

CARACTERIZACIÓN DEL CICLO DEL NITRÓGENO A TRAVÉS DE
DIFERENTES ECOSISTEMAS FORESTALES EN LA PENÍNSULA DE YUCATÁN

LAURA DANIELA ALVARADO FIGUEROA

UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER

FACULTAD DE CIENCIAS

ESCUELA DE BIOLOGÍA

BUCARAMANGA

2015

CARACTERIZACIÓN DEL CICLO DEL NITRÓGENO A TRAVÉS DE
DIFERENTES ECOSISTEMAS FORESTALES EN LA PENÍNSULA DE YUCATÁN

LAURA DANIELA ALVARADO FIGUEROA

Universidad Industrial de Santander

Trabajo de grado para obtener el título de

Bióloga

Director

Dr. JULIO CAMPO ALVES

Instituto de Ecología-Universidad Nacional Autónoma de México.

UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER

FACULTAD DE CIENCIAS

ESCUELA DE BIOLOGÍA

BUCARAMANGA

2015

AGRADECIMIENTOS

A PAPIIT-UNAM 204313 Y CONACYT-México 154754
Por el apoyo financiero brindado en los trabajos de campo y análisis de las muestras

Al M. en C. ENRIQUE SOLÍS VILLALPANDO
Por su apoyo técnico en los análisis de laboratorio.

Al Dr JULIO CAMPO ALVES
Por abrirme las puertas de la investigación, por sus enseñanzas y por la confianza que depositó en mí.

A la UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER
Por ofrecerme una excelente escuela durante mi formación como Bióloga

A mis compañeras del Laboratorio de Biogeoquímica Terrestre y Clima
ITZI, ALE Y PATY
Por compartir conmigo sus conocimientos y su amistad.

A ARIADNA RAMÍREZ, LUIS ALFREDO RAMÍREZ Y SEBASTIAN ARENAS
Por ser mi familia en México y por tantos momentos compartidos.

A mi madre
GLORIA FIGUEROA
Por el amor que solo ella me da, por el apoyo incondicional en cada instante de mi vida, por esperar paciente mi regreso y por ser mi ejemplo de fortaleza y sabiduría.

A mi hermana
CATALINA
Por ser mi compañera y mostrarme de muchas formas el camino.

A la pequeña
LILA
Por alegrarse siempre que vuelvo a casa

A mi Astrónomo
HAROLD PEÑA
Por despertar el interés por la investigación que algún día sentí dormido, por darme fuerzas para volar muy alto y por su amor invaluable.

A todos los que de alguna manera contribuyeron en mi crecimiento personal y profesional durante estos años.

¡Gracias!

COMPETENCIAS DESARROLLADAS

La alumna tras la finalización de su pasantía:

- Realiza muestreos de tejidos vegetales y suelos con fines de estudios biogeoquímicos
- Usa métodos de laboratorio para el análisis de tejidos vegetales y suelo
- Realiza estudios de funcionamiento a escala del ecosistema y a escala de la especie
- Usa programas y principios estadísticos para el análisis de datos
- Tiene una visión crítica respecto a la obtención y análisis de datos, y alcances y limitaciones de su propuesta de investigación
- Está familiarizada con la literatura específica del tema para el análisis de sus resultados
- Presenta y discute artículos científicos en seminarios
- Redacta un documento de tipo tesina

INDICE

INTRODUCCIÓN	13
Capítulo 1	15
1. MARCO TEÓRICO	15
1.1 EL CICLO DEL N EN BOSQUES TROPICALES ESTACIONALMENTE SECOS	15
1.2 AUMENTO DE DEPOSICIÓN DE N EN BOSQUES TROPICALES ESTACIONALMENTE SECOS	16
1.3 SENSIBILIDAD DEL CICLO DEL N AL RÉGIMEN DE LLUVIAS EN BOSQUES TROPICALES ESTACIONALMENTE SECOS	17
1.4 INFLUENCIA DE LAS LEGUMINOSAS EN EL CICLO DEL N	18
Capítulo 2	20
2. MATERIALES Y MÉTODOS	20
2.1 SITIOS DE ESTUDIO	20
2.2 MUESTREO	23
2.3 ANÁLISIS DE LABORATORIO	24
2.4 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	25
Capítulo 3	26
3. RESULTADOS	26
3.1 VARIACIÓN DE LA CONCENTRACIÓN DE N EN LAS ESPECIES SELECCIONADAS	26
3.2 VARIACIÓN DEL CICLO DEL N EN BOSQUES ESTACIONALMENTE SECOS DE YUCATÁN: EFECTO DEL RÉGIMEN DE LLUVIA Y DE LAS ESPECIES	27
3.2.1 Contenido de N en Mantillo	27
3.2.2 Concentración de N total, NO ₃ y NH ₄ en el suelo	32
3.2.3 Mineralización neta de N y Nitrificación Neta	39
3.2.4 N en Tejidos Vegetales	42
Capítulo 4	47
4. DISCUSIÓN	47
4.1 HETEROGENEIDAD BIOGEOQUÍMICA	47

4.2 PATRONES REGIONALES		51
	Capítulo 5	51
5. CONCLUSIONES		54
	Capítulo 6	52
6. RECOMENDACIONES		55
BIBLIOGRAFÍA		56

LISTA DE FIGURAS

	Pg.
Figura 1. Climograma de los sitios utilizados en el estudio	21
Figura 2. Masa de Mantillo	28
Figura 3. Concentración de N total en Mantillo	30
Figura 4. Masa de N en Mantillo	32
Figura 5. Concentración de N total en suelo	34
Figura 6. Concentración de Nitrato (NO ₃)	36
Figura 7. Concentración de Amonio (NH ₄)	38
Figura 8. Mineralización neta de N	40
Figura 9. Nitrificación neta	41
Figura 10. Concentración de N total en hoja	43
Figura 11. Concentración de N total en leño	45
Figura 12. Concentración de N total en raíces finas	46

LISTA DE CUADROS

		Pg.
Cuadro 1.	Características generales asociadas al clima, la vegetación y el suelo presente en los dos sitios de estudio.	22
Cuadro 2.	Concentración de N en hoja, leño y raíz (raíces finas) de cuatro especies vegetales que coexisten en dos bosques estacionalmente secos de la península de Yucatán.	26
Cuadro 3.	Resultados del Anova de dos factores para el Masa del Mantillo.	27
Cuadro 4.	Resultados del Anova de dos factores para el N en Mantillo.	29
Cuadro 5.	Resultados del Anova de dos factores para la Masa de N en Mantillo	31
Cuadro 6.	Resultados del Anova de dos factores para el N total en suelo.	33
Cuadro 7.	Resultados del Anova de dos factores para Nitrato.	35
Cuadro 8.	Resultados del Anova de dos factores para Amonio.	37
Cuadro 9.	Resultados del Anova de dos factores para Mineralización neta de N	39
Cuadro10.	Resultados del Anova de dos factores para Nitrificación neta.	41
Cuadro 11.	Resultados del Anova de dos factores para N en hoja.	42
Cuadro 12.	Resultados del Anova de dos factores para N en leño.	44
Cuadro 13.	Resultados del Anova de dos factores para N en raíces finas.	46

RESUMEN

TITULO: CARACTERIZACIÓN DEL CICLO DEL NITRÓGENO A TRAVÉS DE DIFERENTES ECOSISTEMAS FORESTALES EN LA PENÍNSULA DE YUCATÁN

AUTORES: Laura Daniela Alvarado Figueroa¹, Julio Campo Alves²

PALABRAS CLAVES: Nitrógeno, Bosque seco, Leguminosas, Precipitación, Yucatán

Debido a que estimaciones actuales predicen que cerca del 80 % del área que cubren los Bosques tropicales estacionalmente secos (BTES), podría sufrir una disminución en la precipitación de al menos 50 mm por año para el 2055 y que la capacidad de utilizar el nitrógeno (N) bajo dicha condición será constreñida por la limitación hídrica, este trabajo buscó determinar la sensibilidad del ciclo del N al régimen de precipitación en BTES de la Península de Yucatán. Para ello, se exploró la concentración de N total en tejidos de especies dominantes y en suelos mediante digestión ácida en H₂SO₄ concentrado con el método Kjeldahl, y la concentración de N mineral en suelos mediante extracción con KCl bajo dos condiciones de marcadas diferencias en el régimen de lluvia, una de clima semi-árido y otra de clima sub-húmedo. Los resultados mostraron que las concentraciones de N entre tejidos y entre especie fueron muy variables, además que las leguminosas no se comportaron de manera similar, es decir, no actuaron como un "grupo funcional" y que el ciclo del N registro variaciones regionales en respuesta al gradiente de precipitación. Concluimos que existe una marcada heterogeneidad biogeoquímica dentro y entre las especies evaluadas. Además que el poco efecto que mostraron las leguminosas nos impide determinar el grado en que estas especies están influyendo en las propiedades del suelo y en el ciclo del N. Finalmente desde la perspectiva de la disminución esperada en las precipitaciones en las regiones tropicales secas, las variaciones regionales registradas en las respuestas del ciclo del N al gradiente de disponibilidad de agua, resaltan la existencia de una fuerte vulnerabilidad del ciclo del N dada la gran sensibilidad de este al régimen de lluvia.

Escuela de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Industrial de Santander¹. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México²

ABSTRACT

TITLE: CHARACTERIZATION OF THE NITROGEN CYCLE THROUGH DIFFERENT FOREST ECOSYSTEMS IN THE PENINSULA OF YUCATÁN

AUTHORS: Laura Daniela Alvarado Figueroa¹, Julio Campo Alves²

KEYWORDS: Nitrogen, Dry Forest, Legumes, Precipitation, Yucatán

Since current estimates predict that about 80 % of the area covering seasonally dry tropical forest (SDTF), could suffer a decrease in precipitation of at least 50 mm per year by 2055 and that the ability to use the nitrogen (N) under this condition will be constrained by the water limitation, this study sought to determine the sensitivity of the N cycle to precipitation regime in SDTF the Peninsula of Yucatán. To do this, was explored the concentration of total N in tissues of dominant species and soil through acid digestion in H₂SO₄ concentrated with the Kjeldahl method, and the concentration of mineral N in soils by extraction with KCl under two conditions marked differences in the regime rain, a semi-arid climate and other sub-humid climate. The results showed that concentrations of N between tissues and between species were highly variable, besides the legumes did not behave similarly, that is, not act as a "functional group" and the cycle of N registration regional variations in response the rainfall gradient. We conclude that there is a marked biogeochemical heterogeneity within and between species evaluated. Furthermore to the little effect showed legumes prevents us from determining the extent to which these species are influencing in soil properties and the cycle of N. Finally, from the perspective of the expected decrease in rainfall in dry tropical regions, regional variations recorded in the responses of the N cycle to the gradient of water availability, highlight the existence of a strong vulnerability of the N cycle given the high sensitivity this regime of rain.

Escuela de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Industrial de Santander¹. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México²

INTRODUCCIÓN

El ciclo del Nitrógeno (N) regula numerosos procesos ecológicos y biogeoquímicos esenciales en los ecosistemas. Estos procesos incluyen la composición de especies, diversidad, crecimiento poblacional, productividad, descomposición, química atmosférica y circulación de nutrientes en ecosistemas terrestre, dulceacuícolas y marinos (Mosier et al., 2002)

Los Bosques tropicales (BTs) participan en ~ 70 % de la fijación biológica de N atmosférico (Townsend et al., 2011) y en la emisión de ~ 71 % de los óxidos de N hacia la atmosfera desde Biomas terrestres (Bai et al., 2012). En estos ecosistemas, sorprendentemente la fijación biológica de N es mantenida a tasas altas a pesar de que este proceso es inhibido por las altas concentraciones de N en el suelo (Hedin et al., 2009). Esta paradoja es explicada en términos de la existencia de una alta heterogeneidad espacial en la disponibilidad de N. De esta manera, en un mismo BT existen ambientes de alta disponibilidad de N, que soportan altas tasas de pérdida del bioelemento y ambientes de baja disponibilidad de N, que favorecen su fijación biológica (Hedin et al., 2009; Menge et al., 2009)

Globalmente, diferentes actividades humanas como lo son el aumento en el uso de combustibles fósiles y la creciente demanda de nutrientes por parte de la agricultura y la industria, han transformando el ciclo global del N, incrementando la deposición de nitrógeno reactivo (Nr) desde la atmósfera (Galloway et al., 1998). Se estima que de 1860 a 2005, la deposición de Nr aumentó un orden de magnitud, con variaciones regionales que evidentemente reflejan las diferencias en la intensidad de la agricultura y el uso de combustibles fósiles a través del tiempo (Galloway et al., 2008).

Dicho incremento ha ocasionado una cascada de problemas en el ambiente y la salud humana (Galloway et al., 2008), y ha centrado la atención en la vulnerabilidad de los ecosistemas terrestres a éste enriquecimiento (Amundson et al., 2003). Este problema es de particular preocupación en regiones forestales tropicales debido a la gran diversidad de organismos que albergan y la desproporcionada participación de éstos ecosistemas en el ciclo global del N (Malhi & Phillips, 2004; Zhuang et al., 2011).

En el bioma forestal tropical, los bosques tropicales estacionalmente secos (BTES) (sensu Mooney et al., 1995) presentan una amplia distribución, ocupando el 42 % de las áreas forestales tropicales (Murphy & Lugo, 1986). En México, los BTES ocupan ~ 10 % del territorio (Challenger & Soberón, 2008). A pesar de su amplia distribución, la cual genera una influencia masiva de éstos bosques en los ciclos globales de C y N, se tiene poca información respecto al impacto que generará el incremento en la deposición de N en éstos ecosistemas (Bejarano et al., 2014a).

Una de las características más relevantes observadas en los BTES, es la marcada estacionalidad de las lluvias (éstos bosques presentan un período de sequía de al menos seis meses, cuando la precipitación mensual acumulada es inferior a 100 mm), por lo que la disponibilidad de agua se convierte en un factor modulador del funcionamiento de estos ecosistemas (Lodge et al., 1994; Campo et al., 1998; Saynes et al., 2005). Por ello, las respuestas de los BTES a los cambios en la disponibilidad de N pueden variar, dependiendo de los detalles de las limitaciones de agua del sitio, que actúan como un regulador del ciclo del N en éstos suelos (Bejarano et al., 2014a; 2014b).

Dado que las estimaciones predicen que cerca del 80 % del área que cubren los BTES podría sufrir una disminución en la precipitación de al menos 50 mm por año para el 2055 (Miles et al., 2006) y que la capacidad de utilizar el N bajo dicha condición será constreñida por la limitación hídrica (Bejarano et al., 2014b), este trabajo busca determinar la sensibilidad del ciclo del N al régimen de precipitación en BTES de la Península de Yucatán. Para ello, se exploró la concentración de N en tejidos de especies dominantes y en suelos de BTES de Yucatán bajo dos condiciones de marcadas diferencias en el régimen de lluvia, una de clima semi-árido y otra de clima sub-húmedo.

Objetivo general

Determinar la sensibilidad del ciclo del N al régimen de precipitación en BTES de la Península de Yucatán.

Objetivos específicos

Determinar la concentración de N (total y mineral) y su disponibilidad en el suelo bajo influencia de las especies leguminosas y no leguminosas para ambos bosques.

Determinar la concentración de N en hojas, leño, raíces finas y mantillo de dos especies leguminosas y dos especies no leguminosas en dos BTES bajo condiciones contrastantes de precipitación media anual.

Hipótesis

1. La concentración de N (total y mineral) es mayor en el bosque con menor precipitación media anual (PMA) (sitio semi-árido) en comparación con el bosque de mayor PMA (sitio sub-húmedo).
2. La concentración de N en hojas, leños, raíces finas y mantillo de las especies leguminosas, es mayor en comparación con la concentración de N de las especies no leguminosas.

