

Carbono orgánico, nutrientes y cambios estacionales de la biomasa microbiana en las principales especies de dos tipos de bosques tropicales

Omar Tremont^{1,2} y Elvira Cuevas¹

¹Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas.

²Departamento de Producción y Desarrollo Agrícola del Programa de Ingeniería Agronómica,
Universidad Experimental Francisco de Miranda.

Resumen

Este trabajo plantea como objetivos evaluar: (1) los nutrientes totales y biomasa microbiana del área de suelo en individuos de diferentes especies en dos tipos de bosque; y (2) el efecto de la estacionalidad climática sobre los nutrientes totales y carbono de la biomasa microbiana (BM-C) en cada una de las especies. El sitio de estudio se localizó en bosques maduros y secundarios del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), de donde se seleccionaron seis especies: *Tetrorchidium rubrivenium*, *Richeria grandis*, *Gaffneria latifolia*, *Aspidosperma fendleri*, *Miconia dodecandra* y *Myrcia fallax*. Los resultados indicaron diferencias significativas entre las especies para los valores de carbono orgánico (COT), nitrógeno total (Nt) y fósforo total (Pt). Estas variables no registraron diferencias significativas entre periodos en el bosque maduro, caso contrario si se registraron diferencias en el suelo alrededor de las especies *M. fallax* y *R. grandis* del bosque secundario. El BM-C registró diferencias tanto entre especies como entre periodos, siendo siempre mayores a finales de lluvia y en la capa orgánica. En la capa orgánica del suelo los valores oscilaron entre 13358 ± 3915 $\mu\text{gBM-C/g}$ y 2409 ± 237 $\mu\text{gBM-C/g}$. En el suelo mineral el BM-C osciló entre 2000 ± 465 $\mu\text{g BM-C/g}$ y 712 ± 102 $\mu\text{g BM-C/g}$. Los valores de la relación BM-C/COT oscilaron entre 5% y 27% en la capa orgánica y entre 3% y 8% en el suelo mineral. Estos resultados indicaron que el BM-C en comparación con el COT, Nt y Pt, es una variable de mayor sensibilidad para evaluar el efecto de diferentes especies y estacionalidad climática sobre el suelo, por lo cual puede potencialmente ser usada en las evaluaciones de impactos ambientales en ecosistemas naturales o de prácticas de manejo sobre agroecosistemas.

Palabras clave: Biomasa microbiana, especies de árboles, carbono orgánico, variaciones estacionales.

Organic Carbon, Nutrients and Climatic Changes of Microbial Biomass of

Principal Species in Two Types of Tropical Forest

Abstract

The objective of this study was to evaluate: (1) the total nutrients and the microbial biomass of the soil around different tree species in two types of forests; and (2) the effect of the climate on the total nutrients and carbon content of the microbial biomass (BM-C) in each one of the species. The study sites were located in mature and secondary forests at the Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Six species were selected: *Tetrorchidium rubrivenium*, *Richeria grandis*, *Gaffenrieda latifolia*, *Aspidosperma fendleri*, *Miconia dodecandra* and *Myrcia fallax*. The results indicate significant differences among the species in the values of organic carbon (COT), nitrogen and total phosphorus. For these variables there were no significant differences among periods in the mature forest, however in reference to the soil around the species *M. fallax* and *R. grandis* of the secondary forest there were significant differences. The BM-C registered differences both among species and periods, being always higher at the end of rain and in the organic layer of soil. In this layer of soil, the values oscillated between 13358 ± 3915 $\mu\text{gBM-C/g}$ and 2409 ± 237 $\mu\text{gBM-C/g}$. In the mineral soil the BM-C ranged between 2000 ± 465 $\mu\text{g BM-C/g}$ and 712 ± 102 $\mu\text{g BM-C/g}$. The values of the relationship BM-C/COT oscillated between 5% and 27% in the organic layer and between 3% and 8% in the mineral soil. The results indicate that the BM-C in comparison with the COT, Nt and Pt, is a more sensitive variable for evaluating the effects between different species and climatic changes in the floor, could be used potentially in the evaluations of environmental impact in natural ecosystems or in comparisons of management practices on agroecosystems.

