

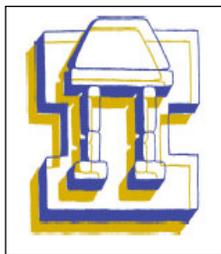


UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

Dinámica del fósforo en el suelo durante la
regeneración de bosques tropicales secos en
la Sierra de Huautla, Morelos

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
B I Ó L O G O
P R E S E N T A:
RIGOBERTO ROMUALDO ROMUALDO



DIRETOR DE TESIS: DR. JULIO CAMPO ALVES

2003



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

*A mis padres Ma Asunción y Arturo,
con muchísimo amor, admiración y profunda gratitud.*

*A Arida Luzer y Ney
mis hermanas mis amigas con mucho cariño.*

*A mis cuñaditos Pasuday Eleuterio,
con especial cariño y respeto.*

*A Camira,
con gran cariño.*

R.R.R.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por la oportunidad de ser parte de ella e inculcar en mí el espíritu universitario

A la Facultad de Estudios Superiores Iztacala (UNAM) por darme durante los años de formación, y como inculcador del crecimiento

Al Instituto de Ecología de la UNAM por el invaluable apoyo brindado durante estos últimos tres años

Al departamento de Ecología Fisiológica "Carlos Vázquez-Yanes" del Instituto de Ecología por el espacio brindado para el desarrollo de la tesis

Al laboratorio de Bioquímica del Instituto de Ecología, por las facilidades otorgadas para el desarrollo de la experimentación

A el laboratorio de Genética del Instituto de Ecología por la facilitación del equipo de centrifugado durante este trabajo

A el C.E.A.M.I.S.H. de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos por permitir el trabajo en la Reserva de la Biosfera "Sierra de Huautla", Morelos

A el CONACYT por la beca otorgada durante el periodo de septiembre del 2001 a mayo del 2002 mediante el proyecto No. 31954

A el CONACYT por el apoyo del proyecto No. 31954, por permitir realizar este y muchos otros trabajos

A el programa de Becas PROBETEL de la UNAM por el apoyo durante el periodo de enero a junio del 2003.

A la escuela preparatoria "Oficial No. 57 del Estado de México" ubicada en San Juan de los Ríos Atlixmula, Edo. de México. Donde gracias a la formación adquirida en el periodo de estudio me ha servido de base para alcanzar mis metas

Al Dr. Julio Campo A lves por compartir conmigo su alta calidad científica y humana y por hacerme parte del gran equipo de trabajo que ha formado

A mis sirvientes M. en C. Daniel Muñoz I., Dr. Diabro Granados S., Dr. Soluabr Rodríguez Z., Dr. Sergio Cházaro O. por compartir sus conocimientos en las correcciones de esta tesis y que sin la misma no hubiera sido posible la culminación del presente trabajo

Al Bid. Enrique Solís Villalpando por el gran apoyo en el aprendizaje de técnicas en el campo y en el laboratorio. Y por generar el calor y la camaradería dentro del área de trabajo

Al gran equipo de trabajo formado por Enrique Solís Virisita Saynes (viri), Israel Cárdenas (isra), Patricia Valderrama (patito), Guadalupe Valencia (lupinus) y encabezado por el Dr. Julio Campo, quienes apoyaron durante todo el muestreo en el campo y en laboratorio, que mediante su colaboración y su excelente calidad humana el trabajo realizado fue sin duda más ameno

A la Bid. Edith Mateos, Mónica Rangel, Alfonso C., quienes en algún momento del muestreo su apoyo fue de gran utilidad

Al Dr. Diabro Granados, que mediante sus cátedras de Diversidad Vegetal II, Manejo Recursos Naturales y Restauración Ecológica, inculco en mí el gusto por el área de investigación a la cual me he enfocado

A los maestros de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala (Ignacio Peñalosa, Samuel Mera, Amelia Campo, Luis Antonio, Rodolfo Cárdenas, Roberto Rico, Roberto Moreno, Elías Piedra, Mónica Sánchez, José L. Gama, José A. Martínez, Ángel Moran, Mario A. de la O, Diabro Granados, Israel Aguilar, Ernesto Aguirre, Miguel, Jonathan Franco, Daniel Muñoz, Mayra M. Hernández, Claudia Díez de B., Israel, Soluabr Rodríguez, Sergio Cházaro O.)

A los maestros de la Preparatoria Oficial No. 57. (Vicente Gómez P., Beta Valderrama, Fidias Guzmán, David Flores C., Paula Miranda S. Abinoem Nava, Felipe Pastor R. Lilitiana López R., Josefina Martínez, Emelita)

A mis Papás por el gran apoyo moral y económico, y los grandes valores inculcados en mí, los que permitieron que la culminación de este trabajo sea un logro mutuo

A mis hermanas Lucrey Arida, por el apoyo moral durante toda su vida, a mi hermano Nery por el gran apoyo y en especial en estos últimos 6 años que hemos estado más juntos, apoyándonos en momentos malos y buenos que a mi juicio han sido más abundantes estos últimos

A mis Abuelitos (Pascuala y Elaterio) quienes gracias a su ejemplo de vida he tomado el valor de ser cada día mejor persona

A mis tíos Adelfina, Aurelia, Carmen, Héctor, Isidro, María, Nazario, Paula, por el apoyo incondicional tanto moral como económico. Su apoyo es mi gran sostén

A Silvia Martínez J por compartir conmigo momentos especiales durante los años de la carrera, y por el apoyo incondicional durante la misma

A mis amigos Edgar Romero E. (vieja), Leopoldo Sandrino O. (pelo), Mario Castillo S. (majinbu), Nery Romulo R. (compañero). Por apoyar y compartir conmigo una gran etapa de mi vida y a quienes he considerado como una segunda familia

A los grandes amigos de la facultad Barbara Y. Orihuela N. (barby), E. Pilar Silva L. (maida), Erika L. Burgos O. (erikilla), Juan Tovar C. (juan), Miguel A. Castillo R. (Mika), por los grandes momentos que compartimos durante la carrera y que desde hoy seguirán habiendo a lo largo de nuestras vidas

De igual manera agradezco a mis amigos Hugo E. Trujillo (caballero), Noé de la Rosa (no hubo tiempo de ponerle apodo), Octavio D. Reyes H (argento) y Valentín Martínez L. (tintín), que gracias a su calidad de persona pudimos hacer un gran equipo durante la carrera, donde la amistad es el primer valor de unión entre nosotros

Y a todos los amigos y compañeros de la carrera, agradezco su calidad de persona para considerarme parte de su círculo social; Georgina Arteaga (gina), Manuel Ayala (mandato), Andrés Patricia Ch. (añada), Carmen (carmenilla), Edgar (juano), Luis (adúer), Eduardo (lolo), Sara (saruka), Andrea (rata), Paul de la C. y Ana E. M., Laura, Scl Y. V., Rafael R., Ana María Q. (anita), Oscar Pineba (goku), Julieta

A mis amigos Lidia Plata R. (añadita), Sandra Sandrino O. (sandy), Omar Romero E., Pablo Castillo S. (pablin), Félix Valencia P. (gato), Noé Olmos C. (apuelos), Gerardo Céspedes M. (gera), Uriel Morray G. (uri), Benjamín Nievas G. (Nievas).

CONTENIDO	PÁGINA
<i>RESUMEN</i>	3
I. INTRODUCCION	
DEFORESTACIÓN Y CICLO DE NUTRIENTES EN BOSQUES TROPICALES SECOS	4
DINÁMICA DE NUTRIENTES EN BOSQUES TROPICALES SECUNDARIOS.....	8
GENERALIDADES DEL CICLO DEL P.....	10
<i>Fósforo mineral</i>	13
<i>Fósforo orgánico</i>	15
<i>Fósforo absorbido</i>	16
<i>Fósforo disponible</i>	18
II JUSTIFICACIÓN	21
III OBJETIVOS	22
IV HIPÓTESIS	23
V MÉTODOS	
ÁREA DE ESTUDIO	25
MUESTREO	27
ANÁLISIS QUÍMICOS.....	29
ANÁLISIS ESTADÍSTICOS.....	32
VI RESULTADOS	
pH Y DENSIDAD DEL SUELO	33
DINÁMICA DEL P EN EL SUELO	
<i>Efecto de la profundidad del suelo</i>	34
Variación estacional.....	38
Efecto de la perturbación.....	40
VII DISCUSIÓN	
pH Y DENSIDAD DEL SUELO.....	51
DINÁMICA DEL P EN EL SUELO	
<i>Fracciones de P en el suelo</i>	52
<i>Profundidad</i>	56
<i>Estacionalidad</i>	57
<i>Efecto de la perturbación</i>	60
IMPLICACIONES.....	62
VIII CONCLUSIONES	66
IX REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	69

RESUMEN

Los bosques tropicales secos (BTS) ocupan más del 40% de la superficie boscosa de la región tropical. En México estos bosques representan el principal ecosistema tropical del país y sufren tala y transformación de su cobertura lo cual produce una pérdida anual del 1.9% de su superficie. La transformación del bosque genera pérdidas elevadas de nutrientes (especialmente de N y de P) que afectan la viabilidad de los cultivos y la recuperación de la vegetación natural una vez que se ha abandonado el uso del sitio. Como consecuencia de ello, muchas partes del paisaje del país que antes eran cubiertas por BTS, presentan hoy el aspecto de un mosaico de vegetación secundaria en diferente estado de regeneración.

En el presente estudio se evaluó la dinámica del P en el suelo en una cronosecuencia de regeneración de BTS en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, en el estado de Morelos. El estudio incluyó un BTS secundario de ≈ 20 años de edad, uno de ≈ 40 años y uno de ≈ 60 años, así como un BTS maduro. En cada bosque se establecieron cuatro parcelas ($12\text{ m} \times 12\text{ m}$) separadas por 10 m entre sí. En cada parcela se colectaron 4 muestras del suelo a dos profundidades (0-5 cm y 5-20 cm) durante la estación seca (diciembre del 2001 y marzo del 2002) y durante la estación lluviosa (junio y septiembre del 2002). De cada muestra se analizó su contenido de P mediante el método de fraccionamiento. Se determinaron el contenido total de P en el suelo, el P-residual, el P-HCl, el P-OH (total, orgánico e inorgánico) y el P-HCO₃ (total, orgánico e inorgánico).

El capital total de P en el suelo (0-20 cm de profundidad) del BTS maduro fue de 117 g m^{-2} , mientras que el correspondiente a los suelos bajo vegetación secundaria varió de 71 a 78 g m^{-2} . El P-residual representó la principal fracción del P en el suelo de todos los bosques ($>80\%$ del contenido total de P), y le siguieron en orden de importancia para todos los bosques, el P-HCl (4 a 9%), el P-OH total (7%) y el P-HCO₃ total (2.5 y 3.0%). En estas dos últimas fracciones dominaron las formas orgánicas ($>80\%$) respecto a las inorgánicas.

La estacionalidad de las lluvias afectó la concentración de P en las fracciones más lábiles (i.e., P-HCO₃ y P-OH). La concentración total de P-HCO₃ fue mayor al comienzo de la estación lluviosa (junio) y disminuyó más avanzada esta estación (septiembre), sugiriendo una gran remoción de P del suelo por parte de las plantas y de la biomasa microbiana. En cambio, la concentración del P inorgánico extraído con NaOH fue elevada durante la estación seca y disminuyó al comienzo de la estación lluviosa.

Los contenidos totales de P en suelos bajo bosques secundarios fueron 40% menores que en suelos bajo vegetación madura, reflejando la disminución que en la misma proporción sufrió el P-residual. También el contenido de P en las fracciones extraídas con HCl y con NaHCO₃ disminuyó en 50 y 27%, respectivamente, bajo vegetación secundaria respecto a sus valores bajo vegetación madura. En sentido contrario, la concentración de P en la fracción P-OH fue menor en suelos bajo bosque maduro que en suelos bajo vegetación secundaria (de 5 a 15%). Comparando los suelos de los BTS secundarios entre sí, se comprobó que durante la regeneración de la vegetación se acumuló P-residual y P-OH.

Los cambios en los contenidos de P en el suelo son de gran importancia para la regeneración de la vegetación secundaria considerando el papel crítico que tienen los nutrientes en el establecimiento y supervivencia de especies, así como en la re-acumulación y almacenamiento de carbono en zonas perturbadas del trópico.

I INTRODUCCIÓN

DEFORESTACIÓN Y CICLO DE NUTRIENTES EN BOSQUES TROPICALES SECOS

La agricultura de temporal es practicada cada año por 240 a 300 millones de personas, afectando más de 4×10^8 ha de la tierra cultivable del planeta (Brady y Weil 1996). La extensión e intensificación de las prácticas agrícolas de cultivo producen cambios en la biota y pérdidas en la fertilidad del suelo que conducen a la degradación de la tierra y su posterior abandono. Se calcula que se han transformado y/o degradado 40% de las tierras libres de hielo (Daily 1995). La perturbación del bosque primario produce el deterioro y destrucción de la estructura y composición del mismo y con ello afecta los mecanismos de conservación de los nutrientes.

Los bosques tropicales secos (BTS), también conocidos como selva baja caducifolia (Rzedowsky 1978), ocupan más del 40% de la superficie boscosa de la región tropical (Murphy y Lugo 1986). A lo largo de la historia, los ecosistemas tropicales han sido los más afectados por la actividad humana y su conversión a uso agrícola ocurre a velocidades alarmantes. Janzen (1986) considera que los BTS son los ecosistemas tropicales más amenazados, debido a que han sido reducidos a una pequeña fracción del área original, como en el Pacífico mesoamericano, donde solo el 0.1% de bosque primario se conserva en algunas zonas. En México estos bosque representan el principal ecosistema tropical del país al cubrir cerca del 14% del territorio nacional (aproximadamente 27×10^6 ha), aunque en la década de los 70' su superficie

descendió a 16×10^6 ha (Rzedowsky 1978). Recientemente se ha sugerido que el 30% de estos bosques fueron convertidos a tierras agrícolas y pastizales (Trejo y Dirzo 2000); con un promedio de reducción anual en su superficie equivalente al 1.9% (Masera *et al.* 1997).

Como consecuencia de la transformación del bosque, se produce una elevada pérdida de nutrientes en el suelo (Maass *et al.* 1988; García-Oliva 1992). Estas pérdidas en la fertilidad del suelo podrían limitar la capacidad de los sitios para mantener otras formas de vegetación. Por ejemplo, estudios desarrollados en la India evidencian que la transformación del bosque produce el empobrecimiento de los bancos de nutrientes en la vegetación (Singh *et al.* 1989) y en la biomasa microbiana del suelo (Srivastava y Singh 1991) por lo que la deforestación de los BTS reduce la fertilidad del suelo al disminuir la concentración de la materia orgánica, nitrógeno (N) y fósforo (P) (ver Maass 1995). Durante un proceso de varios pasos que incluye la selección de sitios, el clareo del bosque mediante roza-tumba y quema, la cosecha y el abandono de la tierra (Kleiman *et al.* 1996), 96% y 56% del capital de N y P pueden perderse en un inicio por volatilización (Kauffman *et al.* 1993). Datos de la región de Chamela, Jalisco, muestran que los valores de P disponible se reducen a la mitad con respecto a sus valores originales 11 años después de la conversión de BTS a cultivo, (García-Oliva 1992). En ambientes con déficit hídrico como los BTS, la deficiencia de N y P puede limitar la producción primaria después de que el requerimiento de agua ha sido completado (Fernald y Schlesinger 2001). Si bien los BTS no perturbados podrían tener una conservación de nutrientes eficiente (Campo *et al.* 2000, 2001b), producto de la toma de nutrientes por

parte de la vegetación y de la inmovilización microbiana (Singh *et al.* 1989, Jaramillo y Sanford 1995, Campo *et al.* 1998), esta regulación de la fertilidad es afectada por la transformación de la cobertura vegetal (Prassard *et al.* 1995).

En BTS los ingresos de P desde la atmósfera al ecosistema son usualmente pequeños (0.1 a $0.5 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, Campo *et al.* 2001b), y los procedentes del intemperismo podrían ser del mismo orden (Campo 1995). La producción de hojarasca anualmente retornan al suelo entre 3.9 kg P ha^{-1} y 5.5 kg P ha^{-1} , lo cual representa más del 80% del total del nutriente que retorna al suelo desde las partes aéreas (Singh y Singh 1991 y Campo *et al.* 2001b). Se estima que el retorno generado por senescencia de raíces podría ser equivalente al procedente de la hojarasca (Campo 1995, Campo *et al.* 2001b). De esta forma, la transformación de la cobertura vegetal conlleva a cambios sustanciales no solo en los capitales sino también en el retorno de nutrientes al suelo. Vitousek (1984) ha sugerido que en muchos bosques tropicales la producción primaria neta podría estar limitada por P. Los estudios de la dinámica del P en BTS evidencian un uso eficiente del nutriente sugiriendo que la limitación de P podría darse solo en algunos sitios (Jaramillo y Sanford 1995). Si bien, el único estudio sobre el ciclo de este nutriente, desarrollado en ecosistemas donde se evaluaron los balances de este elemento, no arroja evidencias sobre la posible limitación por P en sitios no perturbados (Campo *et al.* 2001b), la situación en sitios perturbados es muy diferente (Campo y Vázquez-Yanes 2003).

En ecosistemas tropicales estacionales, la inmovilización y mineralización de nutrientes regula su disponibilidad y dinámica (Singh *et al.* 1989). Se ha

propuesto que la inmovilización microbiana actúa como un mecanismo regulador de las pérdidas de nutrientes y de la productividad (Singh *et al.* 1989, Raghubanshi *et al.* 1990, Raghubanshi 1991). La biomasa microbiana acumula nutrientes en forma biológicamente activa durante la estación seca y los libera al inicio de la estación húmeda (Singh *et al.* 1989). Esta dinámica de inmovilización y mineralización podría estar regulada por la alternancia de períodos secos y húmedos. El aumento repentino en el potencial del agua del suelo por humedecimiento causa lisis microbiana (Kieft *et al.* 1987) y la liberación al medio de los nutrientes inmovilizados (ver Campo *et al.* 1998).

En los BTS, la biomasa radical juega un papel importante dada su contribución a la biomasa vegetal (30%; Castellanos *et al.* 1991). La cual supera en proporción al común registrado en bosques húmedos (Jordan 1985). Esta gran biomasa radical podría ser la respuesta a una baja disponibilidad de nutrientes y de agua en el suelo (Chapin 1980). Además, las raíces se concentran en la parte superior del suelo (Kummerow *et al.* 1990), lo cual sugiere un ciclo de nutrientes asociado a la materia orgánica. La concentración radical en los horizontes superficiales maximiza la captación de nutrientes y limita las pérdidas por lixiviados. Por ejemplo en un BTS en la India, Roy y Singh (1994) sugieren que la explotación de los sitios más fértiles del suelo por parte de las raíces finas compensaría la limitación por nutrientes.

DINÁMICA DE NUTRIENTES EN BOSQUES TROPICALES SECUNDARIOS

A consecuencia de las actividades humanas sobre los ecosistemas tropicales naturales se forman los bosques secundarios. Estas actividades incluyen períodos de cultivo cortos, en la práctica conocida como roza-tumba y quema, que van desde 1 a 3 años, hasta períodos largos con el establecimiento de pastizales o de plantaciones de café o caña de azúcar, además de otras actividades como ganadería y minería (Trejo y Dirzo 2000).

Los bosques secundarios cubren 6×10^8 ha en los trópicos y se estima que el 58% de los bosques primarios del neotrópico han sido transformados a bosques secundarios (Brown y Lugo 1990). Este uso de la tierra altera la estructura y función de ecosistemas y con frecuencia genera nuevos ciclos en términos del subsecuente uso humano (Lawrence y Foster 2002).

La edad del bosque secundario afecta las propiedades de los ecosistemas; p.e. la materia orgánica del suelo incrementa significativamente con la edad del bosque (Lawrence y Foster 2002). Mientras que las propiedades biogeoquímicas del suelo podrían influir sobre la riqueza de especies y densidad de los individuos, efecto que aumenta con la edad del bosque (Ceccon *et al.* 2002).

Vitousek (1984) considera a los bosques tropicales secundarios como un sumidero de nutrientes, pues estos se acumulan rápidamente en función del tiempo. La función de sumidero de nutrientes por parte de la vegetación durante la sucesión secundaria aumenta durante las primeras décadas del desarrollo debido a que los árboles jóvenes tienden a acumular nutrientes en

contraste con los árboles de estadios avanzados que tienden a su reutilización (ver Brown y Lugo 1990). Debido a ello una fracción grande del almacenamiento total de nutrientes en el estadio maduro, se realiza durante los estadios tempranos del desarrollo del bosque.

Las entradas de P al ecosistema no se incrementan en función de la edad del bosque (Lawrence y Foster 2002). Así, el ciclo del P cambia marcadamente durante los procesos de recuperación con un incremento del uso eficiente del P como una función de la edad como es sugerido por Brown y Lugo (1990). Por su parte, la disponibilidad de N y la cantidad de materia orgánica, se incrementan conforme a la edad del bosque, lo cual representa una lenta tasa de mineralización con una constante entrada de hojarasca al ecosistema (Lawrence y Foster 2002); por lo que el P puede limitar la descomposición y mineralización con la edad del bosque. Aunque el N puede limitar la productividad cuando el agua es ampliamente limitada, el P puede limitar la fijación de N (Lawrence y Foster 2002). Así, el P juega un papel crítico en la limitación de la disponibilidad de N en función de la recuperación del bosque.

La estrategia del ciclaje de nutrientes en los bosques secundarios parece ser una rápida acumulación de nutrientes en la vegetación y un rápido retorno a partir de la descomposición del mantillo, acompañados por una rápida producción de raíces (Brown y Lugo 1990). Ello es favorecido por la gran cantidad de materia orgánica que es producida durante los primeros 20 años de desarrollo del bosque (Brown y Lugo 1990). Se ha planteado que el impacto en los bosques secundarios sobre la materia orgánica y fertilidad del suelo es más intenso durante los períodos iniciales de la sucesión, y decrece en

proporción con la edad del bosque (Brown y Lugo 1990). Los estadios tardíos del desarrollo poseen una gran acumulación de nutrientes sobre los procesos del suelo debido al tiempo transcurrido más que a la intensidad del proceso (Brown y Lugo 1990).

