

ALMACENES Y DINÁMICA DEL CARBONO ORGÁNICO EN ECOSISTEMAS FORESTALES TROPICALES DE MÉXICO

Stocks and Dynamics of Organic Carbon in Tropical Forest Ecosystems of Mexico

Julio Campo^{1‡}, Felipe García Oliva², Armando Navarrete Segueda³ y Christina Siebe⁴

¹Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad Universitaria, Apdo. Postal 70-275. 04510 México D. F.

[‡]Autor responsable (jcampo@ecologia.unam.mx)

²Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Morelia. Apdo. Postal 27-3. 58090, Morelia, Michoacán, México.

³Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito Exterior, Ciudad Universitaria. 04510 México, D. F.

⁴Departamento de Edafología, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito Exterior, Ciudad Universitaria. 04510 México, D. F.

RESUMEN

El efecto del régimen de precipitación en la dinámica del carbono en los bosques tropicales es poco conocido a pesar de su importante papel en el ciclo global del C. El objetivo del presente estudio fue determinar si existe un efecto de la lluvia y del uso de la tierra en el ciclo del C. También se analizó la recuperación de los almacenes del C luego del abandono del pastoreo por ganado en regiones tropicales forestales distribuidas en un amplio rango de precipitación media anual. Se analizaron datos publicados de ocho bosques tropicales mexicanos, que incluyó un intervalo de precipitación media anual entre 642 y 4725 mm. El análisis indicó que el C en la biomasa aumentó con la precipitación media anual. La concentración de C en los primeros 20 cm del suelo tendió a aumentar con la precipitación media anual, pero presentó un pico también en el extremo más seco del gradiente, probablemente debido a su limitada descomposición. El almacén total de C en el suelo aumentó con la precipitación y, en particular, en el subsuelo (>30 cm), donde se acumuló del 49 al 60% del total. Los efectos del uso del suelo en el C parecen depender del régimen de precipitación. En contraste, el C del suelo durante la sucesión secundaria no varió con la intensidad de la sequía, aun cuando el número de estudios fue muy limitado. El análisis sugiere que el régimen de precipitación juega un papel central en la dinámica del ciclo del C en los bosques tropicales.

Palabras clave: bosques tropicales lluviosos; bosques tropicales secos; carbono del suelo; efectos del cambio de uso de la tierra; sucesión secundaria.

SUMMARY

The effect of the precipitation regime on carbon dynamics in tropical forest is poorly known despite it is recognized as a key factor of the global C cycle. Our goal was to determine if there is an effect of mean annual rainfall and of land-use on C cycling. We also studied the recovery of C pools following cattle grazing abandonment in tropical forest regions distributed over a broad range of mean annual precipitation. We analyzed published data from eight Mexican tropical forests covering a mean annual precipitation range between 642 and 4725 mm. The analysis indicates that biomass C stocks increase with mean annual precipitation. Soil C concentrations tend to increase with mean annual precipitation in 0 to 20 cm depth but showed a peak also in the driest extreme of the gradient, probably due to limited decomposition. Soil C stocks increase with precipitation regime, and notably in the subsoil (>30 cm), where 49 to 60% of total soil C accumulates. Land-use effects on soil C appear as dependent of the precipitation regime. In contrast, soil C during secondary succession did not vary with drought intensity, but the number of studies included in the analysis was very limited. Our analysis suggests that precipitation regime plays a central role in the dynamic of C cycling in tropical forests.

Index words: tropical rainforests; tropical dry forests; soil carbon; land use effects; secondary succession.

Como citar este artículo:

Campo, J., F. García Oliva, A. Navarrete Segueda y C. Siebe. 2016. Almacenes y dinámica del carbono orgánico en ecosistemas forestales tropicales de México. *Terra Latinoamericana* 34: 31-38.

Recibido: septiembre de 2015. Aceptado: febrero de 2016.
Publicado en *Terra Latinoamericana* 34: 31-38.

INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales tienen un papel central en los ciclos biogeoquímicos globales y, por tanto, en la regulación del clima del planeta (Mahli y Phillips, 2004; Clark, 2007; Bonan, 2008). Debido a sus elevadas tasas de fijación de carbono (C) y de descomposición de la materia orgánica del suelo, estos bosques participan en una gran proporción del ciclo global terrestre de este bioelemento y de su almacenamiento (Melillo *et al.*, 1993; Saugier *et al.*, 2001; Pan *et al.*, 2011). Por ejemplo, Lal (2002) ha propuesto que los bosques tropicales contienen el 32% del C de los ecosistemas terrestres en zonas libres de hielo. Desafortunadamente, una gran parte de las emisiones de C a la atmósfera provienen de la deforestación de estos bosques. De acuerdo con los datos correspondientes al período 2002 al 2011 del IPCC (2013), se estima que anualmente se pierden por deforestación 13 millones de hectáreas de bosques tropicales, principalmente en Latinoamérica, lo cual produce globalmente una pérdida neta promedio de 0.9 Pg C año⁻¹ (1 Pg = 10¹⁵ g). En México, los bosques tropicales pueden tener una cobertura potencial del 30% del territorio nacional, de los cuales 17% son secos y 13% son húmedos (Challenger, 1998). Desafortunadamente estos bosques han sido alterados, por lo que actualmente ocupan el 11.3 y el 4.8% del territorio nacional, respectivamente (Challenger y Soberón, 2008).

A escala global, el clima es el principal controlador del ciclo del C en los biomas terrestres (Chapin *et al.*, 2011). A pesar de ello y de la reconocida importancia de estos bosques para la dinámica del C, existen muy pocos trabajos que hayan analizado, comparativamente, su capacidad de almacenar C, así como los efectos del cambio de uso de suelo y la respuesta que presentan una vez que son abandonados, en función de la variabilidad climática. El objetivo de este trabajo fue presentar una síntesis de los trabajos realizados en México orientados a ciclos biogeoquímicos, asociados a la dinámica del C, tanto en el trópico seco como en el húmedo, a través de estudios realizados en un amplio intervalo de precipitación media anual (PMA). El estudio de las relaciones empíricas entre el clima y el ciclo del C es crítico para el futuro desarrollo de modelos respecto a las proyecciones del ciclo global de este bioelemento.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se seleccionaron ocho estudios realizados en bosques tropicales, que abarcan un amplio intervalo de PMA, con una variación de casi ocho veces, de 640 a 4725 mm año⁻¹ (Cuadro 1). La mayoría de los sitios seleccionados reciben menos de 2450 mm, umbral óptimo para el crecimiento forestal en la región tropical, de acuerdo con las predicciones globales de la relación entre la PMA y la productividad (Schuur, 2003). Cinco de los sitios presentan déficit hídrico (p. ej.: la relación entre la precipitación anual y la evapotranspiración potencial anual es menor de 1), siendo Chicxulub, en el norte del estado de Yucatán, el sitio más seco. En el otro extremo Los Tuxtlas, en Veracruz, es una región representativa de los bosques tropicales más húmedos del país. Todos los sitios presentan variación estacional en la precipitación, siendo Chajul el que presenta la estación seca más corta en número de meses con precipitación media <100 mm.

Los suelos derivan de materiales parentales sedimentarios y volcánicos (Cuadro 1), en los sitios con estación seca más prolongada son muy someros (Cuadro 2). El pH en los sitios con estación seca prolongada es básico o próximo a la neutralidad, mientras que los sitios que reciben más de 2450 mm de lluvia anual tienen suelos relativamente profundos y de pH predominantemente ácido.

Los métodos empleados en los diferentes estudios se pueden consultar en:

- Roa-Fuentes *et al.* (2012, 2013), Bejarano *et al.* (2014), para Chicxulub, Xmatkuil y Hobonil.
- Jaramillo *et al.* (2003), García-Oliva *et al.* (2006a, 2006b), para Chamela.
- Saynes *et al.* (2005), Cárdenas y Campo (2007), Valdespino *et al.* (2009), para Sierra de Huautla.
- Martínez-Bravo y Masera (2008), Siebe *et al.* (2008), para el Parque Ecológico Jaguaroundi.
- Siebe *et al.* (1995), Celedón (2006)¹, Navarrete *et al.* (2015) datos inéditos, para Chajul.
- Álvarez-Sánchez (1991), Álvarez-Sánchez y Becerra-Enríquez (1996), Hughes *et al.* (1999, 2000), Ahedo (2001)², Tobón *et al.* (2011), para los Tuxtlas.

¹ Celedón, M. H. 2006. Impacto del sistema agrícola de roza, tumba y quema sobre las características de tres unidades de suelo en la Selva Lacandona de Chiapas. Tesis Maestría. UNAM. México, D. F.

² Ahedo, L. R. 2001. Biomasa y almacenes de carbono radical en la región de los Tuxtlas, Veracruz: variaciones con el cambio de uso del suelo. Tesis de Licenciatura en Biología. UNAM. México, D. F.

Cuadro 1. Características de los sitios seleccionados.