Key words: Microbian biomasa, trees species, organic carbon, seasonal changes.

Recibido: 19-02-2003 / Aceptado: 15-10-2004

Introducción

Los modelos teóricos sobre biodiversidad vegetal y funcionamiento de ecosistemas así como evidencias experimentales, indican que el número y características ecofisiológicas de las especies de plantas pueden afectar el flujo de nutrientes y energía en el ecosistema (Berendse 1990; Cuevas *et al.* 1991; Vitousek y Hooper 1993; Lawton 1994; Jhonson *et al.* 1995; Viton y Burke 1995; Hooper y Vitosuek 1998; Hobbie *et al.* 1999; Van de Krift *et al.* 2001). En un mismo bosque o agrosistema se pueden localizar áreas bien delimitadas en cuanto a la variabilidad espacial de organismos y propiedades físico-químicas de suelo. Gran parte de esta variabilidad puede ser atribuida a la distribución de las especies

vegetales y los efectos de sus residuos sobre los procesos de formación y característica de la materia orgánica del suelo (MOS) según el uso o manejo del área de estudio. (Riha *et al.* 1986; Rossi *et al.* 1988b; Gross *et al.* 1995; Rossi *et al.*, 1995a; Pélissier 1998; Robertson *et al.* 1997; Wright 1998; Röver *et al.* 1999; Röver y Kaiser. 1999).

Los procesos de formación y características de la MOS influyen sobre la fertilidad de ecosistemas boscosos y condicionan sus respuestas a los cambios de su estructura (naturales o antrópicas) y/o a los cambios ambientales (temporales o estocásticos). Un componente importante de la MOS es la biomasa microbiana en conjunto con el carbono soluble y las enzimas, ya que ésta forma la fracción activa de la materia orgánica del suelo (Wardle 1992; Woomer *et al.* 1994). La tasa de retorno de esta fracción puede ser de semanas o meses, siendo la fracción de mayor aporte a la disponibilidad de nutrientes para el mantenimiento de plantas y microorganismos (Cuevas y Medina 1998; Woomer *et al.* 1994). Sin embargo, el funcionamiento de esta fracción activa de la MOS es sensible a los cambios ambientales. Lodge *et al.* (1994) plantean que según la condición climática la biomasa microbiana puede funcionar como un sumidero o fuente de nutrientes, siendo determinante en la producción primaria neta del ecosistema y conservación de nutrientes en el suelo.

El conocimiento del papel de las especies sobre la acumulación y disponibilidad de nutrientes y carbono orgánico en el suelo, puede ser útil en la planificación de manejo y/o recuperación de ecosistemas naturales. En este sentido el objetivo planteado en este estudio consistió en evaluar en dos tipos de bosques el efecto de diferentes especies sobre la concentración de nutrientes totales y la biomasa microbiana del suelo bajo la copa de individuos. Adicionalmente se evaluó el efecto de la estación climática del año sobre los nutrientes totales y la biomasa microbiana en cada una de las especies seleccionadas.

Materiales y métodos

El sitio de estudio se ubica en el sistema de montañas del área de protección ecológica del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC) a 10° 24´11" N y 66° 58´40" O a una altitud entre 1400 y 1700 msnm. La zona de vida se clasifica como un bosque premontano húmedo, la precipitación anual promedio de 1063 mm, con una época de lluvia entre mayo y diciembre y de sequía entre enero y abril. La temperatura promedio anual es de 17°C, con un máximo de 22°C y mínimo de 12°C. El agua aportada por la captación de neblina durante la época de sequía puede alcanzar valores iguales al 35% de la precipitación anual. Se estima que en los años más húmedos los días con neblinas se acerca a 325, ubicándose generalmente entre los 1500 y 1700 msnm (Gordon

et al. 1994).

En este lugar existe un mosaico de vegetación conformado por comunidades en diferentes estadios sucesionales, desde bosques maduros hasta sabanas secundarias. Se escogieron de este mosaico bosques maduros y secundarios debido a que la composición florística de ambos bosques son similares en un 51% según el índice de Jaccard y 67% por el de Soreson (Marulanda 1997). Los suelos son de textura Francoarenosa, con pH en la capa orgánica alrededor de 3,99 y en el suelo mineral de 4,0 (Marulanda 1997).