Los bosques secundarios presentan cambios respecto a los bosques primarios; p.e. son extremadamente productivos y canalizan su productividad aumentando la velocidad de la circulación de sus nutrientes (Brown y Lugo 1990). Esta estrategia puede tener un gran costo, particularmente sobre el uso eficiente de capitales de nutrientes en el suelo los cuales se demuestran con el aumento del uso eficiente de P, aunque por su parte el N tiene un efecto antagónico (Lawrence y Foster 2002). Este escenario sugiere que el P puede ser un nutriente limitante para la productividad primaria y la regeneración de los bosques tropicales secundarios (Brown y Lugo 1990, Lawrence y Foster 2002). Evidencias experimentales en Yucatán, corroboran esta hipótesis (Campo y Vázquez-Yanes 2003, Ceccon *et al.* 2003).

GENERALIDADES DEL CICLO DEL P

El P es uno de los elementos principales para el crecimiento de las plantas, y regula, por ello, la producción primaria neta en el mundo (Brady y Weil 1996). Si bien el suelo puede contener entre 50 a 1000 $\mu\text{g P g}^{-1}$ (Forth y Ellis 1989), en su mayor parte no esta disponible para las plantas (Brady y Weil 1996). Su contenido total es 10 veces menor que el correspondiente al N. El ciclo del P no tiene un componente gaseoso significativo (ver Figura 1) y a

diferencia del ciclo del N, la mayor transferencia en su ciclo no es manejada por reacciones microbianas. En cambio, casi todo el P sobre la tierra es originalmente derivado de minerales de fosfato cálcico mediante el intemperismo (Schlesinger 1997). En la roca se presenta generalmente como apatita $[M_{10} (PO_4)_5 X]$, donde comúnmente el mineral (M) es Ca y el anión (X) es fluorina, aunque también puede ser Cl^- , OH^- y CO_3^{2-} . Así, existen apatitas de flúor, de cloro, de hidróxi y de carbonato; debido a ello, diversas substituciones y combinaciones de M y X producen 200 formas distintas de P en rocas (Paul y Clark 1996). Entre el 96% y el 99% del P del suelo está asociado a minerales primarios, a minerales secundarios y a la materia orgánica del suelo. Del restante 1 al 4%, la mayor parte está inmovilizado en tejido microbiano y una pequeña fracción ($\approx 0.01\%$) se encuentra soluble (Brady y Weil 1996). Por lo que en ecosistemas terrestres la biota persiste como resultado de la circulación del P a partir de la mineralización de sus formas orgánicas (Schlesinger 1997).

Westheimer (1987) examinó porqué el P juega un papel importante en la bioquímica. Con tres grupos ionizados, el P soluble (PO_4^{3-}) formador del ácido fosfórico puede pegarse con los nucleótidos del DNA; su tercer sitio negativo previene la hidrólisis y mantiene la molécula dentro de la membrana nuclear. Estas propiedades iónicas producen que el P sea el componente principal de los ácidos nucleicos, fosfolípidos, polisacaridos fosforilados y fitinas; componentes vitales para el metabolismo incluyendo adenosina trifosfato (ATP), el cual funciona de almacén y transferencia de energía además los nucleótidos fosfopiridina (NAD^+ , $NADP^+$), los cuales funcionan como transportadores de electrones (Stevenson y Cole 1999). Al ser el P esencial para numerosos

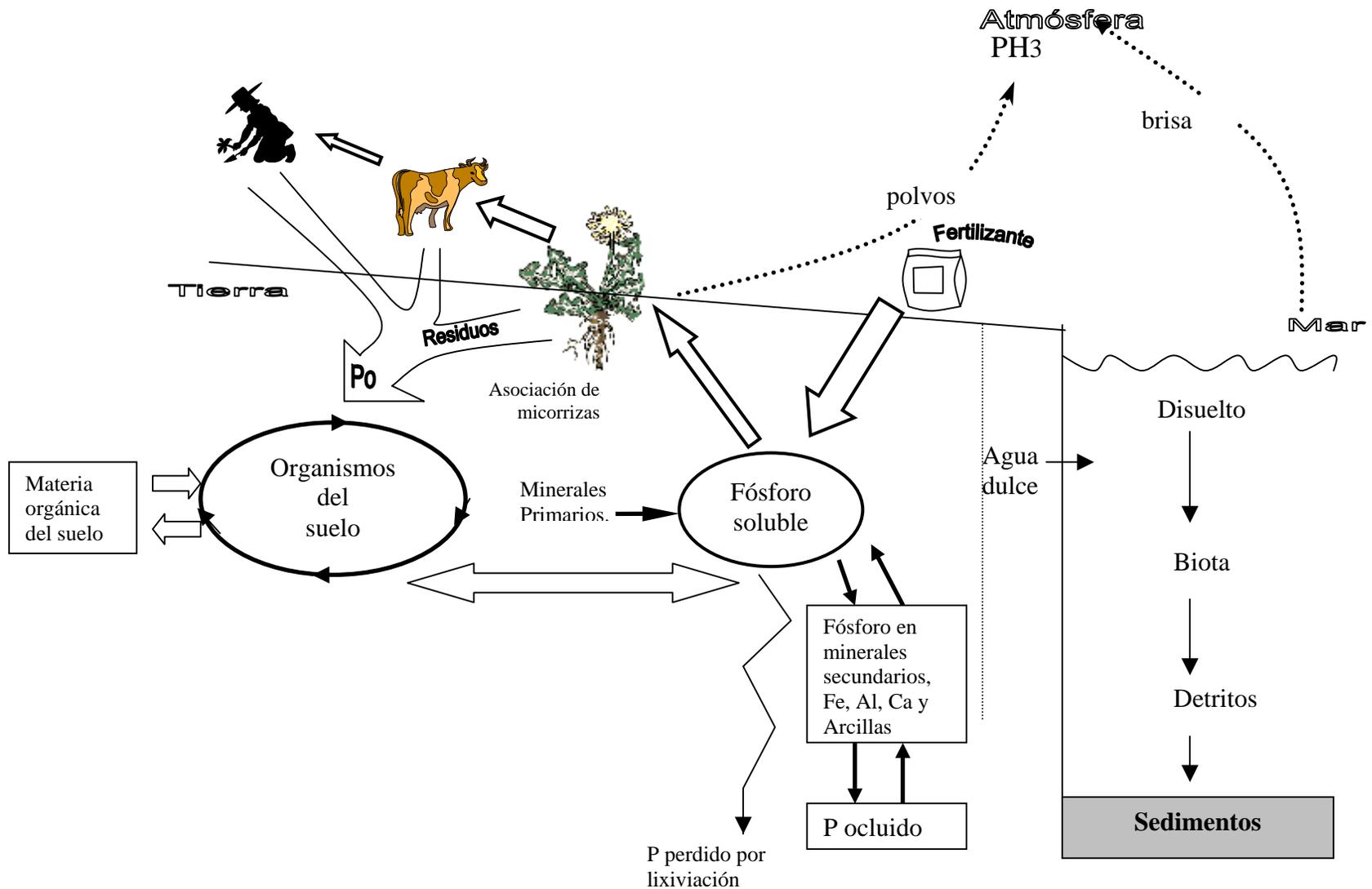


Figura 1. Ciclo del fósforo. Se muestran los cambios que tiene el P a partir de efectos biológicos y geoquímicos. PH_3 (gas fosfin), Po (fósforo orgánico)

procesos metabólicos, tiene efectos sobre la fotosíntesis, la fijación simbiótica de N, floración y fructificación, incluyendo la formación de semilla y desarrollo de la raíz (Brady y Weil 1996).

Walker y Sayers (1976) propusieron un modelo de la transformación del P durante el desarrollo del suelo (Figura 2). Con el tiempo de evolución del suelo, el P mineral es lentamente disuelto y es: (1) tomado por los organismos, entrando al almacén de P-orgánico (sub-ciclo orgánico), (2) adsorbido a la superficie de minerales secundarios y, eventualmente, puede quedar absorbido a arcillas (sub-ciclo geoquímico; Crews *et al.* 1995, Kitayama *et al.* 2000). Investigaciones biogeoquímicas han permitido identificar la existencia de diferentes almacenes de P en el suelo: (1) el mineral (formando parte de la fracción de minerales primarios del suelo), (2) el orgánico (procedente de la descomposición de tejidos senescentes), (3) el soluble y lábil (fracción disponible para las plantas) y (4) el adsorbido (P en interacción química con coloides orgánicos e inorgánicos del suelo) (Hedley *et al.* 1982, Cross y Schlesinger 1995, Levy y Schlesinger 1999).

Fósforo mineral

Esencialmente todo el P inorgánico (P_i) en el suelo existe como ortofosfato, ó derivado de ácido fosfórico (H_3PO_4). Los principales compuestos son fosfatos de Ca (minerales de apatita); de Al e Fe (hidroxifosfatos) (Brady y Weil 1996), con cantidades traza de otros cationes. La mayoría de los fosfatos asociados a la roca son insolubles o muy poco solubles (Paul y Clark 1996).

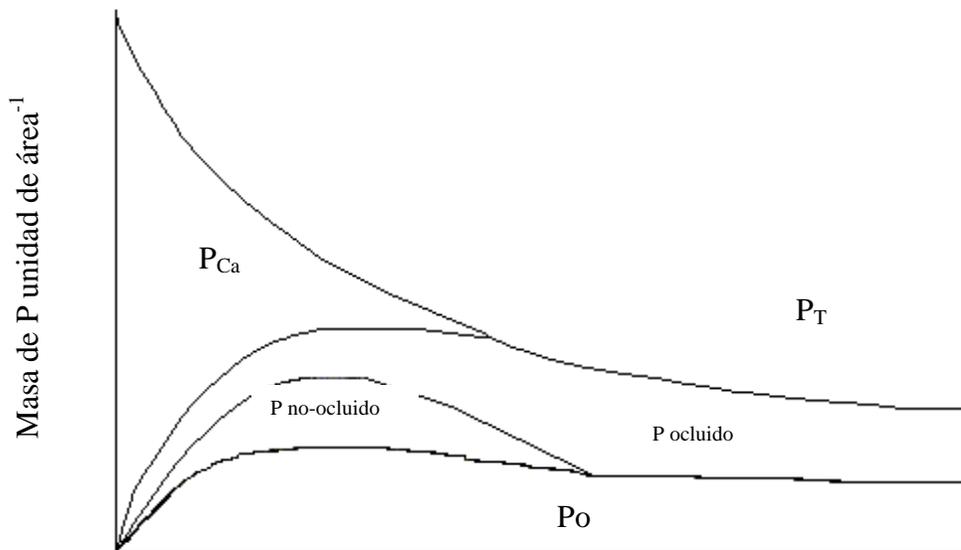


Figura 2. Cambios encontrados en las formas de P durante el desarrollo del suelo. P_{Ca} = fosfatos de calcio, P_T = fósforo total, P_o = fósforo orgánico. Redibujado de Walker y Syers (1976).

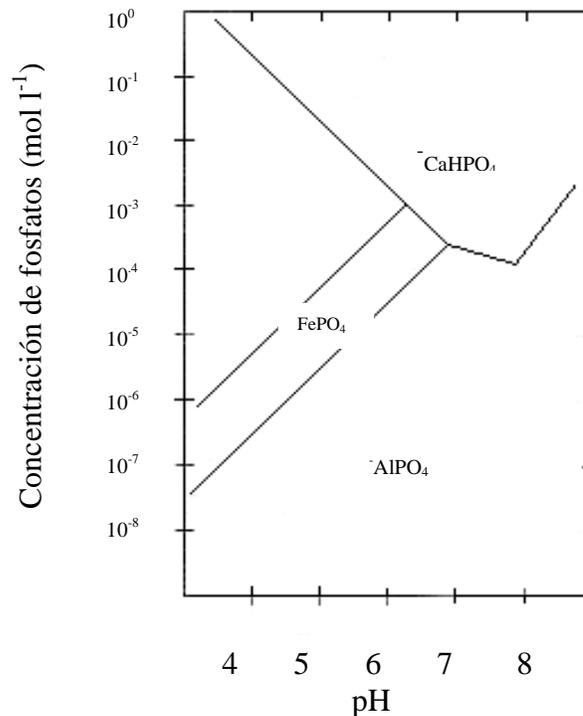


Figura 3. La disponibilidad de P depende en parte de su solubilidad en minerales de Ca, Fe y Al. A bajo pH, los minerales de Al son los menos solubles y regulan la concentración de P en la solución del suelo. Tomado de Binkley y Vitousek (1991).

Varias formas de apatita, como la flúor-apatita constituyen el principal P mineral en suelos alcalinos de regiones áridas o semiáridas (Stevenson y Cole 1999); estas zonas son muy comunes en el país. Cantidades traza de P están presentes en minerales de silicato e incluidas en minerales. Las formas de ion fosfato en solución varían de acuerdo al pH, como son H_2PO_4^- y HPO_4^{2-} y el ion PO_4^{3-} no es común. Estas tres formas son interconvertibles y serán referidas en el futuro como P-inorgánico.

Fósforo orgánico

Entre 15 y 80% del P en el suelo está presente como P-orgánico (Po) del que, el 2-5% es P inmovilizado por microorganismos (P-microbiano); el contenido de P en células microbianas ha sido reportada en un rango de 1.5 a 2.5% para bacterias y puede ser tan grande como 4.8% para hongos (Stevenson y Cole 1999), la cantidad exacta depende de la naturaleza y composición del suelo. En el suelo el P-orgánico está presente como fitina, ácidos nucleicos y fosfolípidos asociados a la biomasa del suelo (Paul y Clark 1996). Las fitinas (inositoles y hexafosfatos), son sintetizadas por plantas y microorganismos y constituyen la forma orgánica más estable del P en el suelo (Forth y Ellis 1989, Brady y Weil 1996, Paul y Clark 1996). Otros compuestos orgánicos como fosfolípidos, ácidos nucleicos, fosfoproteínas y azúcares, que contienen fosfato, pueden estar presentes pero en porcentaje bajo (1.0-7.5%).

La conversión del P-orgánico (Po) a P-inorgánico (Pi) es predominantemente biológica (Tate 1984). Aunque el Po soluble es estable, su

reciclamiento depende de su inmovilización y mineralización por parte de microorganismos del suelo, los cuales son afectados por la disponibilidad de P_i en el suelo y en residuos (Kitayama *et al.* 2000), la calidad del residuo (relación C:P; p.e., una relación C:P grande limita su mineralización y favorece su inmovilización; Tate y Salcedo 1988). Así, el ciclo del P puede controlar la acumulación de materia orgánica del suelo (Kitayama *et al.* 2000).

Los factores que influyen la proporción de P en la materia orgánica de los suelos minerales son el material parental, el clima, el drenaje, el tipo de cultivo, así como el pH, profundidad y tipo de suelo, y la estacionalidad de las lluvias (Harrison 1987, Stevenson y Cole 1999)

Recientemente se han encontrado variaciones estacionales en la concentración de P_o en el suelo (Campo 1995); resultados muestran un aumento de P_o en las estaciones secas, respecto a su contenido en lluvias, reflejando la acumulación de P en el suelo producto de la incorporación de hojas muertas, la muerte de raíces, la inmovilización del nutriente y la falta de lixiviación (Harrison 1987, Campo *et al.* 1998).

Fósforo absorbido

El contenido de P en el suelo (>90%) está presente como fosfatos en minerales primarios, humus, fosfatos insolubles de Ca, Fe y Al. La habilidad del suelo para proveer P a las plantas es determinado por una variedad de factores incluyendo la solubilidad de fosfatos de Al y Fe así como complejos de hidróxidos de fosfatos en arcillas de suelos ácidos (Stevenson y Cole 1999). De

esta manera, los fosfatos de Fe y Al varían ampliamente en solubilidad, dependiendo del pH y cantidad de P presente. En algunos suelos, parte de los fosfatos de Fe y Al pueden estar asociados a minerales, los que generalmente son insolubles excepto en condiciones alcalinas o neutras (Stevenson y Cole 1999). La importancia del pH en regir las reacciones de fijación y la disponibilidad de fosfato a las plantas es clara. Para la mayoría de los suelos, la disponibilidad máxima podría darse en un rango de ligeramente ácido a pH neutro. La adsorción del fosfato es conocida por ser influenciada por la mineralogía de las arcillas y decrece en el siguiente orden: hidróxidos amorfos > geotita > gibsitita > kaolinita > montmorilonita. En suelos ácidos, el fosfato de Fe y Al son insolubles o están adsorbidos a la superficie de los óxidos; ambas formas son una fuente pobre de P para la mayoría de las plantas, particularmente en suelos ricos en Fe como oxisoles de los trópicos y subtrópicos (Stevenson y Cole 1999).

El P adsorbido se considera como biológicamente disponible sobre una escala de tiempo intermedia (Cross y Schlesinger 1995). La fracción de P adsorbido en la mayoría de los suelos puede estar presente en un rango del 5-25% y esta formado por forma orgánica e inorgánica, las que son consideradas como P estable envuelto a largos términos de transformación de P en suelos y como el menos disponible para los organismos asociado con el exterior de fosfatos de Al y Fe respectivamente (Tiessen *et al.* 1984).

Wood *et al.* (1984) muestran una estratificación vertical de distribución relativa de sumideros biológicos (raíces finas, bacterias, y hongos) vs sumideros geoquímicos (superficies reactivas de sesquióxidos de Al y Fe) los que

contribuyen a la absorción de P en el suelo. Los sumideros geoquímicos dominaron en el horizonte mineral del suelo, mientras que los biológicos dominaron en el horizonte superficial. Aunque Giesler *et al.* (1998), encontraron grandes cantidades de Al y Fe en la capa superficial del humus en un área forestal; así la distribución de Al y Fe en la capa de humus puede generar superficies de adsorción del P, creando un sumidero geoquímico en el estrato húmico pues se ha mostrado que la acumulación de Al y Fe en suelos orgánicos incrementan la capacidad de adsorción de P (Giesler *et al.* 2002).

Fósforo disponible

El P en el suelo está presente como anión fosfato (H_2PO_4^-). Este no sufre oxidación o reducción en pH del suelo entre 4 y 6. Debajo de pH 4 se reduce y por encima de 6 se oxida. La concentración de fosfato en la solución del suelo es usualmente muy baja (algunas veces menor a 5 meq l^{-1}) (Binkley y Vitousek 1991). Su disponibilidad para las plantas está ligada a reacciones químicas. Las formas de fosfato poco solubles precipitan en presencia de Al, Fe y Ca, y su solubilidad depende del pH (Figura 3). Muchos suelos (especialmente ultisoles y oxisoles) tienen contenidos altos de óxidos de Fe y de Al, los que absorben el fosfato y mantienen una baja concentración del nutriente en el suelo (Binkley y Vitousek 1991). Esta es una de las principales razones de que la producción primaria neta en muchos bosques tropicales parece estar limitada por P (Vitousek 1984).

En los BTS la disponibilidad de este nutriente es afectada principalmente por la disponibilidad de agua, afectada por la alternancia estacional de la lluvia (ver Campo *et al.* 1998). Davidson *et al.* (1993) y Roy y Singh (1994) sugieren que la extensión de la época seca reduce la lixiviación y toma de nutrientes por parte de las plantas lo que promueve el aumento en la disponibilidad de P en el suelo debido a la acumulación de P soluble. Durante la estación lluviosa, la toma de nutrientes del suelo por parte de la vegetación disminuye el P disponible en el suelo; p.e. en un BTS en Chamela Jalisco, el P disminuye de 0.306 g P m⁻² durante la estación seca a 0.041 g P m⁻² durante la estación lluviosa en los primeros 5 cm del suelo (Campo *et al.* 1998). Cuando el suelo se humedece al inicio de la estación lluviosa, la movilidad del P no es restringida y la mayor parte del P potencialmente soluble es disponible, el cual es aprovechado para el crecimiento de microorganismos y toma de este nutriente por las plantas (Roy y Singh 1994).

Recientemente Lawrence y Foster (2002) mediante estudios de la dinámica de nutrientes en una secuencia de regeneración de BTS (primeros 25 años de recuperación) encuentran que si bien el mantillo, producción de hojarasca y materia orgánica aumentan conforme a la edad del bosque, la cantidad de P que ingresa no cambia a lo largo de la regeneración, por lo que se sugiere que el P puede ser limitante para la productividad de los bosques secundarios. El tiempo (i.e. la edad del bosque) no permite una mayor entrada de P al sistema a través de las partes aéreas, a menos que las fracciones de P ligadas a procesos biogeoquímicos sean liberadas (Lawrence y Foster 2002). Sin embargo, en bosques secundarios de mayor edad (60 años) los procesos de

mineralización de sus reservas orgánicas durante el desarrollo del bosque podrían ser la causa de que aumentara el P disponible y el P total (≈ 80 y 60 %, respectivamente) con respecto al bosque secundario joven (10 años) (ver Ceccon *et al.* 2002). Evidencias experimentales sugieren que existe acumulación de P dentro del tejido de las plantas con el tiempo de regeneración (Campo y Dirzo 2003). Así, existe influencia de las propiedades biogeoquímicas sobre la riqueza de especies (Ceccon *et al.* 2002) y la calidad del tejido (Campo y Dirzo 2003). Lo que sugiere que al inicio de la regeneración de BTS está limitado principalmente por P (Campo y Vázquez-Yanes 2003), limitación que podría continuar conforme avanza el tiempo de regeneración (Campo y Dirzo 2003).

