



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

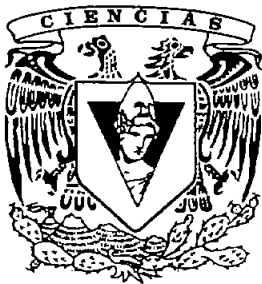
FACULTAD DE CIENCIAS

Flujos de N y de P asociados a la hojarasca de
bosques tropicales secos primarios y secundarios
en la Sierra de Huautla, Morelos

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
BIÓLOGA

P R E S E N T A:

PATRICIA MARGARITA VALDESPINO CASTILLO



DIRECTOR DE TESIS: DR. JULIO CAMPO ALVES



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR

m. 340822



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.

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Patricia Margarita
Valdespino Castillo

FECHA: 07-02-2005

FIRMA: [Signature]



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

Flujos de N y de P asociados a la hojarasca de bosques tropicales
secos primarios y secundarios en la Sierra de Huautla, Morelos

realizado por Patricia Margarita Valdespino Castillo

con número de cuenta 9135598-0 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

A t e n t a m e n t e

Director de Tesis
Propietario

Dr. Julio Campo Alves

Propietario

Dra. Ana Luisa Anaya Lang

Propietario

Dr. Zenón Cano Santana

Suplente

Dra. Helia Reyna Osuna Fernández

Suplente

M. en C. María Guadalupe Barajas Guzmán

Consejo Departamental de Biología

FACULTAD DE CIENCIAS

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez

*A mis padres
con infinita gratitud
y con todo mi amor*

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo no sería posible sin la contribución enorme de:

Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias, UNAM
Instituto de Ecología, UNAM
Laboratorio de Biogeoquímica, Instituto de Ecología, UNAM
Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología a través del financiamiento del Proyecto 31954
C.E.A.M.I.S.H., Universidad Autónoma de Morelos (apoyo logístico)
Servicios Meteorológico Nacional
Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática

Agradezco sinceramente todo el trabajo, el tiempo y la dedicación que el Dr. Julio Campo ha dejado en este proyecto y en mi formación.

Agradezco a la Dra. Ana Luisa Anaya, a la M. en C. Guadalupe Barajas, a la Dra. Reyna Osuna y al Dr. Zenón Cano por su valiosa intervención en el presente trabajo.

Agradezco al M. en C, Enrique Solís por su gran aportación a mi formación y al presente trabajo a través de su instrucción paciente y la elaboración de los análisis químicos.

AGRADECIMIENTOS ESPECIALES

Agradezco profundamente a mis padres, que me han dado todo. Su apoyo, inspiración, perseverancia, dirigencia, paciencia, ejemplo e infinita generosidad han sido fundamentales en mi vida.

Gracias Edmundo, Bernardo, Clau, Yamiry y Balam por su inigualable compañía en todos los momentos.

Gracias Carlos Edgar por creer en mí y por el inmenso amor que me das.

Agradezco finalmente a todo el equipo, que trabajó durísimo, y a todos aquellos que de alguna forma han estado motivándome y han contribuido a que concluya esta etapa de mi formación. Gracias de corazón.

Al Dr. Julio Campo por su ejemplo de dedicación. Al M. en C. Enrique Solís Villalpando por su gran apoyo, humor, experiencia y su condición física. A la Dra. Lupita Barajas por su invitación a la Ecología y por su confianza.

Al equipo de campo les quiero decir que disfruté muchísimo cada momento que compartimos en las divertidas pendientes de la cálida Sierra de Huautla. Jamás pensé encontrar un equipo tan singular. Mil gracias Enrique, Rigo, Israel, Julio, Vini, Edith, Lupita, Víctor y Carlos. Me disculpo por los piquetes de avispa en el cuello, quemadas de pestañas y cejas, empulgamientos, caídas sobre trampas de hojarasca, pinolillos, sudor extremo, pérdida de billetera, deshidratación, encuentro con serpientes, insolación o rozadura que este trabajo pudo ocasionarles.

Agradezco también el trabajo en el laboratorio de Adrianita.

Agradezco mucho a Sylvia Nashieli Marisela Sanabria Alcaraz por su gran influencia y amistad sin par.

A mi mamá Su Libertad, Ari, Tía Tina, Alma, Fernanda, Mariana y Claudia por adoptarme.

A mi gran maestra Ana Caridad Acosta por su inigualable amistad, confianza y cariño.

No puedo dejar de agradecer a mis brillantes maestros de la Facultad de Ciencias aunque solo nombraré a unos pocos que representan a todos: Dr. Guillermo Salgado, Dr. José Guadalupe Palacios, Dr. Carlos Candelaria, Dr. Víctor Valdés, Dr. Antonio Lazcano, Dr. Daniel León, M. en C. Marissa Osuna, M. en C. Agustín Quiroz, Dra. Laura Vargas, Dra. Rosa Zugazagoitia, Dr. Miguel Ángel Herrera, M. Marcelino Perelló...

CONTENIDO

| | Pág. |
|--|------|
| RESUMEN | 1 |
| INTRODUCCIÓN | |
| <i>La deforestación en el área tropical</i> | 2 |
| <i>Los bosques secundarios</i> | 2 |
| <i>Los bosques tropicales secos</i> | 3 |
| <i>Efectos ecosistémicos del cambio de la cobertura vegetal original en bosques tropicales secos</i> | 5 |
| <i>Producción de hojarasca y acumulación de mantillo</i> | 6 |
| <i>Ciclos de N y P</i> | 9 |
| <i>Ciclo de nutrientes y actividad microbiana</i> | 11 |
| <i>Sucesión ecológica en bosques tropicales secos</i> | 13 |
| JUSTIFICACIÓN | 17 |
| OBJETIVOS | 18 |
| ÁREA DE ESTUDIO | 19 |
| MÉTODOS | 22 |
| RESULTADOS | |
| <i>HOJARASCA</i> | |
| <i>Producción de hojarasca</i> | 26 |
| <i>Concentración de N y P en la hojarasca</i> | 26 |
| <i>Flujo de N y de P desde la vegetación al suelo asociados con la producción de hojarasca</i> | 30 |
| <i>MANTILLO</i> | |
| <i>Masa de mantillo</i> | 33 |
| <i>Concentración de N y P en el mantillo</i> | 33 |
| <i>Almacén de N y de P en el piso del bosque</i> | 38 |
| <i>TIEMPOS DE RESIDENCIA</i> | |
| <i>Tiempo de residencia de la materia orgánica y de los nutrientes en el piso del bosque</i> | 38 |
| DISCUSIÓN | |
| <i>HOJARASCA</i> | 42 |
| <i>Efecto del tiempo de regeneración sobre la producción de hojarasca y los flujos de N y P al suelo</i> | 47 |
| <i>Efecto de la estacionalidad sobre la producción de hojarasca y los flujos de N y P al suelo</i> | 49 |
| <i>MANTILLO</i> | 50 |
| <i>Efecto del tiempo de regeneración sobre la biomasa y los nutrientes en el piso del bosque</i> | 51 |
| <i>Efecto de la estacionalidad sobre la masa y los nutrientes asociados al piso del bosque</i> | 53 |
| <i>TIEMPOS DE RESIDENCIA</i> | 55 |
| CONCLUSIONES | 58 |
| LITERATURA CITADA | 59 |

RESUMEN

Valdespino-C, P. 2005. Flujos de N y de P asociados a la hojarasca de bosques tropicales secos primarios y secundarios en la Sierra de Huautla, Morelos. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Los bosques tropicales secos (BTS) cubren entre el 8-14% de la superficie del país, son sistemas con tasas altas de diversidad y de endemismo; se consideran entre los ecosistemas más amenazados en la región tropical. Los cambios de la cobertura vegetal original han conducido al deterioro o la destrucción de la estructura, composición y funciones de este ecosistema en el país, dando como resultado paisajes con bosques secundarios de diferente edad y algunos parches de bosques maduros. La información sobre el funcionamiento de la vegetación secundaria en BTS es escasa. En el presente trabajo se estudian los ciclos del N y del P, elementos que son fundamentales para el desarrollo de los seres vivos y que han sido considerados limitantes del crecimiento de los bosques tropicales; estos elementos se pierden fácilmente a través de procesos como la agricultura de temporal, que es practicada extensivamente en la zona.

En el presente estudio se planteó determinar la dinámica de los flujos de N y de P desde la biomasa aérea al suelo en una cronosecuencia de regeneración de BTS en la Sierra de Huautla, Morelos. Para ello se realizó una colecta de hojarasca durante 12 meses (noviembre de 2001 a octubre de 2002) en BTS sucesionales de diferente edad: sucesional temprano (10 – 15 años), sucesional medio (~ 30 años), sucesional tardío (~ 60 años) y en un bosque maduro, en un total de 15 parcelas (12 x 12 m). Se cuantificó la producción mensual de hojarasca y la masa trimestral de mantillo en el piso de los BTS. Para la hojarasca se determinaron las concentraciones de N y de P, y con base en la masa se determinó el flujo de ambos nutrientes hacia el suelo. Las concentraciones de N y P fueron también determinadas en el mantillo así como la masa de los nutrientes en el piso del bosque.

La producción anual de hojarasca varió entre 281 a 340 g m⁻² en los bosques sucesionales y fue de 416 g m⁻² en el bosque maduro. En los bosques sucesionales, la concentración de N varió entre 1.49 a 1.71% y fue de 1.59% en el bosque maduro; mientras que la de P fue entre 0.136 a 0.169% en los bosques sucesionales y fue de 0.152% en el bosque maduro. La relación N:P en la hojarasca disminuyó con el tiempo de regeneración de la vegetación. Los flujos anuales de N y de P por producción de hojarasca aumentaron con la edad del bosque variando entre 3.92 a 5.21 g N m⁻² y entre 0.348 a 0.560 g P m⁻² en los bosques sucesionales; mientras que el flujo de nutrientes en la hojarasca del bosque maduro fue de 6.33 g N m⁻² y 0.634 g P m⁻².

El promedio de la masa de mantillo varió entre 666 a 866 g m⁻² en los bosques sucesionales y fue de 826 g m⁻² en el bosque maduro. Las concentraciones de N y de P en el mantillo mostraron valores menores en el bosque maduro que en los bosques sucesionales; la concentración de N en el mantillo varió entre 0.99 a 1.13% en los bosques sucesionales y fue de 0.90 en el bosque maduro. La correspondiente al P varió entre 0.085 a 0.121 en los bosques sucesionales y fue de 0.081 en su contraparte madura. La relación N:P en el mantillo no mostró variación significativa entre bosques. La masa de N en el mantillo varió entre 6.901 a 9.796 g m⁻², y la de P, entre 0.552 a 0.955 g m⁻² en los bosques sucesionales y fue de 7.861 g N m⁻² y de 0.627 g P m⁻² en el bosque maduro.

La relación entre la masa de mantillo y la producción de hojarasca sugiere que el tiempo de residencia (TR) de ambos nutrientes en el piso del bosque, podría disminuir con el avance de la regeneración. Ambos nutrientes presentaron mayor concentración en la hojarasca que en el mantillo, sugiriendo un predominio de toma de nutrientes sobre la inmovilización en el piso de todos los bosques. La diferencia entre la concentración de nutrientes de la hojarasca-mantillo del BMaduro fue de alrededor del 50% para ambos nutrientes siendo mayor que la que mostraron los bosques sucesionales (alrededor de 34% para el N, y en un intervalo entre 28 a 41% para el P), indicando diferencias en la dinámica de nutrientes en el piso de los bosques maduros y secundarios, a pesar de que los capitales de ambos nutrientes en el piso fueran similares.

Además de los efectos del tiempo de regeneración sobre los ciclos del N y del P, en la mayoría de los casos se identificó un fuerte efecto relativo a la estacionalidad de las lluvias e interacciones entre los efectos estacionalidad-tiempo de regeneración en los parámetros antes estudiados.

INTRODUCCIÓN

La deforestación en el área tropical

Los bosques tropicales (BT) ocupan solo 7% de la superficie terrestre del planeta (Wilson 1988) pero albergan aproximadamente dos tercios de la biodiversidad terrestre existente (Hughes *et al.* 1997). En la actualidad, los BT están desapareciendo a una tasa global anual entre 0.8 – 2.0% (May y Stumpf 2000). En México, se estima que la deforestación varía entre 3.7×10^5 y 1.5×10^6 ha año⁻¹, con tasas anuales entre 0.8 y 2% (Maser 1996). Así, pese a los esfuerzos de diferentes sectores gubernamentales y sociales en México, se estima que, de la superficie original forestal del país, al menos 50% ha desaparecido o se ha deteriorado de tal manera que ha perdido su papel ecológico original (Toledo *et al.* 1989, Maser 1996).

Challenger (1998) manifiesta que las políticas de desarrollo rural que han fomentado la sustitución de la cobertura forestal primaria por coberturas de mayor producción a corto plazo, pero de bajo rendimiento a largo plazo (cultivos y pastizales inducidos para ganadería), son las causas principales de esta deforestación.

Los cambios en la cobertura vegetal y el uso de suelo en los trópicos son procesos que ocurren frecuentemente sin concordancia con planes regionales de desarrollo. La industrialización y la urbanización son los principales procesos que conducen al abandono de las actividades agrícolas (Guariguata y Ostertag 2001). Debido a ello, en la actualidad, se están creando bosques secundarios (BS) a una tasa sin precedente (Read y Lawrence 2003).

Los bosques secundarios

La definición de bosque secundario (BS) abarca a aquellos que han sido formados como consecuencia del impacto humano en tierras forestales. Éstos comprenden 40% del total del área tropical y están siendo formados a una tasa aproximada de 9 millones ha año⁻¹ (Brown y Lugo 1990). Los BS proveen condiciones que ayudan a mejorar el suelo y la calidad de agua, también conservan el material genético, nutrientes, humedad y la materia orgánica del suelo. Todas estas funciones son de gran importancia en la conservación de la biodiversidad en los trópicos (Brown y Lugo 1990). Para conservar las características de estos sistemas es urgente un manejo inteligente del actual cambio en el uso de la tierra a expensas de los bosques maduros.

Los BS son sumideros de nutrientes (Vitousek 1984, Vitousek y Reiners 1975) y de carbono (Lugo y Brown 1992). Brown y Lugo (1990) afirman que los BS acumulan nutrientes rápidamente

con el tiempo, la proporción de estos nutrientes en la vegetación, tejido senescente y suelo varían dependiendo del elemento y de otros factores tanto bióticos como abióticos. Factores como el clima (especialmente la cantidad y distribución de lluvias), tipo de suelo y gradientes nutricionales, frecuentemente dictan la progresión de especies en los ecosistemas secundarios (Brown y Lugo 1990), de ahí que las características estructurales, fisiológicas y ecológicas cambien con la edad del bosque.

En el contexto de cambio de la cobertura vegetal, el bosque tropical seco (BTS) es el más amenazado entre los principales tipos de bosques tropicales debido a que experimenta considerable presión de explotación (Janzen 1986).

Los bosques tropicales secos

Los bosques tropicales secos (BTS) presentan una vegetación dominada por árboles de copas extendidas, con alturas promedio entre 7 a 8 m, y que pueden alcanzar 15 m, presentan además un estrato arbustivo muy denso (Miranda y Hernández 1963, Rzedowski 1978, Pennington y Sarukhán 1998). En estos ecosistemas se observan claramente dos condiciones climáticas contrastantes para las plantas, las que se relacionan con diferencias en la disponibilidad de humedad: (1) la estación húmeda, en donde la vegetación luce con exuberante verdor, y (2) la estación seca, donde la mayoría de las plantas pierden su follaje (Trejo 1999).

Estas comunidades se desarrollan en sitios con características geológicas y edáficas muy variables y ocupan un intervalo de condiciones ambientales amplio, lo cual contribuye a su gran diversidad florístico-fisonómica. Cerca del 38% de este tipo de vegetación se encuentra en un clima cálido subhúmedo (A_{w_0}) que es el de menor humedad de los subhúmedos. Este clima, según García (1988), presenta una temperatura media anual mayor a los 22° C. En el país casi 70% de este bosque se encuentra en zonas con precipitación total anual entre 400 y 1300 mm; el cociente P/T (precipitación / temperatura) de estos ecosistemas es en general, menor de 43.2 (Trejo y Dirzo 2000). Un rasgo importante de este tipo de vegetación es el elevado endemismo, que en los BTS de México alcanza el 60% (Rzedowski 1991).

Los BTS representan un recurso natural potencial importante, una de las razones es su amplia extensión; se consideran como la tercera principal formación en los trópicos (Lamprecht 1989), cubriendo 42% del total de su cobertura vegetal (Murphy y Lugo 1986). En México cubren aproximadamente $160 \times 10^3 \text{ km}^2$ o bien alrededor del 8% de la superficie del país (Rzedowski 1978), otras aproximaciones elevan este número al 14% (Trejo y Dirzo 2000). Su distribución abarca desde el estado de Sonora (29° N), hasta Chiapas en la frontera con Guatemala en una franja casi continua en la vertiente pacífica, con interrupciones en las porciones más húmedas en los estados de Nayarit y Oaxaca, y con entrantes importantes en las cuencas de los ríos Santiago y

Balsas (Trejo 1999). También se les encuentra en las áreas menos secas del valle de Tehuacán-Cuicatlán, en la región del Bajío, en la Altiplanicie Mexicana, y en el área de los Cabos, en la porción sur de la península de Baja California. En la vertiente del Golfo de México, se distribuyen desde Tamaulipas hasta la península de Yucatán, en áreas más aisladas y discontinuas (Rzedowski 1978). En nuestro país se ha perdido gran parte de su cobertura original dando lugar a un paisaje disperso de bosques secundarios (Trejo y Dirzo 2000).

Aunque la fenología foliar en BTS ha sido ampliamente documentada (Frankie *et al.* 1974, Lugo *et al.* 1978, Lieberman 1982, Borchert 1983, Reich y Borchert 1984), la información correspondiente a la vegetación secundaria es aún incompleta (Amason y Lambert 1982, Murphy y Lugo 1986, Brown y Lugo 1990, Campo *et al.* 2001).

En relación con los diferentes eventos fenológicos, como crecimiento del tallo, iniciación foliar, pérdida de las hojas, floración y fructificación, existe una gran variación entre especies y también entre individuos de la misma especie. La información disponible sugiere que un solo factor ambiental no es responsable del tipo y tiempo de los eventos fenológicos en las especies tropicales; en cambio, el estrés hídrico es considerado como el factor primario (Janzen 1967, Frankie *et al.* 1974) aunque sus mecanismos de acción permanecen oscuros. Es posible que otros factores de importancia sean la duración del día y la edad de la planta (Longman 1978), además de las correlaciones internas de crecimiento y las combinaciones de factores bióticos y abióticos (Frankie *et al.* 1974).

En general, parece aceptarse que los árboles que crecen en sitios con suelos con baja humedad generalmente pierden las hojas pronto después del término de la estación lluviosa. Los árboles que crecen en sitios con mayor humedad en el suelo pierden sus hojas más tarde en la estación seca (Murphy y Lugo 1986). Por otro lado, la senescencia y floración durante los periodos de alta iluminación provocan un descenso del efecto de herbivoría, éxito de polinización y promueven la fotosíntesis neta de las plantas (van Schaik *et al.* 1993). En los BTS americanos, en contraste con los asiáticos, la producción de las hojas se concentra más en la estación húmeda, medida que se alarga el periodo seco (Reich 1995).

El crecimiento foliar para la renovación del dosel requiere cantidades substanciales de nutrientes y de agua. En especies en BTS ocurren actividades fenológicamente importantes, como el retorno de nutrientes al piso del bosque durante el periodo cálido-seco, cuando la disponibilidad de agua es limitante, mientras que el subsecuente periodo húmedo es utilizado para la acumulación de C (Lal *et al.* 2001).

La temporalidad en la producción de hojarasca es una característica común de todos los BTS, debido a los drásticos cambios en las lluvias. Las tasas máximas de producción de hojarasca ocurren durante el periodo de sequía (Martínez-Yrizar 1995). Con excepción de algunas especies cuya pérdida de hojas parece estar regulada por el fotoperiodo, hay pocas dudas de que el déficit

de agua es el componente determinante en la pérdida de las hojas en los BTS (Bullock y Solís 1990). Contrastando con esta marcada variación intra-anual en la producción de hojarasca, la misma parece variar muy poco entre años en un mismo sitio (Martínez-Yrizar 1995). Se ha sugerido que debido a los altos niveles de estrés hídrico que presentan los BTS, los años extremos (con cantidades de lluvia anómalas) podrían ser los de mayor significado en el modelaje de la estructura, composición y propiedades funcionales del ecosistema (Murphy y Lugo 1986).

En el ámbito biogeoquímico, la hojarasca es la ruta principal de retorno de N y de P desde las plantas al suelo (Vitousek 1982). En las especies perennes o casi perennes los nutrientes reabsorbidos pueden ser inmediatamente usados para soportar el crecimiento de las hojas (Lal *et al.* 2001) y el desarrollo de raíces que se dispara al inicio de la estación lluviosa (Cuevas 1995). También actúan como amortiguadores entre la asincronía de la demanda y la disponibilidad (Bloom *et al.* 1985). Lal *et al.* (2001) sostienen que la demanda inicial de nutrientes para las hojas emergentes (en la estación de crecimiento) en BTS puede ser obtenida de los depósitos de nutrientes extraídos tempranamente de las hojas antes de la senescencia. Ésto fue planteado después de observar diferencias significativas en las concentraciones de N, de P y de K entre hojas maduras y senescentes en especies diferentes de BTS de la India. El estudio indicó que alrededor del 51% de N y 53% de P fueron reabsorbidos con la senescencia, existiendo considerable variación interespecífica.

El cambio de la cobertura vegetal original y la historia de disturbio son considerados como factores importantes a considerar para el mejor entendimiento de los ciclos biogeoquímicos de estos bosques (Ewel 1980). En el estado de Morelos, donde el estudio se llevó a cabo, los BTS ocupaban cerca del 60% del área estatal y se ha calculado que el área que ocupan en la actualidad representa solamente el 38% de su cobertura original (Trejo y Dirzo 2000). Esta pérdida está relacionada principalmente con el crecimiento de los asentamientos humanos; la tasa de deforestación para este Estado, estimada para el periodo 1973-1989, fue de 1.4% anual, lo que equivale a una pérdida anual de aproximadamente 18 km² (Trejo y Dirzo 2000).

Efectos ecosistémicos del cambio de la cobertura vegetal original en bosques tropicales secos

Los BTS han sido explotados por miles de años para múltiples propósitos: la extracción de madera para vivienda o combustible (80% de la madera cosechada es para éste propósito); la eliminación de la vegetación para el desarrollo del pastoreo y la agricultura de temporal han sido también actividades recurrentes en estos bosques (Murphy y Lugo 1986).

De acuerdo con las investigaciones de Sabogal (1992), los efectos principales de las alteraciones de la cobertura vegetal del BTS parecen ser: (1) el deterioro de las funciones

ecológicas del bosque causando problemas de erosión del suelo por el viento, alteración del régimen hídrico y de la fertilidad del suelo (ver también Maass 1995), (2) la reducción de la biodiversidad y efectos negativos en la reproducción de especies, y (3) la pérdida de productos forestales que tiene además, efectos no solamente en la economía local, sino también en la regional.