Capítulo 1

1. MARCO TEÓRICO

1.1 EL CICLO DEL N EN BOSQUES TROPICALES ESTACIONALMENTE SECOS

Los BT albergan una excepcional diversidad de especies y se presentan en una amplia gama de suelos, que varían en la disponibilidad de los recursos necesarios para el crecimiento de las distintas especies vegetales que en ellos habitan (Wright 2002, Wright et al., 2011) Además desempeñan un papel fundamental en la regulación del clima y de los ciclos biogeoquímicos de la Tierra a través de sus grandes intercambios de energía, agua, carbono y nutrientes con la atmósfera global (Bonan 2008, Brown & Lugo 1982, Cleveland et al., 1999, Melillo et al., 1993)

Dentro del bioma forestal tropical, los bosques tropicales estacionalmente secos (BTES) (sensu Mooney et al., 1995) presentan una amplia distribución, ocupando el 42 % de las áreas forestales tropicales (Murphy & Lugo, 1986) A pesar de esto, se estima que es el bioma tropical más amenazados, y que el cambio climático constituye su principal amenaza (DeFries et al., 2005).

En 1988, Janzen (1988) señaló que los BTES son los ecosistemas más amenazados dentro de los principales tipos de bosque tropical. Esta afirmación se basaba en gran medida en la observación de que, menos del 2 % del área de los BTES en la región mesoamericana, estaba suficientemente intacta para ser considerada digna de conservación (Miles et al., 2006). En ese momento, sólo el 0.09% de los bosques en la región mesoamericana tenían cierto grado de protección oficial. En la actualidad, las altas tasas de pérdida y degradación de los bosques se siguen observando en muchos países tropicales, donde los BTES están presentes (FAO 2001), y en donde este tema sigue siendo sumamente crítico (Miles et al., 2006)

En México, los BTES ocupan ~ 10 % del territorio (Challenger & Soberón, 2008). Presentan una gran heterogeneidad climática, topográfica y edáfica (Rzedowski et al., 1979), así como una gran variación en la estructura vegetal, alta riqueza

florística (Trejo & Dirzo, 2000) y alto grado de endemismos (~ 60 % de sus especies) (Trejo 1998). Estos bosques se distribuyen en las provincias de la Costa del Pacífico, la Depresión del Balsas y en la Península de Yucatán (CONABIO 1997).

Biogeográficamente la Península de Yucatán es la más aislada de estas provincias, porque presenta mayor afinidad biológica con los BTES insulares del Mar Caribe (Espinosa et al., 2008) y porque su material parental cárstico (Bautista et al., 2005) le confiere características biogeoquímicas únicas. A pesar de la importancia reconocida de este bioma para la biogeoquímica y para la diversidad biológica, siguen existiendo incertidumbres fundamentales en la comprensión de los ciclos de los nutrientes que son la base de la productividad y la dinámica de estos bosques en todo el mundo (Hedin et al., 2009)

Uno de los problemas más relevantes reside en la resolución del ciclo del N a través de este vasto bioma. Aunque los BTES son muy variables en su composición biótica y propiedades funcionales, a menudo se supone que son ricos en N en relación con otros nutrientes como el fósforo (P) y el calcio (Ca) (Hedin et al., 2009) Esta hipótesis está apoyada por evidencias que indican que al menos algunos bosques tropicales, poseen la capacidad de construir, reciclar y exportar (a través de lixiviación y desnitrificación) grandes cantidades de N, sin embargo, las respuestas del ciclo a diversas presiones ambientales y antropogénicas siguen siendo desconocidas. (Davidson et al., 2007, Hall & Matson, 1999, Hedin et al., 2003, Houlton et al., 2006)

1.2 AUMENTO DE LA DEPOSICIÓN DE N EN BOSQUES TROPICALES ESTACIONALMENTE SECOS

El uso de fertilizantes de nitrógeno, el cultivo de plantas fijadoras de N, la quema de combustibles fósiles y la quema de biomasa han cambiado el ciclo global del N (Davidson 2009). De 1860 a 2005, la deposición atmosférica de N reactivo (Nr) aumentó un orden de magnitud, con variaciones regionales que reflejan las diferencias en la intensidad de la agricultura y el uso de combustibles fósiles a través del tiempo (Galloway et al., 2008). En las últimas décadas, la deposición de Nr ha aumentado en los trópicos, y en estas regiones se podrán ver los más dramáticos aumentos en las próximas décadas (Lamarque et al., 2005; Dentener et al., 2006)

Aunque los bosques tropicales representan el 44 % de la superficie forestal mundial y contribuyen de manera significativa a los ciclos globales de C y N (Malhi y Phillips, 2004; Pan et al., 2011; Zhuang et al., 2011), se tiene poca información sobre el impacto de la elevada deposición de N en el ciclo y almacenamiento de estos bioelementos en dichos ecosistemas (solo el 5 % de todos los estudios de

ecosistemas forestales mundiales se realizaron en las regiones tropicales) (Lu et al., 2011a,b)

De forma general, es esperable que las respuestas a la entrada elevada de N tiendan a variar entre los bosques tropicales, que difieren significativamente en el clima (principalmente en la cantidad total y la distribución de la precipitación anual) y en el estado de los nutrientes del suelo (Vitousek & Sanford, 1986). Aunque los resultados de los estudios en bosques tropicales húmedos y secos sugieren cambios a largo plazo en el ciclo del N para ambos ecosistemas (Hietz et al., 2011) desde la perspectiva de una mayor deposición de N, existen importantes diferencias biogeoquímicas entre los bosques húmedos y secos.

Estas diferencias pueden significar que una mayor deposición de N dará lugar a mayores cambios en los bosques secos que en su contraparte húmeda. Ya que el suministro de agua en estos ecosistemas es inferior, por lo general se registra una tasa de descomposición inferior (Powers et al., 2009), concentraciones superiores de N en suelo (Gamboa et al., 2010, Jimenez et al., 2011), y un ciclo de N más abierto que sus contrapartes húmedas (Austin & Vitousek, 1998).

Estudios realizados en ecosistemas forestales tropicales tanto húmedos como secos muestran, que tanto los cambios en el ciclo de N del suelo con elevadas entradas de N, como la magnitud de las pérdidas de N dependen del estado de los nutrientes del suelo (Hall & Matson, 1999; Koehler et al., 2009b). En estos estudios, los bosques tropicales húmedos, con productividad primaria neta N-limitada, no mostraron un aumento a corto plazo en las pérdidas de N. Sin embargo, los bosques tropicales secos, con productividad primaria neta sin limitaciones de N, mostraron grandes y rápidos aumentos en las pérdidas y el ciclado del N del suelo, aunque las respuestas del ecosistema dependían principalmente de la presencia de una capa orgánica en los suelos (Koehler et al., 2009b; Corre et al., 2010).

1.3 SENSIBILIDAD DEL CICLO DEL N AL RÉGIMEN DE LLUVIAS EN BOSQUES TROPICALES ESTACIONALMENTE SECOS

En los BTES la disponibilidad de agua es el principal factor que controla la productividad primaria neta y la dinámica de los bioelementos (Austin et al., 2004; Martínez-Yrizar et al., 1995). Trabajos previo en BTES (regiones con un período de sequía estacional de 4-6 meses y menos de 100 mm de lluvia al mes durante este período) indican que la precipitación suele ser un factor clave del estado climático que directa o indirectamente controla la estructura y la función de los ecosistemas forestales, ya que la variación estacional de la temperatura media allí es generalmente menor de 4°C (Murphy & Lugo, 1986).

Durante el inicio de la época de lluvias, los pulsos de disponibilidad de agua afectan fuertemente la actividad de los microorganismos del suelo (Campo et al.,

1998; Fierer & Schimel, 2002). Las primeras lluvias causan la lisis de las células microbianas liberando bioelementos que son mineralizados rápidamente, soportando una alta tasa del crecimiento microbiano (Van Gestel et al., 1993) y de la respiración del suelo (Kim et al., 2012). En esta época, la emisión de óxidos de N es estimulada por la acumulación de nitrato en la época seca y la formación de microporos anóxicos en el suelo que favorecen la vía desnitrificadora (Kim et al., 2012). Finalmente, durante el resto de la época de lluvias, tanto la comunidad microbiana del suelo como la comunidad vegetal son más activas funcionalmente y, en el caso de la comunidad de plantas, se alcanzan las más altas tasas fotosintéticas del año (Gamon et al., 2005).

Los BTES de la península de Yucatán han sido estudiados en el marco de diversos proyectos que tienen como objetivo su caracterización funcional a lo largo del gradiente de precipitación. Brevemente, los resultados muestran que con el incremento de la PMA se registra un aumento en la altura y diámetro de los árboles (Roa-Fuentes et al., 2012). Adicionalmente a lo largo del gradiente de precipitación, los suelos de los sitios más secos tienden a presentar menores tasas de mineralización de la materia orgánica (Cuevas et al., 2013), así como mayores cantidades de mantillo (Roa-Fuentes et al., 2013) y concentración de N total e inorgánico en comparación con los sitios más húmedos del gradiente (Cuevas et al., 2013; Maldonado 2013)

Además de la PMA, otro factor determinante es la estacionalidad de las lluvias, la cual favorece la existencia de ciclos de humedad-sequía que alteran el desempeño de los ecosistemas. La fuerte estacionalidad de las lluvias en el BTES, conlleva a que los procesos ecológicos y la productividad primaria neta sean a su vez, fuertemente estacionales (Campo & Vázquez-Yanes, 2004; Solís & Campo, 2004; Bejarano et al., 2014b)

1.4 INFLUENCIA DE LAS LEGUMINOSAS EN EL CICLO DEL N

En los bosques tropicales, las leguminosas (Fabaceae) son a menudo una de las familias más abundantes y ricas en especies de plantas (Gentry 1995; Gillespie et al 2000., Pennington et al., 2009). Los nódulos que están presentes muchas veces en sus raíces contribuyen con la fijación de N gracias a las bacterias simbiotes (Gei et al., 2014)

Las leguminosas son usadas para probar los efectos de especies individuales en los suelos tropicales, ya que son posibles reguladoras de la dinámica de los nutrientes del ecosistema (Wang et al., 2010). Además son el grupo más diverso y amplio de plantas con la capacidad potencial de fijar N₂ (Sprent 2005)

Independientemente de su capacidad de fijar N_2 atmosférico, la mayoría de los miembros de esta familia tienen altas concentraciones de N foliar (Fyllas et al., 2009). Por otra parte, en los BTES, leguminosas arbóreas destacan como un grupo funcional de plantas diferentes, ya que tienen altas concentraciones de N en las hojas y una mayor densidad de la madera, en comparación con especies no leguminosas (Powers & Tiffin, 2010).

A pesar de que existe una comprensión general de las leguminosas como impulsores de la dinámica del N, la magnitud de los efectos de este grupo de especies en los suelos de los bosques tropicales está mal cuantificado (Gei et al., 2014). La definición de los efectos que las leguminosas tienen en los suelos es el primer paso necesario hacia la comprensión de cómo la composición de la comunidad y asociaciones de grupos funcionales influyen en los procesos del suelo, y en particular en la dinámica del N (Gei et al., 2013)

Capítulo 2

2. MATERIALES Y MÉTODOS

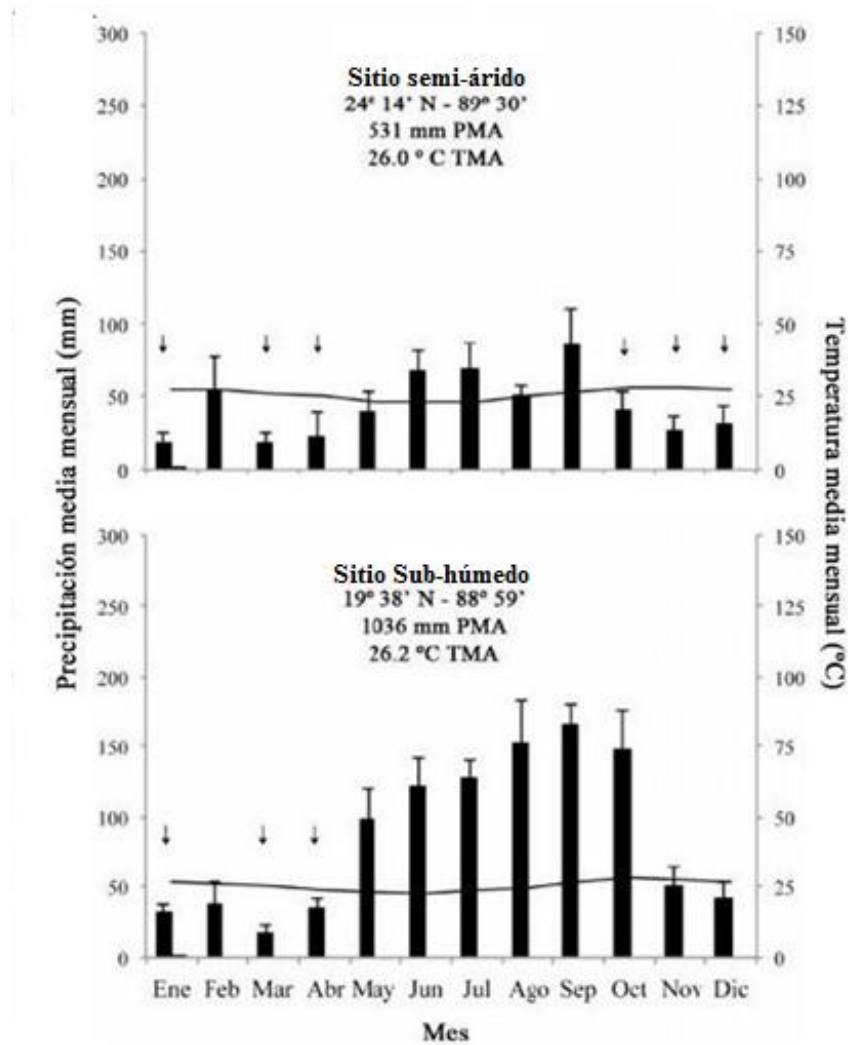
2.1 SITIOS DE ESTUDIO

Los sitios de estudio se encuentran localizados en la región de la península de Yucatán, al sur-oeste de México, estos se encuentran a 120 km de distancia el uno del otro y serán nombrados con características del clima asociadas a la localidad así: Chicxulub (Sitio semi-árido), 21°14'N – 89°3'O y Hobonil (Sitio sub-húmedo), 19°38'N – 88°59'O.

El clima en la región es cálido y subhúmedo, y soporta bosques tropicales secos a muy secos en el sistema de Holdridge (Holdridge et al., 1971). La temperatura media anual en los dos sitios es de aproximadamente 26°C, con una diferencia de menos de 5°C entre los meses más fríos y más cálidos. En estos sitios, la mayor parte de la precipitación anual cae en la temporada de lluvias, la cual contribuye con el 75% a la PMA. La mayor cantidad de precipitación acumulada se registra en el mes de Septiembre y la menor en Marzo (Figura 1)

Ambos sitios se desarrollan sobre similar material parental, que corresponde a roca caliza, lo cual ha permitido el desarrollo de suelos someros y ricos en carbonatos. El paisaje se compone de áreas planas y la litología predominante incluye material del Plioceno tardío. Los suelos predominantes, Leptosoles eutríficos, son superficiales (generalmente de profundidad menor a 0.5 m), ricos en materia orgánica, y de reacción básica (Cuevas et al., 2013). La vegetación corresponde a bosque tropical caducifolio del tipo selva mediana caducifolia y selva mediana sub-caducifolia (Rzedowski et al., 1979). Florísticamente, Fabaceae (Leguminosas) es la familia más representativa y las especies dominantes son *Gymnopodium floribundum* Rolfe, *Piscidia piscipula* (L.) Sarg., *Lysiloma latisiliquum* (L.) Benth, y *Bursera simaruba* (L.) Sarg. (Roa-Fuentes et al., 2013)

Figura 1. Climograma de los sitios utilizados en el estudio. Los datos en barras son medias ± 1 EE de la precipitación media mensual, y en línea continua son valores medios mensuales de la temperatura durante el período 2001 al 2010. Los meses con déficit hídrico para las plantas son indicados con flechas. PMA: precipitación media anual, TMA: temperatura media anual. Fuente: CONAGUA comunicación personal.