II JUSTIFICACIÓN

El uso de la tierra para cultivo en regiones con BTS altera la estructura y el funcionamiento del bosque. En general la producción primaria en los bosques tropicales no perturbados y secundarios parece estar limitada por la disponibilidad de P, por lo cual es imperioso desarrollar estudios sobre su dinámica en el suelo (mediante el análisis de sus almacenes), con el fin de determinar los mecanismos que controlan su disponibilidad durante la regeneración. Un mejor entendimiento de los efectos de la conversión de bosques sobre la dinámica de P, contribuirá en el desarrollo de estrategias más apropiadas para la restauración de los BTS.

III OBJETIVOS

GENERAL:

Determinar la dinámica estacional y temporal del P en el suelo durante la regeneración de bosques tropicales secos.

ESPECÍFICOS:

1. Determinar las concentraciones de P-total, P-residual, P-mineral, P-adsorbido y P-lábil, en el suelo superficial (0-5 cm de profundidad) y en el suelo más profundo (5-20 cm) de BTS secundarios de diferente edad de regeneración (20, 40 y 60 años) y de suelos de BTS maduro.
2. Determinar el efecto de la estacionalidad de las lluvias sobre las concentraciones de P (P-total, P-residual, P-mineral, P-adsorbido y P-lábil) en suelos con BTS secundarios de diferente edad de regeneración (20, 40 y 60 años) y en suelos con BTS maduro.
3. Comparar la dinámica temporal del P en suelos con BTS secundarios de diferente edad de regeneración (20, 40 y 60 años) con la correspondiente a suelos con BTS maduro.

IV HIPÓTESIS

Para este trabajo se formularon las siguientes hipótesis:

Hipótesis 1. La estacionalidad de las lluvias afecta la concentración de P en el suelo de bosques tropicales secos.

Predicciones:

1. Debido a que durante la estación seca se reduce la demanda de nutrientes por parte de las plantas y microorganismos y se reduce la lixiviación, se espera que la concentración de P-lábil y de P-absorbido en el suelo de secas sea mayor que en el suelo de la estación lluviosa.
2. Debido a la estabilidad del P-mineral y del P-residual en el suelo, el efecto de la estacionalidad de las lluvias no afectará la concentración de P en estas fracciones.

Hipótesis 2. La transformación del bosque y posterior abandono reduce la cantidad de P en suelo de bosques tropicales secos.

Predicciones:

1. La concentración de P-total, P-lábil, P-adsorbido, P-mineral y P-residual en el suelo de bosques maduros será mayor que en el suelo de bosques secundarios.

Hipótesis 3. Durante la regeneración de bosques tropicales secos se acumula P en el suelo.

Predicciones:

1. La concentración y masa de P-total, P-lábil y P-adsorbido mostrarán acumulación durante la regeneración de bosques tropicales secos.
2. Debido a la estabilidad del P-mineral y P-residual, el tiempo de regeneración de los bosques tropicales secos no afectará la concentración de P en estas fracciones.

V MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

El presente estudio se llevó a cabo en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Morelos, que se localiza cerca del poblado del mismo nombre entre los municipios de Tepalcingo y Tlaquiltenango, (18° 20'10" y 18° 34'20" N; 98° 51'20" y 99° 08' 15" O; Dorado 1997) (Figura 4). Los datos climáticos provenientes de estaciones meteorológicas obtenidos durante plazos de tiempo largos indican que la región es caracterizada por un período de precipitación escasa. Con base en los datos de precipitación (1039 mm año⁻¹; menos del 5% de las lluvias ocurren entre noviembre y abril) y la temperatura media anual (24.5 °C) en Huautla (Figura 5), permite que en el área se puedan desarrollar bosques tropicales secos a muy secos de acuerdo al sistema Holdridge *et al.* (1971) (Saynes *et al.* 2003). La vegetación predominante en el área corresponde al bosque tropical seco. La marcada estacionalidad climática determina que la mayor parte de las especies vegetales pierdan sus hojas por períodos de cinco a siete meses, durante la estación seca del año. Los árboles presentan un tamaño reducido, con una altura media del dosel de 4 a 10 m (Dorado 1997).

La topografía en la región es de lomeríos y mesetas con altitudes que varían de 900 a 1400 msnm. La litología predominante incluye materiales del Oligoceno-Mioceno con numerosas áreas de calizas y depósitos marinos de lutitas y areniscas. Los suelos (entisoles del suborden orthents; USDA) son

pedregosos y poco profundos y su contenido de carbono varía de 4% a 6% (V. Saynes, comunicación personal).

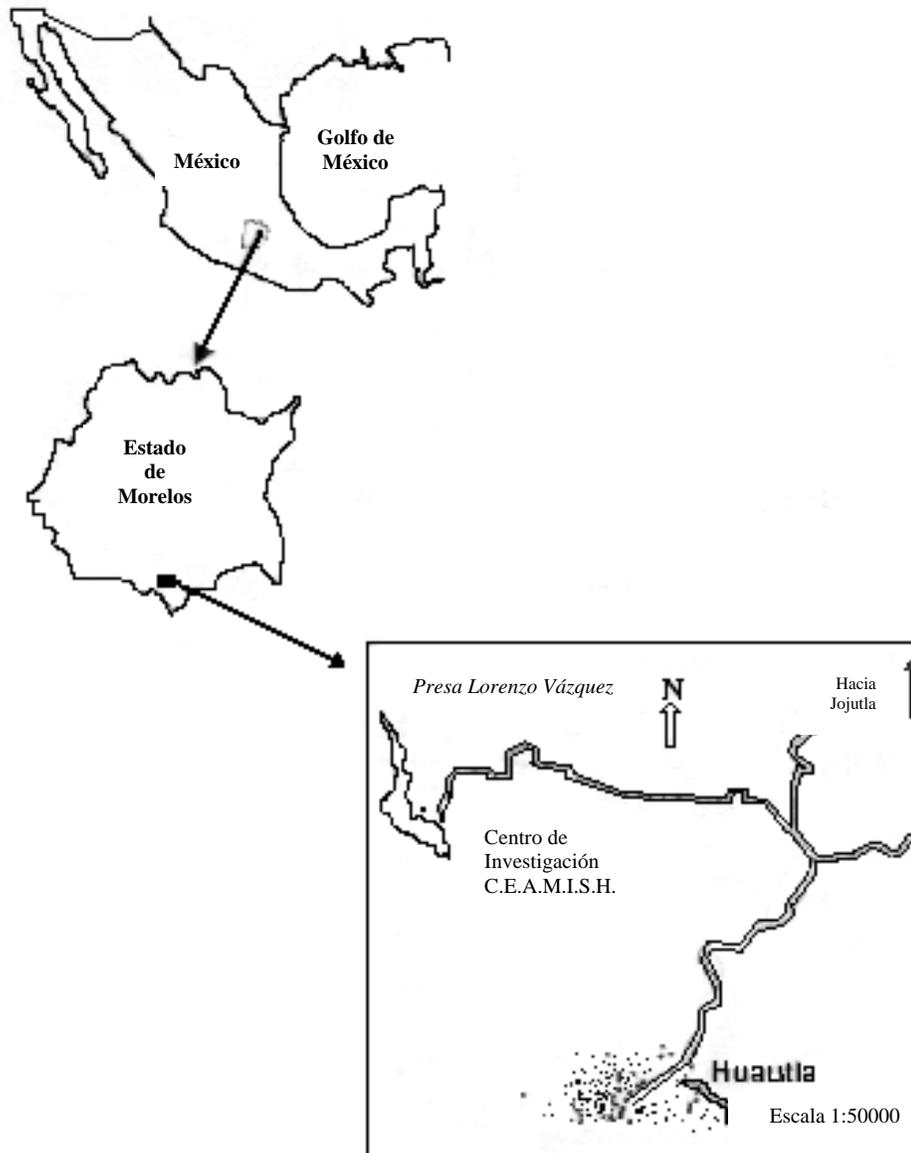


Figura 4. Ubicación geográfica de la zona de estudio, en los alrededores del Centro de Educación Ambiental e Investigación Sierra de Huautla (C.E.A.M.I.S.H.) en el Estado de Morelos, México. (Redibujado de Sánchez 2002)

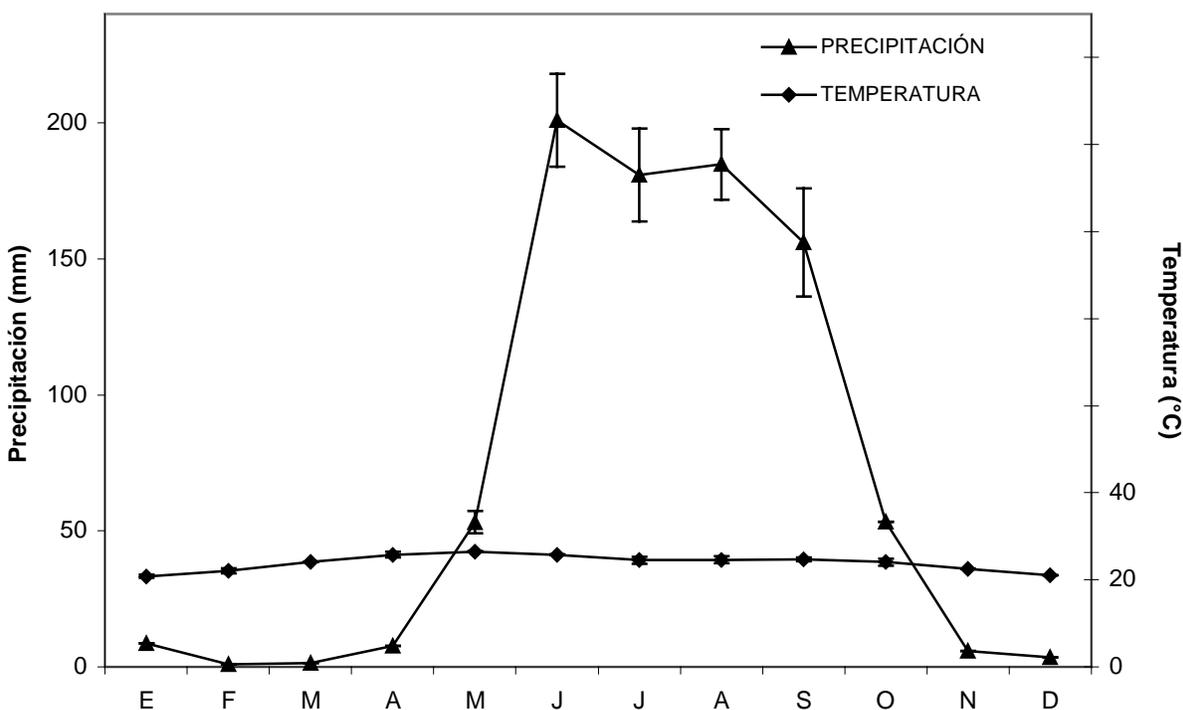


Figura 5. Media y desviación estándar de la precipitación y temperatura mensual en la zona de estudio (1956 – 2001; INEGI, www.inegi.gob.mx).

MUESTREO

En el año 2001 se establecieron 16 parcelas de 12×12 m de lado separadas entre sí por 10 m de amortiguamiento en un bosque tropical seco maduro, 4 por sitio, (bosque referencia, BM) y, en tres bosques secundarios de diferente edad; un bosque secundario temprano (BS-20 años), un bosque secundario medio de (BS-40 años); un bosque secundario tardío (BS-60 años) (propietario, M. López, comunicación personal); en cada uno se establecieron 4 parcelas. Los tres sitios con vegetación secundaria fueron utilizados previamente para agricultura de roza-tumba-quema y posteriormente fueron

abandonados. Todos los sitios están dentro de un mismo rango de altitud (950 a 970 msnm) y la distancia entre los mismos es menor de 500 m.

Florísticamente, la familia leguminosa es el grupo más importante en los cuatro sitios (J. Campo, comunicación personal). El BM tiene una densidad de árboles mayor (diámetro a la altura del pecho, DAP ≥ 2.5 cm) por unidad de área (media \pm EE = 2153 ± 243 árboles ha^{-1}) que los bosques secundarios (BS-20 años, BS-40 años y BS-60 años 2060 ± 316 , 1649 ± 235 y 1858 ± 200 árboles ha^{-1} , respectivamente), aunque la diferencia entre bosques no es significativa (Saynes *et al.* 2003). El área basal, tiende a ser mayor en el BM (13.5 ± 2.3 m^2 ha^{-1}), que en los bosques secundarios (BS-20 años, BS-40 años y BS-60 años, 8.1 ± 3.1 , 8.5 ± 1.7 y 10.6 ± 3.9 m^2 ha^{-1} , respectivamente). Mientras que, la riqueza de especies es mayor en el BM (7.0 ± 0.9 especies parcela $^{-1}$ vs. 2.0 ± 0.5 , 4.0 ± 0.5 y 6.5 ± 1.1 especies parcela $^{-1}$, para los BS-20 años, BS-40 años y BS-60 años, respectivamente).

En cada parcela, de cada sitio, se colectaron cuatro muestras compuestas del suelo (n = 16) en diciembre del 2001 y marzo del 2002 (estación seca), y en junio y septiembre del 2002 (estación lluviosa). En cada parcela, se colectó el suelo a dos profundidades, 0-5 cm y 5-20 cm. Esta parte del perfil del suelo en BTS concentra la materia orgánica (García-Oliva *et al.* 1995), la mayoría de las raíces finas (Castellanos *et al.* 1991) y presenta una elevada actividad microbiana (Campo *et al.* 1998). Las muestras fueron transportadas en fresco del terreno al laboratorio y se tamizaron (malla 2 mm). dentro de las 24 y 48 hrs. posteriores al muestreo.

ANÁLISIS QUÍMICOS

Una submuestra de 10 g de cada muestra del suelo fue secada a temperatura constante (70°C) para determinar el contenido de humedad. Una segunda submuestra de suelo de 5 g fue tomada para medir pH del suelo en agua destilada (proporción 1:25) de acuerdo al método establecido por Anderson e Ingram (1993). Una tercera muestra fue tomada para determinar la densidad aparente del suelo de acuerdo a Muñoz *et al.* (2000). El contenido de P en los suelos fue determinado siguiendo el método de fraccionamiento de Hedley *et al.* (1982), (ver Figura 6), y mediante la reducción en ácido ascórbico (Murphy y Riley 1962). El método de fraccionamiento permite identificar y cuantificar las formas biológicas y geoquímicas del P en el suelo (Cross y Schlesinger 1995). De cada muestra compuesta de suelo se tomó una submuestra de 0.5 g la cual se colocó en tubos de centrifuga de 50 cc y se le agregó 30 ml de solución NaHCO_3 0.5 M (pH ajustado a 8.5). Las muestras se agitaron durante 16 h, se centrifugaron (10,000 rpm durante 10 min a 0°C), y el sobrenadante fue filtrado en papel Wathman (No. 1) y conservado hasta su posterior análisis (P-lábil). Al suelo remanente se le agregó 30 ml de solución NaOH 0.2 M, se agitó, centrifugó y filtró, siguiendo el mismo procedimiento que para la fracción obtenida con bicarbonato, (P-adsorbido). El suelo remanente fue tratado con HCl 1 N siguiendo la misma serie de pasos que para las anteriores fracciones; mediante este último proceso se obtiene el P-mineral. De cada extracto obtenido con las soluciones de NaHCO_3 y de NaOH se tomaron 5 ml (con el fin de determinar el contenido total de P en cada fracción), los que se

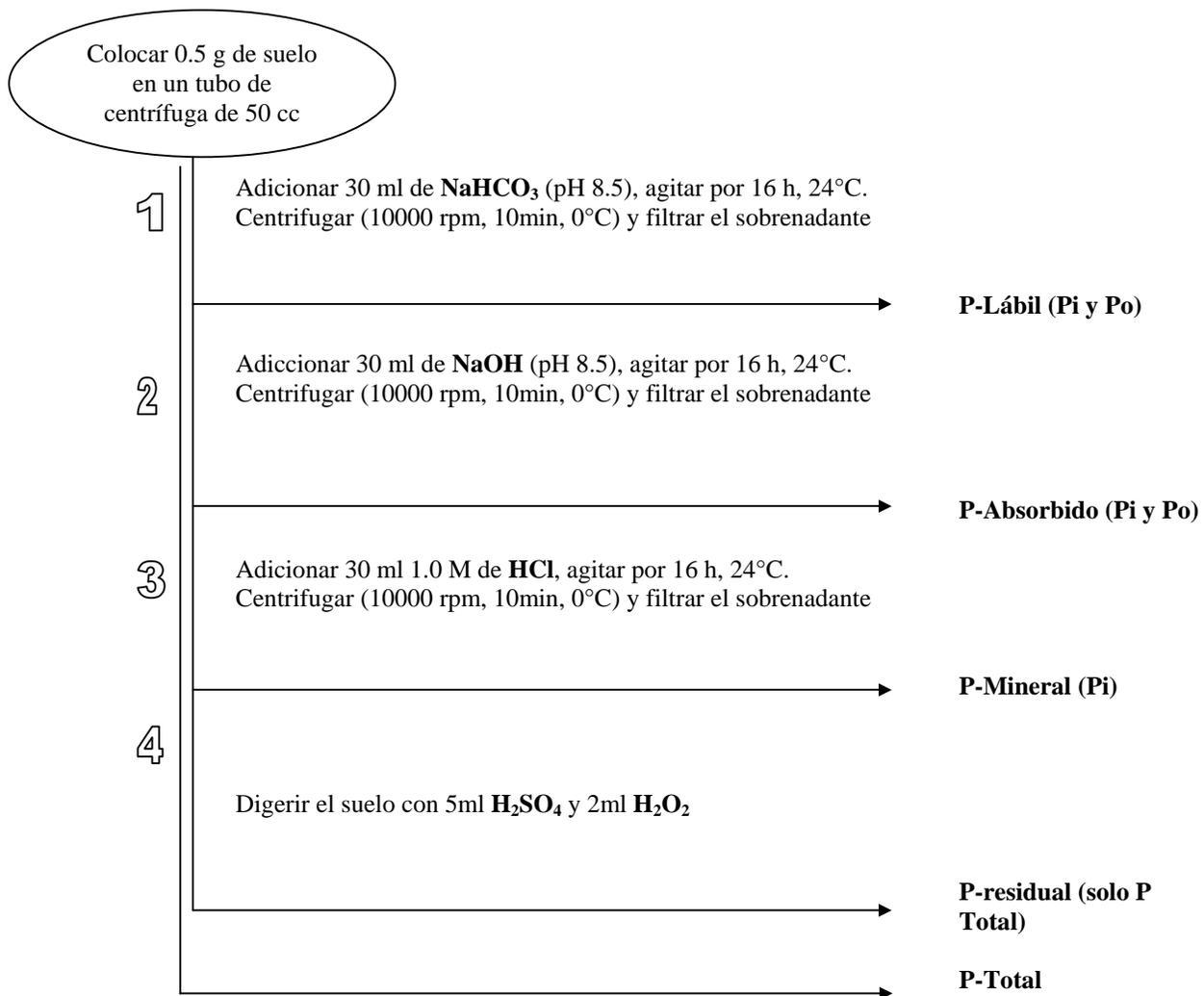


Figura 6. Fraccionamiento secuencial de P (Hedley *et al.* 1982). En todos los pasos se conserva el suelo.

pusieron en frascos erlenmeyer y se les agregó 0.5 g de persulfato de amonio $[(\text{NH}_4)_2 \text{S}_2\text{O}_8]$, y 10 ml de H_2SO_4 1.8 N y el extracto se digirió en autoclave durante 60 min. El P inorgánico de cada una de estas dos fracciones se determinó mediante procesos de decantación; se colocaron 10 ml de cada extracto en un vial agregando 3.6 ml de H_2SO_4 (1.8 N) agitando para disolver el

ácido, se dejó reposar durante la noche y se extrajeron 7.5 y 5 ml de la parte sobrenadante de los extracto con NaHCO_3 e NaOH , respectivamente, para estimar su contenido de P mediante la reducción de ácido ascórbico (Murphy y Riley 1962). El P orgánico en cada fracción se estimó mediante la diferencia entre el P-total y el P_i . La concentración total de P en el suelo se midió colorimetricamente en extractos digeridos (a 0.5 g de cada muestra de suelo se le agregaron 10 ml de H_2SO_4 concentrado) a 360°C durante 180 min. Mientras que el P residual, se estimó como la diferencia entre el contenido total de P en el suelo y la suma del P en las fracciones (P-lábil, P-adsorbido, y P-mineral).

El extracto de P_i (solubilizable fácilmente) obtenido mediante NaHCO_3 es un indicador de la cantidad de P disponible para las plantas y microorganismos, por lo menos durante una estación de crecimiento. La extracción con NaOH permite la remoción del P que está asociado a la superficie de cristales amorfos de Al y Fe (adsorbido), y es considerado menos disponible, pero no ocluido. El P_o en el extracto con NaHCO_3 es derivado de compuestos orgánicos que son rápidamente mineralizables por microorganismos, mientras que el P_o en el extracto de NaOH está parcialmente estabilizado con la materia orgánica o inmovilizado. El extracto con HCl representa principalmente el P asociado con minerales de Ca. El P residual incluye las formas más estables de P en el suelo, que se encuentran atrapados física y/o químicamente en los agregados del suelo y en la resíntesis de la materia orgánica y no son disponibles para la biota al menos en tiempos ecológicos.

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Los efectos del tratamiento (sitios) y los cambios estacionales fueron analizados mediante ANOVA de una vía. En aquellos casos donde existió diferencia significativa ($P < 0.05$), se realizó un test a posteriori (Test de diferencias honestas de Tukey). Ambas pruebas fueron realizadas mediante el empleo del programa de STATISTICA de (Stat Soft, Inc. 1984-1999 M.R.).