Se seleccionaron 6 especies, dos de ellas comunes en ambos bosques y dos que son solo exclusivas a cada uno de los bosques. Las especies compartidas fueron: *Tetrorchidium rubrivenium* (Euphorbiaceae) y *Richeria grandis* (Euphorbiaceae); las especies exclusivas del bosque maduro: *Gaffenrieda latifolia* (Melastomataceae), *Aspidosperma fendleri* (Apocinaceae); y las especies exclusivas del secundario: *Miconia dodecandra* (Melastomataceae), *Myrcia fallax* (Myrtaceae).

Mediante el uso de fotografías aéreas se seleccionaron tres unidades montañosas de similares características fisiográficas a una altura aproximada de 1600 msnm, la distancia entre unidades no superó 1000 m. Se demarcó en cada unidad montañosa una parcela de 0,1 ha en las cuales se seleccionaron 3 individuos por especie, para un total de 9 individuos por especie. En la selección de los individuos del bosque maduro, a nivel de campo, se prestó especial atención a: (1) la separación entre individuos de diferentes especies fuese mayor a 100 cm; (2) los individuos de *A. fendleri* fuesen emergentes; (c) *G. latifolia* y *R. grandis* formaran parte del dosel; y (d) *T. rubrivenium* estuviese en el sotobosque. En el bosque secundario todos los individuos fueron del dosel debido a que la estructura de este bosque es menos compleja que la del maduro, donde se distinguen claramente individuos de sotobosque, dosel y emergentes.

Muestreo

Se realizaron dos muestreos de suelo: uno en el mes de diciembre de 1999 (finales del período de lluvia) y otro en marzo de 2000 (finales del período seco). En cada individuo por especie y período se tomaron dos muestras del suelo a 25 cm de la base del tronco en un área de 625 cm². Retirada la hojarasca, cada muestra se separó en estrato de la capa orgánica y del suelo mineral de 0 a 5 cm profundidad. Las muestras por individuo se tomaron al lado del tronco, una en la parte superior y otra en la parte inferior tomando como referencia la pendiente. Las muestras compuestas por individuo se pasaron por un tamiz de 2 mm y se removieron las raíces. El suelo se refrigeró a 4°C para el posterior análisis del carbono de la biomasa microbiana, otra parte fue secada al aire y se usaron en

la determinación de los nutrientes y carbono orgánico total.

Nitrógeno (Nt), fósforo (Pt) y carbono orgánico (COT) total

El Nt, Pt y COT se estimó siguiendo la metodología del programa de biología y fertilidad de suelos tropicales (TBSF) descrita por Anderson e Ingram (1993). El *nitrógeno total* fue determinado por digestión de las muestras con ácido sulfúrico concentrado y catalizador de selenio a 350°C por 2 h, posteriormente se destiló con un Kjeldahl semiautomático y se tituló con HCl 0,01 N. El *fósforo total* se determinó por digestión de la muestra con solución binaria por dos horas y luego se determinó por colorimetría (Anderson e Ingram 1993). El *carbono orgánico total* se determinó por oxidación húmeda en dicromato de potasio con calentamiento externo a 150°C por 45 min y se estimó colorimétricamente a una longitud de onda de 600 nm (Anderson e Ingram 1993).

Carbono de biomasa microbiana (BM-C)

El *carbono de la biomasa microbiana* se determinó por el método de fumigación y extracción (Brookes *et al.* 1985). Se incubó 10 g de suelo fresco a 25°C a humedad de campo, tanto para muestras sin fumigar como las fumigadas, posteriormente se agitaron las muestras por 45 minutos en 50 mL de solución de K_2SO_4 0,5 M como solución extractora. El carbono microbiano en el extracto se estimó según Vance *et al.* (1987), mediante oxidación con $K_2Cr_2O_7$ 66,7 mM y H_2SO_4 concentrado por 30 min a 150°C, para luego titular con una solución de sulfato de amonio ferroso 0,337 M. Los valores fueron afectados por el factor Kc de 0,45.