Se ha propuesto que los cambios de la cobertura vegetal original tienen también importantes efectos en los flujos de los nutrientes de los bosques; p.ej. se ha observado (1) disminución de los reservorios de nutrientes asociados a la vegetación (Singh *et al.* 1989); (2) pérdidas de la materia orgánica (MO) y los nutrientes asociados al suelo como resultado del lavado y erosión (Maass *et al.* 1988, García-Oliva 1992), y (3) pérdida de los mecanismos de conservación de nutrientes (Toky y Ramakrishnan 1983).

Se ha propuesto que los BTS tienen el potencial de recuperar el estado maduro más rápidamente que los bosques húmedos (Kennard 2002) y por ello son considerados como más resilientes que aquellos (Ewel 1980). La presencia de vegetación secundaria restaura los reservorios de MO del suelo; este aporte proviene de la biomasa aérea y de la subterránea (Aweto 1981, Ramakrishnan y Toky 1981, Brown *et al.* 1984, Lugo *et al.* 1986).

La información sobre la producción de hojarasca y de su contenido nutrimental ha sido ampliamente usada en la comprensión de los procesos que ocurren en los BTS: (1) como base para estimar la producción primaria neta (PPN), (2) para establecer relaciones entre fenómenos estacionales con la fenología foliar, (3) para estudiar los flujos de energía y de nutrientes a nivel ecosistémico, y (4) como indicador del funcionamiento del ecosistema (Klinge 1978, Ogawa 1978, Proctor 1983). Por otro lado, se ha estudiado que nutrientes esenciales como el N y el P son transferidos primariamente en su ciclo por medio de la hojarasca (Vitousek 1984, Campo *et al.* 2000, 2001).

Producción de hojarasca y acumulación de mantillo

El estudio de la hojarasca tiene gran relevancia ya que en los ecosistemas forestales caducifolios con baja precipitación, la hojarasca es considerada como el medio más significativo de aporte de nutrientes a los suelos (Campo *et al.* 2001) siendo un importante componente de la productividad en este ecosistema (Martínez Yrizar *et al.* 1996). La hojarasca representa una conexión esencial en el ciclo orgánico de producción-descomposición (Meentemeyer *et al.* 1982). Por ello, su dinámica tiene un impacto directo sobre la recuperación de la fertilidad del suelo, sobre todo después de la agricultura de temporal (Nye y Greenland 1960, Ewel 1976, Lambert *et al.* 1980, Lugo 1992, Read y Lawrence 2003).

El mantillo es la capa de residuos orgánicos que yace sobre la superficie del suelo de las comunidades vegetales. La profundidad y complejidad del mantillo en un sitio dado están determinados por el balance entre la caída de la hojarasca y su destrucción por agentes físicos, reacciones químicas y actividad de los organismos del suelo (Facelli y Pickett 1991). El mantillo constituye uno de los principales sitios de almacenamiento de carbono (C) y elementos minerales en el suelo de algunos ecosistemas (Vogt *et al.* 1986); es también un componente dinámico fundamental en los procesos de flujo de energía y circulación de nutrientes dentro del ecosistema (Jordan 1985, Vogt *et al.* 1986). Algunos autores han reconocido que el mantillo puede afectar la organización y estructura de las comunidades vegetales por su efecto sobre la germinación de las semillas, la sobrevivencia de las plántulas y el desarrollo de retoños vegetativos (Sydes y Grime 1981, Vázquez-Yanes *et al.* 1990, Facelli y Pickett 1991).

La descomposición del mantillo se refiere a los procesos químicos y físicos involucrados en transformar el mantillo a sus constituyentes químicos elementales. Este es un factor determinante de los ciclos de nutrientes en la mayoría de los ecosistemas terrestres (Swift y Anderson 1989, van Vuuren *et al.* 1993) y juega un papel crucial en la administración de los nutrientes en los bosques tropicales donde la vegetación depende fuertemente del ciclaje de los nutrientes contenidos en los tejidos senescentes (Vogt *et al.* 1986). El decaimiento del mantillo está fuertemente relacionado con el clima, el entorno fisicoquímico, la acción de los organismos descomponedores y la composición nutricional inicial del mantillo (Melillo *et al.* 1982, Seastedt 1984, Palm y Sánchez 1991, Arunachalam *et al.* 1998), especialmente con la concentración de N y la relación C:N (Coulson y Butterfield 1978, Taylor *et al.* 1989, Tian *et al.* 1992), las concentraciones de P y las relaciones C:P (Coulson y Butterfield 1978, Sclesinger y Hasey 1981, Berg *et al.* 1987, Vitousek *et al.* 1994).

Las concentraciones de nutrientes en los tejidos de las plantas no son constantes, cambian con el desarrollo de la planta. Los nutrientes asociados con el metabolismo (e.g., N, P y K) tienen las concentraciones más altas cuando la hoja u otros órganos son producidos. Estas concentraciones disminuyen en el proceso de expansión foliar donde se destinan muchos recursos a la pared celular y disminuyen también con la reabsorción de nutrientes durante la senescencia (Lambers *et al.* 1998). El papel de los nutrientes presentes en la hojarasca y en el mantillo durante la recuperación de los bosques secundarios puede ser particularmente crítico en BTS, donde la existencia de pulsos estacionales en la producción de hojarasca constituye uno de los aspectos más importantes del ciclo de nutrientes en estos ecosistemas (Campo *et al.* 2000, 2001). En bosques donde ocurren pulsos de producción de hojarasca durante la estación seca, la restricción de la descomposición por estrés hídrico resulta en una acumulación de mantillo en el piso del bosque (Madge 1965, Swift y Anderson 1989). Al inicio de la estación de lluvias, la descomposición

de la capa acumulada de mantillo puede resultar en un pulso de disponibilidad de nutrientes en el piso del bosque y en el suelo (Swift y Anderson 1989, Lodge *et al.* 1994, Campo *et al.* 1998).

Estudios en BTS (Sarukhán y Maass 1990) han incluido medidas de los ingresos y salidas de nutrientes. También se han estudiado los flujos de nutrientes asociados con la producción de tejidos senescentes (Lambert *et al.* 1980, Esteban 1986, Lugo y Murphy 1986, Díaz 1997, Campo *et al.* 2000, 2001); sin embargo, la comprensión de los procesos biogeoquímicos en BTS es aún incompleta (Murphy y Lugo 1986, Campo *et al.* 2001). De los estudios desarrollados en este tipo de ecosistemas, se analizan con particular interés el nitrógeno (N) y el fósforo (P), macronutrientes de las plantas que juegan papeles esenciales en el crecimiento y desarrollo de la vegetación. Las funciones y características principales de estos nutrientes se presentan en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Características y funciones principales del N y del P como nutrientes de las plantas.

| Nitrógeno | Fósforo |
|---|--|
| Nutriente que forma parte de los compuestos carbonados | Nutriente importante en el almacén de energía o de integridad estructural |
| Es constituyente de aminoácidos, amidas, proteínas, ácidos nucleicos, nucleótidos, coenzimas, hexoaminas, clorofila | Es constituyente de azúcares fosfatadas (ATP, ADP), NADP, ácidos nucleicos, nucleótidos, coenzimas, fosfolípidos, ácido fítico |
| Es tomado como NO_3^- , NH_4^+ y aminoácidos | Es tomado como H_2PO_4^- , HPO_4^{2-} , H_3PO_4 |
| La concentración del N es de 1-4% en hojas y de 0.1-0.3% en el componente leñoso | La concentración de P en hojas es equivalente a 1/10 de la del N |
| Es de alta movilidad en la planta* | Es de alta movilidad en la planta* |
| Es un factor limitante del crecimiento | Es un factor limitante del crecimiento |
| Mineralización biológica [†] | Mineralización bioquímica [†] |

Basado en datos de: McGill y Cole (1981)*, Aber y Melillo (1991), Lambers *et al.* (1998), Taiz y Zeiger (2002) .

* Elementos móviles son los que pueden ser retranslocados por las plantas en la senescencia de las hojas.

Ciclos de N y P

Se ha considerado que muchos BT pueden estar especialmente limitados por N o por P (Vitousek 1984). La disponibilidad de N limita el crecimiento de las plantas en bosques montanos (Tanner *et al.* 1998). Este macronutriente puede ser importante aún cuando no sea un factor limitante para la producción en el ecosistema, debido a que puede existir importante lixiviación de $\text{NO}_3\text{-N}$ en periodos en que la disponibilidad del N es mayor que la demanda por las plantas (Binkley 1993).

La primera etapa del ciclo consiste en la liberación del N de la materia orgánica del suelo. Este proceso conocido como amonificación, libera amoniaco (NH_3) como subproducto de la búsqueda de energía por los microorganismos. En suelos con pH ácidos, el amoniaco acepta inmediatamente un H^+ de la solución del suelo para transformarse en amonio (NH_4^+). Los iones amonio, en general, siguen cinco caminos posibles: (1) la inmovilización en la biomasa microbiana, (2) la absorción por las plantas, (3) la adsorción en partículas del suelo con carga negativa (intercambio catiónico), (4) la lixiviación del suelo, y (5) la oxidación hasta nitrato (Jordan 1985, Binkley 1993). El amonio que es absorbido por las micorrizas o por la raíces de las plantas se une rápidamente dentro de los aminoácidos. Si el suministro excede con mucho los requerimientos de la planta (como cuando hay una sequía que limite el crecimiento), los aminoácidos (en particular arginina y prolina) se acumulan en el follaje. Este es un mecanismo de conservación de nutrientes que puede ser benéfico para la planta pero que también puede convertirse en un alimento de alta calidad para herbívoros (Binkley 1993).

El N forma parte importante de todos los tejidos vegetales siendo las hojas y los frutos donde se halla su concentración más alta (Binkley 1993). Con frecuencia, el dosel contiene más de la mitad del contenido total de N de un árbol (Binkley 1993). Muchos árboles recuperan grandes cantidades de N de sus hojas antes que ocurra la abscisión de las mismas. Con la acumulación de tejidos senescentes en el piso (i.e. la formación de mantillo), el ciclo del N se completa, iniciándose de nuevo con la etapa de N orgánico del suelo.

El P es típicamente el nutriente más conservado en los ecosistemas de bosque tropical (Campo *et al.* 2001). Su disponibilidad puede ser el factor limitante para la PPN (Vitousek 1984, Tanner *et al.* 1998) y para el decaimiento de la materia orgánica (Pastor *et al.* 1984). Hay evidencias que señalan que la disponibilidad de P limita la PPN en muchos bosques tropicales (Vitousek 1984). Los pocos estudios de dinámica de P en BTS sugieren que esto puede ser cierto para algunos pero no para todos los bosques del área tropical (Jaramillo y Sanford 1995). Por otro lado, numerosas investigaciones han demostrado que la eficiencia de uso de este nutriente (i.e. la inversa de la cantidad de nutriente perdido por masa de tejido perdido; Vitousek 1982) es alta

comparada con la de otros, sugiriendo que el P juega un papel fundamental en el desarrollo de los ecosistemas (Read y Lawrence 2003).

La forma química del P que tiene más importancia para los ecosistemas forestales es el fosfato (PO_4^{3-}). El P se libera de la materia orgánica del suelo mediante la acción directa de fosfatasa que secretan los microorganismos y las plantas. El P disuelto se asocia a uno, dos o tres H^+ dependiendo del pH del suelo (Binkley 1993). Después de que el P ha sido absorbido por los microorganismos o las plantas, uno o dos de los extremos del grupo fosfato se une a las cadenas de C, el enlace sencillo se denomina éster y el doble, diéster. El P desempeña una función primordial en las transformaciones energéticas de las plantas, en la síntesis de proteínas y de nucleótidos y en el proceso de la reproducción celular. La energía de los enlaces fosfato-fosfato es muy alta, esta energía es liberada cuando un grupo P se desprende de la molécula de ATP. Las transformaciones que tiene el P en las células vegetales son muy dinámicas. Casi el 50% del contenido total de este elemento en las plantas existe en forma inorgánica. El pH en las hojas de muchos árboles fluctúa entre 5 y 6, de modo que el fosfato libre existiría en forma de H_2PO_4^- . Los compuestos de P presentan gran movilidad y una cantidad sustancial del P en las hojas es reabsorbida antes de que ocurra la abscisión (Binkley 1993).

En el suelo, el fosfato forma sales con el calcio, el hierro y el aluminio, las cuales son poco solubles. Si el P se precipita como una sal insoluble, las plantas tienen acceso al P mediante: (1) absorción de P mediante la creación de un desequilibrio en el suelo, proceso que produce que pequeñas cantidades de sales de P se disuelvan, (2) secreción (por plantas y hongos micorrícicos) de compuestos orgánicos simples en los suelos, p.ej. el oxalato. Este compuesto muestra una fuerte tendencia a formar sales, ya que puede liberar fosfato cuando se une a una sal catiónica, y (3) modificación de la naturaleza química de la rizósfera, p.ej. un valor mayor de pH en la rizósfera favorece la solubilidad de las sales de P (Aber y Melillo 1991).

Dada la gran demanda y la baja disponibilidad del P en los bosques, las pérdidas de este elemento comúnmente son mínimas (Aber y Melillo 1991). El reciclaje interno y la conservación de P son de gran importancia para mantener la disponibilidad de este elemento en los bosques.

Una diferencia sobresaliente del ciclo del P con el del N, es que los aportes de P por medio de la precipitación son considerablemente bajos, fluctuando entre 0.1 y 0.5 $\text{kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ (Campo *et al.* 2001), otra diferencia es que la limitación por P está directamente relacionada a su adsorción a arcillas y a hierro y aluminio "libres" en suelos con pH ácidos (Vitousek 1984, Lugo y Murphy 1986, Silver 1994). Existe pues, potencial elevado para atrapar al P, lo que limita severamente su disponibilidad para el crecimiento de las plantas e incrementa a la vez el costo energético para la obtención del nutriente, como ocurre en muchos suelos tropicales (Aber y Melillo 1991). Walker y Syers (1976) propusieron un modelo sugiriendo que todo el P del suelo proviene de las formas minerales primarias (principalmente minerales de calcio-apatita) al inicio del desarrollo edáfico. Con

el tiempo, éstos se disuelven y pasan a formar parte de los reservorios de P orgánico o son adsorbidos en la superficie de minerales secundarios. Finalmente, las oportunidades para la occlusión de P inorgánico se incrementan tardíamente en el desarrollo de los suelos, el P tomado por los organismos puede ser devuelto al compartimiento inorgánico o puede ser incorporado en productos de descomposición recalcitrantes que remueven P del ciclo biótico por largos periodos (ver Crews *et al.* 1995).

McGill y Cole (1981) propusieron un modelo donde se plantea que el C y el N son estabilizados a través de mineralización biológica y que en cambio, el P orgánico y los ésteres de sulfato son estabilizados independientemente del resto de la MO y mineralizados a través de mineralización bioquímica. Definen a la mineralización biológica como la liberación de formas inorgánicas de N y S provenientes de materiales orgánicos durante la oxidación de C por los organismos del suelo, este proceso está dirigido hacia la búsqueda de energía. La mineralización bioquímica, definida como la liberación de iones orgánicos de P y S de formas orgánicas, a través de catálisis enzimática externa a la membrana celular, es fuertemente controlada por la necesidad del elemento liberado más que por la necesidad de energía. A través del análisis de las relaciones estequiométricas C:N:P se ha tratado de esclarecer las interacciones entre los nutrientes tanto en el suelo como en el compartimiento aéreo, ya que los organismos utilizan los elementos esenciales en proporciones características (Vitousek *et al.* 2002).

Ciclo de nutrientes y actividad microbiana

La biomasa microbiana de los BTS se ha postulado como la fuente más importante de nutrientes para sostener el inicio del crecimiento vegetal y como un sumidero de conservación de nutrientes durante la estación seca (Singh *et al.* 1989, Raghubanshi *et al.* 1990).

En el contexto estacional, Singh *et al.* (1989) encontraron que la máxima concentración de C, N y P microbianos sucede durante la estación seca, mientras que las concentraciones más bajas ocurren durante la estación lluviosa cuando el crecimiento de las plantas es activo y la mineralización de N es alta. Raghubanshi *et al.* (1990) propusieron que los nutrientes son liberados con el umbral de lluvia, posiblemente por dos razones: plasmoptosis debido al incremento súbito en el potencial hídrico del suelo; y por la explosión de organismos que se alimentan de microbios. Por otro lado, el postulado anterior es discutido por Kundu (1990) quien sostiene que el pulso de nutrientes más importante es resultado de la descomposición del mantillo.

Respecto al control microbiano de la liberación de nutrientes en BTS se ha sugerido que los cambios en la disponibilidad de nutrientes son el resultado del incremento en la humedad del suelo al inicio de la estación lluviosa. Algunas evidencias han mostrado una correlación negativa entre la humedad del suelo y el C, N y P microbianos en un ciclo anual (Srivastava 1992).

Jaramillo y Sanford (1995) sugieren que la circulación de la biomasa microbiana representa una importante ruta para el uso de nutrientes en bosques caducifolios a lo largo de la estación de crecimiento. Este es el caso particular para nutrientes como el P que puede tener una circulación independientemente de la descomposición de la MO (Vitousek y Sanford 1986) y que es limitante para el crecimiento de las plantas en muchos bosques de tierras bajas (Vitousek 1984). Esta hipótesis se basa en las siguientes observaciones: el secado del suelo y la subsecuente muerte de las células microbianas incrementa el N disponible (Sparling y Ross 1988, Okano 1990). La sobrevivencia de los microorganismos en la época seca dependerá no sólo de la intensidad del estrés hídrico sino también del tipo de suelo y su velocidad de desecación (Stolp 1988). La rehidratación súbita de los suelos secos libera más C y nutrientes de la biomasa microbiana del suelo (edáfica) que la desecación aérea debido a que los cambios del potencial hídrico ocurren más rápido y esto resulta en plasmoptosis súbita de las poblaciones microbianas sensibles (Kieft *et al.* 1987). La dinámica secado-rehidratado frecuente puede resultar en ciclos de liberación-inmovilización que podrían afectar significativamente el movimiento de nutrientes del sistema suelo-microbios-plantas.

La lluvia provee un pulso súbito de agua después de la estación seca que dispara una variedad de procesos funcionales. Las lluvias aisladas determinan incrementos concurrentes en la mineralización neta de N (García-Méndez *et al.* 1991). Jaramillo y Sanford (1995) sugieren que los nutrientes así liberados y aquellos liberados como consecuencia de la sequedad del suelo después de la época lluviosa, pueden ser absorbidos por las plantas y por poblaciones microbianas resistentes.

Existe evidencia ecofisiológica que sugiere que las plantas pueden utilizar estos nutrientes antes de que el aporte de agua sea excesivo y antes de que las plantas pierdan completamente sus hojas (Potter *et al.* 1987). Los nutrientes que son tomados mientras el suelo se seca pueden ser almacenados después de la retranslocación desde las hojas y usada para el crecimiento en la estación siguiente. Aún no existe evidencia experimental directa suficiente para sustentar o rechazar estos escenarios para BTS.

En los BTS, el crecimiento de las raíces finas (Kummerow *et al.* 1990) y la expansión del follaje (Reich y Borchert 1984, Borchert 1994) ocurren rápidamente al término de las lluvias, requiriendo un sustancial flujo de nutrientes. Cuando el suelo se humedece al principio de la estación lluviosa, la movilidad de P deja de estar restringida y el P soluble se hace disponible para el crecimiento microbiano y la toma de nutrientes por las plantas. Debe considerarse que la liberación de P representa entre 46 y 99% del retorno anual de la hojarasca (Campo *et al.* 1998). Así, la inmovilización de P, particularmente durante la estación seca, ha sido propuesta como un mecanismo importante de conservación de nutrientes en BTS (Singh *et al.* 1989).

Vogt *et al.* (1986) sugieren que la importancia relativa de la toma de nutrientes e inmovilización microbiana puede ser estudiada comparando las concentraciones de un nutriente en la hojarasca con aquellas del mantillo o comparando el tiempo de residencia (TR) de la materia orgánica (MO) en el piso del bosque con el TR de los nutrientes de interés. El TR o tasa de recambio de los diferentes componentes (MO, N o P) en el piso del bosque, refleja la relativa velocidad del ciclaje de nutrientes en los ecosistemas no en un periodo de corto plazo, sino en una escala de tiempo mayor (Lambers *et al.* 1998). Si la concentración del nutriente en el mantillo es menor que su concentración en la hojarasca, entonces la toma de nutrientes por las plantas prevalece sobre la inmovilización microbiana, en cambio si la concentración en el mantillo resulta mayor que la que registró la hojarasca, significa que el proceso que prevalece es la inmovilización. Por otro lado, si el TR de la MO en el piso de los bosques es mayor que el de los nutrientes de interés, esto indica también que la toma de nutrientes prevalece sobre la inmovilización. La inmovilización controla el ciclo del nutriente en el caso contrario, donde el TR del nutriente es más grande que el de la MO.

Sucesión ecológica en bosques tropicales secos

Existen numerosos estudios que han tratado de elucidar los cambios que ocurren mientras aumenta la edad de los bosques (Brown y Lugo 1982, 1990, Murphy y Lugo 1986, Schlesinger 1991, Read y Lawrence 2003).

Los bosques secundarios son ecosistemas de rápido crecimiento cuyas tasas de producción primaria neta (PPN) son mayores que las de los bosques primarios (Brown y Lugo 1990), es decir, se ha observado una tendencia en la cual el porcentaje de producción de biomasa aérea tiende a decrecer con la edad de la comunidad vegetal (Schlesinger 1991). Tras evaluar diferentes estudios biogeoquímicos y de productividad en BS de diferentes partes del mundo y de diferente edad, Brown y Lugo (1982) plantearon que: (1) en los primeros 15 años el desarrollo del bosque está caracterizado por rápida acumulación de biomasa, (2) después de 15 años, los rodales de bosque divergen en la cantidad de biomasa acumulada. En bosques maduros, se acepta en general, que la divergencia en biomasa es dependiente de la disponibilidad de agua (Brown y Lugo 1982), mientras que la relación no es muy clara para BS.

En el marco del aprovechamiento de los sistemas, si existiera un manejo sustentable de la alta productividad de los BS, se podría aminorar la presión de explotación para los bosques no perturbados. En el presente, los planes a mediano y largo plazos sobre la vegetación secundaria, en muchos casos, no son ni han sido enfocados hacia la explotación sustentable o hacia su conservación.

Los BS juegan un importante papel en la dinámica global del carbono, en parte por sus altas tasas de crecimiento y renuevo comparados con los sistemas maduros (Uhl y Jordan 1984, Murphy y Lugo 1986, Brown y Lugo 1990, Hughes *et al.* 1999). Los procesos de regeneración no ocurren de igual manera en los diferentes ecosistemas. La sucesión en los trópicos ha sido estudiada principalmente en los bosques húmedos mientras que la información sobre los bosques secos es aún incompleta (Snedaker 1980). En la actualidad no se conoce con precisión muchos de los procesos ecológicos involucrados en la sucesión secundaria de los BTS del Neotrópico, sobre todo en el marco de la interacción de sus características estructurales y funcionales (Binkley 1993). En el Cuadro 2 se muestra una comparación general de ecosistemas en etapa temprana y madura del desarrollo sucesional.