Clave del sitio	CHX	CHM	SHT	XMK	HOB	PEJ	CHJ	LTX
PMA (mm)	642	788	851	995	1240	2508	3000	4725
Localidad	Chicxulub	Chamela	Sierra de Huautla	Xmatkuil	Hobonil	Parque Jaguaroundi	Chajul	Los Tuxtlas
Coordenadas	24° 17' N, 89° 36' O	19° 30' N, 105° 03' O	18° 28' N, 99° 01' O	20° 48' N, 89° 26' O	20° 04' N, 88° 02' O	18° 06' N, 94° 21' O	16° 04' N, 90° 45' O	18° 30' N, 95° 10' O
Altitud (m)	3	120	900	11	36	10-60	250	210
Temperatura media anual (°C)	25.8	24.6	24.5	25.9	25.5	23.4	22	27
Número de meses de sequía (<100 mm lluvia mes ⁻¹)	7	7	7	6	5	5	3	4
Material parental	Caliza	Riolita	Areniscas	Caliza	Caliza	Areniscas	Caliza, Arenisca, Lutita	Basalto, ceniza volcánica

PMA = precipitación media anual.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Sensibilidad del Ciclo del C a la Precipitación

El almacenamiento de C en la biomasa aérea aumentó conforme se incrementó la PMA, alcanzando los valores mayores en dos de los tres sitios con mayor precipitación: PEJ (2508) y LTX (4725) (Cuadro 3), lo que evidencia el efecto positivo de la humedad en la acumulación de la biomasa en los ecosistemas forestales tropicales. En contraposición, la proporción de C asignado a la biomasa radical fue la más alta en el sitio más seco y, la más baja, en el extremo más húmedo (CHX (642) y LXT (4725), respectivamente. Estos datos reflejan cambios en la estrategias de la asignación de recursos por parte de las plantas ante un incremento

en el estrés por sequía, por lo cual asignan más energía a la biomasa subterránea que en los sitios más húmedos (Craine, 2009). Por otra parte, la hojarasca y la tasa de descomposición del mantillo en el piso forestal (tanto evaluada mediante balance de masas, como por experimentos de descomposición *in situ*) tendieron a aumentar con el incremento en la PMA (Cuadro 3), lo que corroboró que tanto la productividad, como la actividad de la comunidad microbiana, son favorecidas por la mayor disponibilidad de agua (Schuur *et al.*, 2001; Saynes *et al.*, 2005).

Es importante señalar que factores no incluidos en el presente análisis, tales como la disponibilidad y limitación de nutrientes, tienen un papel importante en la regulación del funcionamiento de este bioma (McGroddy *et al.*, 2004; Elser *et al.*, 2007; Kaspari

Cuadro 2. Características de los suelos dominantes en los sitios seleccionados.

Clave del sitio	CHX [†]	CHM [‡]	SHT [§]	XMK [†]	HOB [†]	PEJ [¶]	CHJ [#]	LTX ^{**}
PMA (mm)	642	788	851	995	1240	2508	3000	4725
Suelo	Leptosol lítico	Leptosol lítico	Leptosol lítico	Leptosol mólico	Luvisol	Acrisol estagnialumínico	Leptosol réndzico/ Acrisol húmico	Leptosol
Profundidad	0.1	0.45	0.4	0.2	0.6	1	0.9	1
Textura (arena:limo:arcilla)	60:13:27	63:22:15	n.d.	52:21:27	35:10:55	n.d.	n.d.	n.d.
pH	8.1	7.3	7.2	8	7.6	4.4-5.5	4.3-6.2	5.6-5.9

n.d. = no determinado; PMA = precipitación media anual. Referencias: [†]Campo y Merino (2015) datos inéditos; [‡]García Oliva *et al.* (2006b); [§]Romualdo (2003)³ y Synes *et al.* (2005); [¶]Siebe *et al.* (2008); [#]Celedón (2006)¹; ^{**}Tobón *et al.* (2011).

³ Romualdo, R. 2003. Dinámica del fósforo en el suelo durante la regeneración de bosques tropicales secos en la Sierra de Huautla, Morelos. Tesis de Licenciatura. UNAM. México, D. F.

Cuadro 3. Almacén de carbono en la vegetación y el suelo (0-1 m de profundidad o hasta alcanzar contacto lítico), flujo de carbono al suelo y tiempos de residencia en los sitios seleccionados.