Para evaluar las diferencias de las variables estudiadas, según la especie y tipo de bosque, se realizaron análisis de varianzas (ANVA). En aquellos casos donde no se cumplieron los supuestos del ANVA, se realizó un Análisis de Varianza no paramétrico (Kruskal-Wallis), usando el programa INFOSTAT versión 1,1.

Resultados y Discusión

Carbono orgánico total (COT), nitrógeno total (Nt) y fósforo total (Pt)

Los contenidos de COT, Nt y Pt tanto de la capa orgánica como del suelo mineral debajo de las especies estudiadas fueron significativamente diferentes. En ambos tipos de bosque las muestras de suelo tomadas debajo de *R. grandis* presentaron los mayores valores de COT, N y P total. Los menores valores se registraron en las muestras de suelo tomadas debajo de *T. rubrivenium* en ambos bosques y *M. dodecandra*. En el bosque maduro *A.*

fendleri tendió a estar en una posición intermedia entre las especies anteriores, en cambio en el bosque secundario la alta variabilidad de las observaciones dificultan establecer una tendencia clara y consistente en el resto de especies del mismo bosque (Tabla 1).

En general no se encontraron diferencias claras entre la estación de lluvia y la estación seca en el contenido de COT, Nt y Pt. Sin embargo, se encontraron diferencias significativas entre estaciones en el COT del suelo mineral alrededor de *M. fallax*, el COT en la capa orgánica de *R. grandis*, y en el P total de *R. grandis* en ambas profundidades. La existencia de una fracción significativa del COT activa de fácil mineralización, por lo cambios climáticos entre períodos, pudiera explicar estas diferencias entre estaciones. Sin embargo, es posible que pueda ser consecuencia del efecto residual de la estructura y composición florística previa al bosque secundario sobre la MOS.

TABLA 1. Valores promedio de carbono orgánico total (COT), nitrógeno total (Nt) y fósforo total (Pt) (\pm error estándar) del suelo alrededor de las principales especies de los bosques maduro y secundario.

	% COT		%Nt		Pt(μ g/g)	
	Capa orgánica	Suelo mineral	Capa orgánica	Suelo mineral	Capa orgánica	Suelo mineral
Bosque maduro						
<i>A. fendleri</i>	5,4(0,23) ^{ab}	2,03(0,09) ^{bc}	0,94(0,03) ^{bc}	0,58(0,05) ^a	373,8(11,08) ^{ab}	208,77(6,11) ^{bc}
<i>G. latifolia</i>	5,54(1,01) ^{bc}	2,01(0,08) ^{bc}	0,84(0,14) ^{bc}	0,50(0,03) ^a	407,44(37,87) ^{bc}	204,80(5,48) ^{bc}
<i>R. grandis</i>	8,58(1,07) ^a	2,89(0,12) ^a	1,10(0,13) ^a	0,57(0,04) ^a	508,76(28,92) ^a	283,32(9,18) ^a
<i>T. rubriventium</i>	4,84(0,54) ^c	1,85(0,09) ^d	0,78(0,08) ^c	0,54(0,03) ^a	407,03(17,89) ^{bc}	177,03(12,05) ^{cd}
Bosque secundario						
<i>M. dodecandra</i>	4,49(0,15) ^c	1,91(0,05) ^f	0,83(0,04) ^{bc}	0,27(0,02) ^b	371,85(15,98) ^{de}	131,83(7,28) ^e
<i>M. fallax</i>	6,05(0,15) ^{ab}	2,0(0,06) ^{bc}	0,99(0,09) ^a	0,48(0,03) ^a	557,41(146,97) ^{bc}	219,69(13,90) ^b
<i>R. grandis</i>	4,31(0,17) ^{bc}	2,48(0,18) ^d	0,86(0,05) ^{bc}	0,37(0,02) ^a	307,14(10,67) ^e	181,72(11,96) ^{bc}
<i>T. rubriventium</i>	4,19(0,13) ^c	1,63(0,06) ^d	0,70(0,10) ^{bc}	0,34(0,02) ^a	379,48(13,89) ^{de}	153,78(8,07) ^{de}

*Promedio global que incluye las observaciones de finales del período de lluvia y finales del período seco. Indica que se registraron diferencias significativas entre períodos.