En la estación seca, las plantas de estos bosques modifican dramáticamente sus ciclos de vida, de tal forma que la sucesión en los BTS presenta procesos acelerados en la estación lluviosa que son parcialmente frenados en el periodo de secas (Ewel 1980). Los BTS son sistemas que están expuestos a gran estrés ambiental, principalmente estrés hídrico; la sucesión en estos bosques es un proceso lento sobre todo en términos de crecimiento de las plantas. Sin embargo, se ha destacado que el potencial de recuperación hacia el estado maduro es más rápido que para los bosques húmedos y por ello, se consideran que su resiliencia podría ser mayor (Ewel 1977).

Existen diversos estudios que tratan de evaluar las condiciones climáticas, ecológicas, y ecofisiológicas de los BTS. Uno de los aportes más importantes derivados de dichas investigaciones sugiere que el estado sucesional de los bosques tiene una gran influencia sobre la producción y composición de la biomasa aérea, en ocasiones, mayor que el régimen de precipitación (Martínez-Yrizar 1995). La información sobre los cambios en la PPN en BTS durante la sucesión es escasa (Murphy y Lugo 1986). Lugo *et al.* (1993) realizaron estudios de sucesión en bosques tropicales (secos y húmedos) con alta perturbación y manifiestan que de manera general, a medida que los ecosistemas maduran, decrece su PPN y se incrementa su respiración. Con anterioridad, Odum (1972) había planteado que en ecosistemas forestales tempranos la producción de biomasa aérea es dirigida a maximizar la cantidad, mientras que en etapas maduras, la estrategia es dirigida hacia una producción de mayor calidad (química) y un control cuidadoso de la retroalimentación del sistema. Otros estudios destacan entre las características propias de bosques tempranos (5-20 años): altas tasas de producción de hojarasca, de PPN, y de movimiento de nutrientes, crecimiento rápido y con ello, acumulación rápida de biomasa (Brown y Lugo 1990, Guariguata y Ostertag 2001).

Debido a que la biomasa foliar de los bosques secundarios rápidamente puede alcanzar un estado estable, se ha supuesto que los datos de producción de hojarasca pueden ser usados como un índice de la producción neta de hojas (Brown y Lugo 1990). Datos disponibles sobre la producción de tejidos senescentes en BS (Ewel 1976, Lugo *et al.* 1978, Lambert *et al.* 1980, Lugo y

Cuadro 2. Comparación de ecosistemas en etapas tempranas y madura del desarrollo sucesional.

| <i>Atributo</i> | <i>Etapas tempranas</i> | <i>Etapas maduras</i> | <i>Referencia</i> |
|---|--|--|-------------------|
| Estructura de la vegetación | Estructura simple Árboles de baja altura, volumen y área basal chicos | Estructura compleja Aumenta el área basal, volumen, diámetro y altura | Brown y Lugo 1990 |
| Diversidad | Baja, especies comunes | Alta, especies raras | Brown y Lugo 1990 |
| Distribución de la producción primaria neta (PPN) en hojas | Alta (25 - 35%) | Baja (<25%) | Schlesinger 1991 |
| PPN | Alta | Baja | Odum 1972 |
| Eficiencia en regresar nutrientes al piso del bosque | Baja | Alta | Brown y Lugo 1990 |
| Diferencia entre ingreso y reuso de nutrientes | Alto | Bajo | Brown y Lugo 1990 |
| Toma de nutrientes a partir de la descomposición del mantillo por la vegetación | Alta | Baja | Brown y Lugo 1990 |
| Apetecibilidad de las hojas | Alta | Baja | Ewel 1980 |

Murphy 1986) mostraron tres tendencias generales: (1) tasas de incremento continuo hasta 12 - 15 años, (2) un límite entre 12 y 13 Mg ha⁻¹ año⁻¹, y (3) no hay tendencia particular asociada a condiciones climáticas. Sin embargo, datos de bosques maduros sí mostraron una relación significativa con el clima (Brown y Lugo 1982, Vitousek 1984) . Es posible que la poca cantidad de datos disponibles, particularmente en bosques secos, no permita exhibir relaciones claras con el clima. Estas tendencias tienen importantes implicaciones en la dinámica de los BS, p.ej. la producción de hojarasca en bosques secundarios en etapas tempranas (<20 años) es una fracción mayor de la PPN aérea que la producción de ramas y madera, y por otro lado, la descomposición del tejido en el piso del bosque es rápida (Ewel 1976, Swift *et al.* 1981, Toky y Ramakrisnan 1983). La MO es reciclada, más que acumulada tanto en el compartimiento vivo (hojas) como en el muerto (madera). Este ciclaje de tejidos de las plantas es importante para la demanda de nutrientes, y su incorporación al suelo.

Finalmente, la naturaleza del disturbio que creó el BS es un factor que influye considerablemente en la recuperación del sistema, el mecanismo de acción de éste es complejo porque su efecto depende de (1) la intensidad, (2) su tasa de recurrencia (crónico o agudo) y (3) su punto de interacción con el bosque (Lugo *et al.* 78).

JUSTIFICACIÓN

Si bien el BTS es considerado un sistema con diversidad biológica y porcentajes de endemismo altos (Rzedowski 1991), su conversión a la agricultura y al pastoreo conduce a la destrucción total de la estructura y composición del bosque y altera las funciones del ecosistema. En el actual contexto de deforestación se prevé que se incrementará el área que ocupan los bosques secundarios en los trópicos, por lo que es urgente y necesario desarrollar estudios para comprender el funcionamiento de la vegetación secundaria.

Si bien el ingreso de nutrientes provenientes de la atmósfera y del intemperismo de las rocas es importante para el desarrollo, a largo plazo, de los suelos y de los ecosistemas, a corto y mediano plazos, la recirculación de los nutrientes dentro de los ecosistemas constituye la fuente principal de elementos para su aprovechamiento por las plantas. En ecosistemas sujetos a contrastes estacionales en la periodicidad de las lluvias, el análisis de la dinámica de los componentes senescentes (producción de hojarasca y acumulación de mantillo) y de la circulación de los nutrientes asociados a los mismos, permite identificar factores potencialmente limitantes para el funcionamiento. Bajo este marco de referencia, en el presente estudio se plantea determinar: (1) la producción y acumulación de biomasa de los tejidos senescentes en el piso de los bosques y (2) los ciclos del N y del P asociados a la producción de hojarasca y a la acumulación de mantillo durante la regeneración de BTS en el Edo. de Morelos, México.

OBJETIVOS

Objetivo general

Determinar la dinámica de los flujos de N y de P desde la biomasa aérea al suelo en BTS, secundarios y maduros, de la Sierra de Huautla, Morelos

Objetivos particulares

Se espera determinar los parámetros que a continuación se enlistan, en BTS sucesionales de diferente edad y confrontarlos con los valores obtenidos en un BTS maduro:

1. Determinar la variación en la producción de hojarasca
2. Determinar la masa de mantillo en el piso de los bosques
3. Cuantificar los flujos de N y de P asociados a la producción de hojarasca
4. Determinar los reservorios de N y de P en el piso de los bosques
5. Estimar el tiempo de residencia de la materia orgánica, del N y del P en el piso de BTS

ÁREA DE ESTUDIO

La Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla se ubica en la parte centro-sur del estado de Morelos cubriendo un área de 31,314 ha (8,529 ha en el área núcleo y 22,785 ha en la zona de amortiguamiento). Incluye partes de los Municipios de Tepalcingo y Tlaquiltenango y se localiza entre los 18° 20' 10" y 18° 34' 20" N y los 98° 51' 20" y 99° 08' 15" O. Fue declarada área protegida en 1993 (Dorado 1997); (Figura 1). Dorado (1997) manifiesta que la Sierra de Huautla puede ser considerada como el reservorio mas importante de BTS en la región centro-sur de México, situando esta zona como un reto para la conservación.

El área comprende una amplia variedad de rocas volcánicas y metamórficas además de diferentes tipos de sedimentos continentales. La parte oeste de la Reserva pertenece a la Sierra Madre del Sur donde son predominantes colinas con marcada inclinación y pequeñas planicies con altitudes de los 900 a 1400 msnm (Dorado 1997). El suelo de la región es rocoso y delgado, características que lo restringen para la agricultura. Los entisoles son los suelos predominantes en el área donde fue realizado el estudio; muestran un pH cercano a la neutralidad (7.07 - 7.32 en el horizonte 0-5 cm, y 6.95 - 7.20 en el horizonte 5-20 cm; Romualdo 2003) y su contenido de materia orgánica es de 4 a 6% (Saynes 2004).

Esta región está caracterizada por un clima cálido sub-húmedo, el más seco de los sub-húmedos (García 1981). La temperatura media varía entre 20 y 29°C, los valores más altos se registran en mayo. La precipitación media anual es de 837 mm y menos del 5% de las lluvias ocurren en el invierno (Dorado 1997). El periodo de secas abarca los meses de noviembre a abril (<50 mm mes⁻¹) mientras que el periodo de lluvias se presenta entre mayo y octubre (Figura 2). Se han registrado 882 especies de plantas con flores en esta región, los grupos arbóreos dominantes son Anacardiaceae, Burseraceae, Cactaceae, Fabaceae y Moraceae (Dorado 1997). La mayoría de los árboles son bajos de altura (4 - 10 m) y solo ocasionalmente alcanzan alturas de 15 m. Existen tres especies de leguminosas que dominan el paisaje en la Sierra de Huautla, éstas son *Conzattia multiflora*, *Lysiloma acapulcense* y *L. microphyllum*; también son abundantes varias especies de *Bursera* (Burceraceae) y *Ceiba* (Bombacaceae). En las áreas perturbadas hay asociaciones de vegetación secundaria constituida por arbustos mimósidos espinosos (Dorado 1983).

La Sierra de Huautla presenta una historia de perturbación extensa y variada. En la actualidad es posible observar campos de cultivo (maíz principalmente), zonas de pastoreo, parches de bosque en diferentes estados de recuperación y algunos fragmentos de bosque primario (SARH 1992). La mayoría de los habitantes de la región practican la agricultura de temporal. La vegetación natural es explotada para la obtención de recursos forestales (leña combustible) de autoconsumo. También se acostumbra el pastoreo de ganado ovino y caprino (INEGI 1981, CEAMISH-INE 1998).

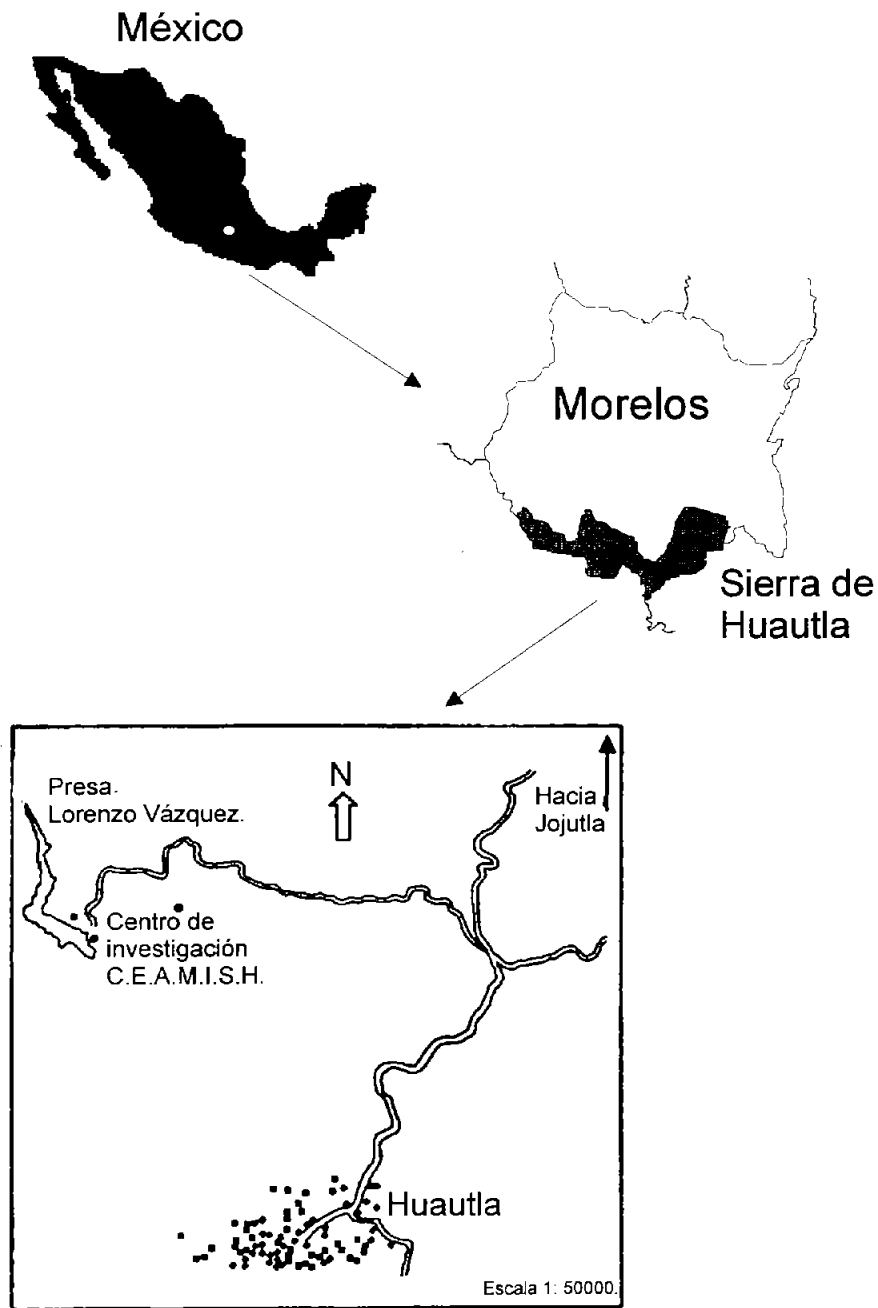


Figura 1. Ubicación geográfica del área de estudio, en los alrededores del Centro de Educación Ambiental e Investigación Sierra de Huautla (C.E.A.M.I.S.H) en el estado de Morelos, México (Redibujado de Sánchez 2002).

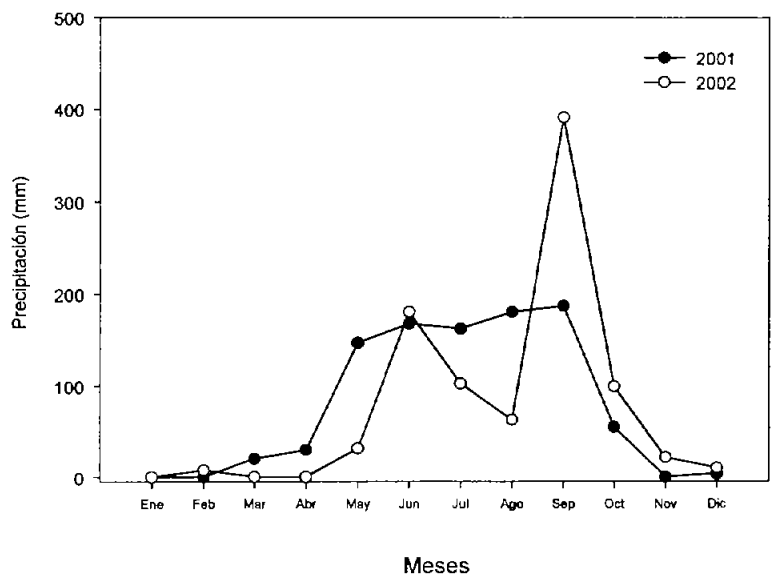


Figura 2. Precipitación mensual en la Sierra de Huautla en el año 2001 y en 2002 (Comisión Nacional del Agua, 2004).

MÉTODOS

Sitios de estudio

El muestreo fue realizado en cuatro parcelas de 12 x 12 m con bosque maduro y cuatro con bosques sucesionales de diferente estado de regeneración (BsTemprano, BsMedio y BsTardío). Las parcelas de bosques sucesionales poseen una historia de disturbio de uso agrícola (cultivo de maíz) y posterior abandono, en la actualidad se observa pastoreo esporádico. Ninguno de los bosques estudiados ha recibido tratamientos con fertilizantes, herbicidas o plaguicidas. La información sobre la edad de los bosques, características del suelo y de la vegetación en los sitios de estudio se presenta en el Cuadro 3.

Muestreo

De noviembre de 2001 a octubre de 2002 se realizó la colecta sistemática de hojarasca y el muestreo de mantillo. La hojarasca se colectó mensualmente en trampas cónicas de malla de poliéster (cinco trampas de hojarasca por parcela), cada una de las cuales cubría un área de 0.1963 m². Las trampas fueron colocadas al azar dentro de cada parcela a una altura de 1 m del suelo (Figura 3). Cada mes se colectó la totalidad del material presente en cada trampa.

Trimestralmente se colectaron cuatro muestras del mantillo por parcela (con aros de 20 cm de diámetro, 0.0314 m²).

En el laboratorio, las muestras de hojarasca y de mantillo fueron secadas (de 24 a 48 h a 60°C), pesadas y después molidas. Posteriormente, fue determinada la masa seca de hojarasca y de mantillo de cada parcela de cada bosque.

Concentración de N y de P en la hojarasca y el mantillo

Para determinar las concentraciones de N y de P en las muestras de tejido vegetal se digirieron submuestras de 0.25 g de tejido (previamente molido) durante 4 h a 375°C con H₂SO₄ concentrado y H₂O₂ al 30% y 0.05 g de mezcla digestora (90% de NaSO₄ y 10% de CuSO₄) (Anderson e Ingram 1993). Las digestiones se filtraron posteriormente en papel Whatman No.1 y los extractos

Cuadro 3. Características de los suelos y de la vegetación en una cronosecuencia de regeneración de bosques tropicales en la Sierra de Huautla, Morelos.

| Parámetro | Bosque | | | Referencia | |
|---|----------|---------------------|------------------|------------|---------------------|
| | Maduro | Sucesional temprano | Sucesional medio | | Sucesional tardío |
| EDAD DE LA VEGETACIÓN (años) | | 10 – 15 | ~ 30 | ~ 60 | Este estudio |
| SUELO | | | | | |
| pH* | 7.32 a | 7.17 ab | 7.07 b | 7.13 b | Romualdo 2003 |
| Densidad (g cm ⁻³)* | 1.04 a | 0.96 ab | 0.93 b | 0.88 b | Romualdo 2003 |
| C (%) | 4.34 | 5.01 | 5.57 | 5.75 | Saynes 2004 |
| NO ₃ (µg g ⁻¹) | 49.416 b | 51.522 a | 62.951 a | 36.779 b | Saynes 2004 |
| NH ₄ (µg g ⁻¹) | 4.322 b | 8.951 a | 11.337 a | 7.064 a | Saynes 2004 |
| N total (%) | 0.20 a | 0.25 a | 0.28 a | 0.24 a | Saynes 2004 |
| PI labil – HCO ₃ * (µg g ⁻¹) | 3.73 | 2.77 | 1.97 | 2.51 | Romualdo 2003 |
| Po lábil – HCO ₃ * (µg g ⁻¹) | 16.19 | 14.63 | 10.28 | 12.72 | Romualdo 2003 |
| P total* (%) | 0.0565 | 0.0456 | 0.0428 | 0.0407 | Romualdo 2003 |
| C:N | 25.06 a | 21.44 a | 19.31 a | 24.84 a | Saynes 2004 |
| C:P | 76.81 | 109.87 | 130.14 | 141.28 | Este estudio |
| VEGETACIÓN | | | | | |
| Densidad (Ind ha ⁻¹) | 2083 a | 1776 a | 2101 a | 1892 a | Cárdenas com. pers. |
| Área basal (m ² ha ⁻¹) | 1.5462 a | 0.5812 b | 1.7165 a | 1.5460 a | Cárdenas com. pers. |
| Densidad de sp (N° sps 144 m ⁻²) | 18 | 14 | 13 | 12 | Cárdenas com. pers. |

* Horizonte 0-5 cm de profundidad
Los valores representan medias. Letras diferentes indican diferencias significativas (p<0.05) entre bosques.

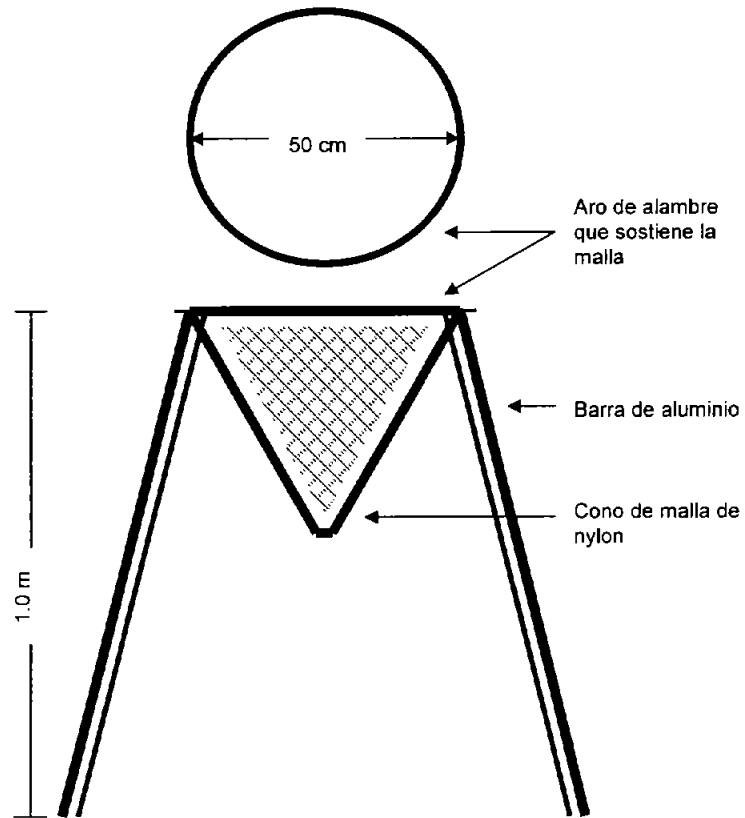


Figura 4. Trampa para la colecta de hojarasca.

se analizaron químicamente (determinación por colorimetría de su contenido de N y de P). El análisis colorimétrico se llevó a cabo en equipo Autoanalyzer II con el método 696-82W.

Flujo y masa de N y de P en hojarasca y en mantillo

El flujo de N y de P por producción de hojarasca y la masa de N y de P en el piso del bosque se calcularon multiplicando para cada muestra: la masa de hojarasca o de mantillo por su concentración de nutriente (N o P).

Tiempo de residencia de la materia orgánica, N y P en el piso del bosque

El tiempo de residencia (TR) para la materia orgánica (MO) en el piso del bosque de cada parcela se calculó a partir de la siguiente relación (Vogt *et al.* 1986):

$$\text{TR [años]} = \text{Masa de mantillo [g m}^{-2} \text{]} / \text{Producción anual de hojarasca [g m}^{-2} \text{ año}^{-1} \text{]}$$

El TR para el N y el P en el piso del bosque fue calculado para cada parcela de la siguiente forma:

$$\text{TR [años]} = \frac{\text{Masa del nutriente en el mantillo [g m}^{-2} \text{]}}{\text{Flujo total anual del nutriente en la hojarasca [g m}^{-2} \text{ año}^{-1} \text{]}}$$

Análisis estadísticos

Los datos fueron analizados por medio de un análisis de varianza (ANOVA, $p < 0.10$), utilizando el paquete estadístico STATISTICA (StatSoft Inc. 1995). Las diferencias entre los efectos principales (tiempo y sitio) fueron examinadas usando pruebas de diferencias honestas de Tukey.