VI RESULTADOS

pH Y DENSIDAD DEL SUELO

En general el suelo de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Morelos, mantiene un pH próximo a la neutralidad (Cuadro 1). Como resultado de la transformación del bosque maduro a bosques secundarios, el pH del suelo mostró una ligera acidificación, presentando valores más altos bajo vegetación madura y bajo bosque secundario temprano en ambas profundidades (suelo de 0-5 cm de profundidad $F=5.08$, $P<0.005$; suelo de 5-20 cm de profundidad $F=4.17$, $P<0.05$); el bosque secundario medio presentó los valores más bajos de pH. El pH se mostró sensible al efecto de la profundidad del suelo, al disminuir sus valores con la profundidad; aunque la diferencia entre profundidades solo fue significativa en el bosque secundario tardío ($F=4.74$, $P<0.05$).

La densidad aparente del suelo varió entre 0.88 y 1.04 y entre 1.01 y 1.02 g cm⁻³ en las profundidades 0-5 cm y 5-20 cm, respectivamente (Cuadro 1). En el suelo superficial (0-5 cm), los bosques secundarios tuvieron una menor densidad aparente que la correspondiente al bosque maduro $F=7.93$, $P<0.005$; mientras que en el suelo profundo (5-20 cm) no existieron diferencias significativas entre bosques. La densidad del suelo profundo fue mayor que la del suelo superficial, solo en los bosques secundarios (BS-20 años $F=5.43$, $P<0.05$; BS-40 años $F=7.60$, $P<0.05$; BS-60 años $F=15.19$, $P<0.01$).

Cuadro 1. pH y densidad del suelo (0-5 y 5-20 cm de profundidad) bajo un bosque tropical seco maduro y bajo bosques secundarios, en la Sierra de Huautla, Morelos.

Profundidad (cm)	Bosque Maduro	Bosque Secundario 20 años	Bosque Secundario 40 años	Bosque Secundario 60 años
pH				
0 – 5	7.32 ± 0.06 <i>a</i>	7.17 ± 0.04 <i>ab</i>	7.07 ± 0.05 <i>b</i>	7.13 ± 0.05 <i>b1</i>
5 – 20	7.20 ± 0.06 <i>a</i>	7.08 ± 0.05 <i>ab</i>	6.99 ± 0.04 <i>b</i>	6.95 ± 0.07 <i>b2</i>
Densidad (g cm⁻³)				
0 – 5	1.04 ± 0.02 <i>a</i>	0.96 ± 0.01 <i>ab</i>	0.93 ± 0.04 <i>b2</i>	0.88 ± 0.03 <i>b2</i>
5 – 20	1.02 ± 0.02	1.01 ± 0.02	1.02 ± 0.02 <i>1</i>	1.02 ± 0.02 <i>1</i>

En letras diferentes se indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre bosques (en una misma profundidad). En números diferentes se indican diferencias significativas entre profundidades del suelo bajo un mismo bosque.

DINÁMICA DEL P EN EL SUELO

Efecto de la profundidad del suelo

Concentración.- En general las concentraciones de P cambian con la profundidad del suelo. La fracción más sensible al efecto de la profundidad fue la del P-inorgánico NaHCO_3 , el cual presentó una tendencia a concentrarse en el suelo superficial (0-5 cm), tanto en la estación seca como en la lluviosa (Cuadro 2); este patrón no fue estadísticamente significativo en varios bosques al comienzo de la estación seca. De forma consistente la concentración de Pi-HCO_3 a lo largo de la estación lluviosa fue significativamente mayor en el suelo superficial de todos los sitios. La fracción orgánica de P- HCO_3 mostró una tendencia a tener mayor concentración en el suelo superficial que en el profundo durante la estación seca, aunque solo en los sitios con BS-20 años y BS-40 años la diferencia entre las profundidades fue significativa ($F=10.94$ y $F=6.90$, respectivamente, $P < 0.05$). Durante la estación lluviosa, todos los

bosques siguen la misma tendencia de mayor concentración de $Po-HCO_3$ en el suelo superficial, aunque solo en el BS-20 años la diferencia fue significativa ($F=23.56$, $P<0.005$).

La fracción de $Pi-NaOH$ presentó a comienzo de la estación seca (diciembre) en el BS-20 años una mayor concentración en el suelo profundo que en el más superficial ($F=44.35$, $P<0.001$); avanzada la estación lluviosa (septiembre) los valores de concentración son mayores en el suelo superficial que en el más profundo en el mismo bosque así como en el BM. La concentración de $Po-NaOH$ en la estación seca fue significativamente mayor en el suelo profundo que en el más superficial tanto en el BM como en los bosques secundarios (BM, $F=8.92$, $P<0.05$; BS-20 años, $F=7.63$, $P<0.05$; BS-40 años, $F=78.45$, $P<0.0005$; BS-60 años, $F=12.61$, $P<0.05$); este patrón no se repitió en la estación lluviosa.

La concentración de P mineral varió con la profundidad del suelo.

Masas.- Usando la densidad aparente del suelo (Cuadro 1) y la concentración de P en el suelo (Cuadro 2), se reporta la cantidad de P para ambas profundidades (0-5 y 5-20 cm) del suelo (Cuadro 3). La cantidad de P en las diferentes fracciones mostró un patrón totalmente diferente al de sus concentraciones. Generalmente todas las fracciones (excepto $Pi-HCO_3$) existe un patrón de incremento significativo en la cantidad de P con la profundidad del suelo en el BM y en los bosques secundarios (Cuadro 4).

Cuadro 2. Concentración (media ± E.E.) de P-NaHCO₃ (Pi y Po), P-NaOH (Pi y Po), y P-HCl en el suelo (0-5 y 5-20cm de profundidad) en una cronosecuencia de regeneración de bosque tropical seco en la Sierra de Huautla, Morelos.

Estación / Mes	Fracción	Bosque Maduro		Bosque Secundario 20 años		Bosque Secundario 40 años		Bosque Secundario 60 años	
		0-5 cm	5-20 cm	0-5 cm	5-20 cm	0-5 cm	5-20 cm	0-5 cm	5-20 cm
Seca/Diciembre	Pi-NaHCO ₃	3.17 ± 1.07	2.89 ± 0.58	3.11 ± 1.51	3.24 ± 1.63 <i>l</i>	2.96 ± 0.96 <i>l</i>	1.53 ± 0.60 <i>l</i>	2.97 ± 0.77 <i>l2</i> **	0.89 ± 0.15 <i>l</i>
	Po-NaHCO ₃	13.50 ± 3.74	5.49 ± 1.67	11.80 ± 1.53 <i>2</i> **	5.68 ± 2.01 <i>l2</i>	12.50 ± 2.13 **	7.63 ± 1.80	13.97 ± 2.95	9.97 ± 1.14 <i>l2</i>
	Pi-NaOH	4.54 ± 0.91 <i>a</i>	3.16 ± 0.49 <i>l2</i>	0.80 ± 0.98 <i>b2</i>	4.76 ± 0.14 <i>l</i> **	3.33 ± 0.21 <i>a</i>	1.98 ± 1.41	2.94 ± 0.81 <i>ab</i>	3.17 ± 1.07
	Po-NaOH	10.14 ± 2.22 <i>b2</i>	14.53 ± 1.34	18.04 ± 4.07 <i>ab</i>	15.65 ± 3.45 <i>2</i>	24.73 ± 2.23 <i>a</i>	20.02 ± 2.55 <i>23</i>	19.34 ± 3.82 <i>ab12</i>	15.41 ± 4.66 <i>2</i>
	P-HCl	44.28 ± 3.77 <i>a</i>	49.23 ± 8.24 <i>a</i>	19.61 ± 3.84 <i>b</i>	23.80 ± 6.67 <i>b</i>	14.58 ± 2.74 <i>b</i>	15.43 ± 1.74 <i>b</i>	23.49 ± 3.44 <i>b</i>	21.21 ± 3.39 <i>b</i>
Seca/Marzo	Pi-NaHCO ₃	2.73 ± 1.48	0.36 ± 0.41	2.21 ± 0.38 **	0.37 ± 0.45 <i>2</i>	0.48 ± 0.08 <i>2</i> **	<0.01 ± <0.01 <i>2</i>	1.04 ± 0.70 <i>2</i>	<0.01 ± <0.01 <i>2</i>
	Po-NaHCO ₃	13.05 ± 1.22	9.33 ± 2.13	13.99 ± 1.48 <i>l2</i> **	8.92 ± 2.20 <i>l</i>	12.61 ± 1.37	9.57 ± 0.91	11.46 ± 1.00	9.83 ± 0.66 <i>l2</i>
	Pi-NaOH	4.23 ± 0.97	3.61 ± 0.60 <i>l</i>	4.00 ± 0.90 <i>l</i>	3.15 ± 0.60 <i>2</i>	3.10 ± 0.15	3.24 ± 0.48	3.42 ± 0.40	3.03 ± 1.13
	Po-NaOH	11.77 ± 2.68 <i>b2</i>	23.60 ± 2.74 <i>b</i> **	23.18 ± 3.84 <i>a</i>	31.95 ± 0.20 <i>a1</i> **	19.53 ± 1.78 <i>ab</i>	35.12 ± 0.94 <i>a1</i> **	20.18 ± 1.70 <i>ab12</i>	29.41 ± 2.50 <i>ab12</i> **
	P-HCl	47.31 ± 5.12	42.57 ± 12.66 <i>a</i>	31.86 ± 4.44	32.67 ± 7.48 <i>ab</i>	33.75 ± 12.01	12.99 ± 2.20 <i>b</i>	37.23 ± 8.47	28.21 ± 5.28 <i>ab</i>
Lluviosa/Junio	Pi-NaHCO ₃	5.33 ± 1.80 **	1.01 ± 0.37	3.33 ± 1.15 **	1.71 ± 0.40 <i>l2</i>	2.64 ± 0.49 <i>l2</i> **	1.48 ± 0.19 <i>l</i>	4.10 ± 0.46 <i>l</i> **	0.80 ± 0.12 <i>l</i>
	Po-NaHCO ₃	23.77 ± 7.75	20.70 ± 8.66	20.87 ± 5.37 <i>l</i> **	8.99 ± 0.35 <i>l</i>	9.77 ± 1.60	9.97 ± 1.87	13.97 ± 2.17	13.93 ± 2.42 <i>l</i>
	Pi-NaOH	0.71 ± 0.12	1.82 ± 0.48 <i>2</i>	1.76 ± 0.17 <i>2</i>	1.62 ± 0.50 <i>3</i>	2.12 ± 0.51	1.52 ± 0.22	1.96 ± 0.36	2.01 ± 0.19
	Po-NaOH	11.84 ± 2.03 <i>2</i>	14.20 ± 2.46	17.30 ± 1.54	19.73 ± 5.58 <i>2</i>	15.92 ± 3.09	15.43 ± 0.94 <i>3</i>	12.55 ± 1.33 <i>2</i>	17.57 ± 2.38 <i>l2</i>
	P-HCl	57.43 ± 5.50 <i>a</i>	54.75 ± 7.19 <i>a</i>	24.01 ± 1.99 <i>b</i>	22.83 ± 7.00 <i>b</i>	17.25 ± 2.49 <i>b</i>	17.32 ± 1.45 <i>b</i>	25.62 ± 3.81 <i>b</i>	23.78 ± 2.02 <i>b</i>
Lluviosa/ Septiembre	Pi-NaHCO ₃	3.69 ± 0.77 **	1.99 ± 0.66	2.45 ± 1.58 **	0.63 ± 0.77 <i>2</i>	1.81 ± 0.36 <i>l2</i> **	<0.01 ± <0.01 <i>2</i>	1.95 ± 0.52 <i>2</i> **	0.76 ± 0.33 <i>l2</i>
	Po-NaHCO ₃	14.44 ± 2.84	8.53 ± 4.08	11.85 ± 3.36 <i>2</i> **	3.55 ± 2.25 <i>2</i>	6.24 ± 3.38	5.35 ± 1.07	11.49 ± 2.27	6.53 ± 1.45 <i>2</i>
	Pi-NaOH	3.14 ± 0.32 **	1.48 ± 0.34 <i>2</i>	3.69 ± 0.72 <i>l</i> **	1.88 ± 0.33 <i>3</i>	1.97 ± 0.77	1.77 ± 0.16	3.06 ± 0.31	2.35 ± 0.15
	Po-NaOH	37.11 ± 8.27 <i>l</i>	22.91 ± 7.85	21.50 ± 6.34	17.47 ± 1.91 <i>2</i>	21.85 ± 9.46	25.55 ± 2.97 <i>2</i>	28.76 ± 3.63 <i>l</i>	31.12 ± 6.30 <i>l</i>
	P-HCl	57.80 ± 13.34 <i>a</i>	55.62 ± 8.61 <i>a</i>	28.02 ± 15.61 <i>ab</i>	29.08 ± 18.77 <i>ab</i>	11.65 ± 4.85 <i>b</i>	13.03 ± 1.43 <i>b</i>	18.84 ± 1.92 <i>b</i>	18.19 ± 2.12 <i>b</i>

Concentración de P en µg g⁻¹ de peso seco del suelo.

En letras diferentes se indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre bosques dentro de un mismo período de tiempo (y en una misma profundidad del suelo). En números diferentes se indican diferencias estadísticas significativas entre períodos de tiempo para un mismo bosque (y en una misma profundidad del suelo).

** Se indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre las dos profundidades (0-5 y 5-20 cm).

Cuadro 3. Contenido (media \pm E.E.) de P-HCO₃ (Pi y Po), P-NaOH (Pi y Po), P-HCl, P-residual y P total en el suelo (0-5 y 5-20 cm de profundidad) en una cronosecuencia de regeneración de bosque tropical seco en la Sierra de Huautla, Morelos.

Fracción	Bosque Maduro		Bosque Secundario 20 años		Bosque Secundario 40 años		Bosque Secundario 60 años	
	0-5 cm	5-20 cm						
Pi-NaHCO ₃	0.183 \pm 0.030 ^a	0.231 \pm 0.060	0.134 \pm 0.019 ^{ab}	0.229 \pm 0.060	0.077 \pm 0.015 ^b	0.142 \pm 0.036	0.132 \pm 0.026 ^{ab}	0.097 \pm 0.025
Po-NaHCO ₃	0.839 \pm 0.109 ^{a2}	1.700 \pm 0.398 ¹	0.703 \pm 0.064 ^{ab2}	1.026 \pm 0.119 ¹	0.453 \pm 0.052 ^{b2}	1.189 \pm 0.108 ¹	0.575 \pm 0.043 ^{b2}	1.537 \pm 0.148 ¹
Pi-NaOH	0.163 \pm 0.025 ²	0.387 \pm 0.048 ¹	0.124 \pm 0.019 ²	0.431 \pm 0.053 ¹	0.115 \pm 0.010 ²	0.318 \pm 0.053 ¹	0.128 \pm 0.011 ²	0.404 \pm 0.053 ¹
Po-NaOH	0.936 \pm 0.178 ²	2.911 \pm 0.325 ¹	0.967 \pm 0.064 ²	3.204 \pm 0.293 ¹	0.906 \pm 0.096 ²	3.513 \pm 0.307 ¹	0.915 \pm 0.084 ²	3.589 \pm 0.395 ¹
P-HCl	2.702 \pm 0.192 ^{a2}	7.735 \pm 0.621 ^{a1}	1.248 \pm 0.127 ^{b2}	4.062 \pm 0.461 ^{b1}	0.853 \pm 0.163 ^{b2}	2.147 \pm 0.119 ^{c1}	1.187 \pm 0.124 ^{b2}	3.498 \pm 0.277 ^{bc1}
P-Residual	25.677 \pm 1.631 ^{a2}	73.048 \pm 4.450 ^{a1}	18.030 \pm 1.075 ^{b2}	41.218 \pm 3.352 ^{b1}	16.097 \pm 0.905 ^{b2}	47.259 \pm 4.442 ^{b1}	15.606 \pm 1.105 ^{b2}	50.712 \pm 3.393 ^{b1}
P-Total	30.501 \pm 1.517 ^{a2}	86.008 \pm 4.743 ^{a1}	21.203 \pm 1.117 ^{b2}	50.167 \pm 3.033 ^{b1}	18.500 \pm 0.993 ^{b2}	54.561 \pm 4.382 ^{b1}	18.522 \pm 1.065 ^{b2}	59.833 \pm 3.638 ^{b1}

Contenido de P en g m⁻² de peso seco del suelo.

En letras diferentes se indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre bosques para una misma profundidad del suelo. En números diferentes se indican diferencias estadísticas significativas entre profundidades del suelo para un mismo bosque.

En general las diferencias entre profundidades del suelo en los capitales de P varían entre $\approx 50\%$ y más de 300%, reflejando el efecto de la mayor masa de suelo a mayor profundidad. Aunque para la fracción de Pi-HCO_3 existe también la tendencia de incrementar valores de P con la profundidad del suelo, las diferencias no fueron estadísticamente significativas.

Cuadro 4. Análisis de varianza del contenido de P en el suelo con la profundidad.

Fracción	Bosque Maduro		Bosque Secundario 20 años		Bosque Secundario 40 años		Bosque Secundario 60 años	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Pi-NaHCO ₃	1.5	<i>ns</i>	2.1	<i>ns</i>	2.3	<i>ns</i>	1.8	<i>ns</i>
Po-NaHCO ₃	4.6	*	6.0	*	39.9	***	41.7	***
Pi-NaOH	17.9	***	31.2	***	14.7	**	27.7	***
Po-NaOH	30.3	***	59.4	***	70.3	***	46.8	***
P-HCl	36.9	***	36.9	***	43.8	***	6.2	*
P-Residual	106.5	***	46.3	***	50.4	***	6.2	*
P-Total	132.5	***	85.6	***	68.7	***	6.6	*

n.s., no significativo

*, $P < 0.05$; **, $P < 0.005$; ***, $P < 0.001$

Variación estacional

Concentración.- En general el Pi-HCO_3 presentó una concentración más baja en la estación de secas (marzo) y avanzada la estación lluviosa (septiembre) en los sitios con bosque secundario (Cuadro 2). Al comienzo de la estación lluviosa (junio) su concentración en el suelo superficial presentó los valores más altos en todos los bosques excepto en el sitio con BS40 años (BM, $F=7.41$, $P < 0.05$; BS-20 años, $F=36.47$, $P < 0.001$; BS-60 años, $F=62.85$, $P < 0.0005$). La fracción de Po-HCO_3 tendió a presentar su mayor concentración a comienzos

del periodo de lluvias (junio) en el BM, pero la diferencia entre fechas de muestreo no resultó significativa ($F=1.65$, $P=0.22$ y $F=2.39$, $P=0.11$; 0-5 y 5-20 cm de profundidad, respectivamente). En el sitio con BS-20 años, esta fracción mostró acumulación en la estación seca avanzada (marzo) y a comienzos de lluvias (junio) (0-5 cm, $F=4.94$, $P<0.05$; y 5-20 cm, $F=6.00$, $P<0.01$). Esta misma tendencia de acumulación a comienzos de lluvias (junio) se presentó en el sitio con BS-60 años en el suelo profundo, (5-20 cm; $F=5.04$, $P<0.05$, Cuadro 2).

El Pi-NaOH, presentó una tendencia de aproximadamente el doble de concentración en la estación seca que en la lluviosa en el sitio con BM aunque solo en la profundidad de 5-20 cm la diferencia fue significativa ($F=10.70$, $P<0.05$, Cuadro 2). En el BS-20 años existió acumulación en la estación seca (marzo) y en lluvias (septiembre) en la profundidad de 0-5 cm ($F=12.27$, $P<0.001$); para la profundidad de 5-20 cm durante la estación seca existió una acumulación de aproximadamente el doble con respecto a la estación lluviosa ($F=38.10$, $P<0.0001$). En el BS-40 años y el BS-60 años existió una tendencia de concentración mayor en la época seca que en la lluviosa, aunque las diferencias no fueron estadísticamente significativas. La concentración de Po-NaOH en el suelo superficial durante la estación de lluvias (septiembre) fue 3 veces mayor que en los restantes muestreos ($F=10.70$, $P<0.0005$) en el BM. En el BS-20 años, esta fracción orgánica de P presentó acumulación en la estación seca (marzo) en ambas profundidades del suelo aunque solo en la profundidad de 5-20 cm la diferencia fue significativa ($F=13.19$, $P<0.0005$). La tendencia anterior se repitió para el sitio con BS-40 años, aunque en éste, la

concentración de P disminuyó aproximadamente a más de la mitad con el inicio de lluvias (junio) con respecto a la estación seca (marzo) ($F=22.32$, $P<0.0001$). El Po-NaOH presentó acumulación avanzada la estación lluviosa (septiembre) en el BS-60 años en ambas profundidades del suelo (0-5 cm, $F=7.16$, $P<0.05$ y 5-20 cm, $F=4.65$, $P<0.05$).

La fracción mineral de P (HCl) no mostró cambios estacionales (Cuadro 2).

Efecto de la perturbación

Concentración.- Como resultado de la transformación del BTS a cultivo y posterior abandono, la concentración de Pi-HCO₃ en el suelo tendió a bajar en ambas profundidades de muestreo (Figura 7a). También la concentración de Po-HCO₃ tendió a bajar con la transformación del bosque en ambas profundidades (Figura 7b). En ambas fracciones, los cambios no fueron significativos.

La concentración de Pi-NaOH tendió a ser más alta en el suelo superficial del BM en comparación con aquellas de los bosques secundarios (Figura 8a); a mayor profundidad no se observó un patrón claro. En cambio, la concentración de Po-NaOH tendió a ser mayor en los suelos de los bosques secundarios en comparación con el BM (Figura 8b); estas tendencias no fueron significativas.