Clave del sitio	CHX [†]	CHM [‡]	SHT [§]	XMK [†]	HOB [†]	PEJ [¶]	CHJ [#]	LTX ^{**}
PMA (mm)	642	788	851	995	1240	2508	3000	4725
Almacén de C								
C en biomasa aérea (Mg C ha ⁻¹)	27.5	58.3C	n.d.	28.3	38	117	41/26	195.1D
C en biomasa subterránea (Raíces) (Mg C ha ⁻¹)	12.8	6.7	n.d.	12.2	11.2	n.d.	n.d.	9.2
Proporción C subterráneo:								
C total en vegetación	0.32	0.11	n.d.	0.3	0.23	n.d.	n.d.	0.04
C en piso forestal (Mg C ha ⁻¹)	6.3	3.9	3.1	5.2	3.1	0.9	2.8/2.5	0.9
C en suelo mineral (Mg C ha ⁻¹)	123.1	59	n.d.	97.8	59.3	114	129	178
C total (Mg C ha ⁻¹)	180	148	n.d.	144	112	n.d.	n.d.	415
Flujo de C								
C en hojarasca (Mg C ha ⁻¹ . año)	3.5	2.3	2.4	3.8	3.9	n.d.	1.8/n.d.	6
Tiempo medio de residencia del C (años)	1.8	2.2	1.3	1.4	0.8	n.d.	1.5/n.d.	n.d.
Descomposición de hojas en el 1er año (% total)	46	n.d.	78	49	79	n.d.	n.d.	97

n.d. = no determinado; PMA = precipitación media anual. Referencias: [†]Roa-Fuentes *et al.* (2012, 2013); [‡]Jaramillo *et al.* (2003); [§]Cárdenas y Campo (2007); Valdespino *et al.* (2009); [¶]Martínez-Bravo y Masera (2008); Siebe *et al.* (2008); [#]Navarrete *et al.* (2015) datos inéditos; ^{**}Álvarez-Sánchez (1991); Álvarez-Sánchez y Becerra-Enríquez (1996); Hughes *et al.* (2000); Ahedo (2001)².

et al., 2008; Campo *et al.*, 2014). Estos factores podrían afectar, también, los patrones de decrecimiento vegetal que se encontraron en algunos sitios al aumentar la cantidad de lluvia.

Carbono en el Suelo

La concentración de C en el suelo fue muy variable entre sitios, lo que podría atribuirse a la heterogeneidad del material parental de los sitios que se analizaron, así como a efectos de la disponibilidad del agua. Los suelos derivados de material calizo (CHX) presentaron

mayores contenidos de C que los suelos derivados de otros materiales, como los de areniscas (SHT). Ha sido ampliamente reportado que los suelos de textura fina estabilizan más C que los suelos con texturas gruesas (Six *et al.*, 2002; Lützow *et al.*, 2006). Por su parte, la concentración de C disminuye conforme aumenta la PMA (Cuadro 4). Interesantemente, la proporción C:N en el suelo fue menor en los extremos del gradiente climático, lo que indica una mayor calidad de la materia orgánica del suelo en CHX (642) y LTX (4725), en comparación con el resto de los sitios. Estos sitios, junto con PEJ (2508), (los tres más húmedos) son tres de los

Cuadro 4. Concentración de carbono orgánico y nitrógeno, y proporción carbono: nitrógeno en los suelos (0-20 cm de profundidad) dominantes en los sitios seleccionados.

Clave del sitio	CHX [†]	CHM [‡]	SHT [§]	XMK [†]	HOB [†]	PEJ [¶]	CHJ [#]	LTX ^{**}
PMA (mm)	642	788	851	995	1240	2508	3000	4725
C orgánico (%)	22.2	2.9	4.1	16	5.9	2.4-2.7	22.6/2.9	5
N total (%)	1.85	0.19	0.15	1.13	0.35	0.14-0.23	0.58/0.13	0.5
Proporción C:N	12	17	27	14	17	12-19	39/22	9.6

n.d. = no determinado; PMA = precipitación media anual. Referencias: [†]Campo y Merino (2015) datos inéditos; [‡]García-Oliva *et al.* (2006a, b); [§]Saynes (2004)⁴; [¶]Siebe *et al.* (2008); [#]Celedón (2006)¹; ^{**}Hughes *et al.* (2000).

⁴ Saynes, S. V. 2004. Ciclos del C y el N en el suelo de bosques tropicales secos: Efectos del tiempo de regeneración. Tesis Licenciatura, UNAM. México, D. F.

cuatro sitios que presentaron el mayor almacenamiento de C en el suelo (Cuadro 3). Este patrón bimodal (picos de acumulación de C en el suelo por debajo de 700 mm y por encima de 2500 mm de PMA) evidenciado por el análisis, refleja el efecto del incremento en la PMA en la tasa de la producción de materia orgánica y en el desarrollo del perfil de suelos en bosques tropicales (Posada y Schuur, 2011); pero, también denota las limitaciones para la descomposición de la materia orgánica (Bejarano *et al.*, 2014) y la presencia de incendios naturales (Campo y Merino, 2015, datos inéditos) cuando se intensifica la sequía, como es el caso de CHX (642). Finalmente, el análisis del perfil del suelo, para cuatro de los sitios, destacó la mayor concentración del almacén de C en la parte superior del perfil (0-10 cm de profundidad) en bosques secos (44% del total de C contenido en el primer metro del suelo) que en bosques húmedos (18 a 28% del total de C), Figura 1. Igualmente, es interesante observar que en los bosques húmedos el subsuelo (>30 cm) contribuye con 45 a 51% del almacén total de C del suelo y, en bosques

secos, con 36%, lo cual es conveniente considerar cuando se realizan pagos por acumulación de C en los ecosistemas.