RESULTADOS

HOJARASCA

Producción de hojarasca

La producción de hojarasca en los BTS de la Sierra de Huautla mostró diferencias significativas con relación al tiempo de regeneración del bosque. La producción fue mayor en el BMaduro, seguido por el BsTardío, y fue menor en los bosques sucesionales temprano y medio (Cuadro 4).

El ciclo temporal de la producción de hojarasca no fue homogéneo y reflejó la estacionalidad de las lluvias (Figura 4). Generalmente noviembre fue el mes con máxima producción de hojarasca con excepción del BsMedio cuyo pico de producción fue en el mes de agosto. A finales de la estación seca (abril y mayo) se presentó la mínima producción ($F= 44.588$, $p < 0.00001$). El análisis de los resultados presentó que la interacción tiempo de regeneración por estacionalidad fue significativa ($F= 13.3462$, $p < 0.0001$) es decir, la producción de hojarasca varió entre meses en relación con la edad de los bosques.

Concentración de N y P en la hojarasca

La concentración de N y de P en la hojarasca de los bosques de la Sierra de Huautla presentó diferencias significativas entre sitios (Cuadro 4). El BsTemprano fue el sitio con más alto contenido de N seguido por el BMaduro y el BsTardío, y finalmente el BsMedio. La concentración de P en la hojarasca fue mayor en el BsTardío y fue menor en los BsTemprano y BsMedio; el BMaduro presentó contenidos intermedios. También la relación N:P mostró diferencias significativas con el tiempo de regeneración, siendo mayor en el BsTemprano que en los otros bosques (Cuadro 4). En todos los sitios, la concentración de N en la hojarasca varió significativamente a través del tiempo ($F= 11.226$, $p < 0.001$; Figura 5). En general, la concentración máxima de N se registró en el mes de junio y la mínima entre octubre y enero, cuando los valores fueron aproximadamente 40% menores al de junio, en este mes se registró además, un pico en el BsTemprano. La concentración de P también presentó gran variabilidad entre meses ($F= 5.994$, $p < 0.000001$; Figura 6). En general, esta concentración fue máxima en los meses de febrero y septiembre y mínima en

Cuadro 4. Producción de hojarasca, concentración de N, P y sus flujos anuales (\pm e. e.), en bosques tropicales secos de la Sierra de Huautla, Morelos.

| Parámetro | Bosque | | | | F | p |
|---|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|--------|----------|
| | Maduro | Sucesional temprano | Sucesional medio | Sucesional tardío | | |
| Masa de hojarasca ($\text{g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) | 416.936 \pm 68.636 a | 294.178 \pm 18.288 c | 281.065 \pm 22.998 c | 340.479 \pm 25.815 b | 2.9337 | 0.080833 |
| N en la hojarasca (%) | 1.594 \pm 0.095 b | 1.714 \pm 0.114 a | 1.486 \pm 0.101 b | 1.592 \pm 0.106 b | 2.2480 | 0.084423 |
| P en la hojarasca (%) | 0.152 \pm 0.009 ab | 0.143 \pm 0.014 b | 0.136 \pm 0.012 b | 0.169 \pm 0.016 a | 3.4167 | 0.018643 |
| N:P | 11.532 \pm 0.975 b | 13.203 \pm 0.751 a | 11.817 \pm 0.789 b | 10.463 \pm 0.792 b | 2.9393 | 0.034663 |
| Flujo de N en la hojarasca ($\text{g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) | 6.332 \pm 1.129 a | 4.572 \pm 0.402 b | 3.921 \pm 0.255 b | 5.215 \pm 0.374 ab | 3.2753 | 0.062585 |
| Flujo de P en la hojarasca ($\text{g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) | 0.634 \pm 0.096 a | 0.366 \pm 0.009 b | 0.348 \pm 0.034 b | 0.560 \pm 0.052 a | 7.1099 | 0.006331 |

En letras diferentes se indican diferencias significativas ($p < 0.10$) entre bosques.

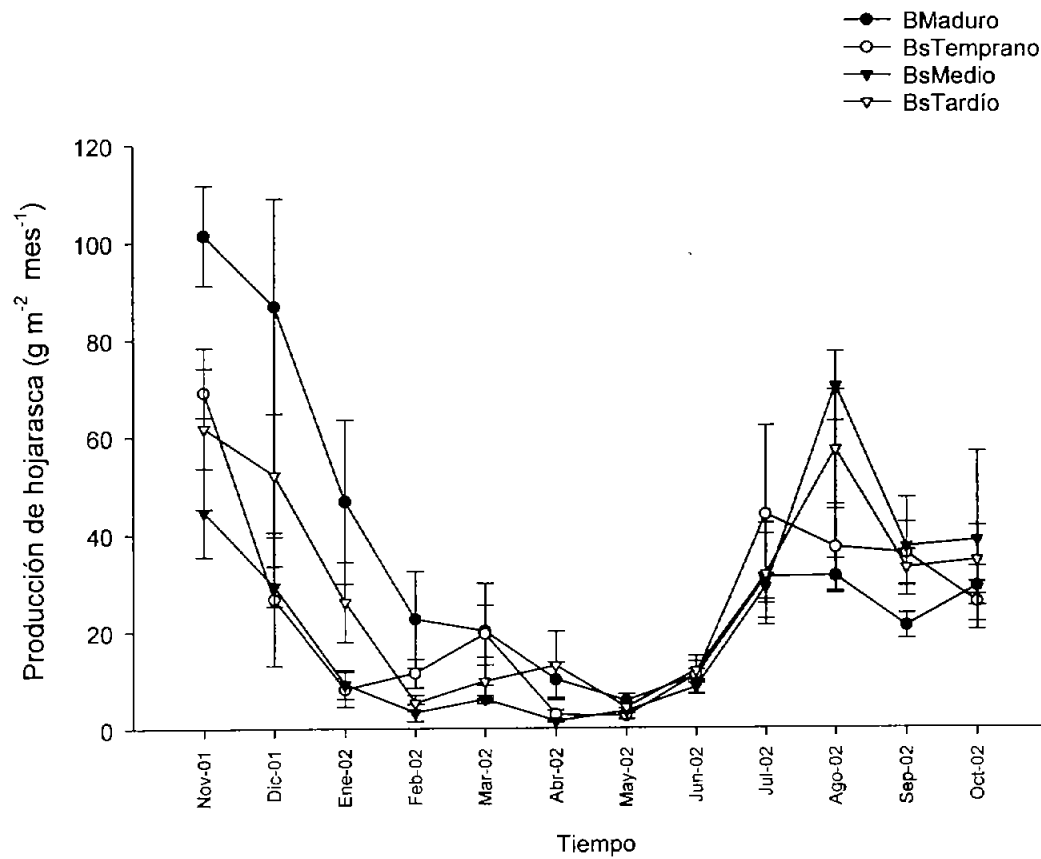


Figura 4. Producción mensual de hojarasca en una cronosecuencia de regeneración de bosques tropicales secos en la Sierra de Huautla, Morelos. Los valores representan medias mensuales y se indica 1 error estándar (e.e.).

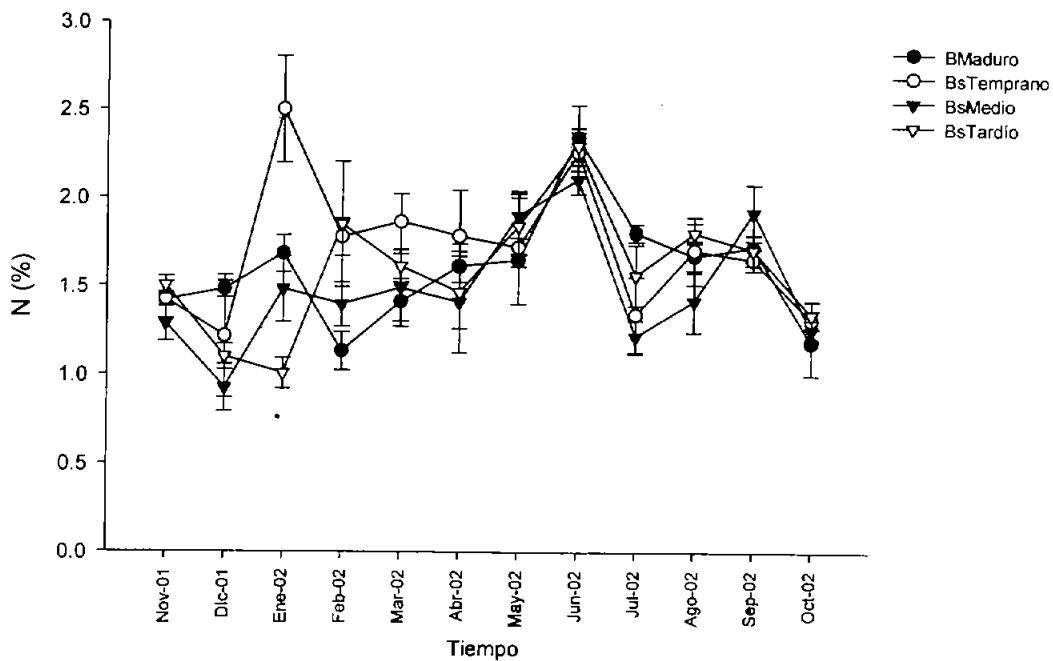


Figura 5. Concentración de N en la hojarasca en una cronosecuencia de regeneración de bosques tropicales secos en la Sierra de Huautla, Morelos. Los valores representan medias mensuales y se indica 1 e.e.

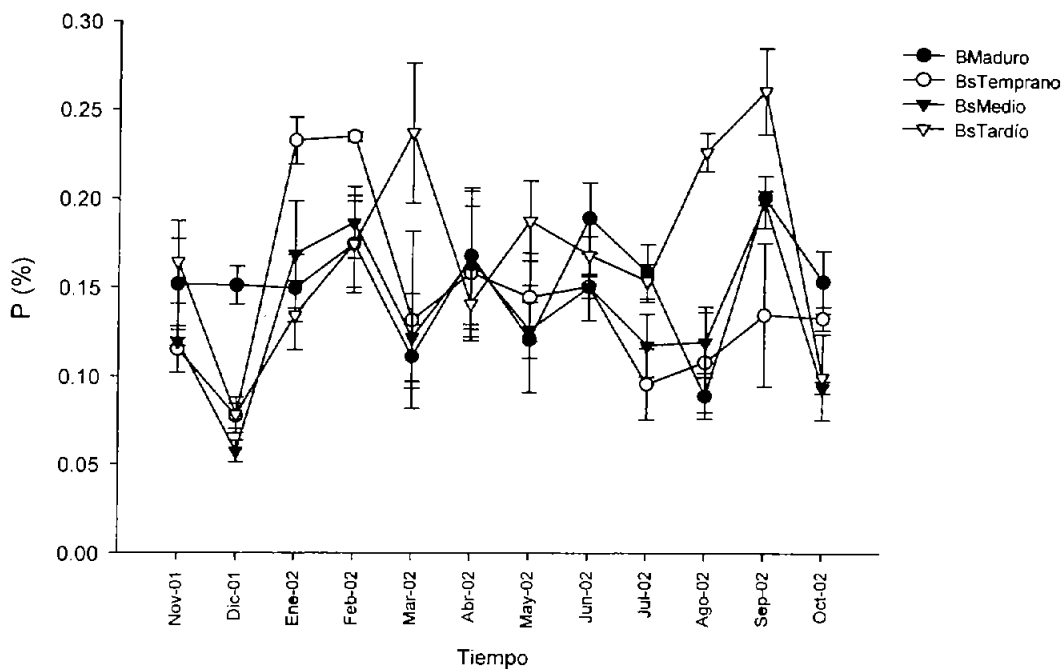


Figura 6. Concentración de P en la hojarasca en una cronosecuencia de regeneración de bosques tropicales secos en la Sierra de Huautla, Morelos. Los valores representan medias mensuales y se indica 1 e.e.

diciembre (con diferencias respecto a los máximos de entre 52 y 54%). La concentración de P en la hojarasca presentó una variación temporal menor en el BMaduro en comparación con los bosques sucesionales, y entre éstos, los sucesionales temprano y tardío parecieron tener la mayor variación temporal en la concentración del nutriente en el tejido senescente. La relación N:P en la hojarasca en un ciclo anual presentó diferencias significativas entre meses ($F= 3.555$, $p= 0.00164$; Figura 7). En general, las relaciones máximas entre los nutrientes se registraron en los meses de agosto y junio, mientras que el cociente mínimo se registró en el mes de febrero variando ~40% en relación a los valores máximos. Como en el caso del P, se registró una gran variación entre bosques.

La interacción de los efectos tiempo de regeneración y estacionalidad fue estadísticamente significativa en la concentración de N, de P y en la relación N:P ($F= 13.336$, $p= 0.0001$; $F= 13.906$, $p < 0.0001$; $F= 12.376$, $p= 0.00289$; respectivamente).

Flujo de N y de P desde la vegetación al suelo asociados con la producción de hojarasca

El retorno anual de N al suelo asociado con la producción de hojarasca presentó diferencias significativas entre los bosques del estudio de acuerdo con la secuencia decreciente: BMaduro ~ BsTardío \geq BsTemprano ~ BsMedio (Cuadro 4). También el retorno anual de P fue diferente entre sitios y permitió identificar dos grupos; uno constituido por el BMaduro y el BsTardío presentando los flujos más altos y el otro compuesto por el BsTemprano y el BsMedio que corresponden a los flujos menores (Cuadro 4).

Los flujos mensuales de N y de P en los diferentes sitios de estudio mostraron, en general, un pulso marcado en noviembre y disminuyeron en la estación seca (febrero a mayo; Figuras 8 y 9) ($F= 15.4642$, $p < 0.0001$; $F= 10.6037$, $p < 0.0001$; flujo de N y flujo de P, respectivamente). En la estación de lluvias también se presentó un pulso en agosto, el cual fue de menor intensidad que el de noviembre. Los flujos máximos y mínimos correspondieron con los momentos de máxima y mínima producción de hojarasca. Por último, la estacionalidad de los flujos de N y de P en la hojarasca mostró interacción estadística con el tiempo de regeneración ($F= 13.2530$, $p < 0.0001$; $F= 13.7864$, $p < 0.0001$; respectivamente).

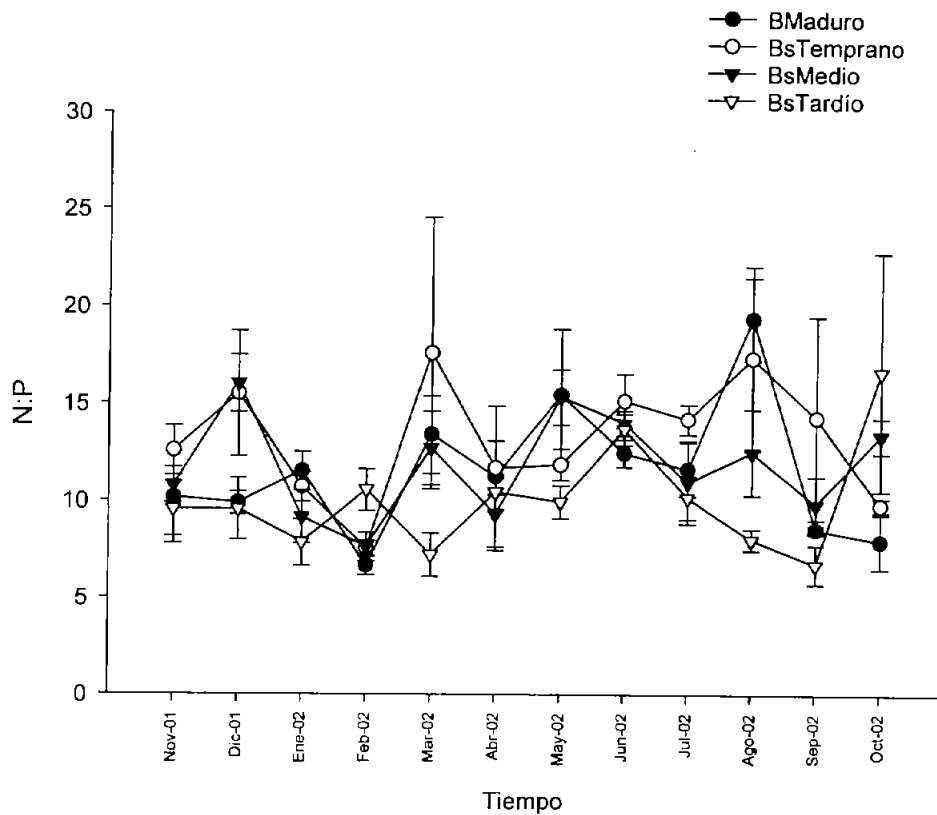


Figura 7. Relación N:P en la hojarasca en una cronosecuencia de regeneración de bosques tropicales secos en la Sierra de Huautla, Morelos. Los valores representan medias mensuales y se indica 1 e.e.

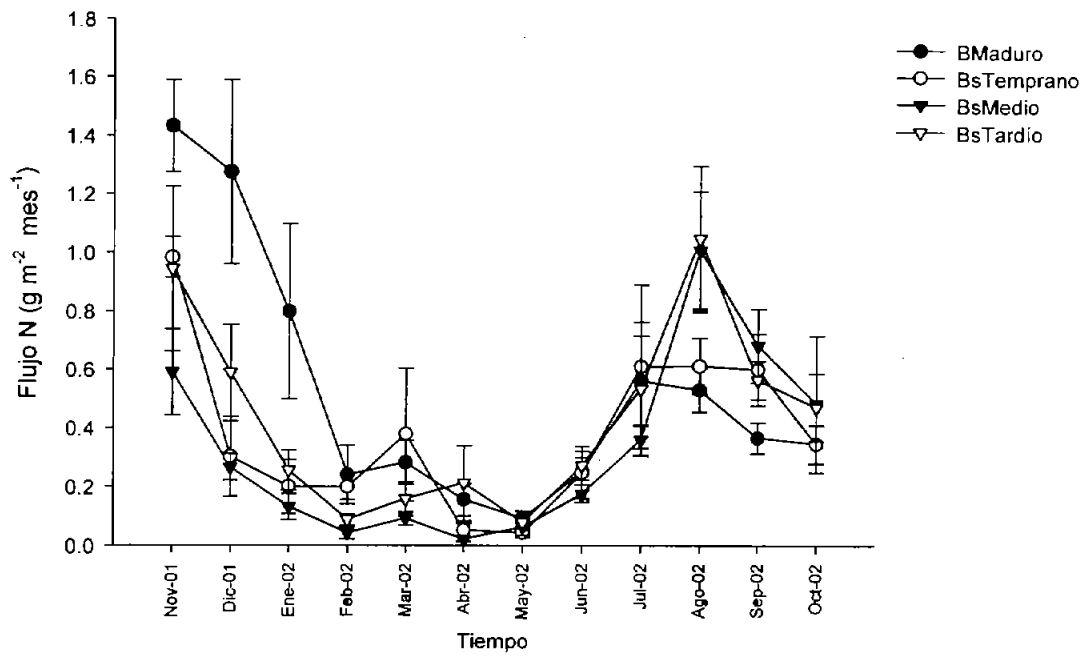


Figura 8. Flujo mensual de N en la hojarasca en una cronosecuencia de regeneración de bosques tropicales secos en la Sierra de Huautla, Morelos. Los valores representan medias mensuales y se indica 1 e.e.

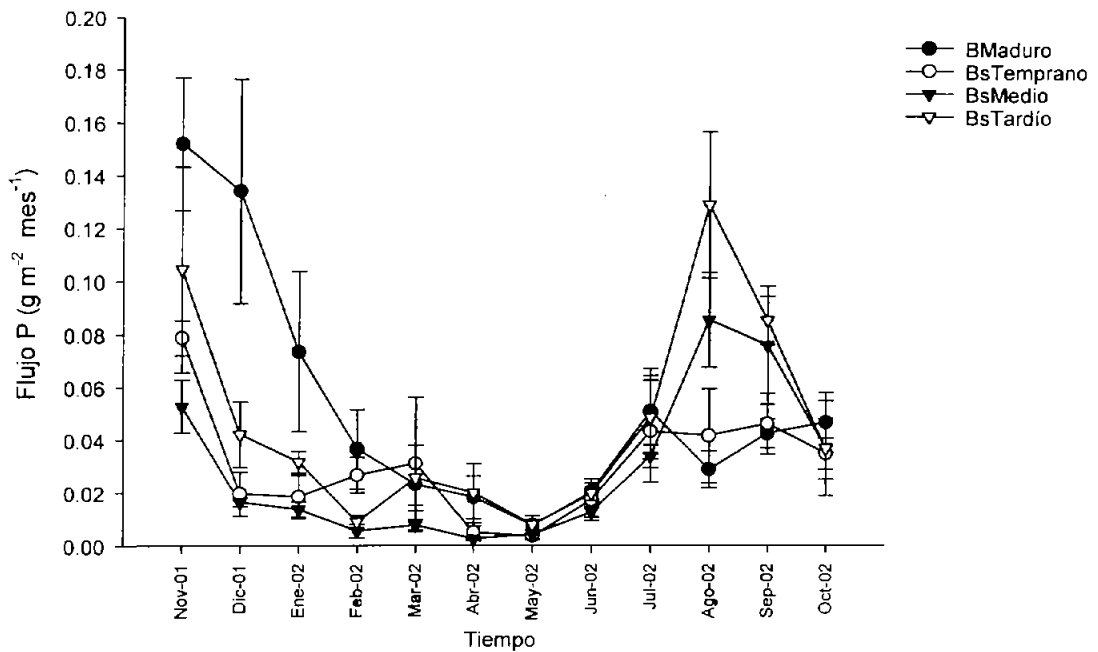


Figura 9. Flujo mensual de P en la hojarasca en una cronosecuencia de regeneración de bosques tropicales secos en la Sierra de Huautla, Morelos. Los valores representan medias mensuales y se indica 1 e.e.

MANTILLO

Masa de mantillo

La masa promedio del mantillo varió entre los bosques de estudio de manera significativa, pudiendo identificarse dos grupos: uno compuesto por los bosques sucesionales temprano y maduro y otro integrado por los sucesionales medio y tardío (Cuadro 5).

La variación estacional de la masa de mantillo en los bosques de Sierra de Huautla presentó una acumulación máxima en marzo (fin de la estación seca), seguida por diciembre (inicio de la estación seca), y fue mínima en los meses de junio y septiembre ($F= 38.242$, $p < 0.00001$; Figura 10). La interacción tiempo de regeneración por estacionalidad tuvo un efecto significativo sobre la acumulación de mantillo ($F= 1.7945$, $p=0.070379$).

