature* 363: 234-240.

Melillo, J.M., R.A. Houghton, D.W. Kicklighter y A.D. McGuire. 1996. Tropical deforestation and the global carbon budget. *Annual Review of Energy and the Environment* 21: 293-310.

Miles, L., A.C. Newton, R.S. De Fries, C. Rvilius, I. May, S. Blyth, V. Kapos y J.E. Gordon. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33: 491-505.

Miranda, F. y E. Hernández Xolocotzi. 1963. Los tipos de vegetación en México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28: 29-179.

Mizrahi, A., J.M. Ramos Prado y J. Jiménez-Osornio. 1997. Composition, structure, and management potential of secondary dry tropical vegetation in two abandoned henequén plantations of Yucatan, Mexico. *Forest Ecology and Management* 96: 273-282.

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

Mooney, H.A., S.H. Bullock y E. Medina (eds). 1995. Introduction. En: S.H. Bullock, H.A. Mooney y E. Medina (eds). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press. Cambridge. pp 1-8.

Murphy, P.G. y A.E. Lugo. 1986. Structure and biomass of a subtropical dry forest in Puerto Rico. *Biotropica* 18(2): 89-96.

Murphy, P.G. y A.E. Lugo. 1995. Dry forests of Central America and the Caribbean. En: S.H. Bullock, H.A. Mooney y E. Medina (eds). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press. Cambridge. pp 9-34.

O'Neill, R.V. y D.L. De Angelis. 1981. Comparative productivity and biomass relations of forest ecosystems. En: Reichle, D.E. (ed). *Dynamic properties of forest ecosystems*. Cambridge University Press. Cambridge. pp.411-497.

Ostertag, R., E. Marín-Spiotta, W.L. Silver y J. Schulten. 2008. Litterfall and decomposition in relation to soil carbon pools along a secondary forest chronosequence in Puerto Rico. *Ecosystems* 11: 701-714.

Paul, E.A. y F.E. Clark. 1996. *Soil microbiology and biochemistry*. Academic Press. San Diego.

Pennington, R.T., D.E. Prado y C.A. Pendry. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27: 261-273.

Perroni-Ventura, Y., C. Montaña y F. García-Oliva. 2010. Carbon-nitrogen interactions in fertility island soil from a tropical semi-arid ecosystem. *Functional Ecology* 24: 233-242.

Petit, J.R., J. Jouzel, D. Raynaud, N.I. Barkov, J.M. Barnola, I. Basile, M. Bender, J. Chappellaz, M. Davis, G. Delaygue, M. Delmotte, V.M. Kotlyakov, M. Legrand, V.Y. Lipenkov, C. Lorius, L. Pépin, C. Ritz, E. Saltzman y M. Stievenard. 1999. Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature* 399: 429-436.

Pinheiro, L.A., J.A. de Araújo, E. Vasconcelos, R.I. de Queiroz. 2009. Impacto da queimada e de enleiramento de resíduos orgânicos em atributos biológicos de solo sob caatinga no semi-árido nordestino. *Revista Caatinga* 22 (1): 131-140.

Post, W.M. y K.C. Kwon. 2000. Soil carbon sequestration and land-use change: processes and potential. *Global Change Biology* 6: 317-328.

Powers, J.S., J.M. Read, J.S. Denslow y S.M. Guzman. 2004. Estimating soil carbon fluxes following land-cover change: a test of some critical assumptions for a region in Costa Rica. *Global Change Biology* 10: 170-181.

Pregitzer, K y E. Euskirchen. 2004. Carbon cycling and storage in world forests: biome patterns related to forest age. *Global Change Biology* 10: 2052-2077.

Priess, J.A., G.H.J. de Koning y A. Veldkamp. 2001. Assessment of interactions between land use change and carbon and nutrient fluxes in Ecuador. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 85: 269-279.

R Development Core Team. 2008. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Viena.

Randerson, J.T., F.S. Chapin III, J.W. Harden, J.C. Neff y M.E. Harmon. 2002. Net ecosystem production: a comprehensive measure of net carbon accumulation by ecosystems. *Ecological Applications* 12(4): 937-947.

Read, L. y D. Lawrence. 2003. Litter nutrient dynamics during succession in dry tropical forests of Yucatan: regional and seasonal effects. *Ecosystems* 6: 747-761.

Rey, A., E. Pegoraro, V. Tedeschi, I. de Parri, P.G. Jarvis y R. Valentini. 2002. Annual variation in soil respiration and its components in a coppice oak forest in Central Italy. *Global Change Biology* 8: 851-866.

Roa-Fuentes, L.L., J. Campo y V. Parra-Tabla. 2012. Plant biomass allocation across a precipitation gradient: an approach to seasonally dry tropical forest at Yucatán, Mexico. *Ecosystems* 15 (8): 1234-1244.