Efectos del Cambio de Uso de la Tierra en el Almacenamiento de C en el Suelo

Los estudios del cambio de cobertura/uso de bosque a pastizal para ganadería extensiva en el almacenamiento de C en el suelo han sido poco explorados en los sitios que considera el presente análisis (Cuadro 5). Si bien, los datos recopilados proceden de evaluaciones realizadas a diferentes profundidades del suelo, el análisis permite sugerir dos patrones. Por una parte, la transformación del bosque a pastizal parece incrementar el almacenamiento de C en suelos del trópico seco, es decir, en sitios con déficit hídrico, pero producir pérdidas en el C almacenado en suelos del trópico húmedo. Además, los datos sugieren que en el trópico húmedo las pérdidas de C aumentan con la PMA.

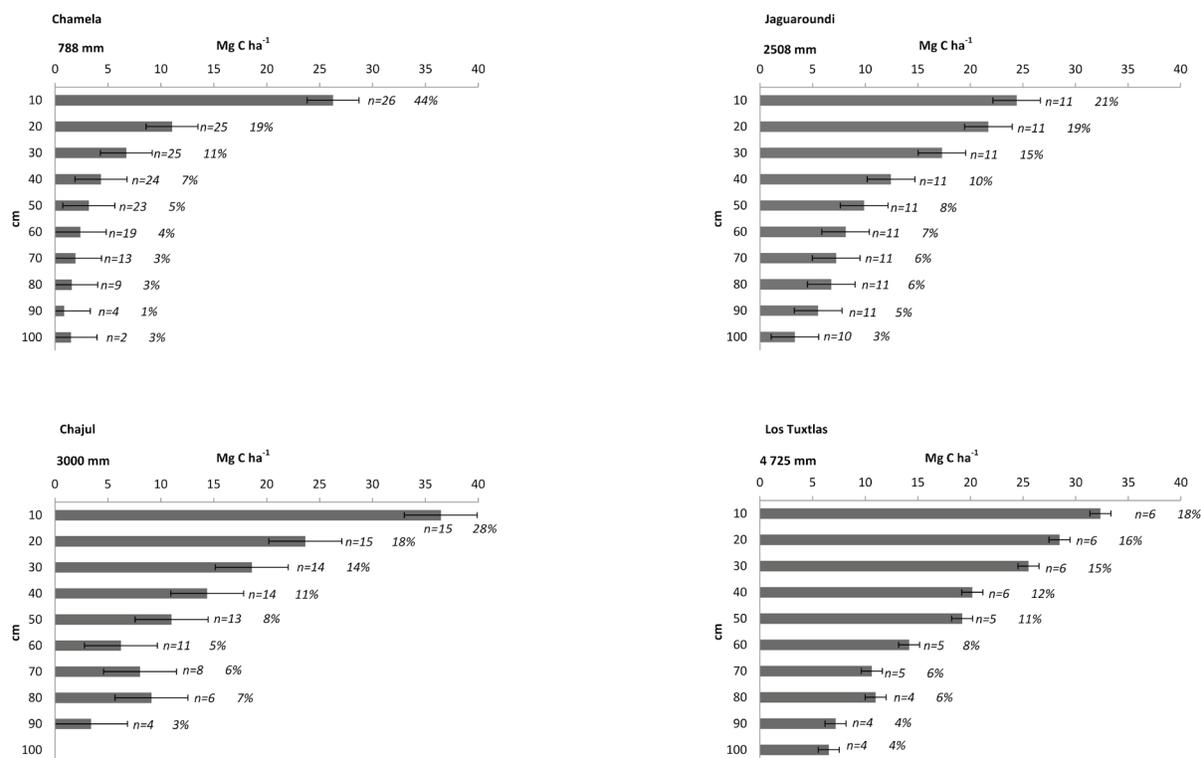


Figura 1. Distribución del contenido de carbono (en porcentaje del total de carbono) en el perfil del suelo en cuatro de los sitios estudiados. Datos de Chamela de Cotler *et al.* (2002); datos de Jaguarundi de Siebe *et al.* (2008); datos de Chajul de Navarrete *et al.* (2015) datos inéditos; datos de Los Tuxtlas de Flores-Delgadillo *et al.* (1999).