Interesantemente, la concentración de P-HCl mostró una disminución marcada y significativa en los suelos bajo vegetación secundaria respecto a

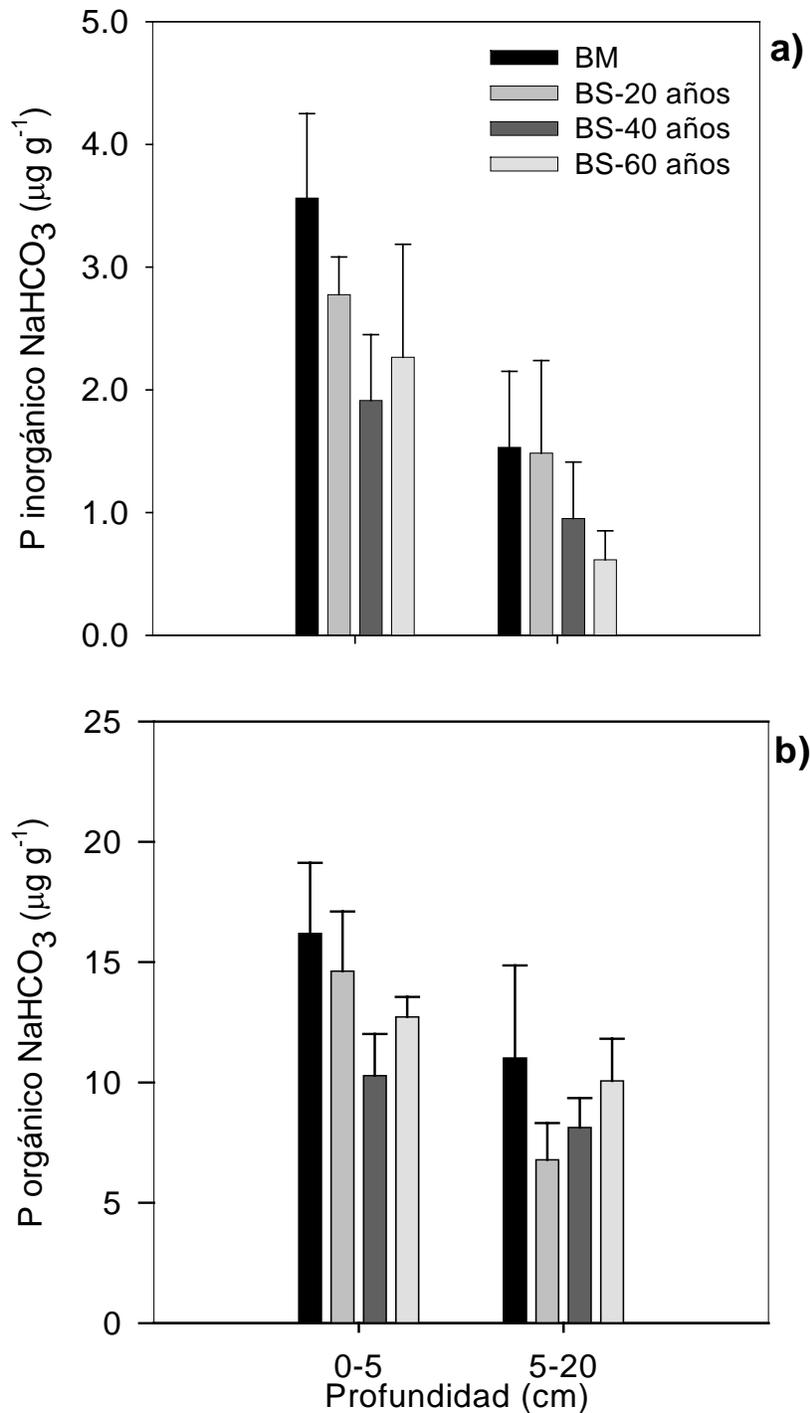


Figura 7. Concentración del Pi (a) y Po (b) lábil en dos profundidades (0-5 y 5-20 cm) del suelo (promedio \pm EE de 4 muestreos durante un año) en una cronosecuencia de regeneración de bosque tropical seco en la Sierra de Huautla, Morelos. (BM, bosque maduro; BS-20 años, bosque secundario temprano; BS-40 años, bosque secundario medio; BS-60 años, bosque secundario tardío).

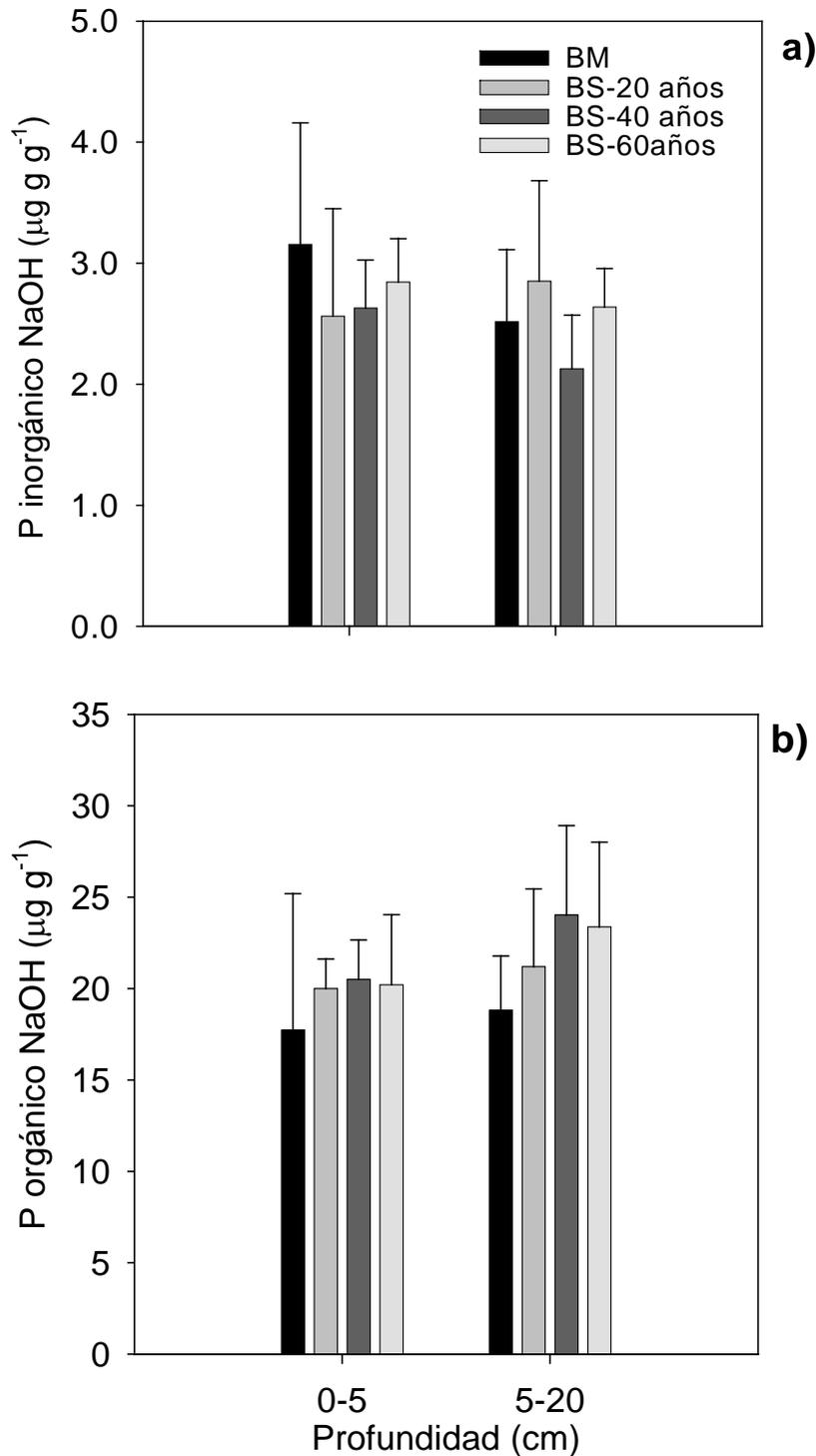


Figura 8. Concentración del Pi (a) y Po (b) absorbido en dos profundidades (0-5 y 5-20 cm) del suelo (promedio \pm EE de 4 muestreos durante un año) en una cronosecuencia de regeneración de bosque tropical seco en la Sierra de Huautla, Morelos. (BM, bosque maduro; BS-20 años, bosque secundario temprano; BS-40 años, bosque secundario medio; BS-60 años, bosque secundario tardío).

aquella bajo el BM (Figura 9a), (0-5 cm $F=7.01$, $P<0.01$ y 5-20 cm $F=8.10$, $P<0.005$). En cambio, la concentración del P-HCl no mostró diferencias significativas con el tiempo de regeneración del bosque.

De igual forma, el P-residual (Figura 9b) y el P-total (Figura 10) en el suelo disminuyeron con la transformación del bosque (0-5 cm $F=7.96$, $P<0.005$ y 5-20 cm $F=13.34$, $P<0.0001$) y (0-5 cm $F=12.64$, y 5-20 cm $F=17.52$, respectivamente, $P<0.0001$) P-residual y P-total, respectivamente. Si bien el efecto de la transformación produce una pérdida de estos almacenes de P en las dos profundidades del suelo, durante la regeneración se observan dos tendencias según la profundidad del suelo; en el suelo superficial existió una ligera tendencia que conforme avanza el tiempo de regeneración del bosque estas fracciones tienden a disminuir, en cambio, en el suelo más profundo (5-20 cm de profundidad), el efecto del tiempo de regeneración fue inverso, ya que tanto el P-residual, como el contenido total de P tendieron a aumentar con la edad del bosque. Estas tendencias durante la regeneración no resultan estadísticamente significativas.

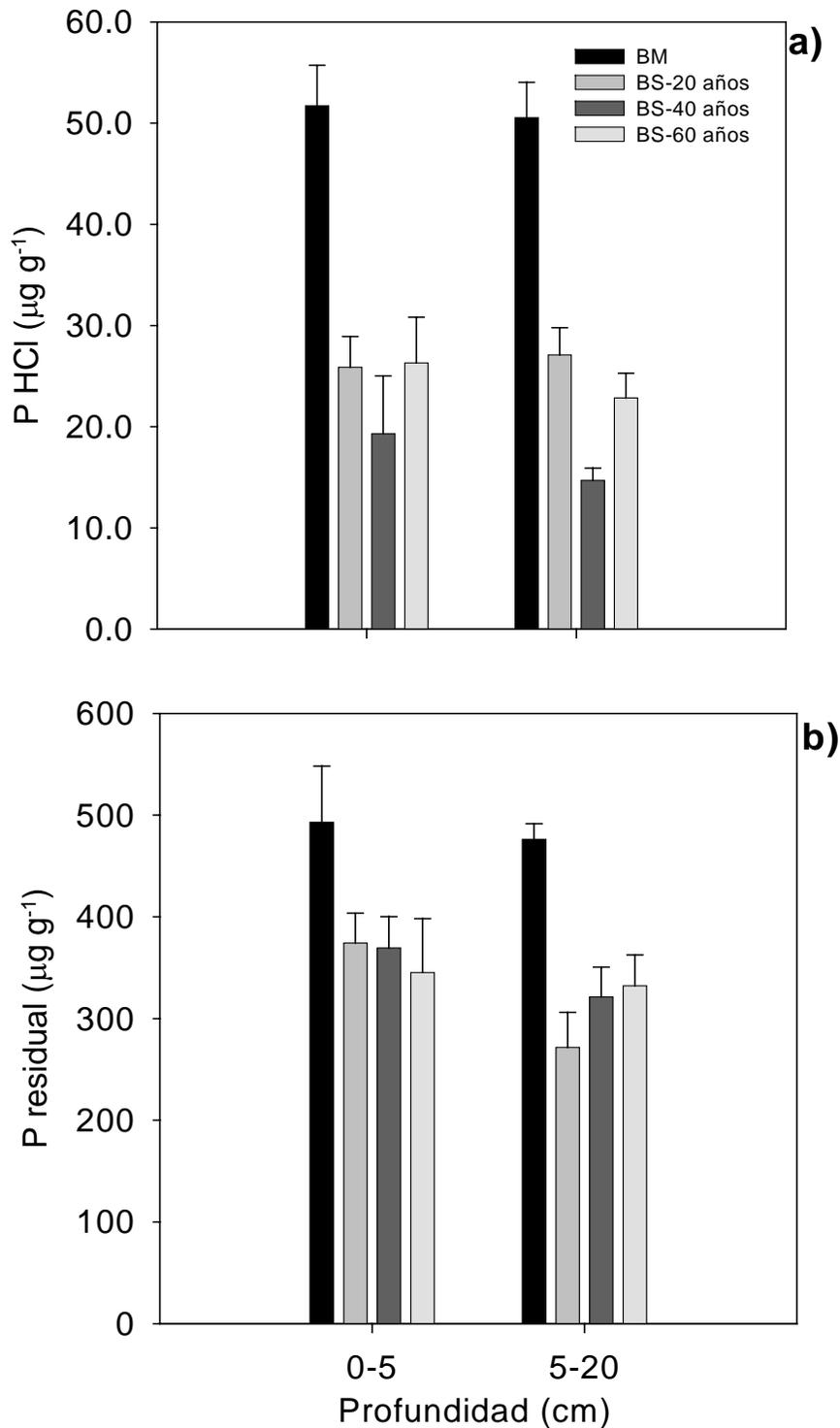


Figura 9. Concentración del P-HCl (a) y P-residual (b) en dos profundidades (0-5 y 5-20 cm) del suelo (promedio \pm EE de 4 muestreos durante un año) en una cronosecuencia de regeneración de bosque tropical seco en la Sierra de Huautla, Morelos. (BM, bosque maduro; BS-20 años, bosque secundario temprano; BS-40 años, bosque secundario medio; BS-60 años, bosque secundario tardío).

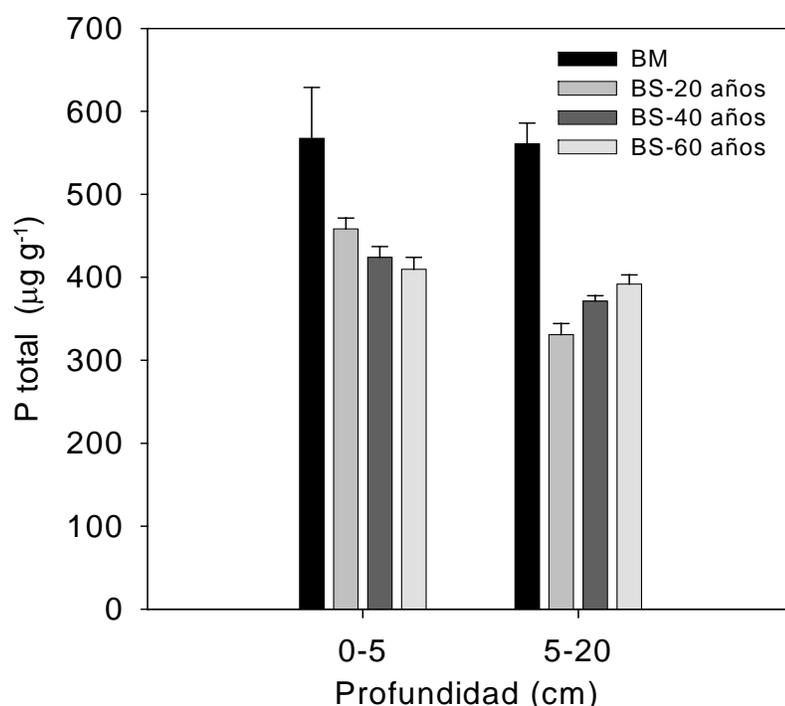


Figura 10. Concentración del P-total en dos profundidades (0-5 y 5-20 cm) del suelo (promedio \pm EE de 4 muestreos durante un año) en una cronosecuencia de regeneración de bosque tropical seco en la Sierra de Huautla, Morelos. (BM, bosque maduro; BS-20 años, bosque secundario temprano; BS-40 años, bosque secundario medio; BS-60 años, bosque secundario tardío).

Masas.- Las masas de P en el suelo fueron afectadas por la transformación y regeneración del bosque. La fracción de $P_i\text{-HCO}_3$ en el sitio con BM presentó los valores más altos (Figura 11a) en el suelo superficial (0-5 cm; $F=3.79$, $P<0.05$). Los sitios con BS-20 años y BS-60 años tendieron a tener valores más bajos con respecto al BM, pero esta tendencia de pérdida de $\approx 25\%$ no fue significativa. Los valores más bajos se presentaron en el BS-40 años, sitio que tuvo una pérdida $\approx 60\%$ en su capital de $P_i\text{-HCO}_3$ en comparación al BM. Los capitales de $P_i\text{-HCO}_3$ en la profundidad de 5-20 cm no presentaron cambios significativos. La parte orgánica de esta fracción en el suelo superficial (0-5 cm;

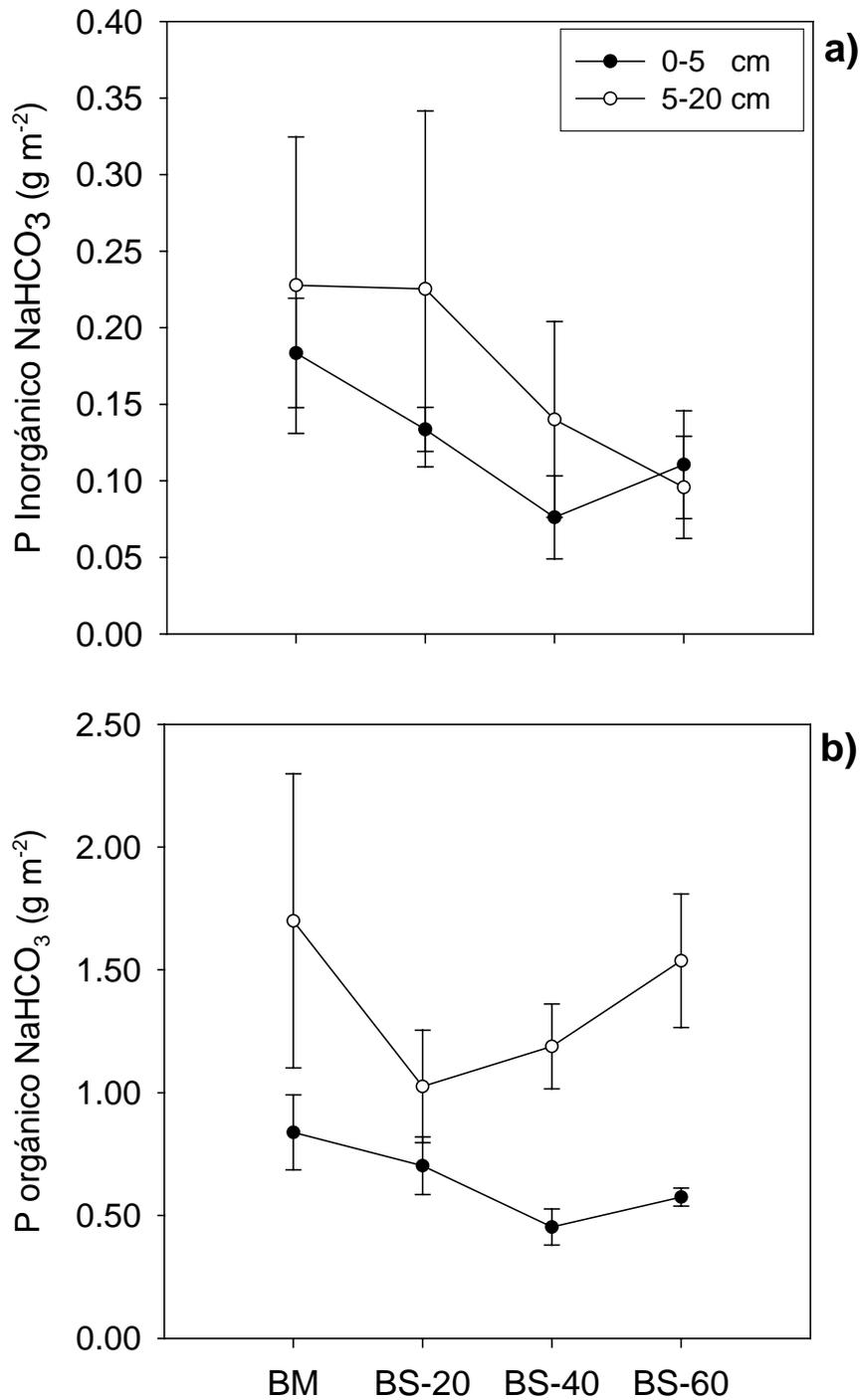


Figura 11. Masas del Pi (a) y Po (b) lábil en dos profundidades (0-5 y 5-20 cm) del suelo (promedio \pm EE de 4 muestreos durante un año) en una cronosecuencia de regeneración de bosque tropical seco en la Sierra de Huautla, Morelos. (BM, bosque maduro; BS-20 años, bosque secundario temprano; BS-40 años, bosque secundario medio; BS-60 años, bosque secundario tardío).

Figura 11b) presentó su valor menor en los suelos bajo BS-40 años ($F=5.74$, $P<0.005$). En el suelo profundo la transformación de BM provocó una tendencia a la disminución en el capital de Po-HCO_3 del suelo (Figura 11b). Algo que resalta es que con la regeneración del bosque los niveles de Po-HCO_3 presentaron una tendencia de recuperación; sin embargo, ambas tendencias no fueron significativas.

Si bien las masas de P en fracciones inorgánica y orgánica adsorbidas (P-NaOH) en el suelo no mostraron diferencia significativas entre los bosques secundarios (Figuras 12), el capital de Po-NaOH en el suelo profundo tendió a aumentar cuando se comparan los bosques secundarios con el bosque maduro, y aumentar con el tiempo de regeneración del bosque.

El capital de P-HCl en el suelo se mostró muy sensible a la transformación con un patrón de pérdida, que resultó mayor al 50% de su masa, al pasar de BM a bosque secundario (0-5 cm $F=30.40$, $P<0.00001$ y 5-20 cm $F=35.33$, $P<0.00001$; Figura 13a).

El capital de P-residual disminuyó de forma significativa con la transformación del bosque y posterior abandono, patrón que se manifestó en ambas profundidades del suelo (0-5 cm $F=15.87$ y 5-20 cm $F=13.90$, respectivamente, $P<0.001$); Figura 13b). Como resultado de la transformación, el BS-20 años presentó una pérdida aproximada del 30 y 44% de P-residual en el suelo superficial y profundo, respectivamente, en comparación con el BM. El suelo profundo presentó una tendencia no significativa de aumento de P-residual hasta de un 23% conforme avanza el tiempo de regeneración.