Robertson, G.P., D. Wendin, P.M. Groffman, J.M. Blair, E.A. Holland, K.J. Nadelhoffer y D. Harris. 1999. Soil carbon and nitrogen availability: nitrogen mineralization, nitrification, and soil respiration potential. En: Robertson, G.P., D.C. Coleman, C.S. Bledsoe, P. Sollins (eds). *Standard soil methods for long-term ecological research*. Oxford University Press. Nueva York. pp. 258-271.

Ryan, M.G. y B.E. Law. 2005. Interpreting, measuring, and modeling soil respiration. *Biogeochemistry* 73: 3-27.

Sabine, C.L., M. Heimann, P. Artaxo, D.C.E. Bakker, C.A. Chen, C.B. Field, N. Gruber, C. Le Quéré, R.G. Prinn, J.E. Richey, P. R. Lankao, J.A. Sathaye y R. Valentini. 2004. Current status and past trends of the global carbon cycle. En: C.B. Field y M.R. Raupach (eds). *The global carbon cycle: integrating humans, climate, and the natural world*. Island Press. Washington. pp 17-44.

Sala, O.E., W.J. Parton, L.A. Joyce y W.K. Lauenroth. 1988. Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology* 69 (1): 40-45.

Sauerbeck, D.R. 2001. CO₂ emissions and C sequestration by agriculture- perspectives and limitations. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 60 (1): 253-266.

Saynes, V., C. Hidalgo, J.D. Etchevers y J. Campo. 2005. Soil C and N dynamics in primary and secondary seasonally dry tropical forests in Mexico. *Applied Soil Ecology* 29, 282-289.

Schlesinger, W.H. 1997. *Biogeochemistry: an analysis of global change*. Academic Press, San Francisco.

Schlesinger, W. H. y J. A. Andrews. 2000. Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry* 48: 7-20.

SEMARNAT. 2008. Inventario Nacional Forestal y de Suelos 2004-2009. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Comisión Nacional Forestal, Instituto Nacional de Ecología, Instituto Nacional de investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, Instituto Nacional de Estadística y Geografía, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.

Serrano, J.E. 2004. *Apuntes sobre la historia de la ganadería en Yucatán, Rancho ganadero "Hobonil y anexas"*. Facultad de Antropología, Universidad Autónoma de Yucatán.

Shang, C. y H. Tiessen. 2000. Carbon turnover and carbon-13 natural abundance in organo-mineral fractions of tropical dry forest soil under cultivation. *Soil Science Society of American Journal* 64: 2149-2155.

Shang, C. y H. Tiessen. 2003. Soil organic C sequestration and stabilization in karstic soils of Yucatan. *Biogeochemistry* 62: 177-196.

Shen, W., G.D. Jenerette, D. Hui, R.P. Phillips y H. Ren. 2008. Effects of changing precipitation regimes on dryland soil respiration and carbon pool dynamics at rainfall event, seasonal and interannual scales. *Journal of Geophysical Research* 113, G03024, doi:10.1029/2008JG000685.

Singh, J.S., A.S. Raghubanshi, R.S. Singh y S.C. Srivastava. 1989. Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. *Nature* 338: 499-500. BTES

Singh, J.S. y S.R. Gupta. 1977. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *Botanical Review* 43(4): 449-528.

Six, J. E.T. Elliot, K. Paustian, J.W. Doran. 1998. Aggregation and soil organic matter accumulation in cultivated and native grassland soils. *Soil Science Society of America Journal* 62: 1367-1377.

Six, J., K. Paustian, E.T. Elliot y C. Combrink. 2000. Soil structure and organic matter: I. Distribution of aggregate-size classes and aggregate-associated carbon. *Soil Science Society of America Journal* 64: 681-689.

Six, J., P. Callewaert, S. Lenders, S. De Gryze, S.J. Morris, E.G. Gregorich, E.A. Paul y K. Paustian. 2002. Measuring and understanding carbon storage in afforested soils by physical fractionation. *Soil Science Society of American Journal* 66: 1981-1987.

Smith, H.J., H. Fischer, M. Wahlen, D. Mastroianni y B. Deck. 1999. Dual modes of the carbon cycle since the Last Glacial Maximum. *Nature* 400: 248-250.

SMN. 2008. Servicio Meteorológico Nacional. Consultada en septiembre de 2008. <http://smn.cna.gob.mx/>

Solís, E. y J. Campo. 2004. Soil N and P dynamics in two secondary tropical dry forests after fertilization. *Forest Ecology and Management* 195: 409-418.

Sparks, D.L. 2003. *Environmental soil chemistry*. Academic Press. San Diego.

Srivastava, S.C. 1992. Microbial C, N and P in dry tropical soils: seasonal changes and influence of soil moisture. *Soil, Biology and Biochemistry* 24 (7): 711-714.

Stevenson, F.J. 1994. *Humus chemistry: genesis, composition, reactions*. John Wiley & Sons. Danvers.

Stewart, C.E., A.F. Plante, K. Paustian, R.T. Conant y J. Six. 2008. Soil carbon saturation: linking concept and measurable carbon pools. *Soil Science Society of America Journal* 72: 379-392.