Cuadro 5. Efectos del cambio de uso del suelo en el carbono orgánico del suelo en los sitios seleccionados.

Clave del sitio	CHM [†]	PEJ [‡]	CHJ [§]	LTX [¶]
PMA (mm)	788	2508	3000	4725
C en suelo-selva (Mg ha ⁻¹)	76.2A	57B	57C	56.6D
C en suelo-pasturas (Mg ha ⁻¹)	113.1	54	39	18.7
Cambio de C (%)	48.4	-5.3	-31.6	-67.3
Cambio estandarizado (% año ⁻¹)	3.7	-0.2		-2.24

PMA = precipitación media anual; A = profundidad 0-60 cm, 13 años de uso; B = profundidad 0-30 cm; C = profundidad 0-20 cm; D = profundidad 0-5 cm; 30 años de uso. Referencias: [†]Jaramillo *et al.* (2003); [‡]Siebe *et al.* (200); [§]Celedón (2006)¹; [¶]Tobón *et al.* (2011).

Cambios en el Almacenamiento de C en el Suelo durante la Sucesión Secundaria

En solo dos de los sitios, SHT (851) y LTX (4725), se ha reportado la recuperación del C almacenado en el suelo, posterior al abandono de la ganadería (Cuadro 6), por lo que no se pueden hacer inferencias robustas. A pesar de ello, es preciso señalar que resulta llamativo que en ambos casos el C almacenado en el suelo durante la sucesión secundaria es mayor, o al menos comparable, con el observado bajo vegetación madura. Una posible explicación de esta tendencia es que la ausencia de un patrón de acumulación de C con el tiempo que revierta las pérdidas precedentes sea resultado de la elevada asignación de raíces en los primeros centímetros del perfil del suelo por parte de los pastos (García-Oliva *et al.*, 1994; Jackson *et al.*, 1996).

CONCLUSIONES

Dado el rango de material parental y ecosistemas incluidos en el presente análisis, los efectos de la precipitación fueron más claros cuando el intervalo fue mayor, o cuando el análisis se restringió al mismo material. Los resultados del estudio refuerzan la evidencia que cambios en las condiciones climáticas, particularmente en la cantidad de lluvia, afectarán el funcionamiento de los bosques tropicales con consecuencias para la captura y almacenamiento de CO₂ atmosférico. Se necesitan más estudios, ya que existen muchos vacíos en la información, lo que limita comprender no solo la sensibilidad del bioma al clima, sino también a otros cambios ambientales globales

Cuadro 6. Cambios en el carbono del suelo durante la sucesión secundaria en los sitios seleccionados.

Clave del sitio	SHT [†]	LTX [‡]
PMA (mm)	851	4725
Sucesión temprana (10-15 años) (Mg C ha ⁻¹)	38.5A	49B
Sucesión media (20-30 años)	39.4	46
Sucesión tardía (60 años)	40.0	n.d.
Bosque maduro	36	29

PMA = precipitación media anual; A = profundidad de 0-5 cm; B = profundidad de 0-10 cm. Referencias: [†]Saynes *et al.* (2005); [‡]Hughes *et al.* (1999).

como al cambio de cobertura/uso de la tierra. También es imprescindible establecer una agenda de investigación nacional con protocolos similares, dado que se observa una gran variabilidad en los métodos empleados por los diferentes grupos de investigación. La estandarización sugerida permitirá dar robustez a la comparación entre los resultados obtenidos y favorecerá el desarrollo futuro mejorando la comprensión de la problemática a escala nacional. Finalmente, el fuerte acoplamiento que existe entre el ciclo del carbono con los ciclos de nitrógeno y de fósforo, así como la sensibilidad de éstos dos últimos al régimen de precipitación, exige el desarrollo de estudios que incluyan la interacción del C con ambos elementos y la regulación de sus dinámicas por parte de la biomasa microbiana del suelo

LITERATURA CITADA

- Álvarez, S. J. 1991. Productividad primaria neta en una selva tropical húmeda. *Bol. Soc. Bot. México* 51: 3-12.
- Álvarez, S. J. and R. Becerra. 1996. Leaf decomposition in a Mexican tropical rain forest. *Biotropica* 28: 657-667.
- Bejarano, M., M. M. Crosby, V. Parra, J. D. Etchevers, and J. Campo. 2014. Precipitation regime and nitrogen addition effects on leaf litter decomposition in tropical dry forests. *Biotropica* 46: 415-424.
- Bonan, G. B. 2008. Forests and climate change: Forcing, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science* 320: 1444-1449.
- Campo, J., G. Hernández, and J. F. Gallardo. 2014. Leaf and litter N and P in three forests with low P supply. *Eur. J. For. Res.* 133: 121-129.
- Cárdenas, I. and J. Campo. 2007. Foliar nitrogen and phosphorus resorption and decomposition in the nitrogen-fixing tree *Lysiloma microphyllum* in primary and secondary seasonally tropical dry forests in Mexico. *J. Trop. Ecol.* 23: 107-113.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. CONABIO, UNAM y Sierra Madre. México, D. F.