En cuanto el efecto residual de la estructura y composición florística previa, el bosque secundario es producto de la intervención del hombre a través de un madereo selectivo de especies que alteró la composición florística y estructural del bosque, permitiendo la entrada de nuevas especies como la *M. fallax* y *M. dodecandra*. Por lo tanto, un alto componente de la variabilidad en el suelo, puede estar reflejando no sólo el efecto del individuo de la especie seleccionada, sino también un componente significativo del efecto de los individuos y estructura del bosque que estaban presentes antes. Esto se reflejaría en una MOS producto de dos fuentes y condiciones de bosque distintas y por lo tanto se refleja en la mayor heterogeneidad que la del bosque maduro. Los individuos del bosque maduro han influenciado el suelo por mayor tiempo bajo condiciones estructurales menos

cambiantes que las del bosque secundario, el cual sufrió los cambios en las condiciones estructurales que permitió la entradas de especies adaptadas a esas nuevas condiciones. En este sentido, los muestreos entre períodos pudieran estar reflejando más la heterogeneidad del suelo producto de la mayor combinación de fuentes de origen de la MOS y cambios estructurales del bosque, que la variación por efecto de la estacionalidad.

Carbono de la biomasa microbiana

Se observaron diferencias significativas en el BM-C del suelo alrededor de las especies según el período climático y estrato de suelo (Figura 1). En la capa orgánica a finales de lluvia el mayor valor se registro en el suelo alrededor de *R. grandis* del bosque secundario ($13358 \pm 3915 \mu\text{gC}_{\text{mi}}/\text{g}$ suelo) diferenciándose significativamente de los valores de *T. rubrivinium* del bosque maduro ($2409 \pm 237 \mu\text{gBM-C/g}$ suelo), no se registraron diferencias significativas entre el resto de especies. Para este mismo estrato de suelo, en el período seco, no se registraron diferencias significativas entre los valores de BM-C entre las especies.