Swift, M.J., O.W. Heal y J.M. Anderson. 1979. *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Estudios de Ecología, Vol. 5. University of California Press. Los Ángeles.

Trejo, I. 1996. Caracterización del medio físico de la selva baja caducifolia en México. *Investigaciones Geográficas*, Boletín del Instituto de Geografía, UNAM (número especial) 4: 95-110.

Trejo, I. 1998. *Distribución y diversidad de selvas bajas de México: relaciones con el clima y el suelo*. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F.

Trejo, I. 1999. El clima de la selva baja caducifolia en México. *Investigaciones Geográficas* 39: 40-5.

Urquiza-Haas, T., P.M. Dolman y C.A. Peres. 2007. Regional scale variation in forest structure and biomass in the Yucatan Peninsula, México: Effects of forest disturbance. *Forest Ecology and Management* 247: 80-90.

Vance, E.D., P.C. Brookes y D.S. Jenkinson. 1987. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology & Biochemistry* 19(6): 703-707.

Vargas, R., M.F. Allen y E.B. Allen. 2008. Biomass and carbon accumulation in a fire chronosequence of a seasonally dry tropical forest. *Global Change Biology* 14: 109-124.

Vásquez-Murrieta, M.S., L. Dendooven, J. Campo. 2009. Flujos de N y emisión de N₂O edáficos en bosques estacionalmente secos de Yucatán (Méjico). En: J.F. Gallardo Lancho (ed). *Emisiones de Gases con Efecto Invernadero en Ecosistemas Iberoamericanos*. Salamanca. pp 287-306.

Xuluc-Tolosa, F.J., H.F.M. Vester, N. Ramírez-Marcial, J. Castellanos-Albores y D. Lawrence. 2003. Leaf litter decomposition of tree species in three successional phases of tropical dry secondary forest in Campeche, Mexico. *Forest Ecology and Management* 174: 401-412.

Yimer, F. S. Ledin y A. Abdelkadir. 2007. Changes in soil organic carbon and total nitrogen contents in three adjacent land use types in the Bale Mountains, south-eastern highlands of Ethiopia. *Forest Ecology and Management* 242: 337-342.

Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall. Nueva Jersey.

ANEXO 1

Tabla 1. Especies comunes presentes en las tres zonas climáticas. El asterisco indica la presencia de la especie en la zona (Flores y Espejel, 1994).

Especie	Chicxulub	Xmatkuil	Hobonil
Estrato arbóreo			
<i>Acacia pennatula</i> (Schldl. & Cham.) Benth.	*		*
<i>A. farnesiana</i> (L.) Willd.	*		
<i>A. gaumeri</i> Blake	*		
<i>A. cornigera</i> (L.) Willd.	*		*
<i>A. collinsii</i> Saff.	*		
<i>Mimosa bahamensis</i> Benth.	*	*	*
<i>Pithecellobium albicans</i> (Kunth) Benth.	*		*
<i>P. unguis-cati</i> (L.) Benth.	*		
<i>P. dulce</i> (Roxb.) Benth.	*		*
<i>Leucaena leucocephala</i> (Lam.) de Wit.	*		
<i>Piscidia piscipula</i> (L.) Sarg.	*		*
<i>Gymnopodium floribundum</i> (L.) Rolfe	*	*	*
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg	*	*	*
<i>B. schlehtendallii</i> Engler	*		
<i>Psidium sartorianum</i> (O. Berg.) Niedenzu	*		
<i>Coccothrinax readii</i> Quero	*		
<i>Acrocomia mexicana</i> Karw. ex Wart	*		
<i>Opuntia stricta</i> Haworth. Var. <i>Dillenii</i> (Ker-Grawler) Benson	*		
<i>Nopalea gaumeri</i> Britt. & Rose	*		
<i>Acanthocereus pentagonus</i> (L.) Britt. & Rose	*		
<i>Jatropha gaumeri</i> Greenm		*	

<i>Metopium brownei</i> (Jacq.) Urban	*	*
<i>Alvaradoa amorphoides</i> Liebm	*	
<i>Maclura tinctoria</i> (L.) D. Don ex Steud.	*	
<i>Bumelia retusa</i> Swartz	*	
<i>Bauhinia divaricata</i> L.	*	
<i>Bauhinia unguolata</i> L.	*	
<i>Caesalpinia gaumeri</i> Greenm	*	*
<i>Caesalpinia platyloba</i> Watson.	*	*
<i>Caesalpinia yucatanensis</i> Greenm	*	
<i>Cassia alata</i> L.	*	
<i>Cassia emarginata</i> L.	*	
<i>Neomillspaughia emarginata</i> (Gross.) Blake	*	
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam	*	*
<i>Pseudobombax ellipticum</i> (H.B. & K.) Dugand	*	
<i>Ceiba aesculfolia</i> (H.B.&K.) Britton & Baker	*	
<i>Diospyros cuneata</i> Standley	*	
<i>Hampea trilobata</i> Standley	*	
<i>Plumeria rubra</i> L.	*	
<i>Plumeria obtusa</i> L.	*	
<i>Gyrocarpus americanus</i> Jacq.	*	
<i>Cochlospermum vitifolium</i> Willd. ex Spreng	*	*
<i>Randia longiloba</i> Hemsley	*	
<i>Lysiloma latisiliquum</i> (L.) Benth		*
<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb		*
<i>Spondias bomin</i> (L.)		*
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume		*
<i>Annona reticulata</i> L.		*
<i>Gyrocarpus americanus</i> Jacq.		*
<i>Sapindus saponaria</i> L.		*