- Challenger, A. y J. Soberón. 2008. Los ecosistemas terrestres. pp. 87-108. *In*: J. Soberón, G. Halfter y J. Llorente-Bousquets (eds.). *Capital natural de México*, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO. México, D. F.
- Chapin III, F. S., P. A. Matson, and P. M. Vitousek. 2011. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer. New York, NY, USA.
- Craine, J. M. 2009. *Resource strategies of wild plants*. Princeton University Press. Princeton, NJ, USA.
- Clark, D. A. 2007. Detecting tropical forest's responses to global climatic and atmospheric change: Current challenges and a way forward. *Biotropica* 39: 4-19.
- Cotler, H., E. Durán y C. Siebe. 2002. Caracterización morfoedafológica y calidad de sitio en un bosque tropical caducifolio. pp. 17-79. *In*: F. A. Noguera, J. Vega Rivera, A. N. García-Aldrete y M. Quesada Avendaño (eds.). *Historia natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM. México, D. F.
- Elser, J. J., M. E. S. Bracken, E. E. Cleland, D. S. Gruner, W. S. Harpole, H. Hillebrand, J. T. Ngai, E. W. Seabloom, J. B. Shurin, and J. E. Smith. 2007. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecol. Lett.* 10: 1135-1142.
- Flores-Delgado, L., I. Sommer-Cervantes, J. R. Alcalá-Martínez y J. Álvarez-Sánchez. 1999. Estudio morfogenético de algunos suelos de la región de los Tuxtlas, Veracruz, México. *Rev. Mex. Cien. Geol.* 16: 81-88.
- García-Oliva, F., I. Casar, P. Morales, and J. M. Maass. 1994. Forest-to-pasture conversion influences on soil organic carbon dynamics in a tropical deciduous forest. *Oecologia* 99: 392-396.
- García-Oliva, F., J. F. Gallardo, N. M. Montaña, and P. Islas. 2006a. Soil carbon and nitrogen dynamics followed by a forest-to-pasture conversion in western Mexico. *Agrofor. Sys.* 66: 93-100.
- García-Oliva, F., G. Hernández, and J. F. Gallardo-Lancho. 2006b. Comparison of ecosystem C pools in three forests in Spain and Latin America. *Ann. For. Sci.* 63: 519-523.
- Hughes, R. F., J. B. Kauffman, and V. J. Jaramillo. 1999. Biomass, carbon, and nutrient dynamics of secondary forests in a humid tropical region of Mexico. *Ecology* 80: 1892-1907.
- Hughes, R. F., J. B. Kauffman, and V. J. Jaramillo. 2000. Ecosystem-scale impacts of deforestation and land use in a humid tropical region of Mexico. *Ecol. Appl.* 10: 515-527.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2013. *Climate change 2013: The physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Jackson, R. B., J. Canadell, J. R. Ehleringer, H. Mooney, and O. E. Sala, and E. D. Schulze. 1996. A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia* 108: 389-411.
- Jaramillo, V. J., J. B. Kauffman, L. Rentería-Rodríguez, D. L. Cummings, and L. J. Ellingson. 2003. Biomass, carbon, and nitrogen pools in Mexican tropical dry forest landscape. *Ecosystems* 6: 609-629.
- Kaspari, M., M. N. Garcia, K. E. Harms, M. Santana, S. J. Wright, and J. B. Yavitt. 2008. Multiple nutrients limit litterfall and decomposition in a tropical forest. *Ecol. Lett.* 11: 35-43.
- Lal, R. 2002. The potential of soils of the tropics to sequester carbon and mitigate the greenhouse effect. *Adv. Agron.* 76: 1-30.
- Lützow, M. V., I. Kögel-Knabner, K. Ekschmitt, E. Matzner, G. Guggenberger, B. Marschner, and H. Flessa. 2006. Stabilization of organic matter in temperate soils: Mechanisms and their relevance under different soil conditions – a review. *Eur. J. Soil Sci.* 57: 426-445.
- Mahli, Y. and O. L. Phillips. 2004. Tropical forests and global atmospheric change: A synthesis. *Phil. Trans. Royal Soc. London B* 359: 549-555.