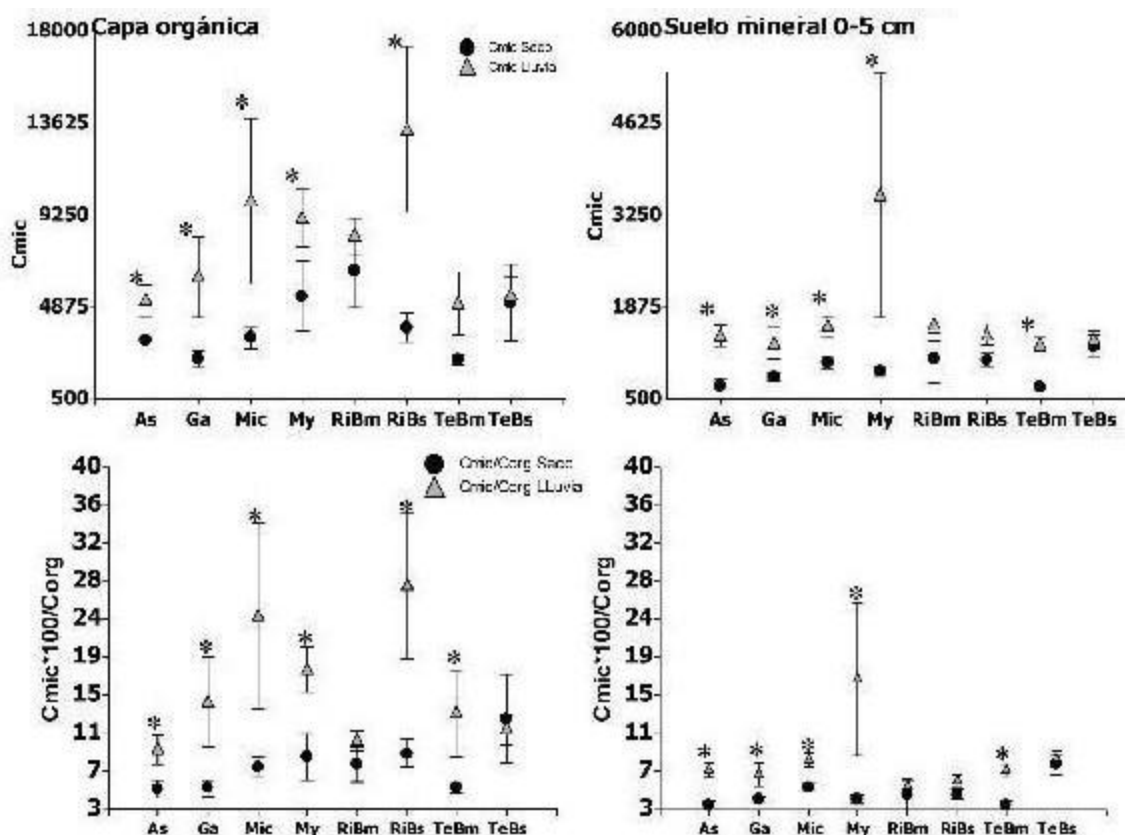


Figura 1. Biomasa microbiana (m BM-C7g suelo) y relación BM-C*100/COT (Error estándar) en la capa orgánica y suelo mineral del suelo alrededor de las especies: *A. fendleri* (As), *G. latifolia* (Ga); *M. dodecandra* (Mic); *M. fallax* (My); *R. grandis*

bosque maduro (RiBm); *R. grandis* bosque secundario (RiBs); *T. rubrivenium* bosque maduro (TeBM); *T. rubrivenium* bosque secundario (TeBs). Diferencias significativas entre períodos climáticos para una misma especie se indican con asterisco (*).

En el suelo mineral, se registraron diferencias entre las especies en los valores de BM-C, sólo durante el período seco, en donde las especies del bosque secundario registraron los mayores valores de BM-C, específicamente *M. dodecandra*, *R. grandis* y *T. rubrivenium* (1052 ± 90 ; 1092 ± 99 ; y 1308 ± 161 μg BM-C/g respectivamente), diferenciándose de *A. fendleris* y *T. rubrivenium* del bosque maduro (712 ± 102 y 690 ± 77 μg BM-C/g). Entre el resto de especies no se registraron diferencias significativas. En el período de lluvia, no se registraron diferencias entre las especies, registrándose el valor promedio de 1430 ± 95 μg BM-C/g en el bosque maduro y de 2000 ± 465 μg BM-C/g en el bosque secundario.

La relación BM-C*100/COT varió según el estrato del suelo, época del año y especie. En la capa orgánica la relación BM-C*100/COT fue mayor a finales del período de lluvia a excepción del suelo alrededor de *T. rubrivenium* en el bosque secundario y *R. grandis* en el bosque maduro, en las cuales no hubo diferencias significativas entre períodos. A finales del período de lluvia en el suelo alrededor de las especies del bosque secundario *M. fallax* y *R. grandis* registraron los mayores valores de la relación BM-C*100/COT, $18,1 \pm 2,5$ y $27,2 \pm 7,9$, respectivamente; diferenciándose significativamente de *A. fendleris* y *T. rubrivenium* del bosque maduro, las cuales registraron los menores valores ($9,5 \pm 1,5$ y $13,4 \pm 4,7$). A finales del período seco, en esta misma capa, no se registraron diferencias significativas entre las especies (Figura 1).

En el suelo mineral la relación BM-C*100/COT fue mayor a finales del período de lluvia, y al igual que en la capa orgánica la excepción fue *T. rubrivenium* (en el bosque secundario) y *R. grandis*; pero esta vez en ambos bosques, no hubo diferencias significativas entre períodos (Figura 1). A finales del período de lluvia en el suelo alrededor de las especies del bosque secundario, *M. fallax* y *T. rubrivenium*, se registraron los mayores valores de la relación BM-C*100/COT ($17,0 \pm 8,2$ y $8,5 \pm 0,8$, respectivamente) diferenciándose significativamente de *G. latifolia* y *R. grandis* del bosque maduro, las cuales registraron los menores valores ($6,7 \pm 1,4$ y $5,6 \pm 0,7$). Al contrario que en la capa orgánica a finales del período seco, en el suelo mineral se registraron diferencias significativas entre las especies, específicamente entre *T. rubrivenium* en el bosque secundario ($7,9 \pm 1,1$) de *A. fendleris*, *R. grandis* bosque secundario y *T. rubrivenium* bosque maduro ($3,0 \pm 0,4$; $4,6 \pm 1,6$ y $3, \pm 1,6$; respectivamente) (Figura 1).