Los dos sitios fueron usados para cultivos de agave y hortalizas, la referencia local indica un tiempo de abandono de aproximadamente 50 años. Estos sitios presentan similar temperatura media, topografía, geología y suelos, y comparten entre sí el mismo tipo y estado de desarrollo de la vegetación e historia de uso (Cuadro 1) (Roa-Fuentes et al. 2012; Cuevas et al., 2013). Sin embargo, la

variación más conspicua entre las dos localidades corresponde a su régimen de precipitación (Sitio semi-árido: 531 mm y Sitio sub-húmedo: 1036 mm de PMA), permitiendo esto analizar variaciones espaciales en el funcionamiento del ecosistema asociadas a la disponibilidad de agua.

Cuadro 1. Características generales asociadas al clima, la vegetación y el suelo presente en los dos sitios de estudio.

	Sitio Semi-árido	Sitio Sub-húmedo
Clima¹		
Temperatura Media Anual (°C)	25.8	26.2
Precipitación Media Anual (mm año ⁻¹)	531	1036
Vegetación²		
Densidad árboles (tallos ha ⁻¹)	37.4	56.4
Altura árboles (m)	3.3	5.4
Biomasa aérea (Mg ha ⁻¹)	47.4	65.6
Suelo³		
Suelo dominante	Leptosol lítico calcárico -húmico	Leptosol mólico calcárico-húmico
Suelo subdominante	Leptosol hiperesque- lético calcárico	Luvisol
Densidad aparente (g cm ⁻³)	0.53± 0.03	0.66±0.04
pH	7.4±0.04	7.4±0.02
Textura	Franco-arenosa	Franco-arcillo arenosa

¹Datos climáticos (Servicio Meteorológico Nacional, comunicación personal)

²Datos Vegetación (Roa-Fuentes et al. 2012)

³Datos Suelo (Tomados de Tesis de Maestría de Vanessa Maldonado y Tesis Doctoral de Marylin Bejarano)

2.2 MUESTREO

La colecta de las muestras se realizó en el mes de Septiembre (estación de lluvias). Se seleccionaron para el estudio dos especies con capacidad potencial de fijar N₂, *Piscidia piscipula* (L.) Sarg. y *Lysiloma latisiliquum* (L.) Benth, y dos especies sin esta capacidad, *Bursera simaruba* (L.) Sarg. y *Gymnopodium floribundum* Rolfe (Roa-Fuentes et al. en revisión). De aquí en adelante las especies se nombrarán por su género.

Muestreo tejidos vegetales

En cada sitio se eligieron aleatoriamente 10 árboles (Diámetro a la altura del pecho 1.30 m > 5 cm) de cada especie (40 árboles por sitio). Usando un corta ramas se tomaron muestras de hojas en los cuatro ejes del dosel, las cuales se homogenizaron en una misma bolsa de papel previamente rotulada. Siempre que fue posible se tomaron muestras del tallo principal usando un taladro para corteza.

Cuando no fue posible, debido principalmente a la dureza del árbol, las muestras fueron tomadas con ayuda de tijeras podadoras en tallos secundarios inmediatamente próximos al tallo principal. Las raíces finas (≤ 2 mm de diámetro) fueron tomadas bajo el tallo principal del árbol, entre 0 y 20 cm de profundidad, cuidado obtener muestras de los nódulos que presentan las especies leguminosas siempre que fueron visibles.

Muestreo Mantillo y suelo

En la misma oportunidad de muestro de la vegetación, se tomaron 4 muestras de mantillo por árbol de cada especie, usando un aro de 20 cm de diámetro. Finalmente, se tomó una muestra compuesta del suelo mineral (entre 0-10 cm de profundidad) por árbol. Ambos tipos de muestra fueron tomadas a 10 cm de distancia de la base del tallo. Posteriormente se almacenaron en bolsas plásticas de cierre hermético en neveras.

Todo el material fue trasladado al Laboratorio de Biogeoquímica terrestre y clima del Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México para su posterior procesamiento.

2.3 ANÁLISIS DE LABORATORIO

N total en hojas, leño y raíces

Las muestras de hoja, leño y raíces fueron secadas por 48 horas a 65°C hasta peso constante para determinar la masa. Una sub-muestra de cada tejido colectado en campo fue molida y tamizada para su posterior análisis de N total. La determinación de N total fue realizada por digestión ácida en H₂SO₄ concentrado con el método Kjeldahl y determinado colorimétricamente en el sistema automatizado Braun Luebbe (Anderson é Ingram, 1993)

Masa y N total en mantillo

Las muestras de mantillo fueron secadas por 48 horas a 65°C hasta peso constante. A continuación para determinar la masa de mantillo, las 4 muestras colectadas por árbol fueron pesadas por separado y luego fueron unificadas para el posterior análisis de N total. La determinación de N total fue realizada por digestión ácida en H₂SO₄ concentrado con el método Kjeldahl y determinado colorimétricamente en el sistema automatizado Braun Luebbe (Anderson é Ingram, 1993)

N total suelo

Las muestras de suelo fueron tamizadas y una sub-muestra fue secada a 65°C por 24 horas. A continuación se pesaron 0.04 g de suelo para la posterior determinación de N total. Dicha determinación fue realizada por digestión ácida en H₂SO₄ concentrado con el método Kjeldahl y determinado colorimétricamente en el sistema automatizado Braun Luebbe (Anderson é Ingram, 1993)

pH y contenido gravimétrico de agua en el suelo

Las muestras de suelo fueron separadas en sub-muestras para los análisis correspondientes. El pH del suelo se determinó en una sub-muestra de suelo (10 g) que fue mezclada con agua desionizada en proporción 1:2.5 y la medición fue realizada durante 5 minutos para cada sub-muestra con un pH metro (CORNING). Para determinar el contenido gravimétrico de agua (CGA) del suelo, una sub-muestra de suelo fue secada a 65°C por 24 horas. El cálculo del CGA se realizó por la diferencia de peso seco y peso húmedo de la sub-muestra de suelo.

N mineral y transformación de N en el suelo

La concentración de N mineral (Nitrato-NO₃, y Aminio-NH₄) fue determinada usando extracción con KCl 2M. La transformación neta de N fue determinada tras 15 días de incubación aeróbica en una cámara de temperatura y luz controlada.

La extracción de N mineral se realizó usando una sub-muestra de 10 g de suelo en 50 ml de KCl 2M (Robertson et al., 1999). La solución fue agitada durante 30 minutos, a continuación se realizó la extracción en viales de cristal usando papel de filtro para su posterior refrigeración hasta su análisis. Los datos obtenidos se registraron como la concentración inicial de N mineral.

La mineralización neta de N (MNN) y la nitrificación neta (NN) fueron determinadas después de 15 días de incubación aeróbica. Para ello, una segunda sub-muestra de suelo (10 g) fue llevada a capacidad de campo, e incubada a 25°C durante 15 días; posteriormente se extrajo el N mineral con KCl 2M, como se indicó anteriormente.

Los datos que se obtuvieron tras la incubación fueron considerados como la concentración final de N mineral. La concentración de N mineral en los extractos iniciales y finales se determinó en un automatizador usando el procedimiento para (NO_3^- -N, NH_4 -N). La MNN y la NN fueron determinadas a partir de la diferencia entre la concentración final de N mineral (NO_3+NH_4) menos la concentración inicial de N mineral y a partir de la diferencia entre la concentración final e inicial de NO_3 , respectivamente.

2.4 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

El análisis fue llevado a cabo con el paquete estadístico R (R Core Team, 2011) y las gráficas fueron elaboradas en SigmaPlot (11.0 2008). Los datos fueron expresados con relación al peso seco del suelo. Se contrastó normalidad aplicando el test de Shapiro–Wilk. Cuando los datos no cumplieron con el requisito de normalidad, fueron transformados con el valor Z, $Z = (X - \mu) / \delta$, donde X es el valor de la medición, μ es la media de los datos y δ es la desviación estándar (Gotelli & Ellison, 2004). Se realizaron análisis de varianza (ANOVA) de un factor para determinar las diferencias dentro de las plantas (comparando entre tejidos) y de dos factores para hallar las diferencias entre sitios y especies. La significancia estadística se fijó en un nivel del 95 por ciento para todas las pruebas. En el caso de existir diferencias significativas ($P \leq 0.05$) se realizó la prueba a posteriori Tukey (HSD).

3. RESULTADOS

3.1 VARIACIÓN DE LA CONCENTRACIÓN DE N EN LAS ESPECIES SELECCIONADAS

Mediante análisis de varianza de un factor se compararon los tejidos (Hoja, Leño y Raíz) para las cuatro especies consideradas en el estudio, en los dos sitios (Cuadro 2)

Cuadro 2. Media \pm Error estándar de la concentración de N en hoja, leño y raíz (raíces finas) de cuatro especies vegetales que coexisten en dos bosques estacionalmente secos de la península de Yucatán. Valores de ($P \leq 0.05$) y letras diferentes indican diferencias significativas entre partes de la planta para una misma especie en un sitio.

	N Hoja	N Leño	N Raíz	F	P
Sitio Semiárido					
<i>Lysiloma</i>	3.96 ^a \pm 0.02	2.51 ^b \pm 0.07	4.87 ^c \pm 0.07	35.921	<0.001
<i>Piscidia</i>	3.84 ^a \pm 0.01	3.07 ^b \pm 0.12	4.70 ^c \pm 0.09	84.477	<0.001
<i>Bursera</i>	3.81 ^a \pm 0.03	2.98 ^b \pm 0.17	4.71 ^c \pm 0.02	64.097	<0.001
<i>Gymnopodium</i>	3.79 ^a \pm 0.04	3.31 ^b \pm 0.18	4.67 ^c \pm 0.08	35.648	<0.001
Sitio Subhúmedo					
<i>Lysiloma</i>	4.25 ^a \pm 0.14	2.99 ^b \pm 0.14	4.68 ^c \pm 0.09	46.906	<0.001
<i>Piscidia</i>	3.83 ^a \pm 0.03	3.29 ^b \pm 0.22	4.51 ^c \pm 0.04	21.711	<0.001
<i>Bursera</i>	3.62 ^a \pm 0.11	2.08 ^b \pm 0.27	4.18 ^c \pm 0.43	80.318	<0.001
<i>Gymnopodium</i>	3.93 ^a \pm 0.03	2.63 ^b \pm 0.16	4.41 ^c \pm 0.03	17.294	<0.001

Los valores del estadístico registrados tanto para el sitio semi-árido como para el sitio sub-húmedo indican que la concentración de N entre los distintos tejidos de cada una de las especie para ambos sitios presenta diferencias significativas. En todos los casos la concentración de N disminuyo siguiendo el orden raíces > hojas > leño (Cuadro 2)

3.2 VARIACIÓN DEL CICLO DEL N EN BOSQUES ESTACIONALMENTE SECOS DE YUCATÁN: EFECTO DEL RÉGIMEN DE LLUVIA Y DE LAS ESPECIES

3.2.1 Contenido de N en Mantillo

Masa de Mantillo

Para determinar si existían diferencias en la masa del mantillo entre los sitios y las especies consideradas (Figura 2), se realizó un análisis de varianza (ANOVA) de dos factores.

Los valores del estadístico Indicaron la existencia de interacción significativa sitio* especie (Cuadro 3).

Cuadro 3. Resultados del Anova de dos factores para el Masa del Mantillo. Valores de ($P \leq 0.05$) indican diferencias significativas.

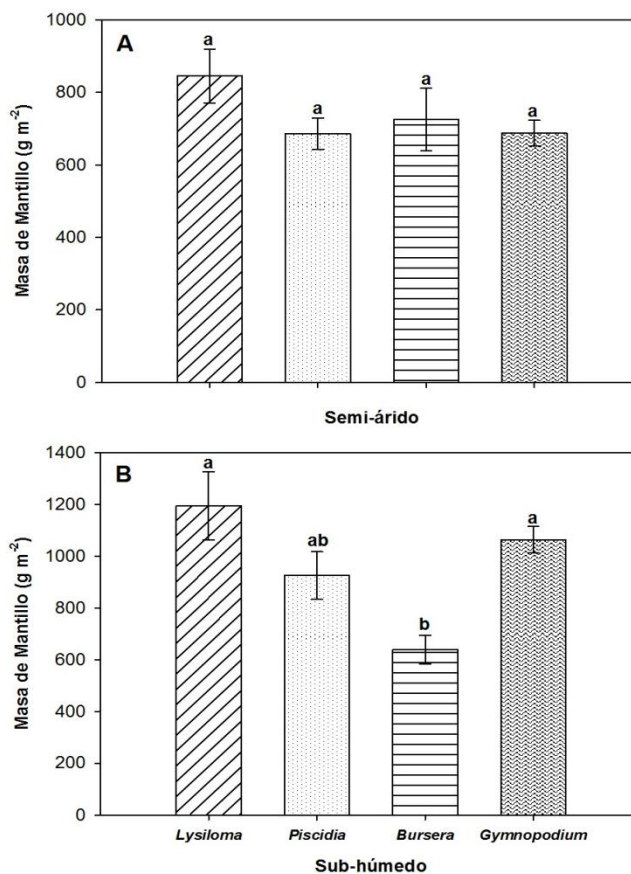
Masa de Mantillo					
Factor	gl	SC	CM	F	P
Sitio	1	10.64895	10.6489	16.0741	0.0001
Especie	3	13.18110	4.39370	6.6321	0.0005
Sitio*Especie	3	7.47103	2.49034	3.7591	0.0144

El sitio sub-húmedo presentó una masa de mantillo próxima a 1Kg m⁻² (955.25 g m⁻²±118.91) mientras que el sitio semi-árido tuvo una media 250 g menor (735.965 g m⁻²±37.53)

Con la prueba de tukey se observó para el sitio semi-árido que las medias de los valores de masa de mantillo de las cuatro especies (*Lysiloma* (845.26 g m⁻²± 74.05), *Piscidia* (685.9 g m⁻²±43.65), *Bursera* (725.1 g m⁻²±86.15) y *Gymnopodium* (687.6±35.08)) no presentaron diferencias estadísticamente significativas.

Para el sitio sub-húmedo, *Lysiloma* (1193.7 g m⁻²±131.9) y *Gymnopodium* (1063.7 g m⁻²±51.96) no presentaron diferencias significativas entre sí, sin embargo, *Bursera* (638.8 g m⁻²±56.23) fue estadísticamente distinta de *Lysiloma* y *Gymnopodium*, y *Piscidia* (924.8 g m⁻²±92.57) fue estadísticamente similar a las demás. En general, *Lysiloma* presentó mayor masa de mantillo en comparación a *Piscidia* y *Bursera*, y una masa de mantillo similar a *Gymnopodium* (Figura 2)

Figura 2. Masa de mantillo en (A) Sitio semi-árido y (B) Sitio sub-húmedo de dos especies leguminosas (*Lysiloma* y *Piscidia*) y dos especies no-leguminosas (*Bursera* y *Gymnopodium*). Los datos son medias ± EE. Letras diferentes indican medias que son significativamente diferentes entre las distintas especies.



N en Mantillo

El sitio sub-húmedo no presentó diferencias significativas en la concentración de N en mantillo ($6.0975 \text{ mg N g}^{-1} \pm 1.34$) con el sitio semi-árido ($5.7125 \text{ mg N g}^{-1} \pm 1.31$). Los valores del estadístico indican diferencias significativas únicamente entre especies (Cuadro 4)

Cuadro 4. Resultados del Anova de dos factores para el N en Mantillo. Valores de ($P \leq 0.05$) indican diferencias significativas.