- Martínez-Bravo, R. y O. Masera. 2008. La captura de carbono como servicio ecosistémico del Parque Jaguarundi: una estrategia para la conservación y manejo de los recursos forestales. pp. 101-114. *In*: Y. Navay e I. Rosas (eds.). *El parque Jaguarundi: Conservación de la selva tropical Veracruzana en una zona industrializada*. Programa Universitario de Medio Ambiente, UNAM. México, D. F.
- McGroddy, M. E., T. Daufresne, and L. Hedin. 2004. Scaling of C:N:P stoichiometry in forests worldwide: Implications of terrestrial redfield-type ratios. *Ecology* 85: 2390-2401.
- Melillo, J. M., A. D. McGuire, D. W. Kicklighter, B. Moore III, C. J. Vorosmarty, and A. Schloss. 1993. Global climate change and terrestrial net primary production. *Nature* 363: 234-240.
- Pan, Y., R. A. Birdsey, J. Fang, R. Houghton, P. E. Kauppi, W. A. Kurz, O. L. Phillips, A. Shvidenko, S. L. Lewis, J. G. Canadell, P. Ciais, R. B. Jackson, S. W. Pacala, A. D. McGuire, S. Piao, A. Rautiainen, S. Sitch, and D. Hayes. 2011. A large and persistent carbon sink in the World's forests. *Science* 333: 988-993.
- Posada, J. M. and A. G. Schuur. 2011. Relationships among precipitation regime, nutrient availability, and carbon turnover in tropical rain forests. *Oecologia*, 165: 783-795.
- Roa, F. L. L., J. Campo, and V. Parra. 2012. Plant biomass allocation across a precipitation gradient: an approach to seasonally dry tropical forest at Yucatán, Mexico. *Ecosystems* 15: 1234-1244.
- Roa, F. L., C. Hidalgo, J. D. Etchevers, and J. Campo. 2013. The effects of precipitation regime on soil carbon pools on the Yucatan Peninsula. *J. Trop. Ecol.* 29: 463-466.
- Saugier, B., J. Royand, and H. A. Mooney. 2001. Estimations of global terrestrial productivity: converging toward a single number? pp. 543-557. *In*: J. Roy, B. Saugier, and H. A. Mooney (eds.). *Terrestrial global productivity*. Academic Press. San Diego, CA, USA.
- Saynes, V., C. Hidalgo, J. D. Etchevers, and J. E. Campo. 2005. Soil C and N dynamics in primary and secondary seasonally dry tropical forests in Mexico. *App. Soil Ecol.* 29: 282-289.
- Schuur, E. A. G. 2003. Productivity and global climate revisited: the sensitivity of tropical forest growth to precipitation. *Ecology* 84: 1165-1170.
- Schuur, E. A. G., O. A. Chadwick, and P. A. Matson. 2001. Carbon cycling and soil carbon storage in mesic to wet Hawaiian montane forests. *Ecology* 82: 3182-3196.
- Siebe, C., M. Martínez R., G. Segura W., J. Rodríguez V., and S. Sánchez B. 1995. Soil and vegetation patterns in the tropical rainforest at Chajul Southeast Mexico. pp. 40-58. *In*: D. Sigmarangkir (ed.). *Proceedings of the International Congress on Soil of Tropical Forest Ecosystems 3rd Conference on Forest Soils (ISSS-AISS-IBG)*. Mulawarman University Press. Indonesia.

- Siebe, C., V. M. Peña Ramírez y A. Herrera. 2008. Suelos: Caracterización de las unidades morfoedafológicas del suelo para su reforestación y captura de carbono. pp. 25-51. *In*: Y. Nava e I. Rosas (eds.). El parque Jaguarundi: Conservación de la selva tropical veracruzana en una zona industrializada. Programa Universitario de Medio Ambiente, UNAM. México, D. F.
- Six, J., R. T. Conant, E. A. Paul, and K. Paustian. 2002. Stabilization mechanisms of soil organic matter: implications for C-saturation of soil. *Plant Soil* 241: 155-176.
- Tobón, W., C. Martínez-Garza, and J. Campo. 2011. Soil responses to restoration of a tropical pasture in Veracruz (Southeastern Mexico). *J. Trop. For. Sci.* 23: 338-344.
- Valdespino, P., R. Romualdo, L. Cadenazzi, and J. Campo. 2009. Phosphorus cycling in primary and secondary seasonally dry tropical forests in Mexico. *Ann. For. Sci.* 66: 107.