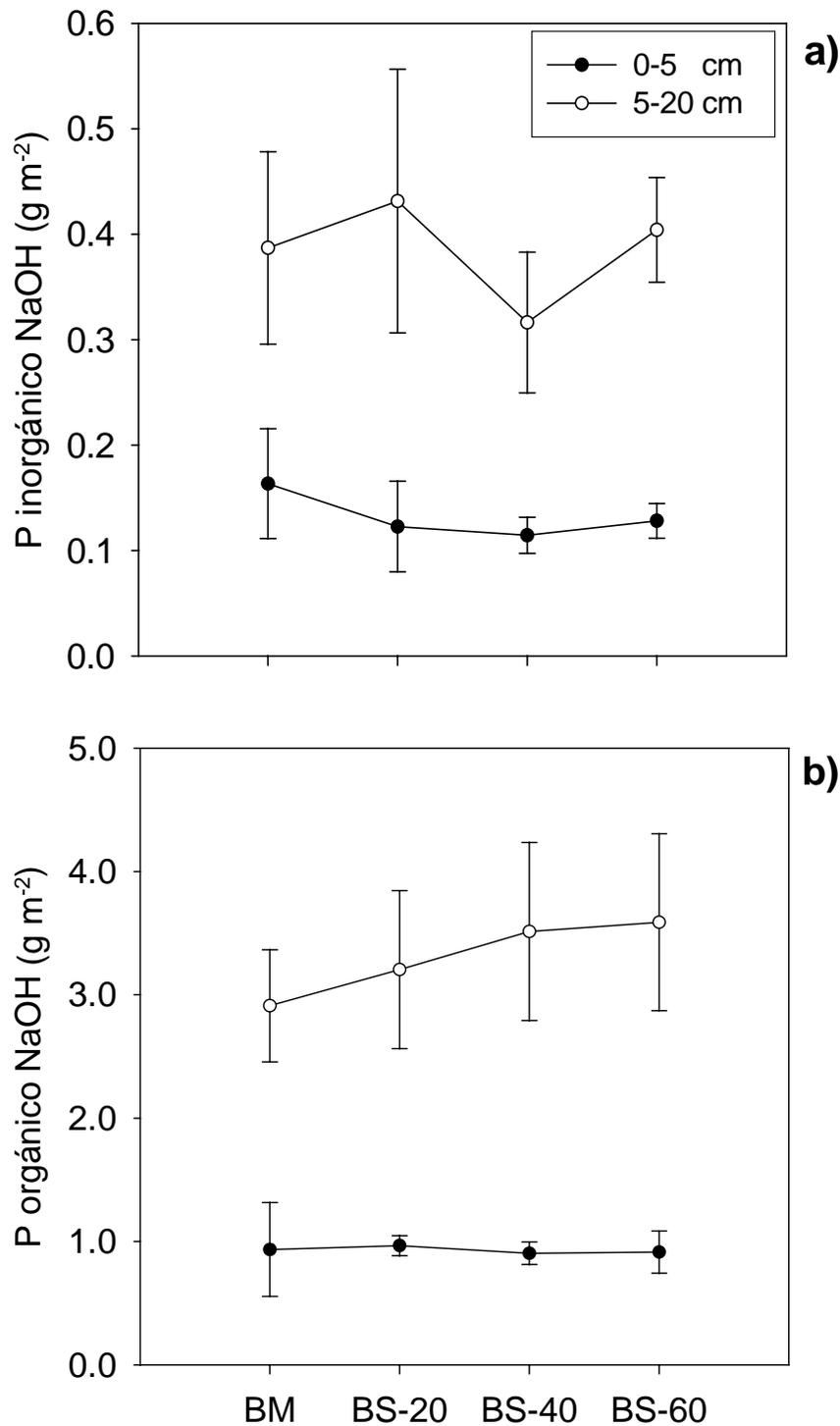


Figura 12. Masas del Pi (a) y Po (b) absorbido en dos profundidades (0-5 y 5-20 cm) del suelo (promedio \pm EE de 4 muestras durante un año) en una cronosecuencia de regeneración de bosque tropical seco en la Sierra de Huautla, Morelos. (BM, bosque maduro; BS-20 años, bosque secundario temprano; BS-40 años, bosque secundario medio; BS-60 años, bosque secundario tardío).

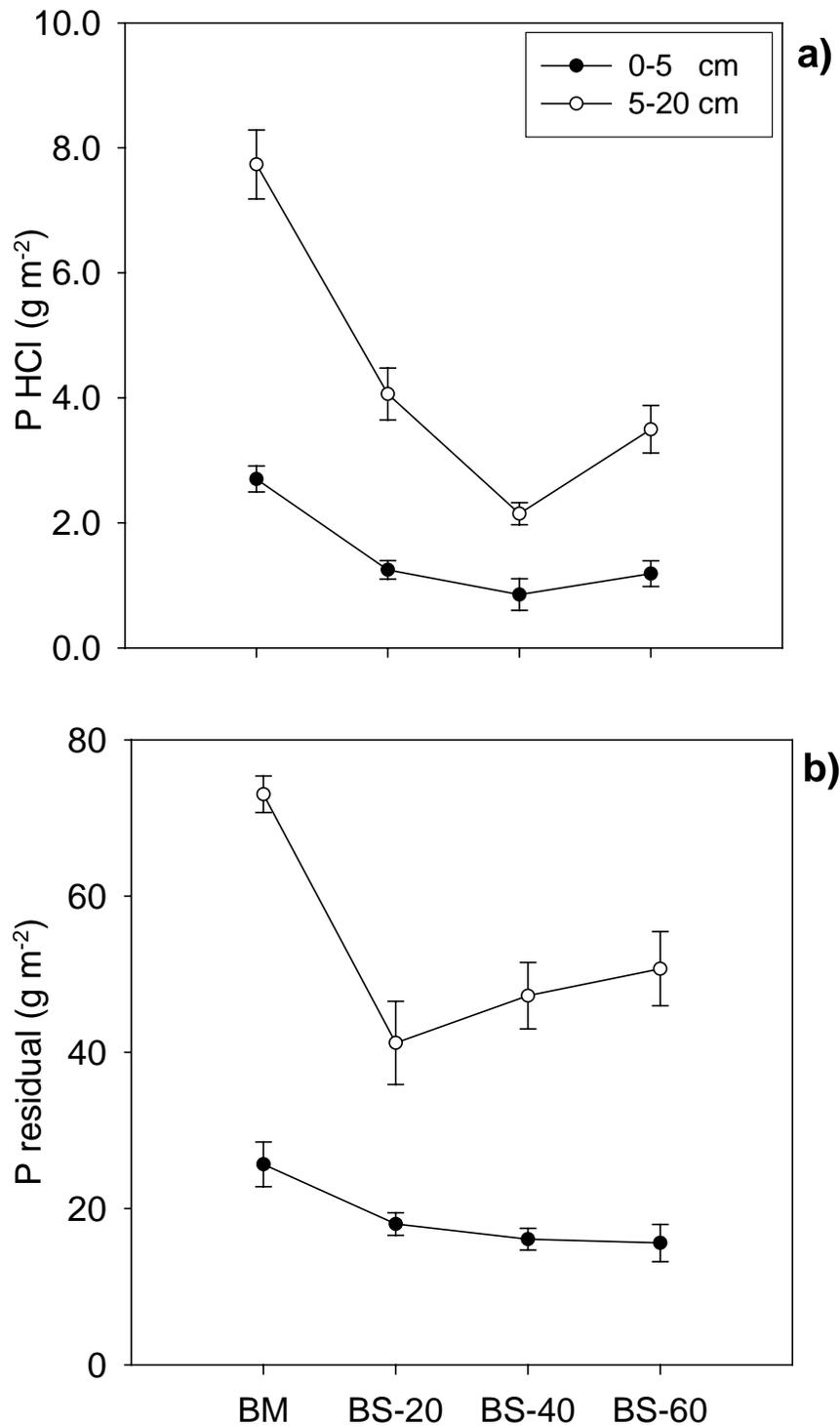


Figura 13. Masas de P-HCl (a) y P-residual (b) en dos profundidades (0-5 y 5-20 cm) del suelo (promedio \pm EE de 4 muestreos durante un año) en una cronosecuencia de regeneración de bosque tropical seco en la Sierra de Huautla, Morelos. (BM, bosque maduro; BS-20 años, bosque secundario temprano; BS-40 años, bosque secundario medio; BS-60 años, bosque secundario tardío).

El capital total de P mostró una pérdida de $\approx 40\%$ en el suelo superficial (0-5 cm) y en el profundo (5-20 cm) comparando BM vs. BS-20 años ($F=24.35$, $P<0.00001$; Figura 14). La secuencia temporal de regeneración de los bosques secundarios (i.e., comparando BS-20 años vs. BS-60 años) mostró una ligera tendencia de recuperación de $\approx 20\%$ del contenido total de P en la profundidad de 5–20 cm, aunque los cambios no fueron significativos.

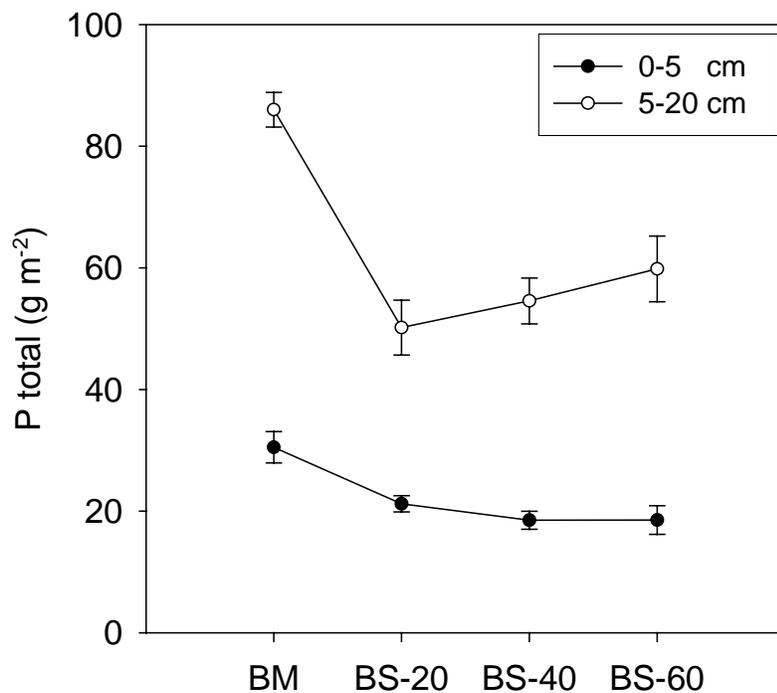


Figura 14. Masa del P total en dos profundidades (0-5 y 5-20 cm) del suelo (promedio \pm EE de 4 muestreos durante un año) en una cronosecuencia de regeneración de bosque tropical seco en la Sierra de Huautla, Morelos. (BM, bosque maduro; BS-20 años, bosque secundario temprano; BS-40 años, bosque secundario medio; BS-60 años, bosque secundario tardío).

VII DISCUSIÓN

pH Y DENSIDAD DEL SUELO

El pH del suelo en los bosques estudiados osciló próximo a la neutralidad (6.9 - 7.3). Estos valores están comprendidos en el límite inferior del rango que presentan los suelos calizos de bosques tropicales secos de la Península de Yucatán, México (7.4 - 7.7) (Lawrence y Foster 2002); pero son más altos en comparación con los reportados por Solís (1993) para un BTS en Jalisco, México (6.5) y por Roy y Singh (1994) para un BTS en la India (6.2 - 6.3). El pH del suelo tendió a disminuir cuando se comparan el bosque maduro con los bosques secundarios. La acidificación del suelo bajo vegetación secundaria podría estar ligada a un efecto de sumidero de calcio por parte de la vegetación maderable durante las primeras décadas del reestablecimiento (Brown y Lugo 1990); aunque un posible efecto del cultivo sobre el pH del suelo no puede ser descartado. De igual manera existe una tendencia a disminuir el pH del suelo con la profundidad, cambio que ha sido atribuido en otros estudios con la distribución de raíces finas en el perfil del suelo (Chen *et al.* 2003).

La densidad aparente del suelo superficial en los bosques secundarios resultó menor que los correspondientes al bosque maduro. Este es un resultado inesperado ya que la compactación del suelo por el pisoteo del ganado es una de las principales causas que modifican la densidad aparente del suelo (Brown y Lugo 1990; Eden *et al.* 1991; García-Oliva y Maass 1998), y amerita estudios posteriores.

DINÁMICA DEL P EN EL SUELO

Fracciones de P en el suelo

La cantidad de P total en el suelo del bosque tropical seco maduro es de 117 g P m⁻² y en los secundarios de 71 a 78 g P m⁻² (primeros 20 cm de profundidad) en la Sierra de Huautla. Los valores de concentración de P total están dentro de los rangos reportados para entisoles de Brasil y de Hawaii (Tiessen *et al.* 1984, Crews *et al.* 1995, Cross y Schlesinger 1995; Cuadro 5); y resulta relativamente alta cuando se compara con la reportada para entisoles con bosque tropical seco en México (García-Oliva y Maass 1998), para ultisoles con bosque tropical seco en la India (Singh y Singh 1991), y para oxisoles con bosque tropical húmedo en Puerto Rico (Frizano *et al.* 2002). Por otra parte, su concentración en los suelos con bosques secundarios resulta comparable con aquella de suelos con bosque tropical seco en México (Campo *et al.* 1998, García-Oliva y Maass 1998) y en India (Singh y Singh 1991). Finalmente, la concentración de P total en todos los sitios de este estudio resultó baja en comparación con la correspondiente a los suelos ricos en materia orgánica (Yucatán, México; Campo y Vázquez-Yanes 2003), e inceptisoles (Costa Rica; Szott y Meléndez 2001).

De la cantidad total de P en los suelos de la Sierra de Huautla, solo el 2.5 al 3.0% está representada por P-lábil (de la cual la fracción orgánica comprende entre 83 y 90%) (Cuadro 6). La concentración total de P-lábil en los sitios de estudio en el suelo superficial y en el más profundo (Cuadro 5), es baja en

Cuadro 5. Concentración de P $\mu\text{g g}^{-1}$ en diferentes bosques tropicales

Bosque/Sitio	Suelo	Prof. (cm)	Lluvia (mm/año)	Vegetación	P-Total	P-HCO ₃			P-NaOH			P-HCl	P-Residual	Ref.
						Inorg.	Org.	Total	Inorg.	Org.	Total			
Bosques tropicales secos														
Morelos, México	Orthens	0-5	1039	Maduro	584.5	3.6	16.2	19.8	3.4	17.8	21.2	51.8	493.0	1
				¹ S-20 años	432.8	2.8	14.6	17.4	2.7	20.2	22.9	25.0	367.5	1
				S-40 años	391.9	1.8	8.2	10.0	3.6	20.9	24.5	19.4	336.8	1
				S-60 años	409.8	2.5	12.7	15.2	2.8	20.3	23.1	26.3	345.2	1
		5-20		Maduro	560.8	1.5	11.0	12.5	2.5	19.0	21.5	50.5	476.3	1
				S-20 años	333.5	1.4	6.7	8.1	2.8	21.8	24.6	26.0	274.8	1
				S-40 años	371.2	0.8	8.1	9.1	2.1	24.1	26.2	14.7	321.3	1
				S-60 años	391.8	0.6	10.0	10.7	2.6	23.5	26.2	22.8	332.1	1
Jalisco, México	Entisol	0-10	679	Maduro	355.0			28.9						2
Yucatán, México	Lítico	0-5	760	S-10 años	1700			11.0						3
	Rendolls			S-20 años	2900			18.9						3
Bosques tropicales húmedos														
Turrialba, Costa Rica	Inceptisol	0-8	2200	Maduro	750.0	4.5	56.1	60.6	81.8	111.2	193.0	2.0	493.7	4
Manaus, Brasil	Xanticos	0-5	2503	Maduro	58.8	2.9	7.6	10.5	8.9	28.3	37.2	6.4	5.1	5
Yurimaguas, Perú	Ultisol	0-8	2650	Maduro	178.0	5.6	27.6	33.2	11.5	49.5	61.0	0.7	83.6	4
	Entisol		2800	Maduro			53.0							6
Luquillo, Puerto Rico	Oxisol	0-5	3500	Maduro	149.0	16.3	5.2	21.5	4.2	59.8	64.0	7.1	25.3	7
		5-35			83.0	3.2	0.5	3.7	18.1	11.9	30.0	23.2	25.0	7
	Inceptisol	0-15 15-30			Maduro Maduro	368.0 454.0	19.0 14.0	16.0 32.0	36.0 46.0	70.0 76.0	117.0 137.0	187.0 213.0	12.0 12.0	

...Continuación de **Cuadro 5**. Contenido de P g m⁻², en el suelo de diferentes bosques tropicales

Bosque/Sitio	Suelo	Prof. (cm)	Lluvia mm/año	Vegetación	P-Total	P-HCO ₃			P-NaOH			P-HCl	P-Residual	Ref.	
						Inorg.	Org.	Total	Inorg.	Org.	Total				
Bosque tropical seco															
Morelos, México	Orthens	0-20	1039	Maduro	116.5	0.4	2.5	2.9	0.6	3.8	4.4	10.4	98.7	1	
				S-20 años	71.4	0.4	1.7	2.1	0.6	4.2	4.8	5.3	59.2	1	
				S-40 años	73.1	0.2	1.6	1.9	0.4	4.4	4.9	3.0	63.4	1	
				S-60 años	78.4	0.2	2.1	2.2	0.5	4.5	5.0	4.7	65.3	1	
Jalisco	Entisol	0-10	679	Madura							1.8			9	
Jalisco	Entisol	0-6	679	Maduro	13.1			0.8							10
				S-11 años	6.3			0.5							
Jalisco México	Entisol	0-5	750	Maduro	21.3	0.8	0.8	1.6	0.7	3.8	4.5	0.9	13.8	11	
India	Ultisol	0-15	821	Maduro	45.1	3.5								12	

(1) Este estudio, (2) Campo *et al.* 1998, (3) Campo y Vázquez-Yanes 2003, (4) Szott y Meléndez 2001, (5) Lehmann *et al.* 2001, (6) Agbenin y Tiessen 1994, (7) Frizano *et al.* 2002, (8) Cross y Schlesinger 1995, (9) Campo 1995, (10) García-Oliva y Maass 1998, (11) Giardina *et al.* 2000, (12) Singh y Singh 1991.

¹S, Vegetación secundaria.

Cuadro 6. Contenido (media \pm E.E.) de P-NaHCO₃ (Pi, Po y Total), P-NaOH (Pi, Po y Total), y P-HCl, P-Residual y P-total en el suelo (0-20 cm de profundidad) en una cronosecuencia de regeneración de bosque tropical seco en la Sierra de Huautla, Morelos.

Fracción	Bosque Maduro	Bosque Secundario 20 años	Bosque Secundario 40 años	Bosque Secundario 60 años
Pi-NaHCO ₃	0.414 \pm 0.071	0.362 \pm 0.068	0.219 \pm 0.047	0.229 \pm 0.040
Po-NaHCO ₃	2.538 \pm 0.485 <i>a</i>	1.728 \pm 0.152 <i>b</i>	1.642 \pm 0.135 <i>b</i>	2.112 \pm 0.171 <i>b</i>
P-Total NaHCO ₃	2.949 \pm 0.497 <i>a</i>	2.087 \pm 0.168 <i>ab</i>	1.855 \pm 0.144 <i>b</i>	2.234 \pm 0.177 <i>ab</i>
Pi-NaOH	0.551 \pm 0.066	0.556 \pm 0.049	0.433 \pm 0.058	0.532 \pm 0.053
Po-NaOH	3.847 \pm 0.387	4.171 \pm 0.315	4.419 \pm 0.317	4.504 \pm 0.431
P-Total-NaOH	4.397 \pm 0.399	4.725 \pm 0.330	4.850 \pm 0.347	5.036 \pm 0.435
P-HCl	10.437 \pm 0.779 <i>a</i>	5.310 \pm 0.563 <i>b</i>	3.000 \pm 0.198 <i>c</i>	4.685 \pm 0.328 <i>bc</i>
P-Residual	98.725 \pm 4.909 <i>a</i>	59.248 \pm 2.869 <i>b</i>	63.356 \pm 4.433 <i>b</i>	65.318 \pm 3.961 <i>b</i>
P-Total	116.509 \pm 5.100 <i>a</i>	71.371 \pm 2.532 <i>b</i>	73.061 \pm 4.360 <i>b</i>	78.355 \pm 4.208 <i>b</i>

Contenido de P en g m⁻² de peso seco del suelo; media de 4 muestreos temporales. En letras diferentes se indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre bosques.

comparación con las reportadas para bosques tropicales secos en Brasil y en México desarrollados sobre entisoles (Agbenin y Tiessen 1994, Campo *et al.* 1998) y desarrollados sobre inceptisoles (Costa Rica; Szott y Meléndez 2001).

Menos del 7% del contenido total de P del suelo es representado por el P-absorbido (del cual entre 83 y 87% es orgánico). Su concentración total en el sitio de estudio resultó baja si se le compara con aquellas reportadas para ultisoles del Perú (Szott y Meléndez 2001), inceptisoles de Costa Rica (Szott y Meléndez 2001) y oxisoles del Brasil (Lehmann *et al.* 2001; Cuadro 5).

En los sitios de estudio el P-HCl representó entre 4 y 9% del contenido total de P. Su concentración se encuentra en el límite superior del rango

reportado por Cross y Schlesinger (1995) y por Tiessen *et al.* (1984), para entisoles. En comparación con otros bosques tropicales secos los valores reportados para la Sierra de Huautla son altos (ver Campo 1995 y Cuadro 5).