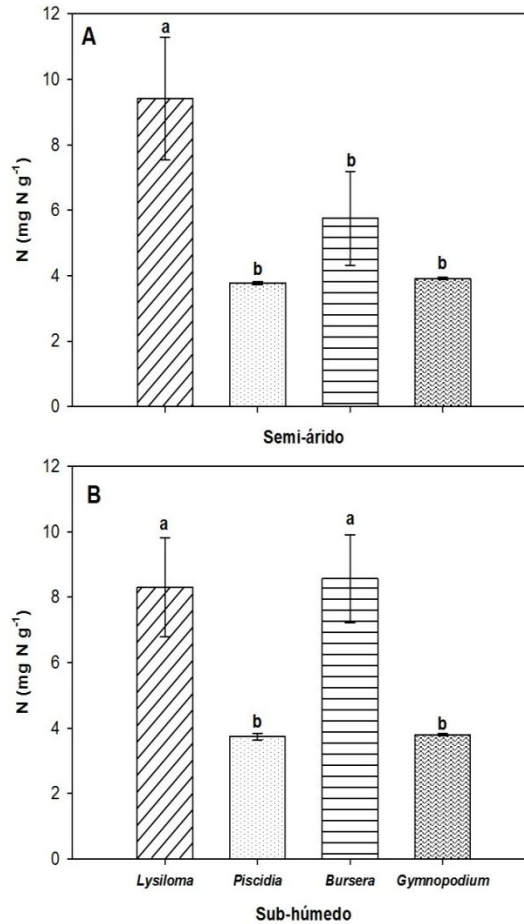
N Mantillo					
Factor	gl	SC	CM	F	P
Sitio	1	0.18243	0.182430	0.2468	0.6208
Especie	3	23.15294	7.717647	10.4419	0.0000
Sitio*Especie	3	2.59465	0.864882	1.1702	0.3271

Con la prueba de tukey se observó para el sitio semi-árido que las medias de los valores de la concentración de N en mantillo de *Piscidia* ($3.78 \text{ mg N g}^{-1} \pm 0.043$), *Bursera* ($5.75 \text{ mg N g}^{-1} \pm 1.43$) y *Gymnopodium* ($3.91 \text{ mg N g}^{-1} \pm 0.035$) no presentaron diferencias significativas. Por el contrario, *Lysiloma* ($9.41 \text{ mg N g}^{-1} \pm 1.88$) presentó diferencias significativas con las demás especies. (Figura 3)

Para el sitio sub-húmedo, *Lysiloma* ($8.30 \text{ mg N g}^{-1} \pm 1.52$) y *Bursera* ($8.56 \text{ mg N g}^{-1} \pm 1.34$) no presentaron diferencias significativas entre sí. Sin embargo, fueron estadísticamente distintas de *Piscidia* ($3.74 \text{ mg N g}^{-1} \pm 0.101$) y *Gymnopodium* ($3.79 \text{ mg N g}^{-1} \pm 0.034$), que a su vez no presentaron diferencias significativas entre sí.

En general, *Lysiloma* presentó mayor concentración de N en mantillo que *Piscidia* y *Gymnopodium*, *Bursera* mostró mayor concentración de N en mantillo en comparación con *Gymnopodium* y *Piscidia*, y *Gymnopodium* y *Piscidia* mostraron una concentración de N en mantillo similar (Figura 3)

Figura 3. Concentración de N total en mantillo en (A) Sitio semi-árido y (B) Sitio sub-húmedo de dos especies leguminosas (*Lysiloma* y *Piscidia*) y dos especies no-leguminosas (*Bursera* y *Gymnopodium*). Los datos son medias \pm EE. Letras diferentes indican medias que son significativamente diferentes entre las distintas especies.



Masa de N en Mantillo

El sitio sub-húmedo no presentó diferencias significativas en la masa de N en mantillo ($5402,85 \text{ g N m}^{-2} \pm 1216.704$) con el sitio semi-árido ($4456,425 \text{ g N m}^{-2} \pm 1301.063$) Los valores del estadístico indican diferencias significativas únicamente entre especies (Cuadro 5).

Cuadro 5. Resultados del Anova de dos factores para la Masa de N en Mantillo. Valores de ($P \leq 0.05$) indican diferencias significativas.

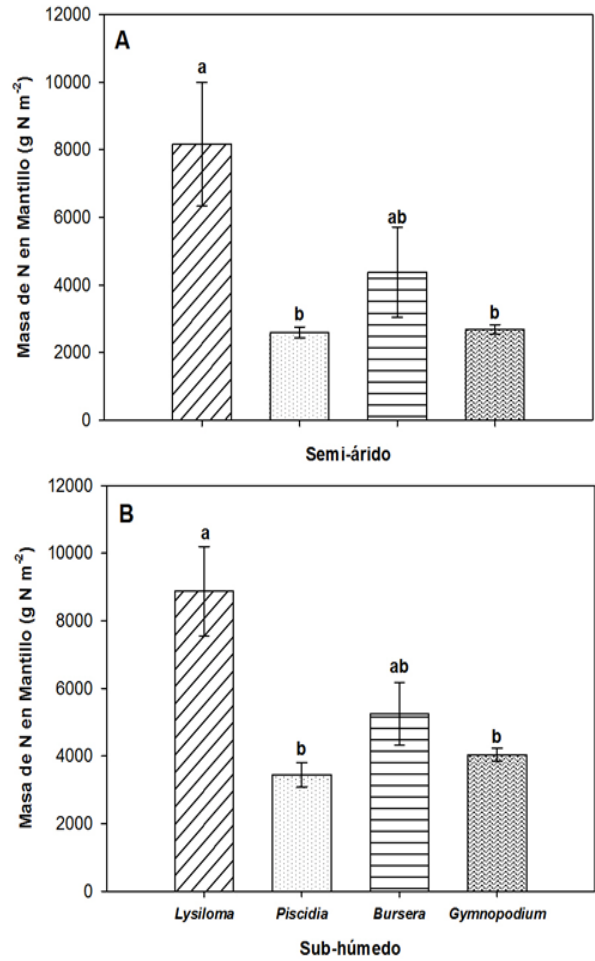
Masa de N en Mantillo					
Factor	gl	SC	CM	F	P
Sitio	1	1.26815	1.268146	1.7982	0.1841
Especie	3	26.87419	8.958064	12.7024	0.0000
Sitio*Especie	3	0.08152	0.027173	0.0385	0.9898

Con la prueba de tukey se observó para el sitio semi-árido que las medias de los valores de masa de N en mantillo de *Piscidia* ($2592.5 \text{ g N m}^{-2} \pm 166.1$) y *Gymnopodium* ($2690.7 \text{ g N m}^{-2} \pm 1333.7$) no presentaron diferencias significativas entre sí, aunque fueron diferentes de *Lysiloma* ($8159.9 \text{ g N m}^{-2} \pm 1832.2$). *Bursera* ($4382.6 \text{ g N m}^{-2} \pm 1333.7$) no presentó diferencias significativas con las demás especies (Figura 4)

Para el sitio sub-húmedo, *Piscidia* ($3448.9 \text{ g N m}^{-2} \pm 358.42$) y *Gymnopodium* ($4040.1 \text{ g N m}^{-2} \pm 199.8$) no presentaron diferencias significativas entre sí, aunque fueron diferentes de *Lysiloma* ($8876.3 \text{ g N m}^{-2} \pm 1324.7$). *Bursera* ($5246.1 \text{ g N m}^{-2} \pm 929.2$) no presentó diferencias significativas con las demás especies.

En general, *Lysiloma* presentó mayor masa de N en mantillo que las demás especies, *Bursera* mostró mayor masa de N en mantillo en comparación con *Gymnopodium* y *Piscidia*, y *Gymnopodium* y *Piscidia* mostraron una masa de N en mantillo similar (Figura 4)

Figura 4. Masa de N en mantillo en (A) Sitio semi-árido y (B) Sitio sub-húmedo de dos especies leguminosas (*Lysiloma* y *Piscidia*) y dos especies no-leguminosas (*Bursera* y *Gymnopodium*). Los datos son medias \pm EE. Letras diferentes indican medias que son significativamente diferentes entre las distintas especies.



3.2.2 Concentración de N total, Nitrato (NO₃) y Amonio (NH₄) en el suelo

N total

Los valores del estadístico indican que la concentración de N total en el suelo presentó interacción significativa sitio*especie (Cuadro 6)

Cuadro 6. Resultados del Anova de dos factores para el N total en suelo. Valores de ($P \leq 0.05$) indican diferencias significativas.

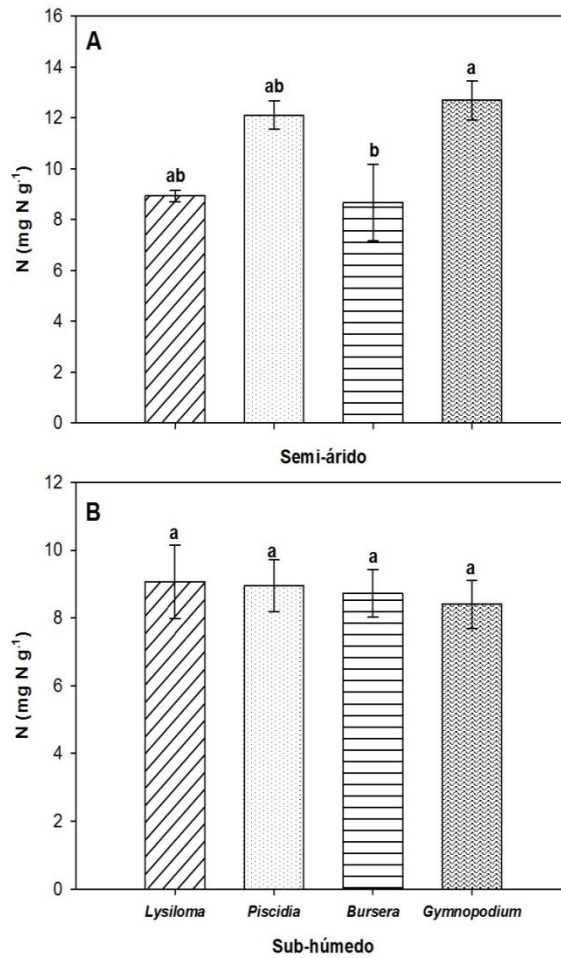
N Suelo					
Factor	gl	SC	CM	F	P
Sitio	1	6.94415	6.944153	8.624	0.0044
Especie	3	6.20810	2.069366	2.570	0.0608
Sitio*Especie	3	8.16650	2.722166	3.380	0.0227

En general el sitio semi-árido presentó mayor concentración de N en suelo ($10.5925 \text{ mg N g}^{-1}$) que el sitio sub-húmedo ($8.7875 \text{ mg N g}^{-1}$)

Con la prueba de tukey se observó para el sitio semi-árido que las medias de los valores de N total en suelo de *Lysiloma* ($8.92 \text{ mg N g}^{-1} \pm 0.22$) y *Piscidia* ($12.1 \text{ mg N g}^{-1} \pm 0.74$) no presentaron diferencias significativas entre sí, ni con las demás especies. Por el contrario *Bursera* ($8.66 \text{ mg N g}^{-1} \pm 1.51$) presentó diferencias significativas con *Gymnopodium* ($12.69 \text{ mg N g}^{-1} \pm 0.76$) (Figura 5)

Para el sitio sub-húmedo, *Lysiloma* ($9.07 \text{ mg N g}^{-1} \pm 1.08$) *Piscidia* ($8.95 \text{ mg N g}^{-1} \pm 0.76$) *Bursera* ($8.73 \text{ mg N g}^{-1} \pm 0.7$) y *Gymnopodium* ($8.40 \text{ mg N g}^{-1} \pm 0.71$) no presentaron diferencias significativas entre sí.

Figura 5. Concentración de N total en Suelo (A) Sitio semi-árido y (B) Sitio sub-húmedo de dos especies leguminosas (*Lysiloma* y *Piscidia*) y dos especies no-leguminosas (*Bursera* y *Gymnopodium*). Los datos son medias \pm EE. Letras diferentes indican medias que son significativamente diferentes entre las distintas especies.



Nitrato (NO₃)

Los valores del estadístico indican que la concentración de NO₃ en el suelo varió entre sitios (Cuadro 7) En general el sitio sub-húmedo presentó mayor concentración de NO₃ (11.835 μ g N g \pm 0.29) que el sitio semi-árido (7.825 μ g N g \pm 1.35)

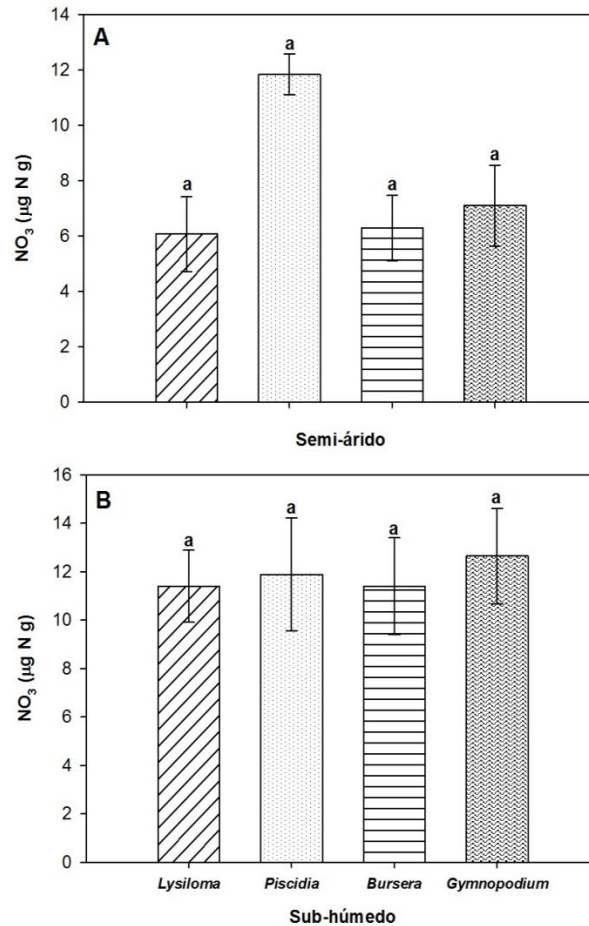
Cuadro 7. Resultados del Anova de dos factores para Nitrato. Valores de ($P \leq 0.05$) indican diferencias significativas.

Nitrato (NO ₃)					
Factor	gl	SC	CM	F	P
Sitio	1	10.15982	10.15982	11.88659	0.000948
Especie	3	4.01524	1.33841	1.56589	0.205089
Sitio*Especie	3	3.32858	1.10953	1.29810	0.281717

Aunque el estadístico solo arrojó diferencias significativas entre los sitios, en promedio para el sitio semi-árido *Piscidia* (11.84 µg N g ±0.74) presento mayor contenido de NO₃, seguida por *Gymnopodium* (7.1 µg N g ±1.47), *Bursera* (6.29 µg N g ±1.18) y finalmente *Lysiloma* (6.07 µg N g ±1.35) (Figura 6)

Para el sitio sub-húmedo, *Gymnopodium* (12.65 µg N g ±1.98) presento mayor contenido de NO₃, seguido por *Piscidia* (11.89 µg N g ±2.34), *Bursera* (11.4 µg N g ±2.0) y *Lysiloma* (11.4 µg N g ±1.49) En general el sitio sub-húmedo presentó mayor concentración de NO₃ (11.835 µg N g) que el sitio semi-árido (7.825 µg N g)

Figura 6. Concentración de Nitrato (NO_3) (A) Sitio semi-árido y (B) Sitio sub-húmedo de dos especies leguminosas (*Lysiloma* y *Piscidia*) y dos especies no-leguminosas (*Bursera* y *Gymnopodium*). Los datos son medias \pm EE. Letras diferentes indican medias que son significativamente diferentes entre las distintas especies.