<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Steud		*
<i>Cedrela mexicana</i> M. Roemer		*
<i>Simarouba glauca</i> DC.		*
<i>Vitex gaumeri</i> Greenman		*
<i>Bucida buceras</i> L.		*

Estrato herbáceo

<i>Agave angustifolia</i> Haw.	*
<i>Morinda yucatanensis</i> Green	*
<i>Senna occidentalis</i> (L.) Link	*
<i>Dalbergia glabra</i> (Miller) Standley	*
<i>Croton flavens</i> L.	*
<i>Viguiera dentate</i> (Cav.) Sprengel var. <i>helianthoides</i> (H.B. & K.) Blake	*
<i>Eupatorium deleoides</i> (DC.) Hemsley	*
<i>Sida acuta</i> Burm.	*
<i>Ipomoea carnea</i> Jacq.	*
<i>Capraria biflora</i> L.	*
<i>Waltheria americana</i> L.	*
<i>Solanum tridynamum</i> Dunal	*
<i>Capparis pachaca</i> subsp. <i>oxysepala</i> (Wright ex Radlk) Iltis	*
<i>Mammillaria gaumeri</i> Orcutt	*

Epífitas

<i>Selenicereus hondurensis</i> (Schumann) Britton & Rose	*	
<i>Tillandsia festucoides</i> Brongn. ex Mez	*	
<i>T. brachycaulos</i> Schlecht	*	*
<i>Anthurium tetragonum</i> (Hook.) Schott		*
<i>Catasetum integerrimum</i> Hook.		*

ANEXO 2

Tabla 1. Concentración de carbono total (mg C g⁻¹ suelo) en suelos (profundidad 0-20 cm) de bosques tropicales estacionalmente secos de Yucatán. Los valores son medias de entre tres y cinco muestras con error estándar entre paréntesis.

Zona/ Edad del bosque	Suelo de color café-rojizo		Suelo de color negro	
	Estación de Secas	Estación de Lluvias	Estación de Secas	Estación de Lluvias
Chicxulub				
1 año	139.23 (9.50)	164.48 (5.06)	161.92 (7.93)	204.96 (6.10)
5 años	128.99 (4.52)	124.10 (4.78)	182.57 (24.58)	156.33 (8.01)
10 años	157.18 (12.81)	159.77 (7.33)	210.39 (8.23)	181.53 (21.76)
20 años	174.17 (11.87)	203.56 (21.13)	215.87 (41.95)	202.60 (34.84)
Maduro	138.38(6.80)	187.98 (61.60)	243.27 (23.92)	261.41 (46.49)
Xmatkuil				
1 año	126.72 (8.94)	102.00 (33.53)	196.84 (13.02)	150.06 (10.83)
5 años	93.63 (5.61)	105.02 (8.59)	142.02 (7.11)	133.54 (11.41)
10 años	148.33 (9.84)	163.31 (21.65)	183.11 (15.83)	178.58 (11.74)
20 años	124.52 (4.08)	134.83 (12.56)	175.37 (17.63)	161.13 (7.13)
Maduro	88.75 (4.38)	74.41 (5.07)	218.23 (28.87)	157.83 (19.54)
Hobonil				
1 año	56.08 (2.99)	66.41 (6.27)	74.35 (5.68)	83.15 (8.45)
5 años	50.56 (1.73)	57.48 (5.81)	64.02 (3.98)	65.27 (1.99)
10 años	57.05 (5.14)	58.44 (4.19)	83.22 (3.54)	94.13 (5.81)
20 años	60.10 (4.21)	66.81 (5.52)	88.91 (7.66)	118.71 (8.47)
Maduro	n.d.	n.d.	80.94 (3.81)	98.16 (9.12)

n.d., no hay datos

Tabla 2. Concentración de nitrógeno total (mg N g⁻¹ suelo) en suelos (profundidad 0-20 cm) de bosques tropicales estacionalmente secos de Yucatán. Los valores son medias de entre tres y cinco muestras con error estándar entre paréntesis.