La fracción residual de P representó más del 80% del capital total de P en el suelo. La concentración de esta fracción resultó alta si se le compara con la reportada por Giardina *et al.* (2000) para suelos de bosque tropical seco de Jalisco, México, y es comparable con la de inceptisoles de Costa Rica (Szott y Meléndez 2001; Cuadro 5).

Profundidad

La distribución del P varígo con la profundidad, particularmente la fracción extraída con NaHCO_3 , al presentar valores más altos de concentración en el suelo superficial (0-5 cm) que en el más profundo (5-20 cm). Este patrón es consistente con el reportado para otros bosques tropicales en el Amazonas (McGrath *et al.* 2000, Johnson *et al.* 2001, Frizano *et al.* 2003) y Puerto Rico (Frizano *et al.* 2002). En cambio, el P_i y P_o NaOH presentaron sus mayores concentraciones en el suelo más profundo. El incremento en los primeros centímetros del suelo en las fracciones lábiles (P-HCO_3) fue posiblemente resultado de la acumulación de mantillo y de la deposición atmosférica de P, mientras que el aumento del P-NaOH con la profundidad probablemente refleja un incremento en la concentración de minerales secundarios liberados por el intemperismo, los que en estos bosques tiene una función importante en la economía de los nutrimentos (ver Campo *et al.* 2001a). Si bien los capitales de

P son mayores en el suelo más profundo que en el más superficial como consecuencia de la mayor masa de suelo, la fracción de Pi-lábil no respondió a este patrón, reflejando la importancia del dominio de los procesos biológicos en el suelo superficial (Cross y Schlesinger 1995, Campo *et al.* 2001b).

Estacionalidad

Campo *et al.* (1998) reporta que el P-NaHCO₃ en BTS disminuye durante la estación lluviosa en comparación con sus valores durante la estación seca. Los resultados obtenidos en suelos de la Sierra de Huautla, muestran, lo contrario, manteniendo valores altos al comienzo de la estación lluviosa (junio). Esta tendencia de incrementar la concentración de nutrientes al principio de la estación lluviosa fue reportada para sistemas agroforestales del Amazonas (McGrath *et al.* 2001) así como para pastizales y bosques de Nueva Zelanda (Chen *et al.* 2003). Este patrón parece estar relacionado con el inicio de la descomposición de mantillo acumulado a lo largo de la estación seca, lo cual produce un gran pulso de nutrientes debido a la gran mineralización y lixiviación de los mismos (McGrath *et al.* 2000). Otras fuentes de liberación de P, principalmente a partir de su fracción de NaOH no pueden descartarse (ver más adelante). Avanzada la estación lluviosa (septiembre) existe una disminución de las fracciones lábiles, lo que sugiere una gran remoción de nutrientes del suelo por parte de las plantas para sostener su crecimiento. Por otra parte, la existencia de una gran demanda de nutrientes por parte de la biomasa microbiana propicia una fuerte competencia por el P disponible ya

avanzada la estación lluviosa en estos ecosistemas (Campo *et al.* 1998), lo que podría reducir la concentración de P en las fracciones lábiles.

El Pi-NaOH mostró acumulación durante la estación seca y decreció al comienzo de la estación lluviosa. Los cambios en el Pi-NaOH en el bosque maduro representaron una disminución aproximada de 0.127 g P m⁻² y 0.266 g P m⁻² en el suelo superficial y profundo, respectivamente (Cuadro 7) y sugiere que parte de esta fracción se ha solubilizado y proporcionado P disponible al sistema. Así, no solo los mecanismos biológicos regulan la disponibilidad de P en los BTS (ver Campo *et al.* 2001b) si no que también los mecanismos geoquímicos (ver Giardina *et al.* 2000) principalmente durante la estación húmeda. La des-absorción de P durante la estación lluviosa, parece ser así también una fuente importante del nutriente para el ecosistema en el momento de la mayor demanda por parte de las plantas y microorganismos. Por otra parte, el aumento en las concentraciones de P adsorbido (inorgánico y orgánico) hacia mediados de la estación lluviosa que se observó en los suelos de la Sierra de Huautla (Cuadro 2), sugiere la retención de P procedente de la lixiviación del mantillo. Estos resultados indican que la estacionalidad de las lluvias en los ecosistemas de BTS crean patrones temporales en los ciclos biogeoquímicos del P, que afectan tanto en su sub-ciclo biológico, como en el geoquímico.

Cuadro 7. Contenido (media ± E.E.) de P-HCO₃ (Pi y Po), P-NaOH (Pi y Po), P-HCl, P-residual y P-total durante la estación seca y lluviosa en el suelo (0-5, 5-20cm de profundidad) en una cronosecuencia de regeneración de bosque tropical seco en la Sierra de Huautla, Morelos.

Estación / Mes	Fracción	Bosque Maduro		Bosque Secundario 20 años		Bosque Secundario 40 años		Bosque Secundario 60 años	
		0-5 cm	5-20 cm	0-5 cm	5-20 cm	0-5 cm	5-20 cm	0-5 cm	5-20 cm
Seca/ Diciembre Marzo	Pi-NaHCO ₃	0.152 ± 0.040	0.252 ± 0.091	0.127 ± 0.022	0.278 ± 0.117	0.073 ± 0.026	0.113 ± 0.053	0.091 ± 0.025	0.072 ± 0.027
	Po-NaHCO ₃	0.688 ± 0.081	1.140 ± 0.222	0.619 ± 0.035	1.103 ± 0.163	0.552 ± 0.056 <i>l</i>	1.252 ± 0.130	0.573 ± 0.061	1.510 ± 0.086
	Pi-NaOH	0.227 ± 0.028 <i>a1</i>	0.520 ± 0.057 <i>l</i>	0.117 ± 0.034 <i>b</i>	0.598 ± 0.057 <i>l</i>	0.140 ± 0.005 <i>b1</i>	0.394 ± 0.104	0.143 ± 0.018 <i>ab</i>	0.475 ± 0.104
	Po-NaOH	0.593 ± 0.084 <i>b2</i>	2.955 ± 0.370	0.999 ± 0.091 <i>a</i>	3.596 ± 0.521	0.974 ± 0.085 <i>a</i>	4.037 ± 0.490	0.896 ± 0.081 <i>ab</i>	3.413 ± 0.540
	P-HCl	2.396 ± 0.150 <i>a</i>	6.995 ± 0.983 <i>a</i>	1.240 ± 0.149 <i>b</i>	4.268 ± 0.524 <i>b</i>	1.069 ± 0.305 <i>b</i>	2.080 ± 0.194 <i>b</i>	1.374 ± 0.223 <i>b</i>	3.794 ± 0.507 <i>b</i>
	P-Residual	28.342 ± 2.641 <i>a</i>	71.560 ± 7.124 <i>a</i>	19.594 ± 1.755 <i>b</i>	34.971 ± 2.691 <i>b</i>	17.229 ± 1.463 <i>b</i>	43.576 ± 5.998 <i>b</i>	13.497 ± 1.550 <i>b2</i>	50.262 ± 6.748 <i>ab</i>
	P-Total	32.398 ± 2.569 <i>a</i>	83.418 ± 7.119 <i>a</i>	22.694 ± 1.793 <i>b</i>	44.812 ± 2.120 <i>b</i>	20.036 ± 1.594 <i>b</i>	51.444 ± 5.856	16.573 ± 1.551 <i>b</i>	59.522 ± 7.271 <i>b</i>
Lluviosa/ Junio Septiembre	Pi-NaHCO ₃	0.215 ± 0.048 <i>a</i>	0.210 ± 0.089	0.140 ± 0.033 <i>a</i>	0.178 ± 0.048	0.081 ± 0.017 <i>ab</i>	0.171 ± 0.054	0.131 ± 0.025 <i>b</i>	0.122 ± 0.042
	Po-NaHCO ₃	0.990 ± 0.201 <i>a</i>	2.259 ± 0.758	0.786 ± 0.123 <i>ab</i>	0.948 ± 0.192	0.355 ± 0.079 <i>b2</i>	1.125 ± 0.188	0.577 ± 0.069 <i>ab</i>	1.565 ± 0.304
	Pi-NaOH	0.100 ± 0.026 <i>2</i>	0.254 ± 0.042 <i>2</i>	0.131 ± 0.022	0.264 ± 0.028 <i>2</i>	0.089 ± 0.017 <i>2</i>	0.241 ± 0.020	0.113 ± 0.014	0.333 ± 0.020
	Po-NaOH	1.279 ± 0.316 <i>l</i>	2.867 ± 0.589	0.934 ± 0.101	2.813 ± 0.269	0.837 ± 0.183	2.990 ± 0.319	0.933 ± 0.160	3.765 ± 0.643
	P-HCl	3.008 ± 0.341 <i>a</i>	8.476 ± 0.791 <i>a</i>	1.256 ± 0.227 <i>b</i>	3.857 ± 0.830 <i>b</i>	0.637 ± 0.115 <i>b</i>	2.213 ± 0.162 <i>b</i>	1.001 ± 0.098 <i>b</i>	3.201 ± 0.257 <i>b</i>
	P-Residual	23.012 ± 1.711 <i>a</i>	74.536 ± 6.282 <i>a</i>	16.465 ± 1.195 <i>b</i>	47.466 ± 5.621 <i>b</i>	14.965 ± 1.097 <i>b</i>	50.942 ± 7.084 <i>b</i>	17.716 ± 1.324 <i>b1</i>	51.162 ± 2.697 <i>b</i>
	P-Total	28.603 ± 1.672 <i>a</i>	88.599 ± 7.101 <i>a</i>	19.713 ± 1.339 <i>b</i>	55.522 ± 5.328 <i>b</i>	16.963 ± 1.104 <i>b</i>	57.679 ± 7.120 <i>b</i>	20.472 ± 2.805 <i>b</i>	60.144 ± 3.362 <i>b</i>

Contenido de P en g m⁻² de peso seco del suelo.

En letras diferentes se indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre bosques dentro de un mismo periodo de tiempo (y en una misma profundidad del suelo). En números diferentes se indican diferencias estadísticas significativas entre periodos de tiempo para un mismo bosque (y en una misma profundidad del suelo)

Efecto de la perturbación

Con el cambio de cobertura y uso de suelo se han reportado pérdidas de hasta 50 g P m⁻² en los primeros 6 cm del suelo de BTS (García-Oliva y Maass 1998). En la Sierra de Huautla, no podemos evaluar los cambios en el P como resultado de la conversión del bosque primario a cultivo; sin embargo, al comparar los contenidos totales de P en suelo bajo bosque maduro vs. aquellos bajo bosques secundarios, los valores indican una pérdida de \approx 45 g P m⁻² en los primeros 20 cm del suelo.

La misma comparación, entre vegetación madura y secundaria indica que el P-residual se redujo en 40%. Este cambio resulta muy significativo, ya que esta fracción representa \approx 85% del contenido total de P en el suelo (0–20 cm) de la Sierra de Huautla. La fracción de P-residual es una combinación de P inorgánico y orgánico estable, aunque poco es conocido acerca de su naturaleza (ver Gahoonia y Nielsen 1992). Conforme avanza el tiempo de regeneración del bosque, esta fracción muestra una recuperación de \approx 15% en 40 años (ver BS-60 años vs. BS-20 años, Cuadro 6). En esta acumulación de P-residual durante la sucesión secundaria participan la intemperización de rocas y la deposición atmosférica, aunque este aspecto exige nuevos estudios considerando la elevada cantidad de P acumulado respecto al período de tiempo.

El contenido de P-HCl de un suelo representa su potencialidad para ingresar P al ecosistema a partir de la disolución mineral (Cross y Schlesinger 1995). Al comparar el bosque maduro con los bosques secundarios se

comprueba que esta fracción presentó una disminución de $\approx 5 \text{ g P m}^{-2}$, lo que representa $\approx 50\%$ de su almacén original en el bosque primario. Esta gran disminución en el capital de P-mineral sugiere la pérdida por erosión de minerales secundarios, como ha sido reportado para BTS en pendientes pronunciadas (Agbenin y Tiessen 1994, Campo-Alves 2003).

También el P-HCO₃ total en el suelo del bosque maduro resultó más alto que la correspondiente a los bosques secundarios. Los suelos bajo BS-40 años presentaron los valores más bajos de P-HCO₃, siendo menores incluso que aquellos bajo BS-20 años. La mayor concentración de P-HCO₃ a comienzo de la regeneración (i.e. BS-20 años) podría reflejar un efecto residual de la agricultura, como ha sido reportado en otros sitios del trópico (Uhl y Jordan 1984, Frizano *et al.* 2003). Por otra parte, la tendencia del P-HCO₃ a disminuir con el tiempo de regeneración, sugiere la transferencia de P desde el suelo a la biomasa durante la sucesión secundaria. Brown y Lugo (1990) han sugerido que la acumulación de nutrientes en la biomasa vegetal en los bosques tropicales ocurre rápidamente, usualmente durante los primeros años de la sucesión secundaria, período durante el cual las tasas de crecimiento y circulación de nutrientes son altas. Datos de la química foliar en árboles de la zona de estudio (I. Cárdenas comunicación personal) así como provenientes de otros BTS secundarios (Campo y Dirzo 2003) demuestran la acumulación de P en tejidos vegetales conforme avanza el tiempo de regeneración. Ello sugiere que, más avanzada la sucesión secundaria la mineralización de la materia orgánica constituirá el proceso más importante para proveer P disponible para las plantas y podría por ello, recuperarse los niveles de P-HCO₃ en el suelo,

debido al mayor reciclamiento de P orgánico que ocurre en bosques de más edad (Campo *et al.* 2000). También la transferencia de P desde el suelo profundo por parte de las raíces de las plantas durante el desarrollo de los bosques secundarios, (Lawrence y Schlesinger 2001), podría contribuir en esta recuperación.

El P adsorbido en el suelo de la Sierra de Huautla tendió a aumentar bajo vegetación secundaria en comparación con sus contenidos bajo vegetación madura evidenciando la fijación de P por parte del componente geoquímico del suelo. Este capital de P, si bien estable físicamente, puede constituir una importante fuente del nutriente para las plantas durante el desarrollo de la vegetación, debido a la asociación del Po-NaOH con la materia orgánica del suelo y puede por ello, ser liberado a través de la actividad microbiana. La circulación de P orgánico a través de la mediación microbiana es un importante control sobre P disponible para las plantas en bosques secundarios ya avanzada la sucesión (ver Frizano *et al.* 2002).

IMPLICACIONES

En la Sierra de Huautla, el P inorgánico no ocluido (i.e. $P_i\text{-HCO}_3 + P_i\text{-NaOH}$) en el suelo del bosque maduro fue de $0.965 \pm 0.107 \text{ g m}^{-2}$, mientras que bajo vegetación secundaria fue de 0.918 ± 0.093 , 0.652 ± 0.068 y $0.761 \pm 0.063 \text{ g m}^{-2}$, a los 20, 40 y 60 años, respectivamente (ver Figura 15). Estas cantidades representan menos del 1% del contenido total de P.

La cantidad de P orgánico no ocluido (i.e. $Po-HCO_3 + Po-NaOH$) en el suelo del bosque maduro fue de $6.385 \pm 0.640 \text{ g m}^{-2}$, mientras que durante la sucesión secundaria fue de 5.899 ± 0.398 , 6.061 ± 0.361 y $6.616 \pm 0.384 \text{ g m}^{-2}$,

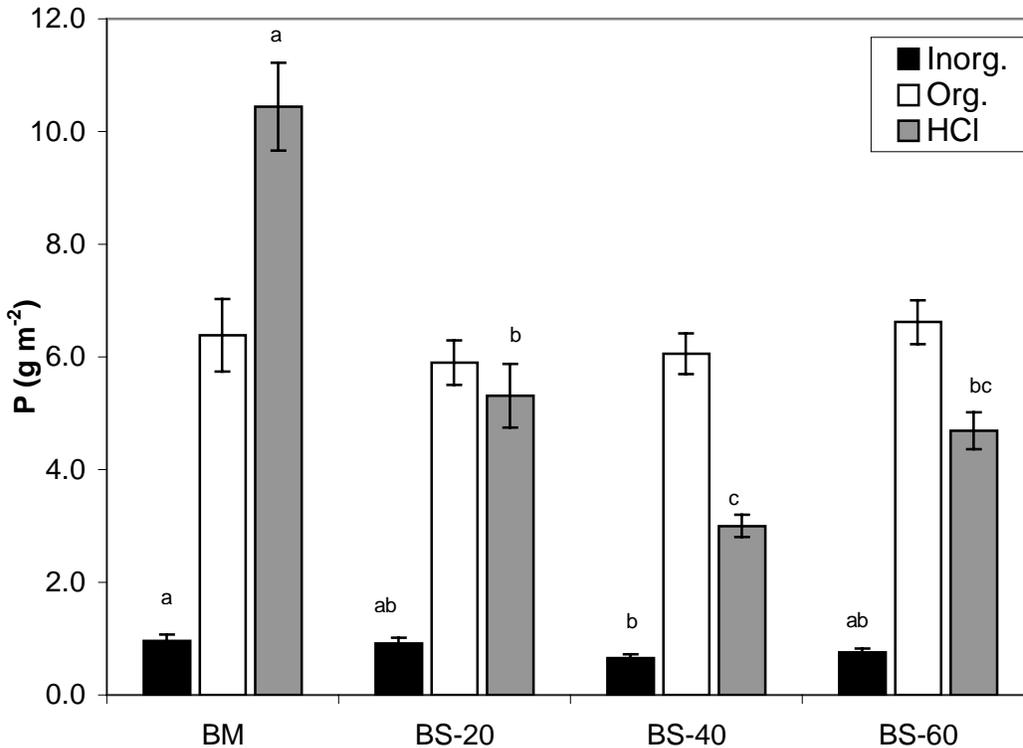


Figura 15. Cantidad de P-inorgánico no ocluido ($Pi-NaHCO_3 + Pi-NaOH$), P-orgánico no ocluido ($Po-NaHCO_3 + Po-NaOH$), P-HCl en los primeros 20 cm de profundidad del suelo (promedio \pm EE de 4 muestreos durante un año) en una cronosecuencia de regeneración de bosque tropical seco en la Sierra de Huautla, Morelos. (BM, bosque maduro; BS-20 años, bosque secundario temprano; BS-40 años, bosque secundario medio; BS-60 años, bosque secundario tardío). En letras diferentes se indican diferencias significativas entre bosques.

a los 20, 40 y 60 años, respectivamente (ver Figura 15) y representó aproximadamente el 5.5% del capital total de P en el suelo (i.e. 0–20 cm) la vegetación madura y $\approx 8.3\%$ del P total en los suelos bajo bosques secundarios. Esta fracción orgánica representa entre 84 y 89% del capital de P disponible de los suelos en el sitio de estudio. Así, la mayor parte del P-disponible del suelo

analizado demuestra la existencia de un capital potencialmente mineralizable que podría utilizarse en tiempos de sucesión.

Johnson *et al.* 2003. considera que el requerimiento anual de P del suelo por parte de la vegetación es de 4.4 kg ha^{-1} , y podría ser menor dada la reabsorción de P desde el follaje senescente. Para los bosques tropicales secos el requerimiento de P por parte de la vegetación es de $\approx 3.5 \text{ kg P ha}^{-1}\text{año}^{-1}$ (Campo *et al.* 2001, Johnson *et al.* 2003). Los valores de P-HCO₃ obtenidos en este suelo para bosque maduro ($29.5 \text{ kg P ha}^{-1}$) y para los bosques secundarios (18.6 a $22.3 \text{ kg P ha}^{-1}$), exceden en un orden de magnitud en el primer caso, y entre 5 y 6 veces el segundo, la demanda anual de P por parte de la vegetación, al menos considerando sus pérdidas aéreas. Considerando que la fracción lábil (i.e. P-HCO₃ inorgánico y orgánico) medida por este procedimiento representa el P disponible a las plantas “a corto tiempo” (ver Tiessen *et al.* 1984, 1994, Cross y Schlesinger 1995) este capital de P en el suelo superficial bajo BTS en la Sierra de Huautla, parece ser muy significativo.

De la misma manera, el P inorgánico no ocluido (Pi-HCO₃ + Pi-NaOH) representa aproximadamente el doble de la demanda potencial por parte de las plantas ($9.65 \pm 1.07 \text{ kg P ha}^{-1}$, bajo vegetación madura; y 9.18 ± 0.93 , 6.52 ± 0.68 y $7.61 \pm 0.63 \text{ kg P ha}^{-1}$ bajo vegetación secundaria de 20, 40 y 60 años, respectivamente) por lo que podría proporcionarse suficiente P para una estación de crecimiento.

En los BTS de la Sierra de Huautla, el paso de la estación seca a la lluviosa provoca un cambio en la cantidad de P inorgánico no ocluido en el suelo de 3.7 kg P ha^{-1} en el bosque maduro (Figura 16) y de 4.1, 1.4 y 1.2 kg P

ha⁻¹ en los BS-20 años, BS-40 años y BS-60 años, respectivamente. Estos cambios sugieren que durante la alternancia de estaciones secas y lluvias, en el BM y BS-20 años parte del P inorgánico no ocluido es transferido a la biomasa de las plantas. En los bosques de más edad (i.e. BS-40 y BS-60 años) la diferencia del P inorgánico no ocluido con la alternancia de estaciones no sería suficiente para cubrir los potenciales requeridos durante una estación de crecimiento.