Amonio (NH_4)

La concentración de NH_4 en el suelo no varió entre sitios, ni entre especies (Figura 7 y Cuadro 8) Sus valores fueron comparables en el sitio semi-árido ($17.1875 \mu\text{g N g} \pm 0.33$) y en el sitio sub-húmedo ($16.56 \mu\text{g N g} \pm 1.56$)

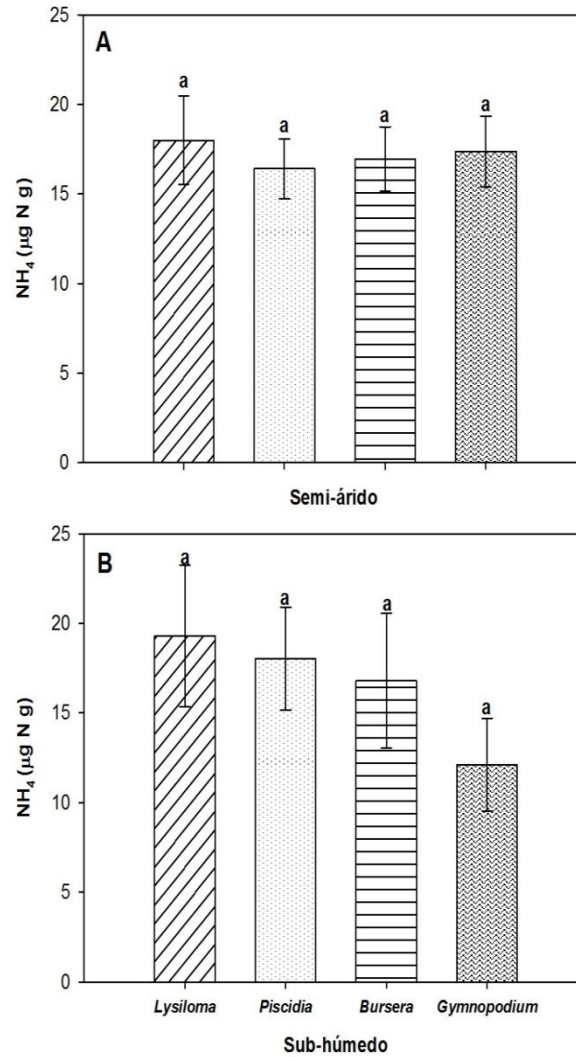
En el sitio semi-árido en promedio *Lysiloma* ($18.0 \mu\text{g N g} \pm 2.47$) presento el más alto valor de NH_4 , seguido por *Gymnopodium* ($17.38 \mu\text{g N g} \pm 1.97$), *Bursera* (16.96

$\mu\text{g N g} \pm 1.79$) y *Piscidia* ($16.41 \mu\text{g N g} \pm 1.68$) En el sitio sub-húmedo, *Lysiloma* ($19.31 \mu\text{g N g} \pm 3.96$) también presentó el valor más alto de NH_4 , seguido de *Piscidia* ($18.02 \mu\text{g N g} \pm 2.87$), *Bursera* ($16.79 \mu\text{g N g} \pm 3.76$) y *Gymnopodium* ($12.12 \mu\text{g N g} \pm 2.59$)

Cuadro 8. Resultados del Anova de dos factores para Amonio. Valores de ($P \leq 0.05$) indican diferencias significativas.

Amonio (NH_4)					
Factor	gl	SC	CM	F	P
Sitio	1	0.14920	0.149202	0.1438	0.7056
Especie	3	1.88170	0.627233	0.6045	0.6142
Sitio*Especie	3	2.36282	0.787605	0.7590	0.5207

Figura 7. Concentración de Amonio (NH_4) en (A) Sitio semi-árido y (B) Sitio sub-húmedo de dos especies leguminosas (*Lysiloma* y *Piscidia*) y dos especies no-leguminosas (*Bursera* y *Gymnopodium*). Los datos son medias \pm EE. Letras diferentes indican medias que son significativamente diferentes entre las distintas especies.



3.2.3 Mineralización neta de N y nitrificación neta

Mineralización Neta

La MNN fue mayor en suelos procedentes del sitio semi-árido ($5.1274 \mu\text{g N g} \pm 4.68$) que en aquellos del sitio sub-húmedo ($-5.2775 \mu\text{g N g} \pm 4.34$) (Figura 8 y Cuadro 9).

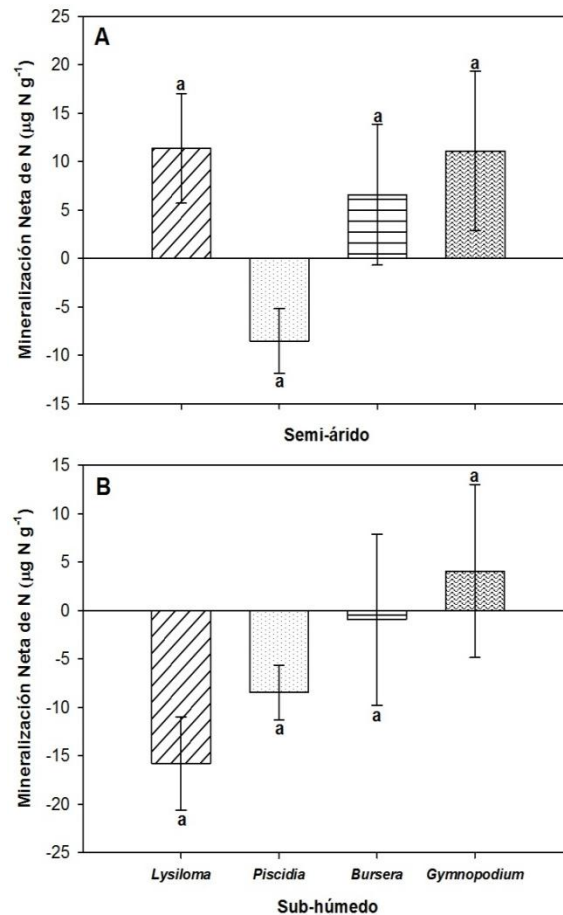
Cuadro 9. Resultados del Anova de dos factores para Mineralización neta de N. Valores de ($P \leq 0.05$) indican diferencias significativas.

Mineralización Neta					
Factor	gl	SC	CM	F	P
Sitio	1	4.39580	4.395801	4.8951	0.0301
Especie	3	5.79495	1.931649	2.1510	0.1012
Sitio*Especie	3	4.15923	1.386410	1.5438	0.2105

Aunque los valores del estadístico no indicaron diferencias significativas entre las especies (Cuadro 9), en el sitio semi-árido los suelos bajo *Lysiloma* ($11.36 \mu\text{g N g} \pm 5.65$) presentaron la tasa más alta de mineralización, seguidos por los suelos bajo *Gymnopodium* ($11.1 \mu\text{g N g} \pm 8.25$) *Bursera* ($6.59 \mu\text{g N g} \pm 7.29$) y *Piscidia* ($-8.54 \mu\text{g N g} \pm 3.34$) (Figura 8)

Para el sitio sub-húmedo *Gymnopodium* (4.08 ± 8.95) presentó el único valor positivo registrado dentro del sitio, ya que *Bursera* (-0.94 ± 8.86) *Piscidia* (-8.47 ± 2.81) y *Lysiloma* (-15.78 ± 4.82) mostraron valores negativos.

Figura 8. Mineralización neta de N en (A) Sitio semi-árido y (B) Sitio sub-húmedo de dos especies leguminosas (*Lysiloma* y *Piscidia*) y dos especies no-leguminosas (*Bursera* y *Gymnopodium*). Los datos son medias \pm EE. Letras diferentes indican medias que son significativamente diferentes entre las distintas especies.



Nitrificación Neta

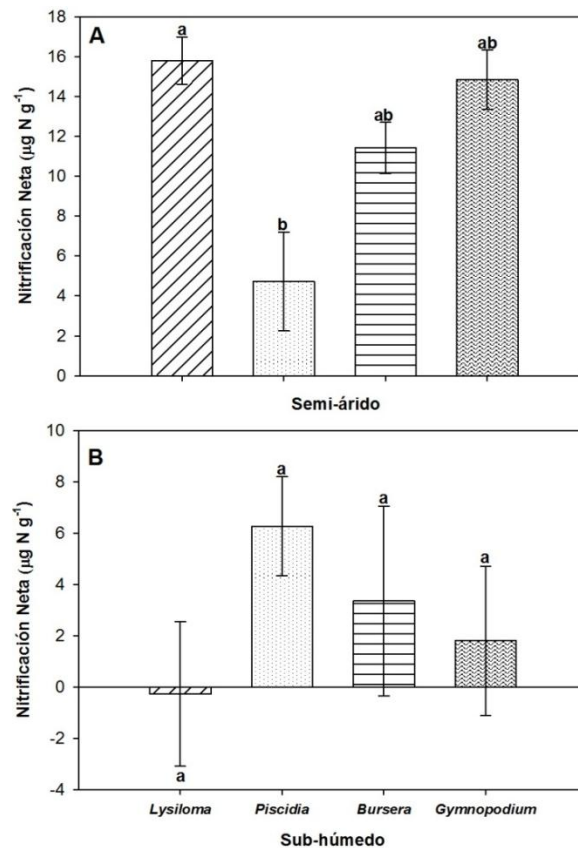
La NN presentó interacción sitio*especie significativa (Cuadro 10). La NN en suelos del sitio semi-árido cuadruplicó ($11.70 \mu\text{g N g} \pm 2.50$) la de los suelos del sitio sub-húmedo ($2,7885 \mu\text{g N g} \pm 1.37$)

Con la prueba de tukey se observó en el sitio semi-árido que las medias de los valores de NN de *Bursera* ($11.42 \mu\text{g N g} \pm 1.28$) y *Gymnopodium* ($14.85 \mu\text{g N g} \pm 1.48$) no presentaron diferencias significativas entre sí, ni con las demás especies. Por otro lado, *Lysiloma* ($15.8 \mu\text{g N g} \pm 1.18$) mostró diferencias significativas con *Piscidia* ($4.73 \mu\text{g N g} \pm 2.47$). En el sitio sub-húmedo *Lysiloma* ($-0.276 \mu\text{g N g} \pm 2.82$) *Piscidia* ($6.27 \mu\text{g N g} \pm 1.93$) *Bursera* ($3.36 \mu\text{g N g} \pm 3.7$) y *Gymnopodium* ($1.8 \mu\text{g N g} \pm 2.91$) no presentaron diferencias significativas entre sí. (Figura 9)

Cuadro 10. Resultados del Anova de dos factores para Nitrificación neta. Valores de ($P \leq 0.05$) indican diferencias significativas

Nitrificación Neta					
Factor	gl	SC	CM	F	P
Sitio	1	18.92868	18.92868	28.1253	0.0000
Especie	3	1.06717	0.35572	0.52856	0.6640
Sitio*Especie	3	10.62893	3.54298	5.26437	0.0024

Figura 9. Nitrificación neta en (A) Sitio semi-árido y (B) Sitio sub-húmedo de dos especies leguminosas (*Lysiloma* y *Piscidia*) y dos especies no-leguminosas (*Bursera* y *Gymnopodium*). Los datos son medias \pm EE. Letras diferentes indican medias que son significativamente diferentes entre las distintas especies.



3.2.4 N en tejidos vegetales

N en Hoja

La concentración de N en hojas presentó interacción significativa sitio*especie (Cuadro 11).

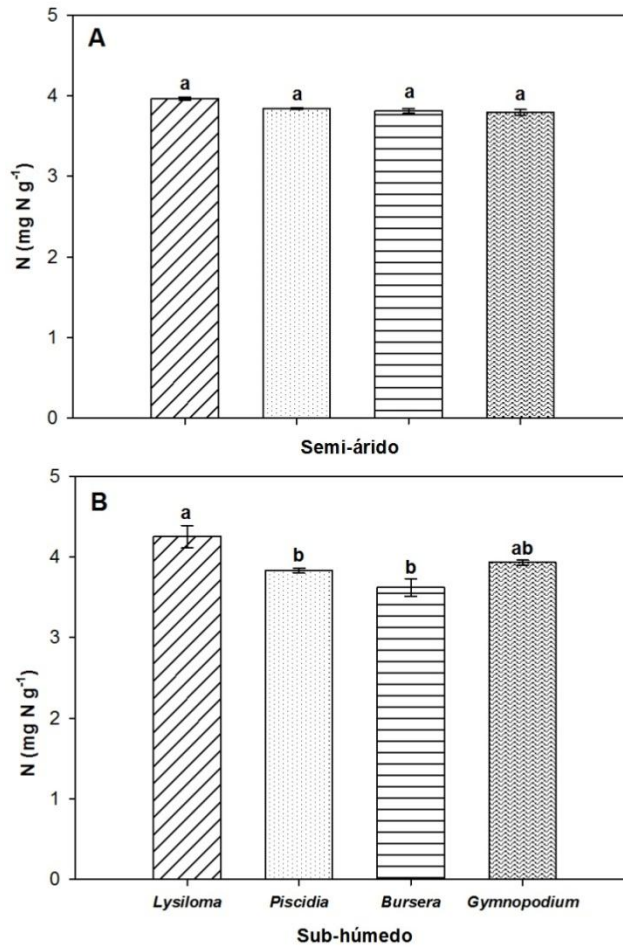
Cuadro 11. Resultados del Anova de dos factores para N en hoja. Valores de ($P \leq 0.05$) indican diferencias significativas.

N hoja					
Factor	gl	SC	CM	F	P
Sitio	1	0.861	0.861	1.26	0.2659
Especie	3	21.02	7.007	10.22	0.0000
Sitio*Especie	3	8.015	2.671	3.90	0.0122

Con la prueba de tukey se observó para el sitio semi-árido que las medias de los valores de N total en hoja de *Lysiloma* (3.96 mg N g ± 0.02) *Piscidia* (3.84 mg N g ± 0.011) *Bursera* (3.84 mg N g ± 0.03) y *Gymnopodium* (3.79 mg N g ± 0.04) no presentaron diferencias significativas entre sí (Figura 10)

Sin embargo, para el sitio sub-húmedo *Piscidia* (3.83 mg N g ± 0.03) y *Bursera* (3.62 mg N g ± 0.11) no presentaron diferencias significativas entre sí, pero si diferencias con *Lysiloma* (4.25 mg N g ± 0.14). *Gymnopodium* (3.93 mg N g ± 0.03) no presento diferencias significativas en la concentración de N en hoja con ninguna de las otras especies.

Figura 10. Concentración de N total en hoja (A) Sitio semi-árido y (B) Sitio sub-húmedo de dos especies leguminosas (*Lysiloma* y *Piscidia*) y dos especies no-leguminosas (*Bursera* y *Gymnopodium*). Los datos son medias \pm EE. Letras diferentes indican medias que son significativamente diferentes entre las distintas especies.



N en Leño

La concentración de N en leño también presentó interacción significativa sitio*especie (Cuadro 12).

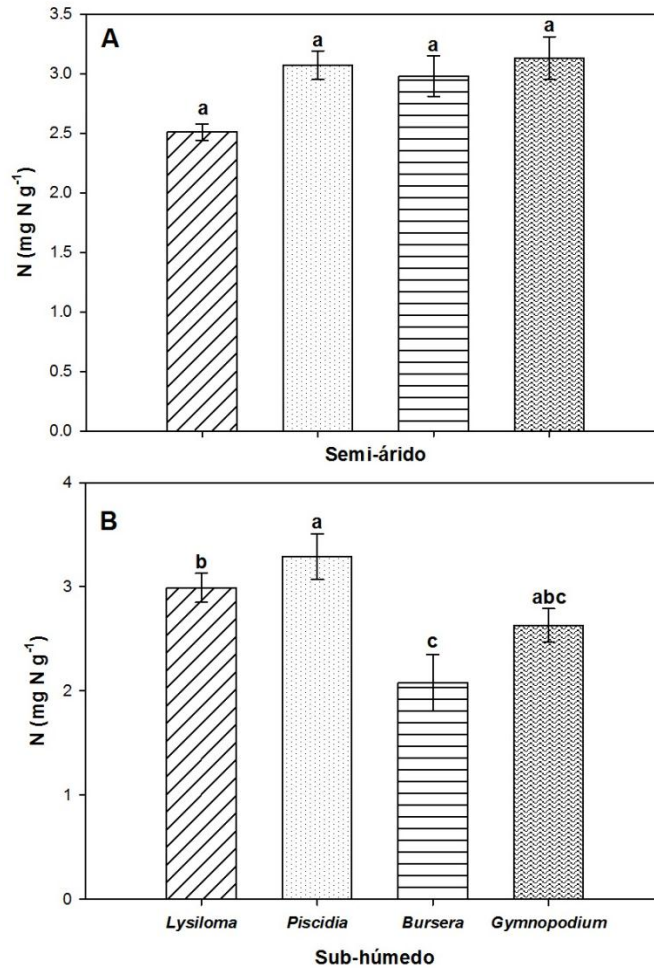
Cuadro 12. Resultados del Anova de dos factores para N en leño. Valores de ($P \leq 0.05$) indican diferencias significativas.