Zona/ Edad del bosque	Suelo de color café-rojizo		Suelo de color negro	
	Estación de Secas	Estación de Lluvias	Estación de Secas	Estación de Lluvias
Chicxulub				
1 año	10.38 (0.82)	14.18 (0.63)	11.41 (0.26)	18.47 (0.62)
5 años	10.50 (0.72)	11.29 (0.59)	14.33 (1.66)	14.52 (0.90)
10 años	11.95 (1.47)	7.98 (1.25)	15.49 (0.94)	12.11 (1.86)
20 años	14.90 (1.28)	11.53 (1.41)	15.17 (2.00)	10.83 (1.10)
Maduro	8.80 (0.85)	8.03 (0.61)	18.54 (1.37)	15.06 (0.75)
Xmatkuil				
1 año	9.16 (0.87)	4.36 (0.92)	16.53 (1.20)	13.54 (0.90)
5 años	6.26 (0.88)	6.52 (0.66)	14.49 (2.25)	8.23 (0.49)
10 años	12.21 (1.03)	9.65 (1.28)	16.80 (1.73)	17.53 (1.04)
20 años	8.19 (0.62)	7.95 (0.73)	12.25 (1.13)	14.46 (0.73)
Maduro	5.64 (0.43)	3.23 (0.28)	12.64 (1.03)	13.24 (1.71)
Hobonil				
1 año	4.19 (0.20)	3.03 (0.30)	6.05 (0.52)	4.99 (0.71)
5 años	3.76 (0.26)	3.66 (0.69)	4.89 (0.48)	3.74 (0.24)
10 años	3.26 (0.56)	2.69 (0.46)	6.70 (0.47)	4.31 (0.66)
20 años	3.45 (0.26)	3.40 (0.27)	6.62 (0.64)	7.21 (0.89)
Maduro	n.d.	n.d.	5.76 (0.29)	5.14 (0.42)

n.d., no hay datos

Tabla 3. Relación C:N en suelos (profundidad 0-20 cm) de bosques tropicales estacionalmente secos de Yucatán. Los valores son medias de entre tres y cinco muestras con error estándar entre paréntesis.

Zona/ Edad del bosque	Suelo de color café-rojizo		Suelo de color negro	
	Estación de Secas	Estación de Lluvias	Estación de Secas	Estación de Lluvias
Chicxulub				
1 año	13.53 (0.74)	11.63 (0.27)	14.17 (0.49)	11.11 (0.30)
5 años	12.58 (1.15)	11.04 (0.37)	12.57 (0.41)	10.79 (0.33)
10 años	13.34 (0.54)	17.37 (0.01)	13.64 (0.35)	15.28 (0.28)
20 años	12.04 (0.63)	17.80 (0.75)	14.13 (1.47)	18.23 (1.78)
Maduro	16.17 (1.26)	22.81 (6.40)	13.03 (0.37)	17.04 (2.20)
Xmatkuil				
1 año	14.02 (0.56)	22.18 (2.36)	11.94 (0.33)	11.07 (0.17)
5 años	15.84 (1.70)	16.64 (1.96)	10.75 (1.58)	16.44 (1.64)
10 años	12.27 (0.71)	18.72 (1.24)	11.79 (0.43)	10.18 (0.34)
20 años	15.44 (0.77)	17.04 (0.81)	14.00 (0.50)	11.16 (0.16)
Maduro	15.98 (1.07)	23.42 (1.50)	17.03 (0.86)	11.96 (0.26)
Hobonil				
1 año	12.88 (0.60)	22.05 (1.24)	12.39 (0.89)	17.00 (1.01)
5 años	12.77 (0.95)	19.21 (1.01)	13.26 (0.57)	17.65 (0.79)
10 años	18.02 (1.63)	24.73 (3.62)	12.87 (0.83)	24.22 (4.35)
20 años	17.47 (0.41)	19.67 (0.37)	13.52 (0.47)	17.34 (2.03)
Maduro	n.d.	n.d.	14.12 (0.55)	19.07 (0.77)

n.d., no hay datos

Tabla 4. Concentración de carbono en la biomasa microbiana (mg C g^{-1} suelo) en suelos (profundidad 0-20 cm) de bosques tropicales estacionalmente secos de Yucatán. Los valores son medias de entre tres y cinco muestras con error estándar entre paréntesis.