Concentración de N y P en el mantillo

Si bien la concentración de N en el piso del bosque tendió a variar entre sitios siguiendo el orden decreciente: BsTemprano > BsTardío > BsMedio y BMaduro (Cuadro 5); este patrón no fue estadísticamente significativo. En cambio, la concentración de P en el mantillo mostró efecto significativo en relación con el tiempo de regeneración del bosque (Cuadro 5). El BsTardío presentó la concentración más alta de P respecto a los restantes bosques. Tampoco la relación N:P en el mantillo varió significativamente entre bosques (Cuadro 5).

La concentración de N en el piso de los bosques varió de forma significativa entre colectas ($F= 8.583$, $p= 0.002581$; Figura 11). El contenido de este nutriente en el mantillo permaneció alto en el periodo seco y en el inicio de lluvias; y disminuyó avanzada la época húmeda. En cambio, en el ciclo anual no se observó variación significativa en la concentración de P en el mantillo ($F=0.803$, $p= 0.516$; Figura 12). Finalmente, la relación N:P en el mantillo varió a lo largo del ciclo anual ($F= 3.125$, $p= 0.03289$), siendo mayor al inicio de la estación seca (colecta de diciembre) y menor en septiembre (Figura 13). La interacción tiempo de regeneración x estacionalidad en la concentración de N y de P en el mantillo también fue significativa ($F= 1.8670$, $p= 0.082731$; $F= 3.5878$, $p= 0.02030$; respectivamente), pero esta interacción no lo fue cuando se analizó el cociente N:P ($F=0.9330$, $p= 0.506656$).

Cuadro 5. Masa de mantillo, concentración de N, P y su masa en el piso (\pm e.e.) de bosques tropicales secos de la Sierra de Huautla, Morelos.

| Parámetro | Bosque | | | F | p | |
|--|------------------------|-----------------------|------------------------|------------------------|--------|-------------------|
| | Maduro | Sucesional temprano | Sucesional medio | | | Sucesional tardío |
| Masa de mantillo (g m^{-2}) | 826.027 \pm 45.467 a | 866.576 \pm 7.233 a | 666.441 \pm 64.873 b | 677.904 \pm 32.003 b | 2.9463 | 0.033737 |
| N en el mantillo (%) | 0.997 \pm 0.111 a | 1.129 \pm 0.117 a | 0.987 \pm 0.025 a | 1.041 \pm 0.100 a | 1.4054 | 0.293193 |
| P en el mantillo (%) | 0.081 \pm 0.015 b | 0.085 \pm 0.014 b | 0.089 \pm 0.009 b | 0.121 \pm 0.026 a | 2.4883 | 0.069731 |
| N:P | 14.183 \pm 3.092 a | 14.800 \pm 2.953 a | 12.775 \pm 3.533 a | 11.145 \pm 1.129 a | 0.5742 | 0.634371 |
| Masa de N en el mantillo (g m^{-2}) | 7.861 \pm 1.173 a | 9.796 \pm 0.588 a | 6.901 \pm 0.694 a | 7.404 \pm 0.677 a | 0.7855 | 0.507067 |
| Masa de P en el mantillo (g m^{-2}) | 0.627 \pm 0.118 a | 0.815 \pm 0.261 a | 0.552 \pm 0.087 a | 0.955 \pm 0.238 a | 1.4789 | 0.274038 |

En letras diferentes se indican diferencias significativas ($p < 0.10$) entre bosques.

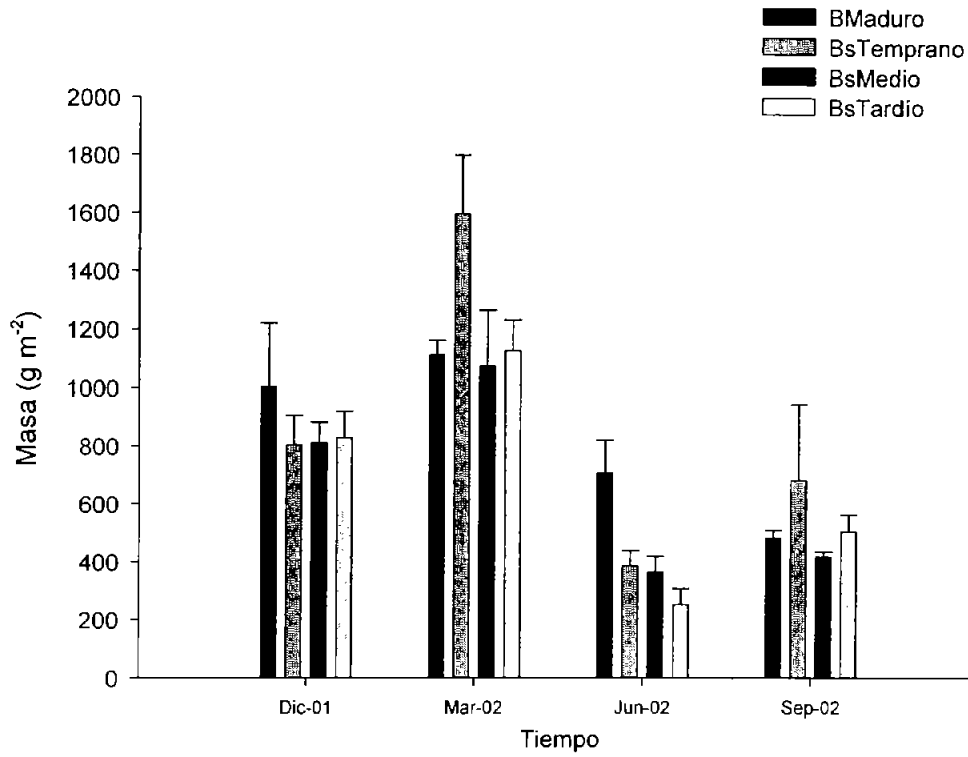


Figura 10. Masa de mantillo en una cronosecuencia de regeneración de bosques tropicales secos en la Sierra de Huautla, Morelos. Los valores representan medias y se indica 1 e.e.

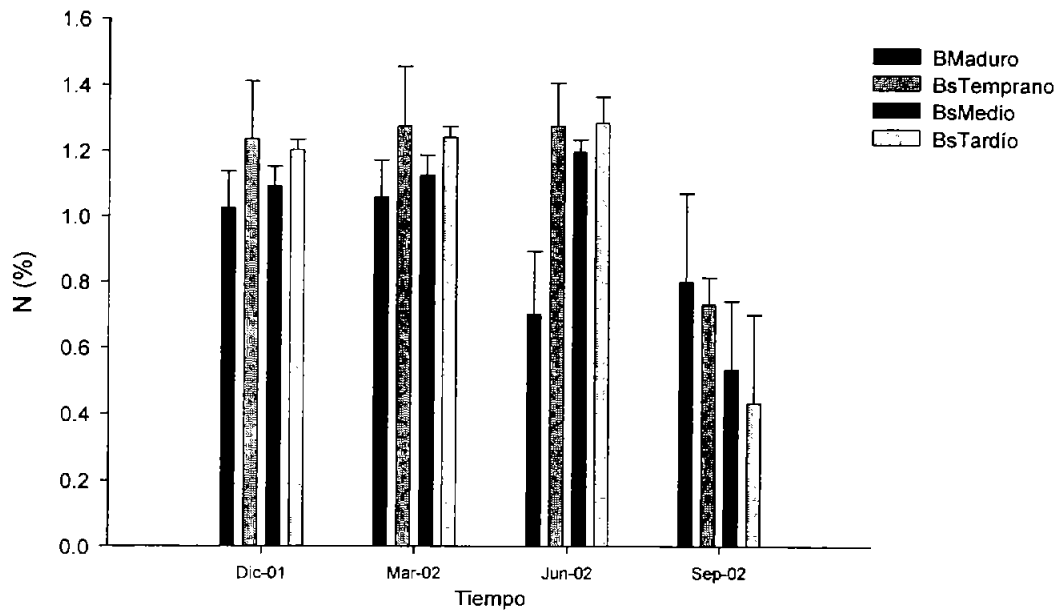


Figura 11. Concentración de N en el mantillo en una cronosecuencia de regeneración de bosques tropicales secos en la Sierra de Huautla, Morelos. Los valores representan medias y se indica 1 e.e.

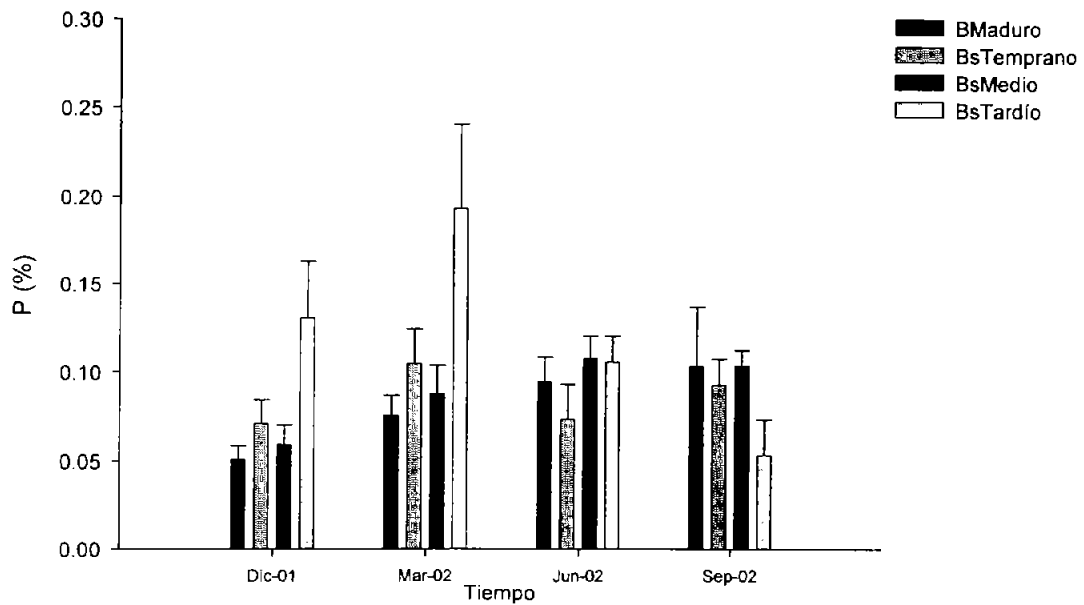


Figura 12. Concentración de P en el mantillo en una cronosecuencia de regeneración de bosques tropicales secos en la Sierra de Huautla, Morelos. Los valores representan medias y se indica 1 e.e.

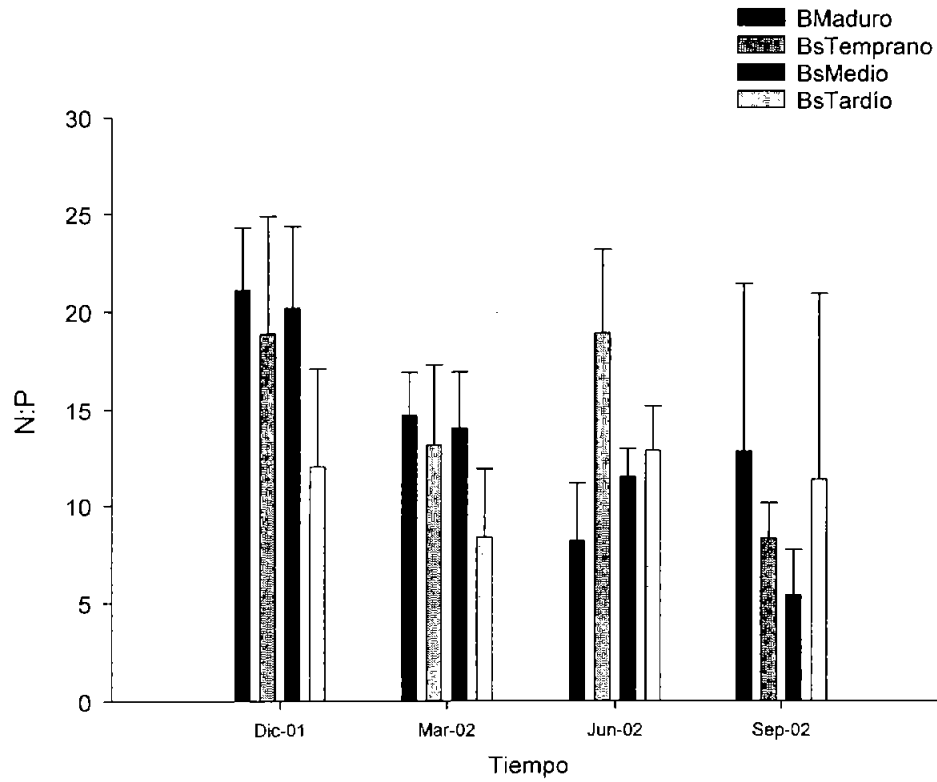


Figura 13. Relación N:P en el mantillo en una cronosecuencia de regeneración en la Sierra de Huautla, Morelos. Los valores representan medias y se indica 1 e.e.

Almacén de N y de P en el piso del bosque

Las masas de N y de P en el mantillo (g m^{-2}) no presentaron diferencias significativas entre sitios (Cuadro 5). Se observó, en cambio, una gran variación temporal durante el estudio (Figuras 14 y 15). Los almacenes de ambos nutrientes en el piso de los bosques fueron mayores en la estación seca y menores en la de lluvias ($F= 24.318$, $p= 0.000022$; y $F= 6.055$ y $p= 0.009429$, para el N y el P, respectivamente). La masa de N en el piso del bosque varió entre colectas con respecto al tiempo de regeneración ($F= 1.8929$, $p= 0.078271$) tal como sucedió con la masa de P ($F= 3.2751$, $p= 0.0393$).

TIEMPOS DE RESIDENCIA

Tiempo de residencia de la materia orgánica y de los nutrientes en el piso del bosque

Los tiempos de residencia de la materia orgánica (TRMO) en el piso de los bosques del estudio no variaron de forma significativa entre sitios (Cuadro 6). Sin embargo, resulta interesante señalar que existió la tendencia a que disminuyeran a medida que avanza la regeneración. En consecuencia, el renuevo (i.e., la inversa del tiempo de residencia) del N aumentó con el tiempo de regeneración y el del P también, aunque las diferencias fueron significativas solo en el caso del N (Cuadro 6). Finalmente, los tiempos de residencia (TR) de los nutrientes en el piso de los bosques tendieron a ser mayores que los correspondientes a la materia orgánica. El TR del N y el del P fueron muy similares entre bosques.

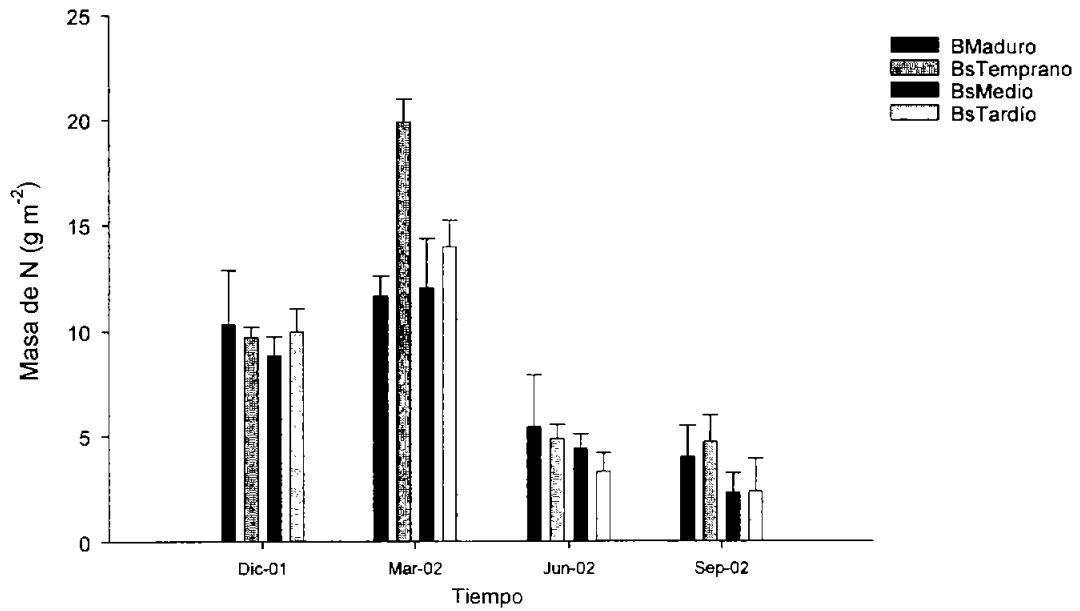


Figura 14. Masa de N en el mantillo en una cronosecuencia de regeneración de bosques tropicales secos en la Sierra de Huautla, Morelos. Los valores representan medias y se indica 1 e.e.

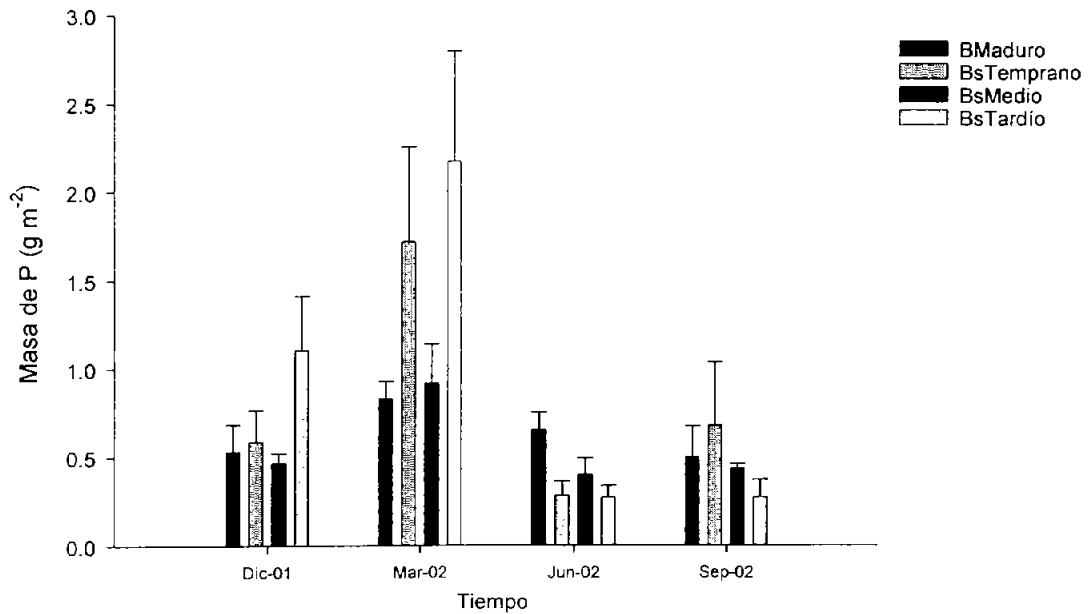


Figura 15. Masa de P en el mantillo en una cronosecuencia de regeneración de bosques tropicales secos en la Sierra de Huautla, Morelos. Los valores representan medias y se indica 1 e.e.

Cuadro 6. Tiempo de residencia de la materia orgánica (MO), del N y del P (\pm e e) en el piso de bosques tropicales secos de la Sierra de Huautla, Morelos.

| Parámetro | Bosque | | | F | p | |
|-----------------------------|-----------------|---------------------|------------------|------------------|--------|-------------------|
| | Maduro | Sucesional temprano | Sucesional medio | | | Sucesional tardío |
| Tiempo residencia MO (años) | 2.1 \pm 0.3 a | 3.0 \pm 0.6 a | 2.4 \pm 0.1 a | 2.0 \pm 0.2 a | 2.2467 | 0.139948 |
| Tiempo residencia N (años) | 1.3 \pm 0.3 c | 2.2 \pm 0.3 a | 1.7 \pm 0.1 b | 1.5 \pm 0.2 bc | 2.7738 | 0.091456 |
| Tiempo residencia P (años) | 1.0 \pm 0.2 a | 2.2 \pm 0.8 a | 1.6 \pm 0.3 a | 1.7 \pm 0.3 a | 2.4529 | 0.118097 |

En letras diferentes se indican diferencias significativas ($p < 0.10$) entre bosques.

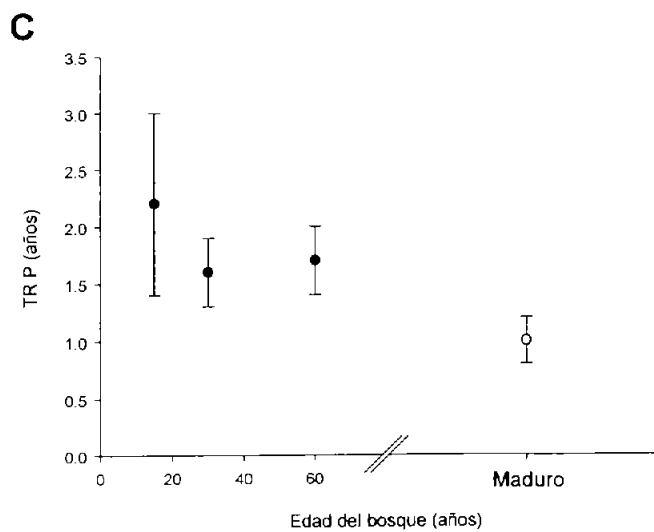
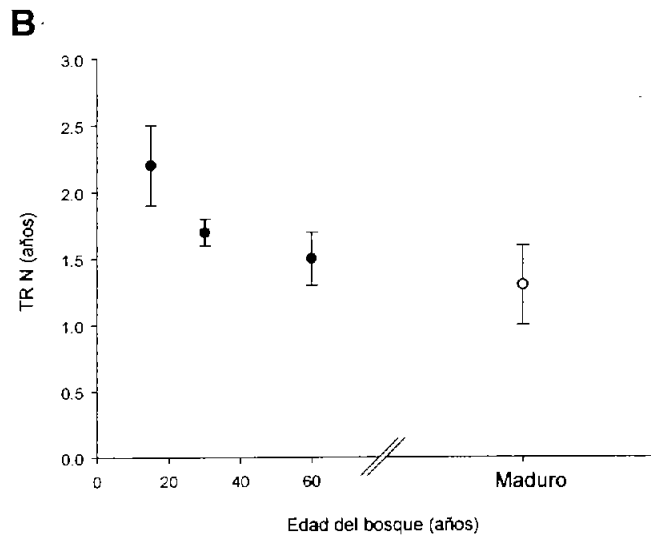
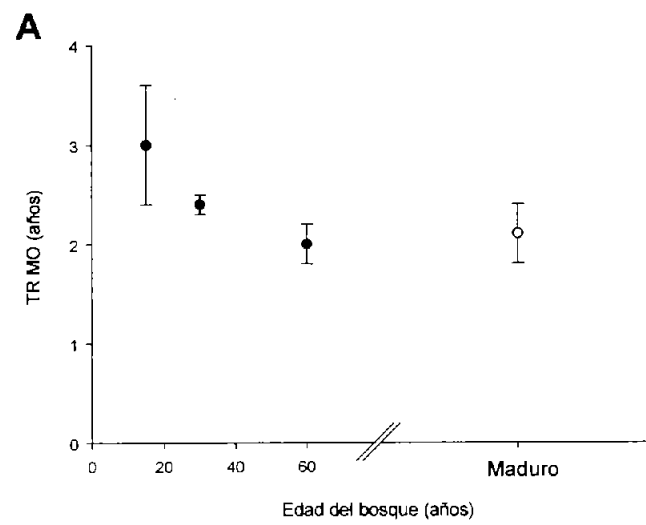


Figura 16. Tiempos de residencia (TR) en el piso del bosque de la materia orgánica (MO), del N y del P en una cronosecuencia de regeneración de bosques tropicales secos en la Sierra de Huautla, Morelos (A) TR de la MO, (B) TR del N, (C) TR del P. Los valores representan medias y las barras indican ± 1 e.e.