N Leño					
Factor	gl	SC	CM	F	P
Sitio	1	1.4424	1.4424	1.923	0.1698
Especie	3	10.4445	3.4815	4.641	0.0050
Sitio*Especie	3	14.3636	4.7878	6.383	0.0006

Con la prueba de tukey se observó para el sitio semi-árido que las medias de los valores de N total en leño de *Lysiloma* (2.51 mg N g ± 0.07) *Piscidia* (3.07 mg N g ± 0.12) *Bursera* (2.98 mg N g ± 0.17) y *Gymnopodium* (3.13 mg N g ± 0.18) no presentaron diferencias significativas entre sí (Figura 11)

Sin embargo, para el sitio sub-húmedo *Lysiloma* (2.99 mg N g ± 0.14), *Piscidia* (3.29 mg N g ± 0.22) y *Bursera* (2.08 mg N g ± 0.27) presentaron diferencias significativas entre sí. Por el contrario, *Gymnopodium* (2.63 mg N g ± 0.16) no presento diferencias significativas en la concentración de N en leño con ninguna de las otras especies.

Figura 11. Concentración de N total en leño (A) Sitio semi-árido y (B) Sitio sub-húmedo de dos especies leguminosas (*Lysiloma* y *Piscidia*) y dos especies no-leguminosas (*Bursera* y *Gymnopodium*). Los datos son medias \pm EE. Letras diferentes indican medias que son significativamente diferentes entre las distintas especies.



N en Raíces finas

La concentración de N en raíces finas no varió significativamente entre sitios, ni entre especies (Cuadro 13).

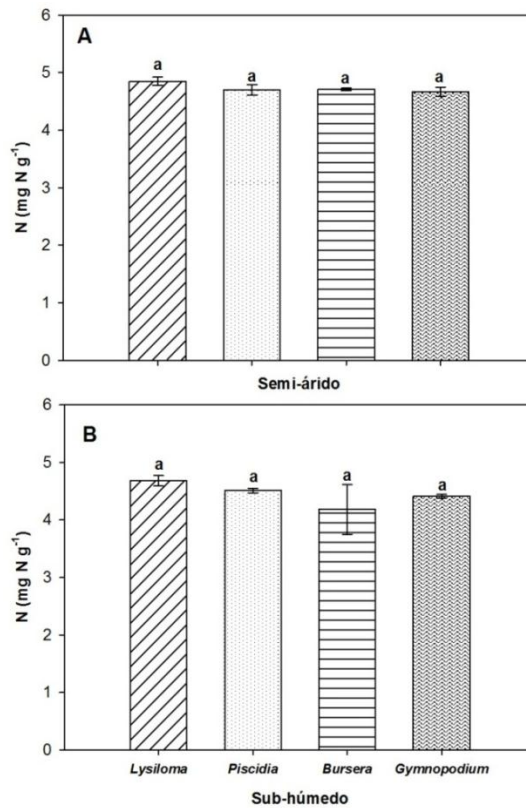
En el sitio semi-árido en promedio *Lysiloma* ($4.85 \text{ mg N g} \pm 0.07$) presentó el mayor valor de N en raíces seguido por *Bursera* ($4.71 \text{ mg N g} \pm 0.02$), *Piscidia* ($4.7 \text{ mg N g} \pm 0.09$) y *Gymnopodium* ($4.67 \text{ mg N g} \pm 0.08$)

Para el sitio sub-húmedo, *Lysiloma* (4.68 ± 0.09) presentó el valor más alto, seguido por *Piscidia* ($4.51 \text{ mg N g} \pm 0.04$) *Gymnopodium* ($4.41 \text{ mg N g} \pm 0.03$) y *Bursera* ($4.18 \text{ mg N g} \pm 0.43$) (Figura 12)

Cuadro 13. Resultados del Anova de dos factores para N en raíces finas. Valores de ($P \leq 0.05$) indican diferencias significativas.

N Raíces					
Factor	gl	SC	CM	F	P
Sitio	1	175.757	175.7573	1.340842	0.250821
Especie	3	420.888	140.2962	1.070311	0.367364
Sitio*Especie	3	340.590	113.5298	0.866112	0.462891

Figura 12. Concentración de N total en raíces finas. (A) Sitio semi-árido y (B) Sitio sub-húmedo de dos especies leguminosas (*Lysiloma* y *Piscidia*) y dos especies no-leguminosas (*Bursera* y *Gymnopodium*). Los datos son medias \pm EE. Letras diferentes indican medias que son significativamente diferentes entre las distintas especies.



4. DISCUSIÓN

4.1 HETEROGENEIDAD BIOGEOQUÍMICA

Los resultados indican que existe variabilidad en la concentración de N entre tejidos y entre especies. Dicha variabilidad expresa gran heterogeneidad biogeoquímica en los dos sitios evaluados y se ve reflejada en la coexistencia, el mantenimiento de la diversidad de especies, el aumento de la productividad y la estabilidad de estos ecosistemas (Jennifer et al., 2009; Townsend et al., 2008; Wright 2002; Tang et al., 2011)

Variación del contenido de N dentro de las plantas

El contenido foliar de N es visto como un indicador del estado de los nutrientes en la planta, que puede dar una idea de procesos tales como la producción primaria neta (Campo et al., 2013). El N es uno de los factores más limitantes para el crecimiento de las plantas, por lo que el uso eficiente y distribución a través de los tejidos es esencial para la vida. (Aerts & Chapin, 2000; Hirose 2012)

Todos los tejidos vegetales dentro de las cuatro especies evaluadas mostraron diferencias significativas tras el análisis de varianza (ANOVA) (Cuadro 2) Se pudo observar que el contenido de N en raíces finas registro el valor más alto (4,67-4.87 mg N g⁻¹) y (4.18 – 4.68 mg N g⁻¹) reportado en los tejidos, seguido por el N en hojas (3.79 -3.96 mg N g⁻¹) (3.62 - 4.25 mg N g⁻¹) y finalmente por el N en leño (2.51 – 3.31 mg N g⁻¹) y (2.08 – 3.29 mg N g⁻¹) tanto para el sitio semi-árido como para el sitio sub-húmedo respectivamente. Estos resultados coinciden con los registrados por Pardo et al., 2013, en donde se sugiere un patrón de fraccionamiento durante la transformación y el transporte de N dentro de la planta que lleva a la asimilación y el enriquecimiento de N en las raíces y al empobrecimiento de N en el leño (Pardo et al., 2013)

En el sitio semi-árido no se observó un efecto claro entre leguminosas y no leguminosas respecto al contenido de N en los tejidos vegetales. Ya que *Gymnopodium* (no-leguminosa) arrojó el valor más alto (3.92 mg N g⁻¹) del

contenido de N en los tejidos seguido por *Piscidia* (leguminosa) con (3.87 mg N g⁻¹), *Bursera* (no leguminosa) con (3.83 mg N g⁻¹) y *Lysiloma* (leguminosa) con (3.78 mg N g⁻¹) En contraste, en el sitio sub-húmedo las leguminosas tuvieron mayor contenido de N en sus tejidos (*Lysiloma*: 3.97 mg N g⁻¹ y *Piscidia*: 3.87 mg N g⁻¹) que las no leguminosas (*Bursera*: 3.29 mg N g⁻¹ y *Gymnopodium* 3.65 mg N g⁻¹) Estas diferencias entre grupos de especies reflejan la diferente demanda de N por parte de las especies leguminosas (Campo & Dirzo, 2003)

Mantillo

Los nutrientes que no son reabsorbidos por las plantas circularán a través de la hojarasca y se acumulan en el piso forestal (Campo et al., 2000, Campo et al., 2001); esto constituye uno de los principales flujos en el ciclo de nutrientes entre las plantas y los suelos reflejando limitaciones en los flujos internos de N a escala del ecosistema (Campo & Vazquez-Yanes, 2004; Solís & Campo, 2004; Ladanai et al., 2010).

El análisis de varianza (ANOVA) para la masa del mantillo (Cuadro 3) indicó gran heterogeneidad dada la influencia de las distintas especies. En general, *Lysiloma* (1193.7 g cm⁻²) presentó mayor masa de mantillo en comparación con *Piscidia* (924.8 g cm⁻²) y *Bursera* (638.8 g cm⁻²), y una masa de mantillo similar a *Gymnopodium* (1063.7 g cm⁻²). En ninguno de los sitios de muestreo se observó un efecto claro de los grupos funcionales de plantas.

Aunque se sabe que las leguminosas producen un mantillo con un contenido de N alto y normalmente mayor en comparación con especies no leguminosas (Binkley & Giardina, 1998; Jara & Campo, 2009) en este estudio no se observaron diferencias claras entre ambos grupos de especies (leguminosas y no leguminosas) en la concentración y el contenido de N del piso forestal (figuras 3 y 4), reflejando ausencia de diferencias entre grupos en la concentración de N en hojas verdes (Figura 10). Esta falta de diferencias quizá sea reflejo de la ausencia de fijación de N atmosférico por parte de las leguminosas en los sitios estudiados.

N total, Nitrato (NO₃) y Amonio (NH₄) en el suelo

En general, los resultados muestran mayor N total en suelo que en los tejidos y en el mantillo, lo cual es de esperarse, ya que la concentración de N en el suelo normalmente excede la existente en la vegetación y en el mantillo en estos tipos de bosque ((Brown & Lugo 1990).

En el sitio semi-árido las medias de los valores de N total en suelo de *Lysiloma* (8.92 mg N g⁻¹) y *Piscidia* (12.1 mg N g⁻¹) no presentaron diferencias significativas entre sí, ni con las demás especies. Por el contrario *Bursera* (8.66 mg N g⁻¹)

presento diferencias significativas con *Gymnopodium* (12.69 mg N g⁻¹) (Figura 5) En el sitio sub-húmedo, *Lysiloma* (9.07 mg N g⁻¹) *Piscidia* (8.95 mg N g⁻¹) *Bursera* (8.73 mg N g⁻¹) y *Gymnopodium* (8.40 mg N g⁻¹) no presentaron diferencias significativas entre sí. Quedando claro que para el N total en el suelo no se evidencio tampoco un efecto claro de las leguminosas. Estas concentraciones registradas de N total en el suelo, valores entre 8.40 y 12.69 mg N g⁻¹ son comparables con los reportados en otros BTES del estado de Yucatán en donde se han obtenido valores de 3,38 a 23 mg g⁻¹ (Ceccon et al., 2002; Solís & Campo, 2004)

En promedio para el sitio semi-árido *Piscidia* (11.84 µg N g) presento mayor contenido de NO₃, seguida por *Gymnopodium* (7.1 µg N g), *Bursera* (6.29 µg NO₃ g) y finalmente *Lysiloma* (6.07 µg NO₃ g) (Figura 6) En general, para el NO₃ tampoco se evidencio efecto de las leguminosas.

El producto final de la fijación de N es el amonio (NH₄) y es el componente que puede ser utilizado por las células microbianas para formar proteínas, componentes de paredes celulares, así como purinas y pirimidinas para formar ácidos nucleicos (Maier et al., 2000). En ambos sitios, *Lysiloma* presentó mayores concentraciones de NH₄ en el suelo, que podrían mantener la mayor demanda de N de acuerdo con los datos de concentración del nutriente en tejidos de la especie.

Mineralización neta de N y Nitrificación neta

La circulación interna del N en un ecosistema incluye los procesos que transforman el N de una forma química a otra, o que transfieren el N entre los diferentes capitales de nutrientes del ecosistema. Entre los procesos que incluyen la circulación interna de N se encuentran la mineralización de N y la nitrificación (Hart et al., 1994)

El análisis de la mineralización neta (Cuadro 9) indicó diferencias significativas únicamente entre sitios. Sin embargo, en promedio en el sitio semi-árido *Lysiloma* (11.36 µg N g) presento la tasa más alta de mineralización, seguida de *Gymnopodium* (11.1 µg N g) *Bursera* (6.59 µg N g) y *Piscidia* (-8.54 µg N g) (Figura 8)

En el sitio sub-húmedo *Gymnopodium* (4.08 µg N g) presento el único valor positivo registrado dentro del sitio, ya que *Bursera* (-0.94 µg N g) *Piscidia* (-8.47 µg N g) y *Lysiloma* (-15.78 µg N g) mostraron valores negativos. Estos valores negativos indican un consumo significativo de N (Hall y Matson 2003). Se podría inferir que bajo estas tres especies la inmovilización de NH₄ (transformación del N de su forma inorgánica o mineral a su forma orgánica) es el proceso que

predomina sobre la mineralización (NH_4 es liberado de componentes microbianos como proteínas aminoazúcares y ácidos nucleicos en descomposición y degradados a su forma mineral) (Maier et al. 2000) También, éstos resultados podrían reflejar la alta desnitrificación de éstos suelos (Bejarano et al., 2014a)

En el sitio semi-árido los suelo bajo *Lysiloma* (15.8 $\mu\text{g N g}$) presentaron el más alto valor de nitrificación, a continuación *Gymnopodium* (14.85 $\mu\text{g N g}$), *Bursera* (11.42 $\mu\text{g N g}$) y *Piscidia* (4.73 $\mu\text{g N g}$) (Figura 9) En el sitio sub-húmedo los suelos bajo *Piscidia* (6.27 $\mu\text{g N g}$) presentaron mayor nitrificación que *Bursera* (3.36 $\mu\text{g N g}$) *Gymnopodium* (1.8 $\mu\text{g N g}$) y *Lysiloma* (-0.276 $\mu\text{g N g}$). Este último valor negativo de nitrificación (proceso de oxidación enzimática del amonio (NH_4) a nitrato (NO_3) mediada por microorganismos del suelo) bajo *Lysiloma* indica que el NO_3 se está perdiendo en el ambiente en este caso (Brady 1990)

Son varios los posibles destinos del NO_3 debido a que es un anión, y por tanto muy móvil en el suelo en el que predominan las cargas negativas. Por lo tanto, los NO_3 se mueven fácilmente con el agua, lo que podría resultar en su lixiviación (Maier et al. 2000). También puede ser transportado a un sitio de escurrimiento, o acumularse en el suelo (Paul & Clark, 1989). Ni para la mineralización ni para la nitrificación se observó un efecto claro de las leguminosas en el suelo.

Respecto a la falta de efecto de las leguminosas en el suelo, una gran cantidad de evidencia establece que las especies fijadoras de N, son capaces de aumentar la fertilidad del suelo para el crecimiento de otras especies no fijadoras de N y para mantener la disponibilidad de N en los bosques (Franco & De Faria, 1997; Binkley & Giardina, 1998; Pons et al., 2007). Esto ocurre principalmente a través de la entrada de la hojarasca con alto contenido de N en estos ecosistemas (McKey 1994). Además hay una serie de mecanismos que podrían explicar porque las especies de leguminosas no se comportaron de manera similar, es decir, no actuaron como un "grupo funcional" (Gei et al 2013).

La fijación de nitrógeno se ha demostrado que funciona como un proceso facultativo, que depende de factores ambientales como la luz, el agua y la disponibilidad de nutrientes (Barron et al., 2010). Si este es el caso de las especies de leguminosas evaluadas en el presente estudio, entonces cada individuo podría fijar una cantidad variable de N, dependiendo de las condiciones ambientales locales (Gei et al 2013). Si es así, la variación de la dinámica del N en el suelo, mantillo y tejidos vegetales observados en nuestros resultados no resultan sorprendentes.