Zona/ Edad del bosque	Suelo de color café-rojizo		Suelo de color negro	
	Estación de Secas	Estación de Lluvias	Estación de Secas	Estación de Lluvias
Chicxulub				
1 año	1.917 (0.445)	2.030 (0.337)	3.478 (0.526)	2.705 (0.183)
5 años	2.818 (0.371)	2.444 (0.312)	3.127 (0.463)	2.291 (0.373)
10 años	3.085 (0.809)	3.121 (0.759)	3.371 (0.319)	2.476 (0.900)
20 años	2.253 (0.531)	3.000 (0.117)	11.055 (6.511)	3.027 (0.684)
Maduro	3.085 (0.385)	1.451 (0.244)	5.482 (1.091)	4.354 (0.639)
Xmatkuil				
1 año	2.820 (0.516)	0.722 (0.187)	3.379 (0.639)	1.219 (0.326)
5 años	1.461 (0.122)	0.602 (0.137)	1.974 (0.174)	1.189 (0.180)
10 años	2.065 (0.408)	0.659 (0.255)	4.143 (0.490)	1.114 (0.215)
20 años	2.070 (0.350)	0.617 (0.056)	2.418 (0.170)	0.733 (0.142)
Maduro	1.437 (0.224)	0.471 (0.102)	2.653 (0.833)	1.409 (0.227)
Hobonil				
1 año	1.473 (0.308)	0.323 (0.060)	1.238 (0.242)	0.707 (0.213)
5 años	0.929 (0.210)	0.753 (0.155)	1.193 (0.186)	0.545 (0.067)
10 años	1.644 (0.357)	0.566 (0.065)	1.599 (0.124)	0.616 (0.063)
20 años	1.137 (0.175)	0.520 (0.055)	0.987 (0.100)	1.000 (0.087)
Maduro	n.d.	n.d.	1.352 (0.086)	0.495 (0.150)

n.d., no hay datos

Tabla 5. Concentración de nitrato ($\mu\text{g N-NO}_3^- \text{ g}^{-1}$ suelo) en suelos (profundidad 0-20 cm) de bosques tropicales estacionalmente secos de Yucatán. Los valores son medias de entre tres y cinco muestras con error estándar entre paréntesis.

Zona/ Edad del bosque	Suelo de color café-rojizo		Suelo de color negro	
	Estación de Secas	Estación de Lluvias	Estación de Secas	Estación de Lluvias
Chicxulub				
1 año	12.25 (3.60)	28.73 (1.46)	11.72 (5.98)	44.30 (3.02)
5 años	36.09 (2.92)	29.95 (0.79)	35.67 (5.70)	40.35 (3.11)
10 años	14.45 (4.59)	27.52 (5.03)	16.76 (1.11)	33.43 (7.25)
20 años	12.53 (1.57)	116.77 (43.47)	18.40 (3.97)	111.56 (36.80)
Maduro	10.01 (1.55)	43.55 (3.39)	35.81 (7.14)	145.12 (31.50)
Xmatkuil				
1 año	3.56 (1.77)	18.55 (3.08)	11.50 (2.19)	30.36 (4.03)
5 años	6.54 (0.68)	25.64 (1.38)	6.51 (1.36)	26.02 (2.82)
10 años	26.26 (3.78)	48.89 (2.93)	24.63 (3.50)	45.36 (6.80)
20 años	17.12 (1.73)	31.25 (2.37)	16.50 (1.98)	40.33 (2.49)
Maduro	10.14 (1.47)	16.80 (2.16)	36.24 (3.78)	32.94 (4.88)
Hobonil				
1 año	10.92 (1.99)	21.62 (0.67)	14.86 (1.60)	29.21 (4.24)
5 años	9.35 (1.84)	24.79 (3.02)	16.24 (6.96)	20.16 (1.92)
10 años	8.91 (3.38)	29.33 (1.37)	14.42 (1.94)	34.80 (1.75)
20 años	13.75 (2.30)	34.56 (3.47)	20.85 (3.13)	65.31 (12.51)
Maduro	n.d.	n.d.	18.23 (1.05)	49.46 (2.83)

n.d., no hay datos

Tabla 6. Concentración de amonio ($\mu\text{g N-NH}_4^+ \text{ g}^{-1}$ suelo) en suelos (profundidad 0-20 cm) de bosques tropicales estacionalmente secos de Yucatán. Los valores son medias de entre tres y cinco muestras con error estándar entre paréntesis.

Zona/ Edad del bosque	Suelo de color café-rojizo		Suelo de color negro	
	Estación de Secas	Estación de Lluvias	Estación de Secas	Estación de Lluvias
Chicxulub				
1 año	15.14 (0.82)	83.76 (12.40)	20.91 (2.23)	88.54 (5.97)
5 años	22.81 (2.34)	38.08 (7.14)	22.37 (3.44)	86.71 (9.53)
10 años	15.51 (2.29)	72.46 (9.25)	15.20 (2.33)	84.37 (24.31)
20 años	16.02 (3.18)	122.12 (18.13)	28.26 (7.85)	117.61 (28.32)
Maduro	10.95 (1.37)	100.40 (8.06)	24.22 (4.20)	162.12 (10.77)
Xmatkuil				
1 año	10.83 (0.94)	55.88 (12.53)	12.78 (1.46)	71.01 (7.49)
5 años	11.31 (0.96)	78.32 (9.15)	11.82 (1.23)	97.70 (8.82)
10 años	9.54 (0.71)	143.00 (15.67)	16.97 (5.28)	155.63 (17.02)
20 años	13.54 (1.98)	103.09 (8.41)	18.38 (3.46)	131.05 (5.44)
Maduro	9.23 (0.75)	29.57 (4.43)	23.23 (3.40)	80.01 (9.96)
Hobonil				
1 año	10.79 (1.18)	38.64 (7.22)	19.15 (1.63)	71.23 (9.59)
5 años	14.22 (2.24)	39.70 (12.98)	14.23 (1.07)	31.32 (5.35)
10 años	14.61 (1.37)	39.71 (10.03)	19.03 (0.46)	97.01 (3.25)
20 años	21.82 (2.67)	37.58 (8.21)	19.02 (1.55)	75.17 (9.89)
Maduro	n.d.	n.d.	14.92 (3.35)	81.56 (5.52)