HOJARASCA

El intervalo de variación en la producción de hojarasca en los sitios de estudio osciló entre 281 y 340 g m⁻² año⁻¹ en los bosques sucesionales y fue de 417 g m⁻² año⁻¹ en el BMaduro. De forma general, esta producción se sitúa entre los valores bajos e intermedios reportados en la literatura mundial (intervalo de 250 - 1420 g m⁻² año⁻¹; Jung 1969, Lugo *et al.* 1978, Lambert *et al.* 1980, Martínez-Yrizar 1980, 1992a, 1995; Vitousek 1984, Lugo y Murphy 1986, Martínez Yrizar y Sarukhán 1990, Patiño 1990, Singh y Singh 1991, Whigham *et al.* 1991, Singh 1992, Jaramillo y Sanford 1995, Wieder y Wright 1995, Campo 2003, Read y Lawrence 2003) para BTS (Cuadro 8), siendo similar a la correspondiente a aquellos bosques donde la precipitación anual es menor de 1000 mm. La baja producción de hojarasca en los bosques de la Sierra de Huautla y de otros bosques en el mundo que se encuentran en regiones con baja precipitación concuerda con la relación planteada por Martínez-Yrizar (1995), quien estableció que la producción de hojarasca en BTS está limitada principalmente por la disponibilidad de agua. Los datos de precipitación del año 2001 y 2002 se acercan a los promedios anuales típicos obtenidos en la serie histórica de precipitación en la zona (CNA 2004).

El contenido de N en la hojarasca en los BTS de la Sierra de Huautla se situó dentro del intervalo de 1.5 - 1.7% en los bosques sucesionales, y fue de 1.6% en el bosque maduro (Cuadro 4). Estos valores se ubican entre los límites altos reportados por Vitousek (1984), quien analizó un compendio de trabajos sobre los nutrientes en la hojarasca de bosques tropicales del mundo; El intervalo encontrado va de 0.5 a 1.9%. En relación a otros trabajos sobre concentración de N en la hojarasca de BTS (Lambert *et al.* 1980, Pandey *et al.* 1980, Lugo y Murphy 1986, Singh 1992, Read y Lawrence 2003), los bosques de la Sierra de Huautla presentan valores altos y dentro del intervalo reportado para otras cronosecuencias de vegetación secundaria (Valencia 2004).

En los bosques de la Sierra de Huautla la concentración de P en la hojarasca varió en un intervalo entre 0.14 - 0.17% en los bosques sucesionales y fue de 0.15% en el BMaduro. El intervalo del contenido de P en la hojarasca de bosques tropicales según el estudio realizado por Vitousek (1984) es de 0.01 - 0.15%. Así, los resultados de este estudio mostraron, como en el caso del N, grandes concentraciones de P en el tejido senescente del área tropical de México. Los resultados del estudio son similares con los reportados para BTS mexicanos (Esteban *et al.* en Jaramillo y Sanford 1995, Campo *et al.* 2001, Campo 2003, Valencia 2004), y para BTS en la India (Pandey *et al.* 1980). En general, la hojarasca de los bosques de Sierra de Huautla se sitúa entre

los intervalos altos de concentración de N y de P en BTS del mundo (ver Cuadro 8), y por lo tanto son, en términos relativos con sus iguales, bosques con muy baja eficiencia de uso de estos nutrientes (*sensu* Vitousek 1982).

Las relaciones N:P en la hojarasca de los bosques de la Sierra de Huautla oscilaron entre 10.5 – 13.2 en los bosques sucesionales y fueron de 11.5 en el BMaduro. Los resultados del estudio se sitúan entre los valores más bajos dentro de los datos reportados en la literatura mundial para BTS (Lambert *et al.* 1980, Lugo y Murphy 1986, Esteban en Jaramillo y Sanford 1995). Los resultados del presente estudio mostraron similitud con los de un BTS sucesional de 10 años en Yucatán (N:P=11; Read y Lawrence 2003) y con los de BTS en la India (N:P=13; Pandey *et al.* 1980) (ver Cuadro 8). Por otro lado, los cocientes N:P del presente estudio no fueron tan altos como los correspondientes a sitios infértiles con bosques tropicales húmedos (intervalo 28 - 53; Vitousek 1984). Cabe mencionar que la mayoría de los cocientes N:P utilizados para comparar los resultados de los bosques de la Sierra de Huautla fueron calculados en este estudio, utilizando los promedios de la concentración anual de nutrientes en la hojarasca. En cambio, los resultados del presente análisis fueron calculados tomando en cuenta el conjunto de todas las muestras en cada bosque. Si se utilizaran los promedios de concentración para realizar el cálculo de N:P, la variación sería poca y los resultados serían algo menores (intervalo 9.4 - 12 en los bosques sucesionales y 10.5 en el bosque maduro).

Los flujos anuales de N asociados a la producción de hojarasca se ubicaron entre 3.9 y 5.2 g m⁻² año⁻¹ en los bosques sucesionales de Morelos mientras que el maduro mostró un flujo anual de 6.3 g m⁻² año⁻¹. Estos resultados de la circulación de N en la hojarasca son similares a los reportados por Lugo y Murphy (1986) en un BTS de Puerto Rico y se ubican en el límite inferior de los reportados por Read y Lawrence (2003) para otros BTS secundarios (ver Cuadro 8).

Los resultados del presente estudio permitieron determinar que los flujos de P en la hojarasca variaron entre 0.35 y 0.56 g m⁻² año⁻¹ en los bosques sucesionales, mientras que fue de 0.63 g m⁻² año⁻¹ en su contraparte madura. Los datos de circulación aérea de P en la Sierra de Huautla son similares a los referidos para BTS no perturbados (Campo *et al.* 2001) y secundarios (Read y Lawrence 2003) de México.

Los flujos de nutrientes (de N y de P) desde la hojarasca al suelo en los bosques de la Sierra de Huautla, no se ubicaron entre los más altos para BTS en el mundo. Si bien las concentraciones de N y P en este compartimiento fueron altas, la producción de hojarasca (que se situó entre los intervalos bajos de producción para BTS con similar precipitación) determinó que los flujos desde el compartimiento aéreo al piso fueran menores que en otros BTS (ver Lambert *et al.* 1980, Amason y Lambert 1982, Singh 1992, Read y Lawrence 2003; Cuadro 8).

Cuadro 8. Producción anual, concentración y flujos de N y de P en la hojarasca de bosques tropicales secos.

| Lugar | precipitación | Hojarasca masa (gm ² año ⁻¹) | N (%) | P (%) | N:P | N (gm ² año ⁻¹) | P (gm ² año ⁻¹) | Referencia |
|-----------------------------|---------------|---|----------|----------|-----|---|---|---------------------------------|
| Bosques maduros | | | | | | | | |
| Bambey, Senegal | 500 | 1190 | | | | | | Jung 1969 |
| Chamela, México | 679 | 389.17 | | | | | | Campo et al. 2000 |
| Chamela, México | 679 | 339 | | 0.11 | | | 0.388 | Campo et al. 2001 |
| Chamela, México | 707 | 420 | | | | | | Ceballos 1989 |
| Chamela, México | 707 | 690 | | | | | | Ceballos 1989 |
| Chamela, México | 707 | 430 | | | | | | Martinez-Yrizar 1980 |
| Chamela, México | 707 | 640 | | | | | | Martinez-Yrizar 1980 |
| Chamela, México | 707 | 370 | | | | | | Patño 1990 |
| Chamela, México | 707 | 350 | | | | | | Martinez-Yrizar et al. 1992 |
| Chamela, México | 707 | 360 | | | | | | Martinez-Yrizar et al. 1992 |
| Chamela, México | 707 | 420 | | | | | | Martinez-Yrizar et al. 1992 |
| Chamela, México | 707 | 460 | | | | | | Martinez-Yrizar et al. 1992 |
| Chamela, México | 707 | 490 | | | | | | Martinez-Yrizar et al. 1992 |
| Chamela, México Sitio alto | 707 | 306.3 | | 0.08 | | | 0.215 | Campo 2003 |
| Chamela, México Sitio medio | 707 | 287.9 | | 0.09 | | | 0.207 | Campo 2003 |
| Chamela, México Sitio bajo | 707 | 434.3 | | 0.13 | | | 0.579 | Campo 2003 |
| Chamela, México | 707 | 375 | | | | | | Campo 2001 |
| Chamela, México | 707 | 339 | | | | | | Miz Yrizar 1995 |
| Chamela, México | 748 | 400 | | | | | | Martinez-Yrizar y Sarukhan 1990 |
| Chamela, México Hill | 748 | 660 | | | | | | Martinez-Yrizar y Sarukhan 1990 |
| Chamela, México Vall | 821 | 578 | | | | | | Singh y Singh 1991 a,b |
| India | 826 | 489 | | | | | | Jaramillo y Santoford 1995 |
| México | 860 | 290 | | | | | | Lugo et al. 1978 |
| Guánica, Puerto Rico | 860 | 480 | | | | | | Lugo y Murphy 1986 |
| Guánica, Puerto Rico | 860 | 480 | | | | | | Lugo y Murphy 1986 |
| Puerto Rico | 930 | 250 | | | | | | Lugo et al 1979 en Vitou84 |
| Puerto Rico | 860 | 430 | | | | | | Lugo y Murphy 1986 |
| Foliar | 860 | 480 | 1.01 | 0.019 | 62 | 4.4 | 0.79 | Lugo y Murphy 1986 |
| Total | 860 | 300-1000 | 1.34 | 0.03 | 61 | 4.8 | 0.80 | Lugo y Murphy 1986 |
| Global | 860 | | | | | | | Lugo y Murphy 1986 |

Cuadro 8. Continuación

| Lugar | precipitación | Hojarasca masa ($\text{gm}^{-2}\text{año}^{-1}$) | N (%) | P (%) | N:P | N ($\text{gm}^{-2}\text{año}^{-1}$) | P ($\text{gm}^{-2}\text{año}^{-1}$) | Referencia |
|------------------------|---------------|--|-------|--------|-----|--|--|---------------------------------------|
| Bosques maduros | | | | | | | | |
| Yucatán (60 años) | | | | | | | | |
| Yucatán, México | 1100 | 422 | 1.66 | 0.108 | 18 | | | Valencia 2004 |
| Ibadan, Nigeria | 1200 | 560 | | | | | | Whigham et al. 1991 |
| Barro Colorado, Panamá | | | | | | | | Madge 1965 |
| Hojarasca total | 1239 | 1016- | | | | | | Wieder y Wright 1995 |
| Total | 1239 | 1420 | | | | | | Wieder y Wright 1995 |
| Calabozo, Venezuela | 1330 | 820 | | | | | | en Vitousek 1984 |
| Venezuela+ | 1330 | 830 | | | | | | Medina y Zelwer 1972 en Vitousek 1984 |
| Indian Church, Belice | 1480 | 1260 | | | | | | Lambert et al. 1980 |
| Belice | | | | | | | | |
| Total | 1480 | 1260 | 1.20 | 0.070 | 17 | 15.6 | 0.92 | Lambert et al. 1980 |
| Palo Verde, Costa Rica | 1500 | 820 | | | | | | en Vitousek 1984 |
| Sri Lanka | | 460 | | | | | | Hladik (en Hladik 1978) |
| Sri Lanka | | 390 | | | | | | Hladik (en Hladik 1978) |
| India total | | 488-671 | | | | | | Singh 1992 |
| Varanasi, India | | 770 | | | | | | Misra 1972 |
| México | | | | | | | | |
| Foliar | | 231 | 2.26 | 0.108 | 21 | | | Esteban (en Jaramillo y Sanford 1995) |
| Fina | | 258 | 2.47 | 0.132 | 19 | | | Esteban (en Jaramillo y Sanford 1995) |
| India | | | | | | | | |
| Total | | | 1.12* | 0.070* | 16● | 6.03 | 0.36 | Singh 1992 |
| Total | | | | | | 6.96 | 0.43 | Singh 1992 |
| Total | | | | | | 5.16 | 0.31 | Singh 1992 |
| India | | | 1.58□ | 0.12□ | 13● | 7.80-8.30 | 0.60-0.65 | Pandey 1980 |
| Centroamérica | | | | | | 4.29-15.6 | | Arnason y Lambert 1982 |
| Yucatán | | | | | | | | |
| El Refugio Maduro | 890 | | 1.09 | 0.047 | 23● | 136.76 | 5.88 | Read y Lawrence 2003 |
| Nicolás B. Maduro | 1150 | | 1.20 | 0.039 | 31● | 127.59 | 4.32 | Read y Lawrence 2003 |
| Arroyo Negro Maduro | 1400 | | 1.06 | 0.059 | 18● | 204.32 | 14.45 | Read y Lawrence 2003 |

Cuadro 8. Continuación

| Lugar | precipitación | Hojarasca masa (gm ⁻² año ⁻¹) | N (%) | P (%) | N:P | N (gm ⁻² año ⁻¹) | P (gm ⁻² año ⁻¹) | Referencia |
|-----------------------------|---------------|--|----------|----------|-----|--|--|----------------------|
| Bosques sucesionales | | | | | | | | |
| Yucatán | | | | | | | | |
| El Refugio Secundario | 890 | | 1.08 | 0.045 | 24● | 101.95 | 5.27 | Read y Lawrence 2003 |
| El Refugio 10 años | 890 | | | | | 133.26 | 4.91 | Read y Lawrence 2003 |
| El Refugio 12 años | 890 | | | | | 148.92 | 6.75 | Read y Lawrence 2003 |
| Nicolás Bravo 16 años | 1150 | | | | | 112.00 | 3.71 | Read y Lawrence 2003 |
| Nicolás B. Secundario | 1150 | | 1.10 | 0.046 | 24● | 93.00 | 8.82 | Read y Lawrence 2003 |
| Arroyo Negro 15 años | 1400 | | | | | 90.33 | 5.58 | Read y Lawrence 2003 |
| Arroyo Negro 18 años | 1400 | | | | | | | Read y Lawrence 2003 |
| Arroyo Negro Secundario | 1400 | | 1.07 | 0.094 | 11● | | | Read y Lawrence 2003 |
| Yucatán 10 años | | | 1.46 | 0.066 | 30 | | | Valencia 2004 |
| Cunú-Una, Brasil | | | 1.17 | | | 84.8 | | Smith et al. 1998 |

* Los valores de concentración (%) de Singh (1992) están basados en el componente foliar de la hojarasca

+ Parches de bosque decido

□ Valores calculados en base a los rangos reportados

● Relaciones N:P calculadas con los promedios reportados

Efecto del tiempo de regeneración sobre la producción de hojarasca y los flujos de N y P al suelo

Los bosques tropicales secundarios acumulan biomasa en tasas altas (Ewel 1980), son sistemas de crecimiento rápido y sus tasas de PPN exceden a las de bosques primarios en un factor de 2 (Brown y Lugo 1990). En este marco de referencia, los resultados del estudio estuvieron en discordancia, al revelar una producción de hojarasca mayor en los bosques sucesionales que en la vegetación madura. La producción de hojarasca en los BTS de la Sierra de Huautla mostró incremento en relación al tiempo de regeneración, la menor producción fue observada en los bosques sucesionales más jóvenes, en tanto que el BsTardío y el BMaduro presentaron mayor producción. Mientras que Brown y Lugo (1990) postularon que las tasas de producción de hojarasca se reestablecen de forma relativamente rápida durante la sucesión. No obstante, otros estudios han descrito que la producción de biomasa aérea en general muestra un patrón asintótico con el tiempo (Guariguata y Ostertag 2001). Los resultados de nuestro estudio en la Sierra de Huautla parecen ser consistentes con lo indicado por Guariguata y Ostertag (2001), este patrón podría deberse a los efectos comprobados del clima y de la historia de uso sobre los procesos biogeoquímicos durante la sucesión, tal como lo han sugerido Silver *et al.* (2000).

La información que existe sobre la producción de hojarasca en BTS en cronosecuencias de regeneración es limitada y a pesar de los trabajos que han explorado los efectos del desarrollo sucesional (Ewel 1976, Brown y Lugo 1990, Silver *et al.* 2000, Guariguata y Ostertag 2001, Lawrence y Foster 2002, Read y Lawrence 2003). No está claro aún cómo y en qué lapsos, la sucesión ecológica lleva a los bosques a recuperar las características funcionales de los ecosistemas no perturbados de BTS. Los resultados obtenidos en la Sierra de Huautla plantean una recuperación en la producción de hojarasca con el tiempo de regeneración. Los datos reflejan que el BsTardío, después de alrededor de 60 años, está próximo a alcanzar los niveles de producción de hojarasca de su contraparte madura.

Read y Lawrence (2003) no encontraron diferencias en la concentración de N en la hojarasca en una cronosecuencia de regeneración en BTS en Yucatán, México. Si bien en la Sierra de Huautla la concentración de N en la hojarasca producida en el BsTardío fue similar a la correspondiente en el BMaduro, los contenidos del nutriente en estos tejidos senescentes fueron mayores en el BsTemprano. Las diferencias entre bosques en el presente estudio podrían estar relacionados con cambios en el valor de importancia de las leguminosas durante la sucesión, el cual es mayor al comienzo de la regeneración (Cárdenas 2004).

Se ha reportado que la concentración de P en la hojarasca de BTS secundarios disminuye con la edad del bosque (Read y Lawrence 2003). Sin embargo, en los bosques de la Sierra de Hautla se observó un efecto contrario, i.e. los bosques de mayor edad presentaron mayor contenido del nutriente. Nuestros resultados concuerdan con los obtenidos en las hojas y en la hojarasca de otros BTS secundarios de Yucatán (Campo y Dirzo 2003, Valencia 2004) y sugieren la acumulación del nutriente en los tejidos foliares con el tiempo de regeneración, como lo han planteado Campo y Dirzo (2003). Ello es consistente con el planteamiento de que los bosques secundarios jóvenes tienden a producir biomasa en cantidad, mientras que en los bosques de mayor edad y maduros, la producción está dirigida hacia la calidad química de la producción (Odum 1972). Finalmente, las diferencias observadas en la producción y composición química de la hojarasca pueden ocurrir como resultado de cambios en la productividad de las plantas y en la composición de especies (Aerts 1997), como se indicó anteriormente.

La relación N:P mostró diferencias significativas en relación con el tiempo de regeneración. Los cocientes en la hojarasca de los bosques sucesionales tardío y maduro son iguales, sugiriendo una importante recuperación en este balance estequiométrico del bosque tardío después de alrededor de 60 años de desarrollo sucesional. De forma general, a medida que avanza la sucesión, la relación N:P de la hojarasca va disminuyendo sugiriendo la tendencia a aumentar la circulación de P con el incremento de edad del bosque.

Los flujos de ambos nutrientes (N y P) desde la vegetación al suelo registraron el mismo efecto con el tiempo de regeneración. Los flujos aumentaron con el tiempo de regeneración, de modo que el BsTardío presentó gran similitud en el flujo de ambos nutrientes con el BMaduro. Lawrence y Foster (2002) y Read y Lawrence (2003) encontraron diferencias en la circulación del N con respecto a la del P (i.e., la evidencia incluyó mayor reabsorción de P de la hojarasca, una fuerte respuesta de la concentración de P, pero no de la de N, al gradiente de precipitación, y un aumento en la eficiencia de uso de P con el aumento en la edad del lote). En comparación con la cronosecuencia estudiada por Read y Lawrence (2003) donde se analizaron bosques sucesionales de entre 2 a 25 años de edad, el presente estudio analizó una cronosecuencia que comprendía bosques en etapas más avanzadas de regeneración y en intervalos más grandes. En los estadios tempranos de regeneración no se encontró un patrón definido en relación a la dinámica de nutrientes, así, el BsMedio con frecuencia mostró datos anómalos o que no corresponden a un efecto de gradiente. Las posibles diferencias en composición de especies de la comunidad no pueden ser descartadas completamente como un factor potencial que contribuye a generar diferencias en la circulación de nutrientes entre sitios, como ha sido referido en BTS de Yucatán (Read y Lawrence 2003).

Efecto de la estacionalidad sobre la producción de hojarasca y los flujos de N y P al suelo

La producción de hojarasca en los bosques de la Sierra de Huautla probó ser un proceso marcadamente estacional. Las observaciones en campo permitieron comprobar que el patrón estacional en la fenología foliar de estos bosques mostró, en general, que el surgimiento de las hojas ocurre al inicio de la estación lluviosa (mayo-junio) y al inicio de la estación seca (octubre-noviembre) comienza la caída de hojas senescentes. Esta caída de los tejidos senescentes no fue igual en todos los bosques. La producción de hojarasca en la estación seca representó entre 33 - 49% de la producción anual en los bosques sucesionales, siendo el resto de la producción (50 - 67%) acumulada durante la estación lluviosa. Por el contrario, la producción durante la estación seca en el bosque maduro fue de 69%, mientras que en la estación lluviosa solo se produjo 31% de la hojarasca anual. Así, mientras que en el maduro la producción anual de hojarasca estuvo concentrada en la estación seca (más de las 2/3 partes del total), en la misma estación se registró solo 1/3 de la producción anual del bosque medio. Es interesante resaltar que en el BsTardío la producción de hojarasca fue prácticamente igual durante secas (49%) que durante lluvias (51%). Las diferencias temporales en los ciclos de producción de hojarasca entre bosques sugieren que los mecanismos de circulación de materia orgánica en los BTS de la Sierra de Huautla cambian con la perturbación y con la edad del bosque.

En el intento por reconstruir el esquema estacional de la producción de hojarasca durante un ciclo anual, se registró para el BMaduro una producción mensual de hojarasca tan alta en noviembre y diciembre del 2001 que no es consistente con los valores que se presentaron en octubre de 2002, considerablemente más bajos. Los valores altos de noviembre y diciembre del año 2001 fueron resultado de la mayor participación de materiales leñosos en la hojarasca respecto a la correspondiente al mes de octubre del año siguiente (la producción de hojarasca en los bosques sucesionales durante noviembre 2001 varió en un intervalo entre 44.56 y 69.07 g m⁻² y entre 26.03 y 38.63 g m⁻² en el mes de octubre 2002, mientras que la correspondiente al BMaduro fue de 101.44 g m⁻² en noviembre 2001 y de 29.30 g m⁻² en octubre 2002). Otro factor que parece haber contribuido en la disparidad de la producción entre estos periodos es la diferencia en precipitación durante 2001 y 2002. En 2002 la precipitación mensual en septiembre y octubre fue aproximadamente el doble que la correspondiente al mismo periodo del año anterior, y la estación de lluvias fue más prolongada (en 2002 se extendió hasta diciembre y en 2001 hasta octubre; Figura 2). Esto pudo ocasionar que la senescencia de las hojas durante 2002 se demorara respecto al año anterior.