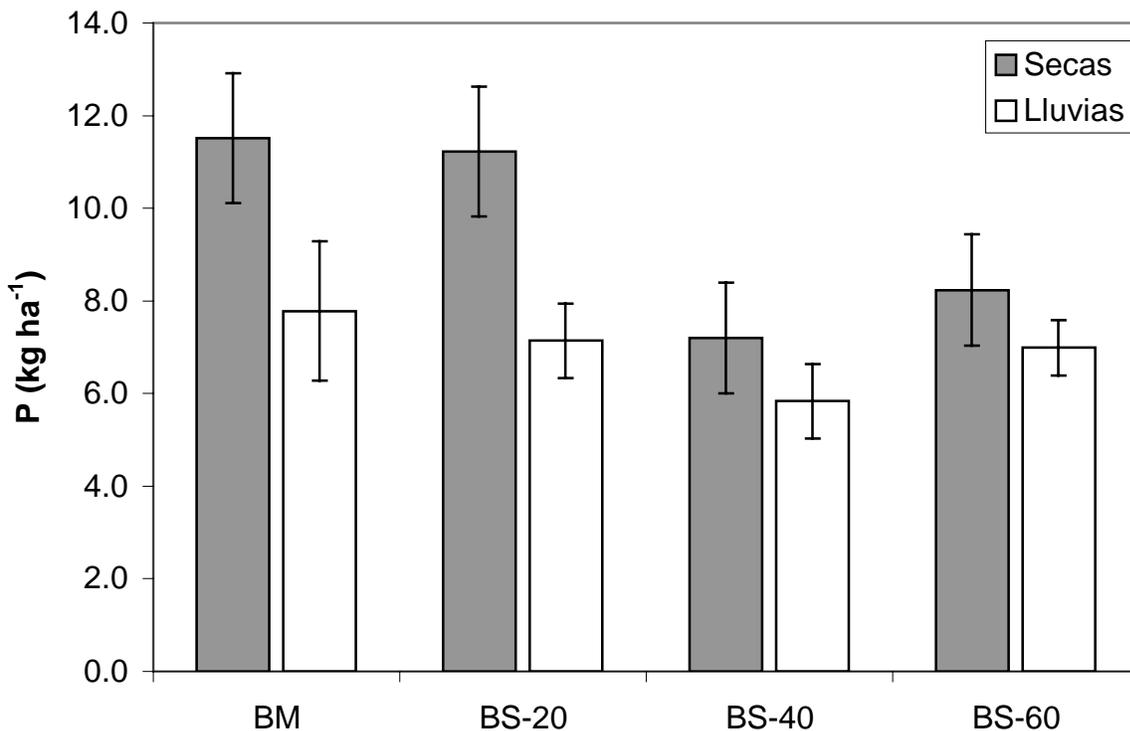


Figura 16. Cantidad de P-inorgánico no ocluido ($Pi-NaHCO_3 + Pi-NaOH$), en la estación seca (diciembre 2001, marzo 2002) y en la lluviosa (junio y septiembre 2002) en los primeros 20 cm de profundidad del suelo (promedio \pm EE de 2 muestreos durante un año), en una cronosecuencia de regeneración de bosque tropical seco en la Sierra de Huautla, Morelos. (BM, bosque maduro; BS-20 años, bosque secundario temprano; BS-40 años, bosque secundario medio; BS-60 años, bosque secundario tardío).

VIII CONCLUSIONES

El presente trabajo ha permitido determinar que el capital de P del suelo en los sitios de estudio (0-20 cm de profundidad), es representado principalmente por la fracción residual (>80%); el P-HCl varió de 4 a 9%, 7% es representado por el P-absorbido y solo entre 2.5 y 3.0% es P-lábil. En estas últimas dos fracciones predominan las formas orgánicas (>80%) sobre las inorgánicas.

La **hipótesis 1** no pudo ser rechazada al ocurrir grandes variaciones en las concentraciones de P a lo largo del año. La existencia de grandes cantidades de P-lábil al comienzo de la estación lluviosa contradice nuestra primera predicción acerca de la acumulación de esta fracción durante la época seca. Este patrón podría reflejar una alta descomposición del mantillo acumulado a lo largo de la estación seca. Avanzada la estación lluviosa las fracciones lábiles disminuyen, sugiriendo una gran remoción de P por parte de las plantas y la biomasa del suelo.

La predicción acerca de la acumulación de Pi-NaOH en la época seca se cumplió disminuyendo al comienzo de la estación lluviosa, sugiriendo su solubilización y su ingreso al capital de P disponible al ecosistema. Mientras que las cantidades de P-mineral y P-residual en el suelo (0-20 cm) no fueron afectadas por la estacionalidad de lluvias, como fuera esperado.

Estas variaciones temporales en las fracciones lábiles y absorbidas de P dejan claro la regulación de su ciclo en el suelo y permiten identificar subciclos biológicos y geoquímicos.

La **hipótesis 2** no se rechazó pues al comparar el bosque maduro con los bosques secundarios, se comprobó una pérdida de 45 g P m⁻² en los primeros 20 cm del suelo, valor que representa ≈40% del capital total de P en esta parte del perfil del suelo. Los cambios reflejan la disminución del contenido de P-residual en el suelo. Inesperadamente, la fracción mineral de P del suelo (i.e. P-HCl) se mostró susceptible a la conversión del bosque, al perder 50% de su capital original.

Como se esperaba, el P-HCO₃ total en el suelo fue menor bajo bosques secundarios que bajo el bosque maduro.

El P-absorbido (i.e. P-NaOH) no mostró la misma tendencia que el lábil ya que fue menor en el bosque maduro y mayor bajo vegetación secundaria.

La **hipótesis 3** pudo comprobarse en la fracción de P-absorbido (el cual puede constituir una importante fuente de P a las plantas durante el desarrollo de la vegetación) y en la fracción de P-residual. En cambio la fracción de P-HCO₃ disminuyó con el tiempo de regeneración sugiriendo la transferencia de P desde el suelo a la biomasa vegetal durante la sucesión secundaria.

Finalmente, otros puntos concluyentes de este trabajo son:

- (1) El pH del suelo de la Sierra de Huautla es próximo a la neutralidad y tiende a disminuir con la profundidad del suelo. Los suelos bajo bosques secundarios tienden a ser más ácidos que bajo vegetación madura.
- (2) La densidad del suelo más superficial (0–5 cm de profundidad) bajo vegetación madura es mayor que bajo bosques secundarios.
- (3) La distribución del P en la parte superior del suelo (0-20 cm) en general disminuye con la profundidad del suelo. Sin embargo, el P_i - y P_o -NaOH presentan mayor concentración en el suelo más profundo.
- (4) A pesar de la limitada profundidad del suelo muestreado en este estudio, los primeros 20 cm del suelo en los sitios de la Sierra de Huautla, parecen contener suficiente P para remplazar las potenciales pérdidas aéreas anuales de P por parte de la vegetación.

IX REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Agbenin, J.O. y Tiessen, H., 1994. Phosphorus transformation in a toposequence of Lithosols and Cambisols from semi-arid northeastern Brazil. *Geoderma* 62:345-362.
- Anderson, J.M. e Ingranm, J.S.I., 1993. *Tropical Soil Biology and Fertility: A Handbook of Methods*. CAB Internacional. 221 p.
- Binkley, D. y Vitousek, P.M., 1991. Soil nutrient availability. En: Pearcy, R.W., Ehleringer, J.R., Mooney, H.A. y Rundel, P.W., *Plant Physiological Ecology: Field Methods and Instrumentation*. Chapman and Hall. p. 76-96.
- Brady, C. N. y Weil, R.R., 1996. *The Nature and Properties of Soils*. Macmillan Publishing Company. 881 p.
- Brown, S. y Lugo, A.E., 1990. Tropical secondary forest. *Journal of Tropical Ecology* 6:1-32.
- Campo, J., 1995. *Ciclo del fósforo en un ecosistema tropical estacional*. Tesis de doctorado. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México 153 p.
- Campo, J., Jaramillo, V.J. y Maass, J.M., 1998. Pulses of soil phosphorus availability in a Mexican tropical dry forest: Effects of seasonality and level of wetting. *Oecologia* 115: 167-172.
- Campo, J., Maass, M.J., Jaramillo, V.J. y Martínez-Yrizar, A., 2000. Calcium, potassium and magnesium cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem. *Biogeochemistry* 49:21-36.

- Campo, J., Maass, J.M. y De Pablo, L., 2001a. Intemperismo mineral en un bosque tropical seco de México. *Agrociencia* 35:245-254.
- Campo, J. Maass, J.M., Jaramillo, V.J., Martínez-Yrizar, A., y Sarukhán, J., 2001b. Phosphorus cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem. *Biogeochemistry* 53:161-179.
- Campo-Alves, J., 2003. Disponibilidad y flujos de nutrimentos en una toposecuencia con bosque tropical seco en México. *Agrociencia* 37:211-219.
- Campo, J. y Dirzo, R., 2003. Leaf quality and herbivory responses to soil nutrient addition in secondary tropical dry forest of Yucatán, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, en prensa.
- Campo, J. y Vázquez-Yanes, C., 2003. Effect of nutrient limitation on aboveground carbon dynamics during tropical dry forest regeneration in Yucatán, Mexico. *Ecosystems*, en prensa.
- Castellanos, J., Maass, J.M. y Kummerow, J., 1991. Root biomass of a dry deciduous tropical forest. *Plant and Soil* 131:225-228.
- Ceccon, E., Olmsted, I., Vázquez-Yanes, C. y Campo-Alves, J., 2002. Vegetación y propiedades del suelo en dos bosques tropicales secos de diferente estado regeneracional en Yucatán. *Agrociencia* 36:621-631.
- Ceccon, E., Huante, P. y Campo, J., 2003. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on the survival and recruitment of seedling of dominant tree species in two abandoned tropical dry forest in Yucatán, Mexico. *Forest Ecology and Management* 182:387-402.

- Chapin, F.S., 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review Ecology and Systematics* 11:233-260.
- Chen, C.R., Condon, L.M., Davis, M.R. y Sherlock, R.R., 2003. Seasonal changes in soil phosphorus and associated microbial properties under adjacent grassland and forest in forest in New Zealand. *Forest Ecology and Management* 177:539-557.
- Crews, T. E., Kitayama, K., Fownes, J.H., Riley, R.H., Herbert, D.A., Muller-Dombois, D. y Vitousek, P.M., 1995. Changes in soil phosphorus fractions and ecosystem dynamics across a long chronosequence in Hawaii. *Ecology* 76:1401-1424.
- Cross, A.F. y Schlesinger, W.H., 1995. A literature review and evaluation of Hedley fractionation: Applications to the biogeochemical cycle of soil phosphorus in natural ecosystems. *Geoderma* 64:197-214.
- Daily, G.C., 1995. Restoring value to the world's degraded lands. *Science* 269:350-354.
- Davidson, E.A., Matson, P.A., Vitousek, P.M., Riley, R., Dunking, K., García-Méndez, G., y Maass, J.M., 1993. Processes regulating soil emission of NO and N₂O in a seasonally dry tropical forest. *Ecology* 74:130-139.
- Dorado, O., 1997. Sustainable development in the tropical deciduous forest of Mexico: Myths and realities. En: Hoogland, G.E. y Rossman, A.Y., *Global Genetics Resources: Access, Ownership, and Intellectual Property Rights*. Association of Systematic Collections. 348 p.

- Eden, M.J., Furley, P.A., McGregor, D.F., Milliken, W. y Ratter, J.A., 1991. Effect of forest clearance and burning on soil properties in northern Roraima, Brazil. *Forest Ecology and Management* 38:238-250.
- Fernald, C.A. y Schlesinger, W.H., 2001. Biological and geochemical controls on phosphorus fractions in semiarid soils. *Biogeochemistry* 52:155-172.
- Forth, H.D. y Ellis, B.G., 1989. *Soil Fertility*. John Wiley & Sons. 212 p.
- Frizano, J., Johnson, H., Vann, D.R. y Scatena, F.N., 2002. Soil phosphorus fractionation during forest development on landslide scars in the Luquillo Mountains, Puerto Rico. *Biotropica* 34:17-26.
- Frizano, J., Vann, D.R., Johnson, A.H., Johnson, C.M., Vieira, I.C.G. y Zarin, D.J., 2003. Labile phosphorus in soils of forest fallows and primary forest in the Bragantina region, Brazil. *Biotropica* 35:2-11.
- Gahoonia, T.S. y Nielsen, N.E., 1992. The effects of root-induced pH changes on the depletion of inorganic and organic phosphorus in the rhizosphere. *Plant and Soil* 143:185-191.
- García-Oliva, F., 1992. Erosión y pérdida de nutrientes del suelo en una cronosecuencia de uso agropecuario en un ecosistema tropical estacional mexicano. Tesis de doctorado. Centro de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. 120 p.
- García-Oliva, F., Martínez Lugo, R. y Maass, J.M., 1995. Long term net soil erosion as determined by ¹³⁷Cs redistribution in a undisturbed and perturbed tropical deciduous forest ecosystem. *Geoderma* 68:135-147.
- García-Oliva, F. y Maass, J.M., 1998. Efecto de la transformación de la selva a pradera sobre la dinámica de los nutrientes en un ecosistema tropical

- estacional en México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 62:39-48.
- Giardina, C.P., Sanford, R.L. y Dockersmith, I.C., 2000. Changes in soil phosphorus and nitrogen during slash-and-burn clearing of dry tropical forest. Soil Science Society of American Journal 64:399-405.
- Giesler, R., Högborg, M. y Högborg, P., 1998. Soil chemistry and plants in Fennoscandian boreal forest as exemplified by a local gradient. Ecology 79:119-137.
- Giesler, R., Petersson, T. y Högborg, P., 2002. Phosphorus limitation in Boreal Forest: Effects of aluminium and iron accumulation in the humus layer. Ecosystems 5:300-314.
- Harrison, A.F., 1987. Soil Organic Phosphorus: A Review of World Literature. CAB Internacional. 111 p.
- Hedley, M.J., Stewart, J.W.B. y Chauhan, B.S., 1982. Changes in inorganic and organic soil phosphorus fractions induced by cultivation practices and by laboratory incubations. Soil Science Society of American Journal 46:970-976.
- Holdrige, L.R., Grenke, W.C., Hatheway, W.H., Liang, T. y Tosi, J.A., 1971. Forest Environments in Tropical Life Zone. Pergamon Press. 245 p.
- Janzen, D.H., 1986. Tropical Dry Forest: The Most Endangered Major Tropical Ecosystem. En: Wilson, O.E., Biodiversity. National Academy Press. p. 130-137.

- Jaramillo, V.J. y Sanford, R.L., 1995. Nutrient cycling in tropical deciduous forest. En: Bullock, S.H., Mooney, H.A. y Medina, E., *Seasonally Dry Forest*. Cambridge Universe Press. p. 346-360.
- Johnson, A.H., Frizano, J. y Vann, D.R., 2003. Biogeochemical implications of labile phosphorus in forest soils determined by the Hedley fractionation procedure. *Oecologia* 135:487-499.
- Johnson, C.M., Vieira, I.C.G., Zarin, D.J., Frizano, J. y Johnson, A.H., 2001. Carbon and nutrient storage in primary and secondary forest in eastern Amazonia. *Forest Ecology and Management* 14:245-252.
- Jordan, C.F., 1985. *Nutrient Cycling in Tropical Forest Ecosystems*. John Wiley & Sons. 150 p.
- Kauffman, J.B., Sandford, D.L., Cummings, I.H.S. y Sampaio, E.V.S.B., 1993. Biomass and nutrient dynamics associated with slash fires, in a neotropical dry forest. *Ecology* 74:140-151.
- Kieft, T.L., Soroker, E. y Firestone, M.K., 1987. Microbial biomass response to a rapid increase in water potential when dry soil is wetted. *Soil Biology and Biochemistry* 90:73-80.
- Kitayama, K., Majalap, N. y Shin-Ichiro, A., 2000. Soil phosphorus fractionation and phosphorus-use efficiencies of tropical rainforest along altitudinal gradients of Mount Kimbalu, Borneo. *Oecologia* 123:234-239.
- Kleiman, P., Pimentel, D. y Bryant, R., 1996. The ecological sustainability of slash-and-burn agriculture in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 30:538-546.

- Kummerow, J., Castellanos, J., Maass, J.M. y Larigauderie, A., 1990. Production and seasonality of fine root grown in a Mexican deciduous dry forest. *Vegetatio* 90:73-80.
- Lawrence, D. y Foster, D., 2002. Changes in forest biomass, litter dynamics and soils following shifting cultivation in southern Mexico: An overview. *Interciencia* 27:400-408.
- Lawrence, D. y Schlesinger, W.H., 2001. Changes in soil phosphorus during 200 years of shifting cultivation in Indonesia. *Ecology* 82:2769-2780.
- Lehmann, J., Günther, D., Socorro, M.M., Pereira de Almeida, M., Zech, W. y Kaiser, K., 2001. Inorganic and organic soil phosphorus and sulfur pools in an Amazonian multistrata agroforestry system. *Agroforestry Systems* 53:113-124.
- Levy, E.T. y Schlesinger, W.H., 1999. A comparison of fractionation methods for forms of phosphorus in soils. *Biogeochemistry* 47: 25-38.
- Lugo, A.E. y Murphy P.G., 1986. Nutrient dynamics of a Puerto Rican subtropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology* 2:55-72.
- Maass, J.M., Jordan, C. y Sarukhán, J., 1988. Soil erosion and nutrient losses in seasonal tropical agroecosystems under various management techniques. *Journal Applied Ecology* 25:595-607.
- Maass, J. M., 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture an agriculture. En: Bullock, S.H., H.A. Mooney y Medina E., *Seasonally Dry Forest*. Cambridge University Press 399-422 p.

- Masera, O.R., Ordóñez, M. J. y Dirzo, R., 1997. Carbon emissions from Mexican forest: Current situation and long-term scenarios. *Climate Change* 35: 265-295.
- McGrath, D.A., Comerford, N.B. y Duryea, M.L., 2000. Litter dynamics and monthly fluctuations in soil phosphorus availability in an Amazonian agroforest. *Forest Ecology and Management* 131:167-181.
- McGrath, D.A., Smith, C.K., Gholz, H.L. y De Assis, F.O., 2001. Effect of land-use change on soil nutrient dynamics in Amazonia. *Ecosystems* 4:625-645.
- Muñoz, I.D.J., Mendoza, C.A., López, G.F., Soler, A.A. y Hernández, M.M.M., 2000. Edafología. Manual de Prácticas. UNAM. Campus Iztacala. México 82 p.
- Murphy, J. y J.P. Riley., 1962. The modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytical Chemical Acta* 27:31-36.
- Murphy, P.G. y Lugo, A.E., 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:67-86.
- Paul, E. A. y Clark, F.E., 1996. *Soil Microbiology and Biochemistry*. Academic Press. 273 p.
- Prassard, P.S., Basu, S. y Behera, N., 1995. A comparative account of the microbiological characteristics of soil order natural forest, grassland and cropfield from Eastern India. *Plant and Soil* 175:85-91.
- Raghubanshi, A.S., 1991. Dynamics of soil biomass C, N and P in a dry tropical forest in India. *Biology and Fertility of Soils* 12:55-59.

- Raghubanshi, A.S., Srivastava, S.C., Singh, R.S. y Singh, J.S., 1990. Nutrient release in leaf litter. *Nature* 346:227.
- Roy, S. y Singh, J.S., 1994. Consequences of habitat heterogeneity for availability of nutrients in a dry tropical forest. *Journal of Ecology* 82:503-509.
- Rzedowsky, J., 1978. *Vegetación de México*, ENCB, IPN. México. 436 p.
- Sánchez, M.J.G.J., 2002. Variación intraespecífica en la herbivoría y su impacto en algunos componentes del éxito reproductivo masculino y femenino de *Ipomea pauciflora* en una selva baja caducifolia. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 72 p.
- Saynes, V., Romualdo, R. y Campo, J., 2003. Efecto de la deforestación y el ganado sobre la dinámica del N y P del suelo en bosques tropicales secos de Morelos. *Agrociencia* (en revisión).
- Schlesinger, W.H., 1997. *Biogeochemistry. An Analysis of Global Change*. Academic Press Inc. 443 p.
- Singh, J.S., Raghubanshi, A.S., Singh, R.S. y Srivastava, S.C., 1989. Microbial biomass acts as a source of plants nutrients in dry tropical forest and Savanna. *Nature* 338:499-500.
- Singh, L. y Singh, J.S., 1991. Storage and flux of nutrients in dry tropical forest in India. *Annals of Botany* 68:275-284.
- Solís, E., 1993. Características fisicoquímicas de un suelo en un ecosistema tropical estacional. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México. 91 p.

- Srivastava, S.C. y Singh, J.S., 1991. Microbial C, N and P in dry tropical forest soils: Effects of alternate land-uses and nutrient flux. *Soil Biology and Biochemistry* 23:117-124.
- Stevenson, F.J. y Cole, M.A., 1999. *Cycles of Soil*. John Wiley & Sons. 427 p.
- Szott, L.T. y Meléndez, G., 2001. Phosphorus availability under annual cropping, alley cropping, and multistrata agroforestry systems. *Agroforestry Systems* 53:125-132.
- Tate, K.R., 1984. The biological transformation of P in soil. *Plant and Soil* 76:31-36.
- Tate, K.R. y Salcedo, I., 1988. Phosphorus control of soil organic matter accumulation and cycling. *Biogeochemistry* 5:99-107.
- Tiessen, H., Stewart, J.W.B. y Cole, C.V., 1984. Pathways of phosphorus transformations in soils of differing podogenesis. *Soil Science Society of American Journal* 48:853-858.
- Tiessen, H., Chacon, P. y Cuevas, E., 1994. Phosphorus and nitrogen status in soil and vegetation along a toposequence of dystrophic rainforest on the upper Rio Negro. *Oecologia* 99:145-150.
- Trejo, I. y Dirzo, R., 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: A national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94:133-142.
- Uhl, C. y Jordan, C.F., 1984. Vegetation and nutrient dynamics during the first five years of sucesion following forest cutting and burning in the Rio Negro region of Amazonia. *Ecology* 65:1476-1490.
- Vitousek, P.M., 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forest. *Ecology* 65:285-298.
- Walker, T.W. y Sayers, J.K., 1976. The fate of phosphorous during pedogenesis. *Geoderma* 15:1-19.
- Westheimer, F.H., 1987. Why nature chose phosphates. *Science* 235:1173-1178.

Wood, T.E., Bormann, F.H. y Voigt, G.K., 1984. Phosphorus cycling in a northern hardwood forest: biological and chemical control. *Science* 223:1746-1752.

www.inegi.gob.mx