n.d., no hay datos

Tabla 7. Relación $\text{NO}_3:\text{NH}_4$ en suelos (profundidad 0-20 cm) de bosques tropicales estacionalmente secos de Yucatán. Los valores son medias de entre tres y cinco muestras con error estándar entre paréntesis.

Zona/ Edad del bosque	Suelo de color café-rojizo		Suelo de color negro	
	Estación de Secas	Estación de Lluvias	Estación de Secas	Estación de Lluvias
Chicxulub				
1 año	0.781 (0.178)	0.360 (0.042)	0.568 (0.315)	0.513 (0.067)
5 años	1.610 (0.129)	0.942 (0.213)	1.585(0.106)	0.483 (0.047)
10 años	0.872 (0.189)	0.375 (0.028)	1.163 (0.154)	0.418 (0.036)
20 años	0.841 (0.105)	0.933 (0.276)	0.721 (0.115)	0.981 (0.242)
Maduro	0.977 (0.184)	0.436 (0.018)	1.516 (0.166)	0.915 (0.188)
Xmatkuil				
1 año	0.320 (0.163)	0.357 (0.063)	0.959 (0.202)	0.438 (0.058)
5 años	0.606 (0.096)	0.339 (0.028)	0.592 (0.143)	0.271 (0.031)
10 años	2.806 (0.405)	0.354 (0.029)	2.433 (0.989)	0.295 (0.040)
20 años	1.304 (0.068)	0.308 (0.025)	0.998 (0.150)	0.310 (0.024)
Maduro	1.131 (0.195)	0.601 (0.073)	1.628 (0.154)	0.413 (0.044)
Hobonil				
1 año	0.987 (0.074)	0.669 (0.158)	0.777 (0.049)	0.409 (0.014)
5 años	0.661 (0.076)	0.961 (0.343)	1.079 (0.386)	0.719 (0.132)
10 años	0.579(0.189)	0.897 (0.212)	0.756 (0.0.93)	0.361 (0.023)
20 años	0.642 (0.084)	1.107 (0.239)	1.125 (0.208)	0.882 (0.125)
Maduro	n.d.	n.d.	1.688 (0.603)	0.614 (0.042)

n.d., no hay datos

Tabla 8. Respiración basal del suelo (70 días de incubación; mg C-CO₂ g⁻¹ 70 d⁻¹) (profundidad 0-20 cm) de bosques tropicales estacionalmente secos de Yucatán. Los valores son medias de entre tres y cinco muestras con error estándar entre paréntesis.

Zona/ Edad del bosque	Suelo de color café-rojizo		Suelo de color negro	
	Estación de Secas	Estación de Lluvias	Estación de Secas	Estación de Lluvias
Chicxulub				
1 año	1.986 (0.117)	2.588 (0.146)	3.083 (0.455)	3.387 (0.278)
5 años	2.827 (0.322)	2.586 (0.255)	2.838 (0.391)	2.765 (0.280)
10 años	2.252 (0.452)	2.912 (0.889)	2.671 (0.263)	3.338 (0.599)
20 años	2.854 (0.191)	4.294 (1.107)	3.368 (0.680)	3.937 (0.831)
Maduro	2.383 (0.163)	2.267 (0.227)	4.056 (0.444)	4.933 (1.069)
Xmatkuil				
1 año	2.175 (0.275)	1.991 (0.207)	3.540 (0.302)	2.644 (0.329)
5 años	2.093 (0.172)	1.877 (0.203)	3.039 (0.200)	2.817 (0.276)
10 años	3.121 (0.466)	2.919 (0.328)	3.484 (0.461)	2.536 (0.266)
20 años	1.968 (0.145)	2.057 (0.158)	3.635 (0.302)	2.687 (0.131)
Maduro	1.802 (0.153)	0.826 (0.109)	3.684 (0.408)	2.644 (0.469)
Hobonil				
1 año	1.721 (0.193)	1.443 (0.038)	2.386 (0.228)	1.766 (0.307)
5 años	1.622 (0.268)	0.964 (0.117)	1.756 (0.190)	1.059 (0.164)
10 años	1.165 (0.229)	1.017 (0.137)	2.523 (0.116)	2.536 (0.222)
20 años	2.266 (0.379)	1.447 (0.252)	3.233 (0.389)	3.794 (0.686)
Maduro	n.d.	n.d.	2.680 (0.217)	2.586 (0.248)

n.d., no hay datos

Tabla 9. Respiración basal del suelo estandarizada ($\text{mg C-CO}_2 \text{ g}^{-1} 70 \text{ d}^{-1} \text{ mg C total}^{-1}$) (profundidad 0-20 cm) de bosques tropicales estacionalmente secos de Yucatán. Los valores son medias de entre tres y cinco muestras con error estándar entre paréntesis.