La afirmación de Read y Lawrence (2003), que los bosques más viejos tienden a experimentar cambios estacionales en la concentración de nutrientes que son proporcionalmente

mayores que en los bosques más jóvenes, no se vio representada en los resultados de este estudio. La variación entre meses en la concentración de P en la hojarasca en los bosques sucesionales fue mayor que en el BMaduro (Figura 6), la de N varió tanto en los bosques sucesional tardío y en el maduro como en los bosques sucesionales más tempranos (Figura 5). Ambos nutrientes registraron sus valores mínimos en los primeros meses de la estación seca (octubre-diciembre), sugiriendo una importante retranslocación de nutrientes durante el inicio de la estación seca, como ha sido señalado por diferentes autores (Chapin 1980, Aerts y Chapin 2000, Read y Lawrence 2003). Evidencias directas de esta reabsorción de N y P previamente a la caída de los tejidos foliares en la Sierra de Huautla han sido obtenidas por Cárdenas (2004) en un análisis sobre el ciclo foliar de *Lysiloma microphyllum* en el bosque maduro y en los bosques sucesionales de este estudio, con valores de reabsorción de N y P entre 40 y 50%). En cambio, la máxima concentración de ambos nutrientes no fue coincidente. Al comienzo de la estación de lluvias (junio) la concentración de N fue máxima, mientras que la de P se alcanzó hasta septiembre. Estos picos en la concentración de nutrientes en la hojarasca parecen reflejar las diferencias temporales entre ambos elementos encontrados en las hojas, ya que coinciden con los reportes de contenidos máximos para N y P en *L. microphyllum* (Cárdenas 2004), *Acacia cochliacantha* e *Ipomoea arborescens* (Jara 2004) en la zona.

Los flujos de N y de P desde el dosel al suelo asociados a la hojarasca mostraron patrones estacionales muy similares entre sí (ver Figuras 8 y 9). Si bien ocurrió una gran circulación de N y de P al término de la estación de lluvias e inicio de la estación seca en todos los bosques, los flujos más grandes observados en los bosques sucesionales no fueron siempre en este periodo. Fue en el mes de agosto cuando los bosques sucesionales medio y tardío presentaron su máxima circulación de N y de P, mientras que en el bosque maduro y en el temprano los flujos máximos de ambos nutrientes se registraron en noviembre. Los contrastes entre ambos conjuntos de bosques indican cambios en la circulación de nutrientes de los BTS que no siguen un patrón temporal claro con la edad de la vegetación.

MANTILLO

La masa del mantillo en los BTS de la Sierra de Huautla varió entre 666 y 867 g m⁻² en el piso de los bosques sucesionales y fue de 826 g m⁻² en el piso del BMaduro. Estos valores se encuentran dentro del promedio de los reportados en el mundo para BTS (intervalo de 200 - 1430 g m⁻²; Singh 1969, Lugo *et al.* 1978, Lambert *et al.* 1980, Martínez Yrizar 1980, Lugo y Murphy 1986, Patiño 1990, Jaramillo y Sanford 1995); son similares a los reportados en BTS en Jalisco (Patiño 1990,

Campo *et al.* 2000), en Butea, India (Misra 1972, Singh 1975), y Curuá-Una, Brasil (Smith *et al.* 1998) y son mayores que los reportados por Campo (2003) para un BTS no perturbado en Jalisco (Cuadro 9).

La concentración de N en el mantillo de los BTS de la Sierra de Huautla varió entre 0.99 y 1.13% para los bosques sucesionales y fue de 0.90% en el piso del maduro. La concentración de P en el mantillo de los BTS sucesionales de la Sierra de Huautla varió entre 0.08 y 0.12%, mientras que fue de 0.08% en el BMaduro. Ambos conjuntos de valores se encuentran en el cuarto inferior del intervalo reportado en la literatura mundial para BTS (intervalo para el N: 0.63 – 2.29% e intervalo para el P: 0.01 – 0.39% para el P; ver Cuadro 9). La relación N:P en el mantillo varió entre 11.1 – 14.8 en los bosques sucesionales, mientras que fue de 14.2 en el BMaduro. Estos valores se encuentran dentro de los valores intermedios de los cocientes N:P registrados en BTS del mundo (Cuadro 9). Como en el caso de la hojarasca, las relaciones N:P que se usaron como referencia en la comparación fueron calculadas en el presente estudio con base en los promedios de concentración en el mantillo, mientras que la relación N:P del mantillo de los bosques de la Sierra de Huautla fueron calculados utilizando las concentraciones de todas las muestras.

El almacén de N en el piso de los bosques sucesionales varió entre 6.9 y 9.8 g m⁻², mientras que en el maduro fue de 7.9 g m⁻². Estos valores, al ser comparados con la información para BTS en el mundo se ubican entre los valores intermedios reportados (intervalo 4.6–16.5 g m⁻²; Cuadro 9). El almacén de P en el mantillo de los bosques sucesionales varió en un intervalo entre 0.55 y 0.95 g m⁻², mientras que en el maduro fue de 0.63 g m⁻². Estos resultados se ubican entre los intervalos medio-superior y superior de los valores reportados en BTS del mundo (intervalo 0.1 – 1.0 g m⁻²; Cuadro 9).

Efecto del tiempo de regeneración sobre la biomasa y los nutrientes en el piso del bosque

La masa de mantillo en el piso de los BTS de la Sierra de Huautla varió entre los sitios, aunque el efecto del tiempo de regeneración no fue claro. El BsTemprano y el BMaduro acumularon más mantillo en el piso que el acumulado en los bosques sucesional medio y tardío y ello no respondió a la tasa de producción de hojarasca (la producción de hojarasca fue mayor en los bosques sucesional tardío y maduro que en su contraparte más joven, los bosques sucesionales medio y temprano). Estas diferencias sugieren que la acumulación de mantillo en el piso de los bosques parece ser determinada más por su tasa de descomposición, que por su tasa de producción.

Cuadro 9. Biomasa, concentración y almacenenes de N y de P en el mantillo en bosques tropicales secos .

| Lugar | precipitación | Mantillo masa (gm ⁻² año ⁻¹) | N (%) | P (%) | N:P | N (gm ⁻² año ⁻¹) | P (gm ⁻² año ⁻¹) | Referencia |
|-----------------------|---------------|---|----------|----------|-------|--|--|---------------------------------------|
| Bamby, Senegal | 500 | 1050 | | | | | | Jung 1969 |
| Chamela, México | 679 | 511 | | | | | | Campo et al. 2000 |
| Chamela, México | 679 | | | 0.08 | | | 0.4 | Campo et al. 2001 |
| Chamela, México | 707 | 800 | | | | | | Martínez-Yrizar 1980 |
| Chamela, México | 707 | 1020 | | | | | | Martínez-Yrizar 1980 |
| Chamela, México | 707 | 750 - 820 | | | | | | Patino 1990 |
| Chamela, México | 707 | 760 | | | | | | Patino 1990 |
| Chamela Sitio Arroyo | 707 | 1040 | | | | | | Martínez-Yrizar y Sarukhán 1993 |
| Chamela Sitio Ladera | 707 | 900 | | | | | | Martínez-Yrizar y Sarukhán 1993 |
| Guánica, Puerto Rico | 860 | 800 | | | | | | Lugo et al. 1978 |
| Puerto Rico | | | | | | | | |
| Foliar | 860 | 1230 | 1.34 | 0.03 | 44.6● | 16.5 | 0.4 | Lugo y Murphy 1986 |
| Ibadan, Nigeria | 1200 | 200 | | | | | | Madge 1965 |
| Indian Church, Belice | 1480 | 700 | | | | | | Lambert et al. 1980 |
| Belice | | | | | | | | |
| Total | 1480 | 720 | 0.90 | 0.01 | 90● | 6.5 | 0.1 | Lambert et al. 1980 |
| México | | | | | | | | |
| Foliar | | 318 | 2.29 | 0.08 | 28.6● | 7.3 | 0.2 | Esteban (en Jaramillo y Sanford 1995) |
| Total | | 764 | 1.84 | 0.07 | 26.3● | 14.1 | 0.5 | Esteban (en Jaramillo y Sanford 1995) |
| India | | | | | | | | |
| Total | | 770 | | | | 12.7 | 1.0 | Misra 1972 |
| Total | | 790 | | | | 4.6 | 0.3 | Singh 1975 |
| Total | | | | | | 8.0 | 0.6 | Singh 1989 |
| Terminalia-Shorea | | | 0.96 | 0.39 | 2.46 | | | Singh 1969 |
| Shorea-Buchanania | | | 0.63 | 0.23 | 2.74● | | | Singh 1969 |
| Diospyros-Anogeissus | | | 0.80 | 0.29 | 2.76● | | | Singh 1969 |
| Tectona | | | 0.78 | 0.18 | 4.3n● | | | Singh 1969 |
| Butea | | | 1.43 | 0.14 | 10.2● | | | Singh 1969 |
| Australia | | | | | | | | |
| Foliar | | | 1.14 | 0.03 | 38● | | | Moore et al. 1967 |
| Foliar + ramitas | | 1430 | | | | 16.3 | 0.4 | Moore et al. 1967- |

● Relaciones N:P calculadas con los promedios reportados.

El tiempo de regeneración no mostró efectos significativos sobre la concentración de N en el piso de los BTS de Sierra de Huautla, y sobre el P los mismos no resultaron claros (el mantillo del BsTardío mostró mayor concentración de P que el mantillo de los demás bosques del estudio). Ambos nutrientes presentaron mayor concentración en la hojarasca que en el mantillo, sugiriendo un predominio de toma de nutrientes sobre la inmovilización en el piso de todos los bosques (*sensu Vogt et al.* 1986). Estas diferencias fueron mayores en el BMaduro (45% para el N, y 47% para el P) que en los bosques secundarios ($\approx 34\%$ para el N y 41% en el BsTemprano, 35% en el BsMedio y 28% en el BsTardío), indicando diferencias en la dinámica de nutrientes en el piso de los bosques, a pesar de que los capitales de ambos nutrientes en el piso fueran similares.

Efecto de la estacionalidad sobre la masa y los nutrientes asociados al piso del bosque

La variación estacional en la masa del mantillo en los BTS de Sierra de Huautla mostró, en general, una acumulación que se hizo máxima hacia el fin de la época seca y mínima en los meses lluviosos. Los valores de masa de mantillo fueron altos en el invierno seco, cuando la descomposición en el piso del bosque es casi nula y disminuyeron en la estación húmeda cuando la actividad microbiana, en estos ecosistemas se incrementa (Campo *et al.* 1998, Saynes 2004) y se dispara la descomposición (Martínez Yrizar y Sarukhán 1990). Esta variación temporal en la masa de mantillo refleja entonces el efecto de la estacionalidad de las lluvias sobre el procesamiento y acumulación de materiales en el piso de los bosques.

La concentración de N en el piso de los bosques de la Sierra de Huautla también mostró tener una fuerte condicionante estacional. En el periodo seco (diciembre y marzo), cuando la actividad microbiana en el piso y los suelos de estos ecosistemas es baja (Singh *et al.* 1989, Campo *et al.* 1998), la concentración del nutriente fue máxima en todos los bosques. Sin embargo, al inicio de la estación lluviosa (junio) cuando la concentración de N en el piso del BMaduro disminuyó, en el piso de los bosques sucesionales no se registraron cambios significativos. Estas diferencias entre la vegetación madura y la secundaria tienen consecuencias importantes para la retención del nutriente en el ecosistema. Kummerow *et al.* (1990) sugieren que la toma de nutrientes puede ser difícil en la etapa inicial de la estación de crecimiento debido a que la masa de raíces finas se encuentra reducida por la mortalidad ocurrida durante la estación seca. En la segunda colecta de la estación lluviosa (septiembre), todos los bosques presentaron disminución de la concentración del N en el piso, sugiriendo su aprovechamiento en el suelo, aunque no puede descartarse pérdidas en forma gaseosa (ver Matson y Vitousek 1995). Septiembre es el periodo

durante el cual la mineralización potencial del nutriente en los suelos de estos bosques alcanza su valor máximo (Saynes 2004), favorecida por un ambiente de mayor humedad y posiblemente también por la lixiviación de formas mineralizadas y solubles del N desde el mantillo al suelo.

El análisis de todos los bosques reflejó que la concentración de P en el mantillo no presentó diferencias significativas en el tiempo. Aunque la variación estacional no parece homogénea entre los bosques del estudio, no se observaron claramente periodos de acumulación o disminución del nutriente en el piso de los bosques.

La relación N:P en el mantillo mostró variación temporal a lo largo del periodo estudiado. Tomando en cuenta todos los bosques, el cociente más alto de N:P se presentó al inicio de la estación seca (colecta de diciembre), y el menor en el mes de septiembre. Si bien la humedad en el piso del bosque resulta ser un factor determinante en la dinámica de estos nutrientes debido a la remoción de las formas solubles y productos de la mineralización desde el mantillo (Campo *et al.* 1998), no podría argumentarse que la movilidad del P en el piso del bosque fuera diferente a la del N. Posiblemente estas diferencias podrían ser explicadas por la independencia de la mineralización de estos nutrientes entre sí (McGill y Cole 1981), y sugiere también una inmovilización en términos relativos del P respecto al N en el piso de los bosques estudiados.

El análisis del efecto estacional sobre las masas de N y de P en el piso del bosque reveló que existieron diferencias significativas entre fechas de colecta. En general el almacén de N y el de P crecieron durante la estación seca alcanzando su valor máximo en el muestreo de marzo y cayeron en la estación lluviosa. La disminución en el capital de N y de P en el piso del bosque durante la estación lluviosa fue efecto principalmente de la reducción de la masa de mantillo, aunque, como se señaló anteriormente, también existió una reducción en la concentración de nutrientes. Considerando que la disponibilidad de P (Romualdo 2003) y de formas inorgánicas de N (Saynes 2004) en los suelos bajo estos mismos bosques disminuyeron también durante en la estación húmeda, la diferencia entre secas y lluvias en los capitales de N y de P en el piso de los bosques parece haber sido captada por la vegetación o en el caso particular del N también podría haber abandonado el ecosistema con el agua de escurrimiento o en forma gaseosa por desnitrificación.

TIEMPOS DE RESIDENCIA

La relación entre la producción anual de hojarasca y la masa de mantillo sugiere que la residencia de la materia orgánica en el piso de los BTS de Sierra de Huautla varía entre 2.0–3.0 años en los bosques sucesionales y es de 2.1 años en el piso del bosque maduro. Los valores más bajos registrados en los bosques tardío y maduro concuerdan con los reportados para un BTS no perturbado en Jalisco (2.05 - 2.10 años; Martínez-Yrizar 1980, Patiño 1990, Martínez-Yrizar y Sarukhán 1993), mientras que la renovación de la MO en el piso de los bosques medio y temprano fue más lenta y tiene valores similares a los reportados para un BTS en Puerto Rico (2.87 - 3.00 años; Lugo *et al.* 1978, Lugo y Murphy 1986) donde se ha sugerido que la producción está limitada por nutrientes, específicamente por P (Cuadro 10).

En el bosque maduro, el TR del N (1.3 años) y el del P (1.0 años) en el piso del bosque, también fueron menores que los correspondientes a los bosques sucesionales (1.5 – 2.2 años y 1.6 – 2.2 años, respectivamente), aunque en el caso del P las diferencias no fueron significativas. Los resultados del presente estudio se ubican dentro del intervalo reportado para el N en BTS del mundo (0.42 – 3.72; Lambert *et al.* 1980, Lugo y Murphy 1986), y son similares con el reportado para el P por Campo *et al.* (2001) en Chamela.

Tomados en conjunto, los resultados sugieren que en los BTS de la Sierra de Huautla, el TR de la MO, del N y del P en el piso de los bosques tiende a disminuir a medida que avanza la regeneración de la vegetación (Figuras 16 A y B). Por ejemplo, la renovación de la materia orgánica en el piso del BsTemprano fue 40% más lenta que en el BMaduro mientras que la del N y del P, llegaron a ser 70% y 120% más lentas, respectivamente, entre los mismos bosques. Este renuevo que sucede más lentamente en el piso de los BTS secundarios al comienzo de la regeneración que en la vegetación madura podría contribuir a una mayor conservación de los nutrientes en los primeros. Es interesante notar que la tasa de renuevo de N y de P tendió a variar entre ambos elementos con la edad del bosque, siendo mayor el de P que el de N en el BsTardío, mientras que en los otros bosques fue menor o igual. Estas diferencias sugieren una circulación más conservativa del P respecto a la correspondiente al N ya avanzada la sucesión, resultado que es consistente con la comparación de la dinámica de estos nutrientes en sitios donde la producción primaria está limitada por P (ver Lugo y Murphy 1986).

Es importante considerar cuando se analizan los TR que la vegetación secundaria no ha alcanzado la estabilidad, en términos del balance entre producción-acumulación-descomposición. A pesar de ello, la comparación de la dinámica de nutrientes y de la materia orgánica en piso de los bosques, en términos relativos, permite vislumbrar similitudes y diferencias entre la vegetación

Cuadro 10. Tiempos de residencia (tasas de recambio de la materia orgánica, del N y del P) en bosques tropicales secos.

| Sitio Componente analizado | Tiempo de residencia (años) | | | Referencia |
|-------------------------------|-----------------------------|------|------|---------------------------------------|
| | MO | N | P | |
| Bamby, Senegal | 0.88● | | | Jung 1969 |
| Chamela, México | 1.31 | | | Campo et al. 2000 |
| Chamela, México | 1.3 | | 1.2 | Campo et al. 2001 |
| Chamela, México | 2.07● | | | Martínez-Yrizar 1980 |
| Chamela, México | 1.59● | | | Martínez-Yrizar 1980 |
| Chamela, México | 2.05● | | | Patiño 1990 |
| México | | | | |
| Sitio Arroyo, Chamela | 1.6 | | | Martínez-Yrizar y Sarukhán 1993 |
| Sitio Ladera, Chamela | 2.1 | | | Martínez-Yrizar y Sarukhán 1993 |
| México | | | | |
| Foliar | 1.37 | 1.40 | 1.0 | Esteban (en Jaramillo y Sanford 1995) |
| Guánica, Puerto Rico | 3.00● | | | Lugo et al. 1978 |
| Puerto Rico | | | | |
| Foliar | 2.87 | 3.72 | 5.21 | Lugo y Murphy 1986 |
| Ibadan, Nigeria | 0.38● | | | Madge 1965 |
| Barro Colorado, Panamá | 1.53 - 2.41 | | | Wieder y Wright 1995 |
| Indian Church, Belice | 0.57 | | | Lambert et al. 1980 |
| Belice | | | | |
| Total | 0.57 | 0.42 | 0.10 | Lambert et al. 1980 |
| Curua-Una, Brasil | 0.74● | | | Smith et al. 1998 |
| Curua-Una, Brasil | 0.50● | | | Smith et al. 1998 |

● Tiempos de residencia calculados con las medias reportadas

secundaria y la madura. En ese marco, los resultados sugieren que la circulación de la MO y del N en estos bosques se va recuperando con el avance de la sucesión. Así, después de 60 años de regeneración se observó que los TR de la MO y del N en el piso del bosque fueron similares en el bosque tardío y en el maduro. En cambio, la posible recuperación de la circulación del P con la sucesión secundaria no se pudo comprobar, sugiriendo que 60 años parecen haber sido insuficientes para restablecer las características de la dinámica del nutriente en el piso del bosque (Figura 16 C).

Finalmente, de forma consistente el TR de la MO en el piso de todos los bosques fue mayor que el correspondiente al del N y al del P (Cuadro 6), y el contenido de ambos nutrientes en la hojarasca fue mayor que en el mantillo (Cuadro 7). Tomadas en conjunto, ambas evidencias sugieren que la toma de nutrientes por parte de las plantas prevalece sobre el proceso de inmovilización microbiana en un ciclo anual (Vogt *et al.* 1986), y que el balance entre ambos mecanismos de demanda no se ve afectado por la sucesión.

CONCLUSIONES

Las grandes presiones a las que son sometidas los BTS por las actividades humanas, tanto en México como en el resto de la región tropical, han conducido a la aparición de extensas áreas cubiertas por bosques secundarios. Este hecho parece que prevalecerá en un futuro cercano, y posiblemente a mediano plazo también. En este escenario, es prioritario comprender el funcionamiento de los ecosistemas en áreas perturbadas y no perturbadas.

El presente estudio permitió comprobar que en la Sierra de Huautla, una región que se ha visto sometida fuertemente al cambio de uso de la tierra, se ha alterado el ciclo interno de nutrientes. Con el desarrollo de la sucesión secundaria la dinámica de nutrientes ha cambiado, y no todas las características de vegetación madura se han podido recuperar en un plazo de 60 años. La concentración y flujos de P en la hojarasca aumentan con la edad del bosque, y si bien la concentración de N no muestra una tendencia clara, demostrando la importancia de la composición de especies, los flujos de este nutriente desde el dosel al suelo por producción de hojarasca siguieron el mismo patrón que los de P. Estos cambios no fueron seguidos en el piso del bosque, pero la comparación de la concentración de ambos nutrientes en el mantillo respecto a la hojarasca, demostró ser siempre menor en el primero e indicó el predominio de la toma de nutrientes sobre la inmovilización en todos los bosques. Esta diferencia fue mayor en la vegetación madura que en la secundaria, indicando que los 60 años no han sido suficientes para recuperar las características de la dinámica de nutrientes en el piso (como también lo demuestran las tendencias a disminuir que presentan el tiempo de residencia del carbono y de ambos nutrientes en el piso con el tiempo de la sucesión secundaria).

Finalmente, otro aspecto de este estudio fue que se pudo corroborar la gran influencia que tiene la estacionalidad de las lluvias sobre la dinámica de los nutrientes asociados a la hojarasca y al mantillo (mayores flujos y capitales de nutrientes en la época seca). A pesar de que todos los bosques responden a este patrón, existen diferencias mensuales entre la vegetación secundaria y la madura que podrían tener consecuencias para la dinámica de nutrientes en el piso de los bosques.

LITERATURA CITADA

- Aber, J. D. y J. M. Melillo. 1991. *Terrestrial Ecosystems*. Saunders College Publishing. Orlando, Florida. 429 pp.
- Aerts, R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos* **79**:439-449.
- Aerts, R. y F. S. Chapin. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research* **30**:1-67.
- Anderson, J. M. y J. S. I. Ingram. 1993. *Tropical soil biology and fertility: A handbook of methods*. CAB International. 221 pp.
- Amason, J. T. y J. D. H. Lambert. 1982. Nitrogen cycling in the seasonally dry forest zone of Belize. Central America. *Plant Soil* **67**:333-342.
- Arunachalam, A., M. Kusum, H. N. Pandey y R. S. Tripathi. 1998. Leaf litter decomposition and nutrient mineralization patterns in the regrowing stands of a humi-subtropical forests after tree cutting. *Forest Ecology and Management* **109**:151-161.
- Aweto, A. O. 1981. Secondary succession and soil fertility restoration in south-western Nigeria. I. Succession. *Journal of Ecology* **69**:601-607.
- Berg, B., M. Muller y B. Wessen. 1987. Decomposition of red clover (*Trifolium pratense*) roots. *Soil Biol. Biochem.* **19**:589-594.
- Binkley, D. 1993. *Nutrición forestal. Prácticas de manejo*. Limusa-Grupo Noriega Editores, México. 340 pp.
- Bloom, A.J., Chapin, F.S. y H.A. Mooney. 1985. Resource limitation in plants – An economic analogy. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **16**:363-392.
- Borchert, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica* **15**: 81-89.
- Borchert, R. 1994. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* **75**:1437-1449.
- Brown, S. y A. E. Lugo. 1982. The storage and production of organic matter in tropical forest and their role in the global carbon cycle. *Biotropica* **14**:161-187.
- Brown, S., A. Glubczynski y A. E. Lugo. 1984. Effects of land use and climate on the organic carbon content of tropical forest soils in Puerto Rico. Págs. 204-209, en *New forest for a changing world*, Proceedings of the Convention of the Society of American Foresters, Portland, Oregon, Society of American Foresters, Washington, D.C.
- Brown, S. y A. Lugo. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* **6**:1-32.
- Bullock, S.H. y A. Solís Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in México. *Biotropica* **21**:22-35.