4.2 PATRONES REGIONALES

El N en raíces finas fue mayor en el sitio semi-árido (4.73 mg N g^{-1}) y menor en el sitio sub-húmedo (4.44 mg N g^{-1}). Lo mismo se observó con el N en leño, el cual registro para el sitio semi-árido ($2.9225 \text{ mg N g}^{-1}$) y para el sitio sub-húmedo (2.74 mg N g^{-1}). Por el contrario, la concentración de N en hojas fue mayor en el sitio sub-húmedo (3.90 mg N g^{-1}) y ligeramente menor en el sitio semi-árido (3.85 mg N g^{-1}). Lo observado en el sitio semi-árido ($> \text{N raíces y N leño}$) es esperable, ya que al presentar la menor acumulación de precipitaciones, mantiene mayores concentración de N disponible en el suelo en comparación con el sitio más húmedo (Hernández-Sandoval, 2009; Cuevas-Corona, 2010; Roa-Fuentes et al., 2012), promoviendo una mayor absorción de N por las raíces, las cuales podrían verse enriquecidas por el bioelemento (Pardo et al., 2013).

Tras la absorción, una fracción del N es transportada y distribuida al tallo, hojas y órganos reproductivos en donde, a pesar de presentar menores concentraciones de N en comparación con las raíces, se mantienen niveles considerablemente altos del nutriente (Lambers et al., 2008). En contraste para interpretar los resultados obtenidos en las hojas ($> \text{N hoja en el sitio sub-húmedo}$) debe considerarse que todas especies estudiadas crecen en un ambiente de alta disponibilidad de luz, lo que hace que las funciones fisiológicas sean considerablemente sensibles (Evans & Poorter., 2001), por lo que se sugiere que el ligero cambio en el contenido de nitrógeno de la hoja a lo largo del gradiente de disponibilidad de agua está conduciendo la respuesta de la hoja a los cambios ambientales para mantener el metabolismo foliar (Roa-Fuentes 2013)

El N en mantillo y la masa de N en mantillo no presentaron diferencias entre sitios. Sin embargo, la masa de mantillo fue mayor en el sitio sub-húmedo. Estos resultados observados a lo largo del gradiente de precipitación son consistentes con el patrón reportado a escala regional para otros ecosistemas (Austin 2002; Zhou et al., 2009); según el cual, menor precipitación favorece menor acumulación de mantillo. Ya que la acumulación de masa de mantillo es el resultado de la interacción entre la producción y la descomposición (Martínez-Yrizar et al., 1995); el patrón general observado en el sitio sub-húmedo podría ser argumentado sobre la base que a baja precipitación se da una menor producción y en consecuencia baja acumulación de mantillo (Roa-Fuentes 2013)

Nuestros resultados también coinciden con los reportado en otro estudio realizado en el mismo sitio, en donde se ha reportado una mayor tasa de descomposición en el bosque más seco del gradiente, lo que evidencia que en el sitio más húmedo la precipitación media anual deja de ser un predictor de la descomposición y sugiere un mayor efecto de la matriz (i.e., características bióticas y abióticas del suelo y del mantillo del lugar), que de la precipitación media anual en la

descomposición (Bejarano 2013) Además autores de otro estudio (Halverson et al., 2000) señalan que el cambio rápido en el potencial hídrico del suelo causado por el constante rehumedecimiento (típicamente observado en el sitio sub-húmedo) puede provocar un choque osmótico a los microorganismos, induciendo la lisis celular y la liberación de solutos intracelulares, que podría verse reflejado en una mayor acumulación de la masa del mantillo en este sitio.

La cantidad de lluvia es un factor importante en los BTES, ya que regula la disponibilidad estacional del N mineral en estos hábitats heterogéneos (Pandey et al., 2007, 2009) a través de su influencia en la actividad microbiana del suelo (Powers 1990) Respecto al N total del suelo y el NH_4 el sitio semi-árido presentó mayores concentraciones ($10.5925 \text{ mg N g}^{-1}$) ($17.1875 \mu\text{g NH}_4 \text{ g}$) que el sitio sub-húmedo ($8.7875 \text{ mg N g}^{-1}$) ($16.56 \mu\text{g NH}_4 \text{ g}$) respectivamente. Estos resultados coinciden con estudios realizados en estos tipos de bosque, en donde se reportó que los sitios más secos presentan valores más altos de N total y NH_4 , ya que una concentración mayor de N en los suelos de un sistema de bajo suministro de agua, conduce a un incremento muy alto en la asimilación del NH_4 , en comparación con los suelos del sitio donde el agua es menos limitante. (Hernández-Sandoval, 2009; Cuevas-Corona, 2010; Roa-Fuentes et al., 2012).

Por su parte, el sitio sub-húmedo presentó mayor concentración de Nitrato (NO_3) ($11.835 \mu\text{g NO}_3 \text{ g}$) que el sitio semi-árido ($7.825 \mu\text{g NO}_3 \text{ g}$). Este resultado es contradictorio con lo reportado en estudios realizados anteriormente, ya que normalmente es en el sitio más seco en donde la actividad microbiana se reduce por la falta de agua (Hernández-Sandoval, 2009; Cuevas-Corona, 2010; Roa-Fuentes et al., 2012) y por la gran disponibilidad de N (Cusack et al., 2010) Como se mencionó anteriormente, el NO_3 se mueven fácilmente en el agua, lo que podría resultar en su lixiviación en el lugar de mayor precipitación o en su acumulación (Maier et al. 2000). Sin embargo, dados los altos valores de NO_3 que se registran en este sitio, poco comunes para lugares sin limitaciones de agua sugerimos que el NO_3 se está acumulando en el suelo del sitio sub-húmedo.

La mineralización neta y la nitrificación neta del suelo incrementaron considerablemente con la disminución de la precipitación media anual, ya que registraron ($5.1274 \mu\text{g N g}$) ($11.70 \mu\text{g N g}$) para el sitio semi-árido y ($-5.2775 \mu\text{g N g}$) ($2,7885 \mu\text{g N g}$) para el sitio sub-húmedo respectivamente. Los valores positivos indican liberación neta de N en el suelo en los dos tipos de transformación (Hall & Matson, 2003). El valor negativo de mineralización para el sitio sub-húmedo sugiere predominio de NO_3 para procesos de consumo en estos suelos, lo que es consistente con el alto valor de NO_3 registrado en este sitio (Hall & Matson, 2003).

En general la alta tasa de nitrificación en el sitio semi-árido, sumada a la disminución de la concentración de NO_3 registrada para el mismo sitio sugieren la pérdida de esta forma de N mineral (NO_3) ya sea por lixiviación o desnitrificación (Templer et al 2008) En contraparte, la alta cantidad de lluvia hace del suelo un

ambiente anaeróbico, en donde mueren los microorganismos aerobios y facultativos (Rinklebe & Langer, 2006) y, probablemente, por tanto, se reduce la tasa de nitrificación neta en el sitio más húmedo del gradiente (Schuur & Matson, 2001; Pandey et al., 2009)

5. CONCLUSIONES

Nuestro estudio nos permite concluir que existe gran variabilidad biogeoquímica dentro y entre las especies evaluadas, que hace de estos bosques, hábitats fuertemente heterogéneos respecto al ciclado del N. El poco efecto que mostraron las leguminosas nos impide determinar el grado en que estas especies están influyendo en las propiedades del suelo y en el ciclo del N.

Desde la perspectiva de la disminución esperada en las precipitaciones en las regiones tropicales secas, las marcadas variaciones regionales registradas en las respuestas del ciclo del N al gradiente de disponibilidad de agua, resaltan la existencia de una fuerte vulnerabilidad del ciclo del N dada la gran sensibilidad de este al régimen de lluvia.

Capítulo 6

6. RECOMENDACIONES

Dado el potencial en la investigación biogeoquímica de los bosques tropicales, el fuerte impacto de estos ecosistemas en el ciclo global del N y la gran sensibilidad de este al régimen de lluvias, tras la realización de este trabajo recomendamos:

- Incluir mayor variedad de leguminosas y no leguminosas en futuros estudios para determinar si existe un efecto de las especies con potencial de fijar N en el ciclo.
- Evaluar el contenido de N en los tejidos vegetales considerando otras temporadas del año (época seca vs época de lluvias)
- Determinar las características del ciclo del N mediante análisis isotópico (^{15}N)

BIBLIOGRAFÍA

- AERTS R & CHAPIN FS (2000) The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research* 30, 1–67
- AMUNDSON R, AUSTIN AT, SCHUUR EAG, YOO K, MATZEK V, KENDALL C & BAISDEN WT (2003) Global patterns of the isotopic composition of soil and plant nitrogen. *Global Biogeochemical Cycles* 17: doi:10.1029/2002GB001903
- ANDERSON JM & INGRAM JSI (1993) *Tropical soil biology and fertility: A handbook of methods*. CAB International. Wallingford
- AUSTIN A (2002) Differential effects of precipitation on production and decomposition along a rainfall gradient in Hawaii. *Ecology* 83:328–338
- AUSTIN A & VITOUSEK P (1998) Nutrient dynamics on a rainfall gradient in Hawaii. *Oecologia*. 113:519–529
- AUSTIN A, YAHDJIAN L, STARK JM, BELNAP J, PORPORATO A, NORTON U, RAVETTA DA & SCHAEFFER SM (2004) Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia* 141:221–235
- BAI E, HOULTON BZ & WANG YP (2012) Isotopic identification of nitrogen hotspots across natural terrestrial ecosystems. *Biogeosciences* 9:3287–3304
- BARRON AR, PURVES DW & HEDIN LO (2010) Facultative nitrogen fixation by canopy legumes in a lowland tropical forest. *Oecologia* 165:511–520
- BAUTISTA F, PALMA-LÓPEZ D & HUCHIN W (2005) Características Y Manejo De Los Suelos De La Península De Yucatán. Implicaciones Agropecuarias, Forestales Y Ambientales. En: Bautista F, Palacios AG, editores. Actualización De La Clasificación De Los Suelos Del Estado De Yucatán. México: UAC, UADY, INE; pp. 105–122
- BEJARANO, M. (2013) Dinámica Del C Y Del N En El Suelo De Bosques Tropicales Estacionalmente secos Ante Los Escenarios De Incremento En La Deposición Atmosférica. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Ecología. Tesis de Doctorado
- BEJARANO M, ETCHEVERS JD, RUÍZ-SUÁREZ G & CAMPO J (2014a) The effects of increased N input on soil C and N dynamics in seasonally dry tropical forests: An experimental approach. *Applied Soil Ecology* 73: 105-115
- BEJARANO M, CROSBY M, PARRA V, ETCHEVERS JD & CAMPO J (2014b) Precipitation regime and nitrogen addition effects on leaf litter decomposition in

tropical dry forests. *Biotropica* 46:415-424

BINKLEY D & GIARDINA C (1998) Why do tree species affect soils? The Warp and the Woof of tree-soil interactions. *Biogeochemistry* 42: 89-106

BONAN GB (2008) Forests and climate change: Forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science* 320:1444–49

BRADY NC (1990) *The Nature and Properties of Soils*. Macmillan Publishing Company, New York

BROWN S & LUGO EA (1982) The storage and production of organic matter in tropical forests and their role in the global carbon cycle. *Biotropica* 14:161–87

BROWN S & A E LUGO (1990) Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6: 1-32

CAMPO J & DIRZO R (2003) Leaf quality and herbivory responses to soil nutrient addition in secondary tropical dry forests of Yucatán, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*.

CAMPO J, GALLARDO JF & HERNÁNDEZ G (2013) Leaf and litter nitrogen and phosphorus in three forests with low P supply. *European Journal of Forest Research*, 133(1), 121–129. doi:10.1007/s10342-013-0748-4

CAMPO J, JARAMILLO VJ & MAASS JM (1998) Pulses of soil phosphorus availability in a tropical dry forest: effects of seasonality and level of wetting. *Oecologia* 115: 167-172

CAMPO J, MAASS JM, JARAMILLO VJ & MARTÍNEZ-YRÍZAR A (2000) Calcium, potassium, and magnesium cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem. *Biogeochemistry* 49: 21-36

CAMPO J, MAASS M, JARAMILLO VJ, MARTÍNEZ-YRÍZAR A & SARUKHÁN J (2001) Phosphorus cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem. *Biogeochemistry* 53: 161-79

CAMPO J & VÁZQUEZ-YANES (2004) Effects of nutrient limitation on aboveground carbon dynamics during tropical dry forest regeneration in Yucatán, Mexico. *Ecosystems* 7:311–319

CECCON E, OLMSTED I, VÁZQUEZ-YANEZ C & CAMPO-ALVES J (2002) Vegetación y propiedades del suelo en dos bosques tropicales secos de diferente estado de regeneración en Yucatán. *Agrociencia* 36: 621-631

CHALLENGER A & SOBERÓN J. (2008) *Prioridades De Conservación De Los*

Bosques Tropicales En México: Reflexiones Sobre Su Estado De Conservación Y Manejo. En: Koleff P, Sarukhán J, editores. Capital Natural De México. Vol. I. Conocimiento Actual De La Biodiversidad. México: CONABIO pp. 87–108

CLEVELAND CC, TOWNSEND AR, SCHIMEL DS, FISHER H, HOWARTH RW, HEDIN LO, PERAKIS SS, LATTY EF, VON FISCHER JC, ELSEROAD A & WASSON NF (1999) Global patterns of terrestrial biological nitrogen (N₂) fixation in natural ecosystems. *Global Biogeochemical Cycles* 13:623–645. doi:10.1029/1999GB900014

CONABIO (1997) Provincias biogeográficas de México. 11-05-2001, del metadato 21-07-2008

CORRE MD, VELDKAMP E, ARNOLD J & WRIGHT SJ (2010) Impact of elevated N input on soil N cycling and losses in old-growth lowland and montane forests in Panama. *Ecology* 91: 1715–1729

CUEVAS RM, HIDALGO C, PAYÁN F, ETCHEVERS JD & CAMPO J (2013) Precipitation influences on active fractions of soil organic matter in seasonally dry tropical forests of the Yucatan: regional and seasonal patterns. *European Journal of Forest Research* 132: 667-677

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

CUSACK DF, TORN MS, MCDOWELL WH & SILVER WL (2010) The response of heterotrophic activity and carbon cycling to nitrogen additions and warming in two tropical soils. *Global Change Biology*, 16, 2555–2572

DAVIDSON EA, (2009) The contribution of manure and fertilizer nitrogen to atmospheric nitrous oxide since 1860. *Nature Geoscience*. 2, 659–662

DAVIDSON EA, REIS DE CARVALHO CJ, FIGUEIRA AM, ISHIDA FY & OMETTO JPHB (2007) Recuperation of nitrogen cycling in Amazonian forests following agricultural abandonment. *Nature* 447:995–98

DEFRIES R, HANSEN A, NEWTON AC & HANSEN MC (2005) Increasing isolation of protected areas in tropical forests over the past twenty years. *Ecological Applications*. 15(1):19–26

DENTENER F, DREVET J, LAMARQUE JF, BEY I & EICKOUT B (2006) Nitrogen and sulfur deposition on regional and global scales: a multimodel evaluation. *Glob. Biogeochemical Cycles*. 20: GB4003

ESPINOSA D, OCEGUEDA S, et al (2008) El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural, en Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO pp. 33-65

EVANS JR & POORTER H (2001) Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment* 24:755-767

FAO (2001) Global forest resources assessment. Main report. FAO Forestry Paper 140. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy

FIERER N & SCHIMEL JP (2002) Effects of drying–rewetting frequency on soil carbon and nitrogen transformations. *Soil Biology and Biochemistry*. 34(6):777–787

FRANCO AA & DE FARIA SM (1997) The contribution of N₂-fixing tree legumes to land reclamation and sustainability in the tropics. *Soil Biology and Biochemistry* 29, 897e903

FYLLAS NMS, PATIÑO S, BAKER TR, BIELEFELD NARDOTO G, MARTINELLI LA, QUESADA CA, PAIVA R, SCHWARZ M, HORNA V, MERCADO LM, SANTOS A, ARROYO L, JIMÉNEZ EM, LUIZAO FJ, NEILL DA, SILVA N, PRIETO A, RUDAS A, SILVIERA M, VIEIRA ICG, LOPEZ-GONZALEZ G, MALHI Y, PHILLIPS OL & LLOYD J (2009) Basin-wide variations in foliar properties of Amazonian forest: phylogeny, soils and climate. *Biogeosciences* 6: 2677-2708

GALLOWAY JN (1998) The global nitrogen cycle: changes and consequences. *Environmental Pollution* 102: 15–24

GALLOWAY JN, TOWNSEND AR, ERISMAN JW, BEKUNDA M, CAI Z, FRENEY JR, MARTINELLI LA, SEITZINGER SP & SUTTON MA (2008) Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions. *Science*. 320: 889– 892

GAMBOA AM, HIDALGO C, DE LEÓN F, ETCHEVERS JD, GALLARDO JF & CAMPO J (2010) Nutrient addition differentially affects soil carbon sequestration in secondary tropical dry forests: early- versus late-succession stages. *Restoration Ecology*. 18(2): 252-260

GAMON JA, KITAJIMA K, MULKEY SS, SERRANO L & WRIGHT SJ (2005) Diverse optical and photosynthetic properties in a Neotropical dry forest during the dry season: implications for remote estimation of photosynthesis. *Biotropica* 37(4): 547–560

GEI MG & POWERS JS (2013) Do legumes and non-legumes tree species affect soil properties in unmanaged forests and plantations in Costa Rican dry forests?