Zona/ Edad del bosque	Suelo de color café-rojizo		Suelo de color negro	
	Estación de Secas	Estación de Lluvias	Estación de Secas	Estación de Lluvias
Chicxulub				
1 año	0.014 (0.0014)	0.016 (0.0006)	0.019 (0.0025)	0.017 (0.0013)
5 años	0.022 (0.0018)	0.021 (0.0019)	0.016 (0.0006)	0.018 (0.0013)
10 años	0.014 (0.0015)	0.022 (0.0072)	0.013 (0.0011)	0.018 (0.0016)
20 años	0.017 (0.0010)	0.020 (0.0027)	0.016 (0.0023)	0.019 (0.0011)
Maduro	0.017 (0.0013)	0.014 (0.0022)	0.017 (0.0024)	0.018 (0.0008)
Xmatkuil				
1 año	0.017 (0.0020)	0.023 (0.0036)	0.018 (0.0010)	0.017 (0.0015)
5 años	0.022 (0.0016)	0.018 (0.0016)	0.022 (0.0020)	0.021 (0.0012)
10 años	0.021 (0.0018)	0.018 (0.0012)	0.017 (0.0020)	0.015 (0.0026)
20 años	0.016 (0.0013)	0.016 (0.0014)	0.021 (0.0020)	0.017 (0.0005)
Maduro	0.020 (0.0010)	0.011 (0.0009)	0.017 (0.0021)	0.016 (0.0015)
Hobonil				
1 año	0.032 (0.0057)	0.022 (0.0022)	0.032 (0.0023)	0.021 (0.0023)
5 años	0.035 (0.0061)	0.015 (0.0018)	0.027 (0.0023)	0.016 (0.0021)
10 años	0.020 (0.0024)	0.018 (0.0026)	0.030 (0.0015)	0.027 (0.0029)
20 años	0.037 (0.0044)	0.021 (0.0024)	0.036 (0.0036)	0.031 (0.0035)
Maduro	n.d.	n.d.	0.033 (0.0022)	0.026 (0.0006)

n.d., no hay datos

Tabla 10. Coeficiente metabólico $q\text{CO}_2$ ($\text{mg C-CO}_2 \text{ g}^{-1}70 \text{ d}^{-1} \text{ mg CBMS}^{-1}$) en suelos (profundidad 0-20 cm) de bosques tropicales estacionalmente secos de Yucatán. Los valores son medias de entre tres y cinco muestras con error estándar entre paréntesis.

Zona/ Edad del bosque	Suelo de color café-rojizo		Suelo de color negro	
	Estación de Secas	Estación de Lluvias	Estación de Secas	Estación de Lluvias
Chicxulub				
1 año	1.227 (0.3175)	1.353 (0.1659)	0.894 (0.0750)	1.272 (0.1329)
5 años	1.035 (0.0957)	1.100 (0.1080)	0.939 (0.1054)	1.300 (0.2207)
10 años	0.879 (0.2219)	1.052 (0.1230)	0.823 (0.1285)	2.256 (0.9920)
20 años	1.427 (0.2361)	1.458 (0.4053)	0.943 (0.5298)	1.332 (0.0680)
Maduro	0.805 (0.0679)	1.657 (0.2540)	0.798 (0.0943)	1.164 (0.1854)
Xmatkuil				
1 año	0.866 (0.1583)	3.190 (0.6272)	1.299 (0.3725)	16.898 (15.0537)
5 años	1.480 (0.1748)	4.101 (1.2816)	1.586 (0.1724)	2.528 (0.3270)
10 años	1.594 (0.1796)	17.964 (9.4704)	0.772 (0.0842)	2.494 (0.3830)
20 años	1.057 (0.1622)	3.381 (0.2671)	1.537 (0.1776)	4.810 (1.6229)
Maduro	1.340 (0.1866)	2.350 (0.8925)	10.843 (9.622)	1.917 (0.3181)
Hobonil				
1 año	1.406 (0.4033)	5.205 (0.9988)	2.110 (0.3682)	3.390 (1.1201)
5 años	1.965 (0.1253)	1.565 (0.5292)	1.560 (0.2182)	2.048 (0.4205)
10 años	0.731 (0.0826)	1.928 (0.4328)	1.625 (0.1827)	4.340 (0.6474)
20 años	2.060 (0.3812)	2.877 (0.4789)	3.377 (0.4696)	3.797 (0.5373)
Maduro	n.d.	n.d.	2.004 (0.1827)	7.126 (1.7694)

n.d., no hay datos