- Campo, J., V. Jaramillo y M. Maass. 1998. Pulses of soil phosphorous availability in a Mexican tropical dry forest: effects of seasonality and level of wetting. *Oecologia* **115**:167-172.
- Campo, J., J. M. Maass, V. Jaramillo y A. Martínez-Yrizar. 2000. Calcium, potassium, and magnesium cycling in a mexican tropical dry forest ecosystem. *Biogeochemistry* **49**:21-36.
- Campo, J., M. Maass, V.J. Jaramillo, A. Martínez-Yrizar and J. Sarukhán. 2001. Phosphorus cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem. *Biogeochemistry* **53**:161-179.
- Campo, J. 2003. Disponibilidad y flujo de nutrimentos en una toposecuencia con bosque tropical seco en México. *Agrociencia* **37**:211-219.
- Campo, J. y R. Dirzo. 2003. Leaf quality and herbivory responses to soil nutrient addition in secondary tropical dry forests of Yucatán, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **19**:525-530.
- Cárdenas, I. 2004. Contenido de N y P en hojas de *Lysioloma divaricata* y sus efectos en la descomposición. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. UNAM, México. 60 pp.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. CONABIO, IBUNAM. ASM, SC, México.
- Chapin, F. S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **11**:233-260.
- CEAMISH-INE. 1998. Documento técnico justificativo para la creación de la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla-Cerro Frío. UAEM. Morelos.
- CNA Comisión Nacional del Agua. 2004. Precipitación pluvial en mm. Estación Huautla, Morelos, Gerencia Regional Balsas.
- Coulson, J. C. y J. Butterfield. 1978. An investigation of the biotic factors determining the rates of plant decomposition on blanket bog. *Journal of Ecology* **66**:631-650.
- Crews, T. E., K. Kitayama, J. H. Fownes, R. L. Riley, D. A. Herbert, D. Mueller-Dombois y P. M. Vitousek. 1995. Changes in soil phosphorus fractions and ecosystem dynamics across a long chronosequence in Hawaii. *Ecology* **76**(5):1407-1424.
- Cuevas, E. 1995. Biology of the belowground system of tropical dry forests. Páginas 362-383 en S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina (editores). *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Díaz, S. 1997. Dinámica de nitrógeno y fósforo en la hojarasca de una selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias. UNAM, México. 63 pp.
- Dorado, R. O. 1983. La subfamilia Mimosidae (Familia Leguminosae) en el Estado de Morelos. Tesis de Licenciatura. Escuela de Ciencias Biológicas. Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca. 190 pp.
- Dorado, O. 1997. Sustainable development in the tropical deciduous forest of Mexico: myths and realities. Páginas 263-278 en G. E. Hoogland y A.Y. Rossman (editores). *Global Genetics Resources: Access, Ownership and Intellectual Property Rights*. Association of Systematic Collections, Washington D.C..

- Esteban, R. 1986. Contenido mineral de la hojarasca en la selva baja caducifolia en la costa de Jalisco, México. Tesis de Licenciatura. ENEP Zaragoza. UNAM, México.
- Ewel, J.J. 1976. Litterfall and leaf decomposition in a tropical forest succession in eastern Guatemala. *Journal of Ecology* **64**:293-308.
- Ewel, J. J. 1977. Differences between wet and dry sucesional forest *Geo Eco Trop* **1**:103-17.
- Ewel, J. 1980. Tropical succession: Manifold routes to maturity. *Tropical Succession Biotropica (Suplemen.)* **12**:16-22.
- Facelli, J. M. y S. T. A. Pickett. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *Botanical Review* **57**:1-32.
- Frankie, G. W., H. G. Baker y P. A. Opler. 1974. Comparative phenological studies in trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* **62**:881-919.
- García, E. 1981. Modificaciones al sistema de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. Ed. Larrios, México. 132 pp.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. 4ta Edición. Offset Larrios, México. 217 pp.
- García-Méndez, G., J. M. Maass, P. A. Matson y P. M. Vitousek. 1991. Nitrogen transformations and nitrous oxide flux in a tropical deciduous forest in México. *Oecologia* **88**:362-366.
- García-Oliva, F. 1992. Erosión y pérdida de nutrientes en el suelo en una cronosecuencia de uso agropecuario en un ecosistema tropical estacional mexicano. Tesis de doctorado. Centro de Ecología. UNAM, México. 120 pp.
- Guariguata, M. R. y R. Ostertag. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* **148**:185-206.
- Hughes, J. B., G. C. Daily y P. R. Ehrlich. 1997. Population diversity: its extents and extinction. *Science* **278**:689-692.
- Hughes, R. F., J. B. Kauffman y V. J. Jaramillo. 1999. Biomass, carbon, and nutrient dynamics of secondary forest in a humid tropical region of Mexico. *Ecological Applications* **10**:515-527.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. 1981. Síntesis geográfica del Estado de Morelos. Secretaría de Programación y Presupuesto, México.
- Janzen, F. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* **21**:620-637.
- Janzen, D. H. 1986. Tropical dry forests: the most endangered major tropical ecosystem. Páginas 130-137 en E. O. Wilson, editor. *Biodiversity*. National Academy Press, Washington.
- Jara, P. 2005. Efectos de dos especies arbóreas sobre las condiciones del suelo: implicaciones para la restauración del bosque tropical seco en Sierra de Huautla, Morelos. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología. UNAM, México.

Jaramillo, V. J. y R. L. Sanford Jr. 1995. Nutrient cycling in tropical deciduous forests. Págs. 346-361 en S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina, editores. *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press, Cambridge.

Jordan, C. F. 1985. *Nutrient cycling in tropical forest ecosystems*. John Wiley. Chichester, UK. 189 pp.

Jordan, C. F. y R. Herrera. 1981. Tropical rainforests: are nutrients really critical? *American Naturalist* **117**:167-180.

Jung, G. 1969. Cycles biogéochimiques dans un écosystème de région tropicale sèche *Acacia albida* (Del.) sol ferrugineux tropical peu lessivé (Dior.). *Oecologia Plantarum* **4**:195-210.

Kennard, D. K. 2002. Secondary forest succession in a tropical dry forest: patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* **18**:53-66.

Kieft, T. L., E. Srooker y M. K. Firestone. 1987. Microbial biomass response to a water increase in water potential when dry soil is meted. *Soil Biology and Biochemistry* **19**:119-126.

Klinge, H. 1978. Litter production in tropical ecosystems. *Malayan Nature Journal* **30**:415-422

Kummerow, J., J. Castellanos, M. Maass y A. Lariguaderie. 1990. Production of fine roots and the seasonality of their growth in a Mexican deciduous dry forest. *Vegetatio* **90**:73-80.

Kundu, D. K. 1990. Tropical leaf litter nutrients. *Nature* **344**:203.

Lal, C. B., C. Annapurna, A. S. Raghubanshi y J. S. Singh. 2001. Foliar demand and resource economy of nutrients in dry tropical forest species. *Journal of Vegetation Science* **12**:5-14.

Lambert, J. D., J. T. Arnason y J. L. Gale. 1980. Leaf-litter and changing nutrient levels in a seasonally dry tropical hardwood forest, Belize, C.A. *Plant Soil* **55**:429-433.

Lambers, H., F.S. Chapin III y T. L. Pons. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag, Nueva York. 540 pp.

Lamprecht, H. 1989. *Silviculture in the tropics. Tropical forest ecosystems and their tree species - possibilities and methods for their long-term utilization*. Eschborn: GTZ. 296 pp.

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

Lieberman, D. 1982. Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *Journal of Ecology* **70**: 791-791.

Lodge, D. J., W. H. McDowell y C. P. McSwiney. 1994. The importance of nutrient pulses in tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution* **9**:384-387.

Longman, K. A. 1978. Control of shoot extension and dormancy: External and internal factors. Páginas 469-495 en P. B. Tomlinson y M. H. Zimmermann. 1978. *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, Cambridge.

Lugo, A. E. 1992. Comparison of tropical tree plantation with secondary forests of similar age. *Ecological Monographs* **62**:1-41.

- Lugo, A. E. y S. Brown. 1992. Tropical forests as sinks of atmospheric carbon. *Forest Ecology and Management* **54**:239-255.
- Lugo, A. E., J. A. González-Liboy, B. Cintrón y K. Dugger. 1978. Structure, productivity, and transpiration of a subtropical dry forest in Puerto Rico. *Biotropica* **10**:278-291.
- Lugo, A. E. y P. G. Murphy. 1986. Nutrient dynamics of a Puerto Rican subtropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology* **2**:55-72.
- Lugo, A.E., J.A. Parrotta y S. Brown. 1993. Loss in species caused by tropical deforestation and their recovery through management. *AMBIO* **22**(2-3):106-109.
- Lugo, A. E., M. J. Sánchez y S. Brown. 1986. Land use and organic carbon content of some subtropical soils. *Plant and Soil* **96**:185-196 .
- Maass, J. M. 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. Páginas 399-422 en S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina (editores). *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Maass, J. M., C. Jordan y J. Sarukhán. 1988. Soil erosion and nutrient losses in seasonal tropical agroecosystems under various management techniques. *Journal of Applied Ecology* **25**:595-607.
- McGill, W. B. y C. V. Cole. 1981. Comparative aspects of cycling of organic C, N, S and P through soil organic matter. *Geoderma* **26**(4):267-286.
- Madge, D. S. 1965. Leaf fall and litter disappearance in a tropical forest. *Pedobiologia* **5**:273-288.
- Martínez-Yrizar, A. 1980. Tasas de descomposición de materia orgánica foliar de especies arbóreas de selvas en clima estacional. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM, México. 94 pp.
- Martínez-Yrizar, A. y J. Sarukhán. 1990. Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in Mexico over a five-year period. *Journal of Tropical Ecology* **6**:433-444.
- Martínez-Yrizar, A. y J. Sarukhán. 1993. Cambios estacionales del mantillo en el suelo de un bosque tropical caducifolio y uno subcaducifolio en Chamela, Jalisco, México. *Acta Botánica Mexicana* **21**:1-6.
- Martínez-Yrizar, A. 1995. Biomass distribution and primary productivity of tropical dry forests. Páginas 326-345 en S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina (editores). *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Martínez-Yrizar, A., J.M. Maass, L.A. Pérez Jiménez y J. Sarukhán. 1996. Net primary productivity of a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **8**:87-96.
- Masera, O. R. 1996. Deforestación y degradación forestal en México. Documentos de trabajo 19 GIRA, A.C, Pátzcuaro, Mich, México.
- Matson, P. A. y P. M. Viotusek. 1995. Nitrogen trace gas emissions in a tropical dry forest ecosystem. Páginas 384 - 396 en S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina (editores). *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press. Cambridge.

- May, R. M. y M. P. H. Stumpf. 2000. Species-area relations in tropical forests. *Science* **290**:2084-2086.
- Meentemeyer, V., E. O. Box y R. Thompson. 1982. World patterns and amounts of terrestrial plant litter production. *Bioscience* **32**:125-128.
- Melillo, J. R., J. D. Aber y J. F. Muratore. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* **63**(3):621-626.
- Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación en México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. Mex* **28**:279-291.
- Misra, R. 1972. A comparative study of net primary productivity of dry deciduous forest and grassland of Varanasi, India. Páginas 245-267 en P. M. Golley y F. B. Golley (editores). *Papers from a symposium on tropical ecology with an emphasis on organic productivity*. University of Georgia, Georgia.
- Murphy, P. G. y A. E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**:67-88.
- Nye, P. H. y D. J. Greenland. 1960. The soil under shifting cultivation. Technical Comment No. 51. Commonwealth Bureau of Soils. Harpenden, Reino Unido. 156 pp.
- Odum, E. P. 1972. *Ecología*. McGraw-Hill. Interamericana, México. 639 pp.
- Ogawa, H. 1978. Litter fall and mineral nutrient content of litter in Pasoh Forest. *Malayan Nature Journal* **30**:375-380.
- Okano, S. 1990. Availability of mineralized N from microbial biomass and organic matter after drying and heating of grassland soils. *Plant and Soil* **129**:219-225.
- Palm, C. A. y P. A. Sánchez. 1991. Nitrogen release from the leaves of some tropical legumes as affected by their lignin and polyphenolic contents. *Soil Biology and Biochemistry* **23**:83-88.
- Pandey, H. N., J. P. Gaur y R. N. Singh. 1980. Litter input and decomposition in tropical dry deciduous forest, grassland and abandoned crop field communities at Varanasi, India. *Oecologia Plantarum* **1**:317-323.
- Pastor, J., J. D. Aber, C. A. McClaugherty y J. M. Melillo. 1984. Above-ground production and N and P cycling along a nitrogen mineralization gradient on Blackhawk Island, Wisconsin. *Ecology* **65**:256-268.
- Patiño, M. C. 1990. Variación espacial y temporal de la capa de hojarasca (mantillo) en una selva baja caducifolia en Chamela, Jal. México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 431 pp.
- Pennington, T. D. y J. Sarukhán (editores). 1998. *Árboles tropicales de México*. Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo de Cultura Económica, México. 521 pp.
- Potter, C. S., H. L. Ragsdale y C. W. Berish. 1987. Resorption of foliar nutrients in a regenerating southern Appalachian forest. *Oecologia* **73**:268-271 (Berl).

- Proctor, J. 1983. Tropical forest litter fall. I. Problems of data comparison. Páginas 267-273 en S. L. Sutton, T. C. Whitmore y A. C. Chadwick (editores). Tropical rain forest: Ecology and Management. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Raghubanshi, A. S., S. C. Srivastava, R. S. Singh y J. S. Singh. 1990. Nutrient release in leaf litter. *Nature* **346**:227.
- Ramakrishnan, P. S. y O. P. Toky. 1981. Soil nutrient status of hill agro-ecosystems and recovery pattern after slash and burn agriculture (jhum) in north-eastern India. *Plant and Soil* **60**(1):41-64.
- Read, L. y D. Lawrence. 2003. Litter nutrient dynamics during succession in dry tropical forests of the Yucatan: regional and seasonal effects. *Ecosystems* **6**:747-761.
- Reich, P. B. 1995. Phenology of tropical forests: patterns, causes and consequences. *Canadian Journal of Botany* **73**:164-174.
- Reich, P. B. y R. Borchert. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* **72**:61-74.
- Romualdo, R. 2003. Dinámica del fósforo en el suelo durante la regeneración de bosques tropicales secos en la Sierra de Huautla, Morelos. Tesis de Licenciatura. FES-Iztacala, UNAM. México. 83 pp.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa, México. 432 pp.
- Rzedowski, J. 1991. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana* **15**:47-64.
- Sabogal, C. 1992. Regeneration of tropical dry forest in Central America, with examples from Nicaragua. *Journal of Vegetation Science* **3**:407-416.
- 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. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 72 pp.
- Seastedt, T. R. 1984. The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. *Annual Review of Entomology* **29**:25-46.
- Schlesinger, W.H. 1991. *Biogeochemistry: an analysis of global change*. Academic Press. San Diego. 443 pp.
- SARH. 1992. *Inventario Nacional Forestal de Gran visión. México 1991-1992*. SARH-Subsecretaría Forestal. México, D.F.
- Sarukhán, J. and J. M. Maass. 1990. Bases ecológicas para un manejo sostenido de los ecosistemas: el sistema de cuencas hidrológicas. Páginas 81-114 en E. Leff (editor). *Medio ambiente y desarrollo en México*. UNAM-Porrúa, México.
- Saynes, V. 2004. Ciclos del carbono y nitrógeno en el suelo de bosques tropicales secos: efectos del tiempo de regeneración. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 74 pp.

- Silver, W. L. 1994. Is nutrient availability related to plant nutrient use in humid tropical forests? *Oecologia (Berl)* **98**:333-343.
- Silver, W. L., R. Ostertag y A. E. Lugo. 2000. The potential for carbon sequestration through reforestation of abandoned tropical agricultural and pasture lands. *Restoration Ecology* **8**(4):394-407.
- Singh, K. P. 1969. Nutrient concentration in leaf litter of ten important tree species of deciduous forest at Varanasi. *Tropical Ecology* **10**:83-95.
- Singh, L. 1992. Dry matter and nutrient inputs through litter fall in a dry tropical forest of India. *Vegetatio* **98**:129-140.
- Singh, R. P. 1975. Biomass, nutrient, and productivity structure of a stand of dry deciduous forest of Varanasi. *Tropical Ecology* **16**:104-109.
- Singh, J. S., R. S. Raghubanshi, R. S. Singh y S. C. Srivastava. 1989. Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forests and savanna. *Nature* **338**:499-500.
- Singh, L. y J. S. Singh. 1991. Storage and flux nutrients in dry tropical forest in India. *Annals of Botany* **68**:275-284.
- Smith, K., H. L. Gholz y F. De Assis Oliveira. 1998. Litterfall and nutrient-use efficiency of plantations and primary forest in the eastern Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* **10**:209-220.
- Snedaker, S. C. 1980. Successional immobilization of nutrients and biologically mediated recycling in tropical forests. *Tropical Succession Biotropica Supplement* **12**:16-22.
- Sparling, G. P. y D. J. Ross. 1988. Microbial contributions to the increased nitrogen mineralization after air-drying of soils. *Plant and Soil* **105**:163-167.
- Stolp, H. 1988. *Microbial Ecology: organisms, habitats, and activities*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Srivastava, S. C. 1992. Microbial C, N and P in dry tropical soils: seasonal changes and influence of soil moisture. *Soil Biology and Biochemistry* **24**:711-714.
- Swift, M. J., A. Russell-Smith y T. J. Perfect. 1981. Decomposition and mineral-nutrient dynamics of plant litter in a regenerating bush-fallow in sub-humid tropical Nigeria. *Journal of Ecology* **69**:981-985.
- Swift, M. J. y J. M. Anderson. 1989. Decomposition. Páginas 547-569 en H. Lieth y M. J. A. Werger (editores). *Ecosystems of the world. Tropical rain forest ecosystems, biogeographical and ecological studies*. Elsevier, Amsterdam.
- Sydes, C. y J. P. Grime. 1981. Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland I. Field investigations. *Journal of Ecology* **69**:237-248.
- Taiz, L. y E. Zeiger. 2002. *Plant physiology*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Massachusetts, Estados Unidos.
- Tanner, E. V. J., P. M. Vitousek y E. Cuevas. 1998. Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains. *Ecology* **79**:10-22.

- Taylor, B. R., D. Parkinson y W. F. J. Parsons. 1989. Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates: a microcosm test. *Ecology* **70**:97-104
- Tian, G., B. T. Kang y L. Brussaard. 1992. Biological effect of plant residues with contrasting chemical composition under humid tropical conditions –decomposition and nutrient release. *Soil Biol. Biochemistry* **24**:1051-1060.
- Toky, O. P. y P. S. Ramakrishnan. 1983. Secondary succession following slash and burn agriculture in north-eastern India. I. Biomass, litterfall, and productivity. *Journal of Ecology* **71**:735-745.
- Toledo, V. M., J. Carabias, C. Toledo y C. González-Pacheco. 1989. La producción rural en México: alternativas ecológicas. Colección medio ambiente No. 6. Fundación Universo Veintiuno, México. 402 pp.
- Trejo, I. 1999 El clima de la selva baja caducifolia en México. *Investigaciones Geográficas Boletín, UNAM, México* **39**:40-52.
- Trejo, I. y R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* **94**:133-142.
- Uhl, C. y C. F. Jordan. 1984. Succession and nutrient dynamics following forest cutting and burning in Amazonia. *Ecology* **65**:1476-1490.
- Valencia, G. 2004. Efectos de la fertilización sobre el contenido de N y P en la hojarasca de dos bosques tropicales secos secundarios en Yucatán. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 67 pp.
- van Schaik, C.P., Terborgh, J.W. y S.J. Wright. 1993. The phenology of tropical forests: Adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* **24**:353-377.
- van Vuuren, M. M. I., F. Berendse y W. de Visser. 1993. Species and site differences in the composition of litters and roots from the heathlands. *Canadian Journal of Botany* **71**:167-173.
- Vázquez Yanes, C., A. Orozco Segovia, E. Rincón, M. E. Sánchez Coronado, P. Huante, J. R. Toledo y V. L. Barradas. 1990. Light beneath the litter in a tropical forest: effect on seed germination. *Ecology* **71**:1952-1958.
- Vitousek, P. 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *American Naturalist* **119**:553-72.
- Vitousek, P.M. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology* **65**:285-298.
- Vitousek, P. M. y P. A. Matson. 1984. Mechanisms of nitrogen retention in forest ecosystems: a field experiment. *Science* **225**:51-52.
- Vitousek, P. M. y W. A. Reiners. 1975. Ecosystem succession and nutrient retention: a hypothesis. *BioScience* **25**:376-381.
- Vitousek, P. M. y R. L. Jr. Sanford. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**:137-167.

- Vitousek, P. M., D. R. Turner, W. J. Parton y R. L. Sanford. 1994. Litter decomposition on the Mauna Loa environmental matrix, Hawaii: patterns, mechanisms, and models. *Ecology* **74**:418-429.
- Vitousek, P. M., S. Hättenschwiler, L. Olander y S. Allison. 2002. Nitrogen and nature. *Ambio* **31**(2):97-101.
- Vogt, K. A., C. C. Grier y D. J. Vogt. 1986. Production, turnover and nutrient dynamics of above ground detritus of world forests. *Advances in Ecological Research* **15**:303-377.
- Walker, T. W. y J. K. Syers. 1976. The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma* **15**:1-19.
- Whigham, D. F. I. Olmsted, E. C. Cano y M. E. Harmon. 1991. The impact of hurricane Gilbert on trees, litterfall, and woody debris in a dry tropical forest in the northeastern Yucatan peninsula. *Biotropica* **23**:434-441.
- Wieder, R. K. y S. J. Wright. 1995. Tropical forest litter dynamics and dry season irrigation on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* **76**(6):1971-1979.
- Wilson, E. O. 1988. The current state of biological diversity. Páginas 3-18 en E. O. Wilson y F. M. Peter (editores). *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, DC.

*Y ésta nuestra vida, libre de frecuentación
pública,
halla lenguas en los árboles, libros en los
arroyos que fluyen.
Sermones en las piedras y bien en todas partes.*

W. Shakespeare