Soil Biology and Biochemistry. 57: 264–272

GEI MG, & POWERS JS (2014). The influence of seasonality and species effects on surface fine roots and nodulation in tropical legume tree plantations. *Plant and Soil*. doi:10.1007/s11104-014-2324-1

GENTRY AH (1995) Diversity and floristic composition of Neotropical dry forests. In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E (eds) *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp 146–194

GILLESPIE, TW, GRIJALVA A & FARRIS CN (2000) Diversity, composition, and structure of tropical dry forests in Central America. *Plant Ecology*. 147: 37-47

GOTELLI NJ & ELLISON AM (2004) *A primer of ecological statistics*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.

HALL SJ & MATSON PA (1999) Nitrogen oxide emissions after nitrogen additions in tropical forests. *Nature* 400:152–55

HALL SJ & MATSON PA (2003) Nutrient status of tropical rain forests influences soil N dynamics after N additions. *Ecological Monographs* 73(1):107–129

HALVERSON LJ, JONES TM & FIRESTONE MK (2000) Release of intracellular solutes by four soil bacteria exposed to dilution stress. *Soil Science Society of America Journal*. 1. 64: 1630-1637

HART SC, STARK JM, OAVIDSON EA & FIRESTONE MK (1994) Nitrogen Mineralization, Irnmobilization, and Nitrification. En: *Methods of Soil Analysis. Part 2 Microbiological and Biochemical Properties* Soil Science Society of America

HEDIN LO, VITOUSEK PM & MATSON PA. (2003) Nutrient losses over four million years of tropical forest development. *Ecology* 84:2231–55

HEDIN LO, BROOKSHIRE ENJ, MENGE DNL & BARRON AR (2009) The nitrogen paradox in tropical forest ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 40: 613–635

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

HIETZ P, TURNER BL, WANEK W, Richter A, Nock CA & Wright SJ (2011) Long-term change in the nitrogen cycle of tropical forests. *Science* 334, 664–666

HIROSE, T (2012). Leaf-level nitrogen use efficiency: definition and importance. *Oecologia*. 169(3), 591–7 doi:10.1007/s00442-011-2223-6

HOLDRIDGE LR, GRENKE WC, HATHEWAY WH, LIANG T & TOSI JA (1971) Forest environments in tropical life zones: a pilot study. Pergamon Press, New York

HOULTON BZ, SIGMAN DM & HEDIN LO (2006) Isotopic evidence for large gaseous nitrogen losses from tropical rainforests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 103(23): 8745–50

JANZEN D (1988) Management of habitat fragments in a tropical dry forest: growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 75: 105–116

JARA P, MARTÍNEZ E & CAMPO J (2009) N and P dynamics in litter layer and soil of Mexican semi-arid forests, State of Morelos. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 130: 164-70

JENNIFER LL, GORDEN N, ENGSTROM D, STANFORD JA, HOLBEN WE & GANNON JE (2009) Habitat heterogeneity and associated microbial community structure in a small-scale floodplain hyporheic flow path. *Microbial Ecology*. 58: 611–620

JIMÉNEZ JJ, LORENZ K & LAL R (2011) Organic carbon and nitrogen in soil particle-size aggregates under dry tropical forests from Guanacaste, Costa Rica - Implications for within-site soil organic carbon stabilization. *Catena* 86: 178–191

KIM YS, IMORI M, MAKOTO W, HATANO R, YI MJ & KOIKE T (2012) Simulated nitrogen inputs influence methane and nitrous oxide fluxes from a young larch plantation in northern Japan. *Atmospheric Environment*. 46: 34– 44

KOEHLER B, CORRE MD, VELDKAMP E, WULLAERT H & WRIGHT SJB (2009b) Immediate and long-term nitrogen oxide emissions from tropical forest soils exposed to elevated nitrogen input. *Global Change Biology* 15: 2049–2066.

LADANAI S, AGREN GI & OLSSON BA (2010) Relationships between tree and soil properties in *Picea abies* and *Pinus sylvestris* forests in Swede. *Ecosystems* 13: 302–316

LAMARQUE J, KIEHL J, BRASSEUR P, BUTLER T, CAMERON-SMITH P, COLLINS W, GRANIER C, HAUGLUSTAINE D & HESS P (2005) Assessing future nitrogen deposition and carbon cycle feedback using a multimodel approach: analysis of nitrogen deposition. *Journal Of Geophysical Research*. 110: D19303

LAMBERS H, CHAPIN FS III & PONS TL (2008) *Plant physiological ecology*, 2nd edn. Springer, New York

LODGE DJ, MC DOWELL WH & MC SWINEY CP (1994) The importance of nutrient pulses in tropical forest. *Trends in Ecology & Evolution* 9: 384–387

LU M, YANG Y, LUO Y, FANG C, ZHOU X, CHEN J, YANG XD & LI B (2011a) Responses of ecosystem nitrogen cycle to nitrogen addition: a meta-analysis. *New Phytologist*. 189: 1040–1050

LU M, ZHOU X, LUO Y, YANG Y, FANG C, CHEN J & LI B (2011b) Minor stimulation of soil carbon storage by nitrogen addition: A meta-analysis. *Agriculture, Ecosystems And Environment*. 140: 234–244

MAIER RM, PEPPER IL & GERBA CP (2000) *Environmental Microbiology*. Academic Press, San Diego, California. p.p. 585

MALDONADO, V (2013) Fracción Activa De La Materia Orgánica Del Suelo En Bosques Tropicales Estacionalmente Secos: Variación Sucesional Y Edafoclimática. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Ecología. Tesis de Maestría: 90 p.

MALHI & PHILLIPS OL (2004) Tropical forests and global atmospheric change: a synthesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 359: 549–555

MARTÍNEZ-YRÍZAR AB, MOONEY HA & MEDINA E (1995) Biomass Distribution And Primary Productivity Of Tropical Dry Forests. En: Bullock S, Mooney HA, Medina E, editores. *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge: Cambridge University Press; pp. 245–326.

MCKEY D (1994) Legumes and nitrogen: the evolutionary ecology of a nitrogen-demanding lifestyle. In *Advances in Legume Systematics, Part 5: The Nitrogen Factor*, ed. JI Sprent, D McKey, pp. 211–28. Kew, UK: R. Bot. Gard.

MELILLO JM, MCGUIRE AD, KICKLIGHTER DW, MOORE B, VOROSMARTY CJ & SCHLOSS AL (1993) Global climate change and terrestrial net primary production. *Nature* 363: 234–40

MENGE DNL, LEVIN SA & HEDIN LO (2009) Facultative versus obligate nitrogen fixation strategies and their ecosystem consequences. *The American Naturalist*, 174(4): 465–477

MILES L, NEWTON AC, DEFRIES RS, RAVILIOUS C, MAY I, BLYTH S, KAPOS V & GORDON JE (2006) A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*. 33(3): 491–505

MOONEY HA, BULLOCK SH & MEDINA E (1995) Introduction. En: *Seasonally dry tropical forests*, Bullock SH, Mooney HA, Medina E (editores). Cambridge University Press, Cambridge. p 1-8

MOSIER AR, BLEKEN MA, CHIAWANAKUPT P, ELLIS EC, FRENEY JR,

HOWARTH B, MATSON PA, MINARNI K, NAYLOR R, WEEKS K & ZHU ZL (2002) Policy implications of human-accelerated nitrogen cycling. *Biogeochemistry*. 57/58: 477-516.

MURPHY PG & LUGO AE (1986) Ecology of tropical dry forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67–88

PAN Y, BIRDSEY RA, FANG J, HOUGHTON R, KAUPPI PE, KURZ WA, PHILLIPS OL, SHVIDENKO A, LEWIS SL & CANADELL JG (2011) A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*. 333(6045): 988–993.

PANDEY CB, RAI RB & SINGH L (2007) Seasonal dynamics of mineral N pools and N-mineralization in soils under home garden trees in South Andaman. *India. Agroforestry Systems*. 71: 57–66

PANDEY CB, SRIVASTAVA RC & SINGH RK (2009) Soil nitrogen mineralization and microbial biomass relation, and nitrogen conservation in humid-tropics. *Soil Science Society of America Journal*. 73: 1142–1149.

PARDO LH, SEMAOUNE P, SCHABERG PG, EAGAR C & SEBILO M (2012) Patterns in $\delta^{15}\text{N}$ in roots, stems, and leaves of sugar maple and American beech seedlings, saplings, and mature trees. *Biogeochemistry*, 112(1-3), 275–291. doi:10.1007/s10533-012-9724-1

PAUL EA & CLARK FE (1989) *Soil Microbiology and Biochemistry*. Academic Press, San Diego, California.

PENNINGTON RT, LAVIN M & OLIVEIRA-FILHO A (2009) Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 437- 457

PONS TL, PERREIJN K, VAN KESSEL C & WERGER MJA (2007) Symbiotic nitrogen fixation in a tropical rainforest: ^{15}N natural abundance measurements supported by experimental isotopic enrichment. *New Phytologist* 173: 154 -167

POWERS J, MONTGOMERY RA, ADAIR EC, BREARLEY FQ, DEWALT SJ, CASTANHO CT, CHAVE J, DEINERT E, GANZHORN JU, ME G, et al (2009) Decomposition in tropical forests: a pan-tropical study of the effects of litter type, litter placement and mesofaunal exclusion across a precipitation gradient. *Journal of Ecology*. 97: 801–811

POWERS JS & TIFFIN P (2010) Plant functional type classifications in tropical dry forests in Costa Rica: leaf habit versus taxonomic approaches. *Functional Ecology* 24: 927-936

POWERS RF (1990) Nitrogen mineralization along an altitudinal gradient:

interaction of soil temperature, moisture, and substrate quality. *Forest Ecology and Management*. Manage. 30, 19–29

R DEVELOPMENT CORE TEAM (2011) R: A language and environment for statistical computing. R foundation for Statistical Computing, Vienna, <http://www.R-project.org/>

RINKLEBE J & LANGER U (2006) Microbial diversity in three floodplain soils at the Elbe River (Germany). *Soil Biology & Biochemistry*. 38: 2144–2151

ROA-FUENTES LL, CAMPO J & PARRA V (2012) Plant biomass allocation across a precipitation gradient: An approach to seasonally dry tropical forest at Yucatán, Mexico. *Ecosystems* 15: 1234–1244

ROA-FUENTES LL, HIDALGO C, ETCHEVERS JD & CAMPO J (2013) The effect of precipitation regime on soil carbón pools on the Yucatan Peninsula. *Journal of Tropical Ecology*. doi: 10.1017/s0266467413000552.

ROA-FUENTES LL, TEMPLER PH & CAMPO J (en prep.) Leaf traits in seasonally dry tropical forests: A comparison along a precipitation gradient in the Yucatan Peninsula

ROA-FUENTES LL (2013) Variación Regional Del Capital De Carbono Y Características Funcionales Del Bosque Tropical Estacionalmente Seco De Yucatán. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Ecología. Tesis de Doctorado

ROBERTSON GP, WENDIN PM, GROFFMAN JM, BLAIR EA, HOLLAND KJ, NADELHOFFER & HARRIS D (1999) Soil carbon and nitrogen availability: nitrogen mineralization, nitrification, and soil respiration potential. En: Robertson, G.P., D.C. Coleman, C.S. Bledsoe, P. Sollins (eds). *Standard soil methods for long-term ecological research*. Oxford University Press. Nueva York. pp. 258-271

RZEDOWSKI J, RABINOVICH J & HALFFTER G (1979) Los Bosques Secos y Semihúmedos de México con Afinidades Neotropicales. En: Rabinovich J, Halffter G, editores. *Tópicos de la Ecología Contemporánea*. México: Fondo de Cultura Económica; pp. 46-78

SAYNES V, HIDALGO C, ETCHEVERS JD & CAMPO JE (2005) Soil C and N dynamics in primary and secondary seasonally dry tropical forests in México. *Applied Soil Ecology* 29: 282–289 doi:10.1016/j.apsoil.2004.11.007

SCHUUR EAG & MATSON P (2001) Net primary productivity and nutrient cycling across a mesic to wet precipitation gradient in Hawaiian mountain forest. *Oecologia*. 128: 431–442

SigmaPlot versión 11.0 (2008) Systat Software, from San Jose California EE.UU, www.sigmaplot.com

SOLIS E & CAMPO J (2004) Soil N and P dynamics in two secondary tropical dry forests after fertilization. *Forest Ecology and Management*. 195: 409–418

SPRENT JI (2005) Biological nitrogen fixation associated with Angiosperms in Terrestrial Ecosystems. *Nutrient Acquisition by Plants*, vol. 118. Springer Ecological Series. pp. 89–116

TANG Y, YANG X, CAO M, BASKIN CC & BASKIN JM (2011) Buttress trees elevate soil heterogeneity and regulate seedling diversity in a tropical rainforest. *Plant Soil*. 338: 301–309

TEMPLER PH, SILVER WL, PETT-RIDGE JM, DEANGELIS K & FIRESTONE MK (2008) Plant and microbial controls on nitrogen retention and loss in a humid tropical forest. *Ecology*. 89, 3030–3040.

TOWNSEND AR, ASNER GP & CLEVELAND CC (2008) The biogeochemical heterogeneity of tropical forests. *Trends in Ecology & Evolution*. 23(8): 424–31

TOWNSEND AR, CLEVELAND CC, HOULTON BZ, ALDEN CB & WHITE JWC (2011) Multi-element regulation of the tropical forest carbon cycle. *Frontiers in Ecology*. 9: 9–17

TREJO I (1998) Distribución y diversidad de selvas bajas de México: relaciones con el clima y el suelo. Facultad de Ciencias.

TREJO I & DIRZO R (2000) Deforestation of seasonally dry tropical forests a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation*. 94(2): 133–142

VAN GESTEL M, MERCKX R & VLASSAK K (1993) Microbial biomass responses to soil drying and rewetting: the fate of fast-and slow-growing microorganisms in soils from different climates. *Soil Biology and Biochemistry*. 25(1): 109–123

VITOUSEK PM & SANFORD RL JR (1986) Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 17: 137–67

WANG F, LI Z, XIA H, ZOU B, LI N, LIU J & ZHU W (2010) Effects of nitrogen-fixing and non-nitrogen-fixing tree species on soil properties and nitrogen transformation during forest restoration in southern China. *Soil Science and Plant Nutrition* 56: 297-306

WRIGHT SJ (2002) Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1–14

WRIGHT SJ, YAVITT JB, WURZBURGER N, TURNER BL, TANNER EVJ, ET AL (2011) Potassium, phosphorus, or nitrogen limit root allocation, tree growth, or litter production in a lowland tropical forest. *Ecology* 92: 1616–1625

ZHUANG Q, LU Y & CHEN M (2011) An inventory of global N₂O emissions from the soils of natural terrestrial ecosystems. *Atmospheric Environment* 47: 66–75

ZHOU X, MELISSA TALLEY, & YIQI LUO (2009) Biomass, litter, and soil respiration along a precipitation gradient in southern great plains, USA. *Ecosystems* 12: 1369-1380