El BM-C entre ambos bosques varió significativamente según la profundidad del suelo y el período climático. En la capa orgánica se observaron diferencias entre bosques sólo a finales del período de lluvia. Lo contrario ocurrió en el suelo mineral, donde los bosques se diferenciaron a finales del período seco (Tabla 2). El menor valor de BM-C se registró a finales del período seco y en el suelo mineral del bosque maduro (Tabla 2); en cambio, los mayores valores se registraron a finales del período de lluvia y en la capa orgánica del bosque secundario, diferenciándose significativamente del bosque maduro (Tabla 2). La relación $BM-C \cdot 100 / COT$ cambió significativamente entre períodos en cada bosque. En el bosque secundario esta relación varió de 10,02,1% en el período de lluvia a 5,50,4% en el período seco, en cambio en el bosque maduro varió de $12,0 \pm 1,7\%$ a $6 \pm 0,6\%$ (Tabla 2).

TABLA 2. Valores promedio del carbono de la biomasa microbiana (BM-C) y la relación del carbono de la biomasa microbiana/carbono orgánico ($BM-C \cdot 100 / COT$) (+ error estándar) en las diferentes profundidades de suelo de los bosques maduro y secundario.

	BM-C		$BM-C \cdot 100 / COT$	
	Lluvia	Seco	Lluvia	Seco
Bosque maduro				
Capa Orgánica	6225(677) ^b	3615(535) ^a	12,0(1,7) ^b	5,9(0,6) ^b
Suelo mineral de 0-5	1429(95) ^c	836(94) ^c	6,7(0,5) ^d	3,9(0,4) ^d
Bosque secundario				
Capa Orgánica	9476(1461) ^a	4465(633) ^a	20,2(3,3) ^a	9,5(1,3) ^a
Suelo mineral de 0,5	2000(464) ^c	1095(350) ^b	10,0(2,1) ^b	5,5(0,4) ^c

* Indica que se registraron diferencias significativas entre profundidad de suelo para un mismo período.

En la capa orgánica de este estudio los valores de BM-C y $BM-C \cdot 100 / COT$ se incluyen entre los más altos en comparación a otros bosques tropicales ubicados entre 270-1500 $\mu\text{g BM-C/g}$ suelo y entre 0.5-5.3% (Yang e Insam 1989; Srivastava and Singh 1991; Mao *et al.* 1992; Wardle 1992; Luizao *et al.* 1992; Feigl *et al.* 1995; Marschner *et al.* 2002). Los mayores valores reportados para bosques tropicales corresponden a los de Pries y Fölster (2001) en bosques de la Gran Sabana-Venezuela, con valores entre 2780 y 3320 $\mu\text{g BM-C/g}$ suelo representando 1% del COT. Sin embargo la relación $BM-C \cdot 100 / COT$ de nuestro estudio son más semejantes a los de Luizao *et al.* (1992) y Feigl *et al.* (1995) en un bosque tropical lluvioso con valores entre 3,5 y 5,3%.

En el suelo mineral los valores son superados en más del 100% por los de la capa orgánica. Pries y Fölster (2001) también reportan una disminución hasta en más de un 100% con valores entre 940 a 1180 $\mu\text{g BM-C/g}$ suelo, estos valores son similares a los del suelo mineral de 0 a 5 cm del presente estudio, los cuales oscilaron entre 836 ± 94 (en el bosque maduro) y 2000 ± 464 (en el bosque secundario) $\mu\text{g BM-C/g}$ suelo (Tabla 2).

La relación BM-C*100/COT ha sido propuesta como un indicador de carbono potencialmente disponible, permitiendo comparar el estado y modificaciones de la materia orgánica en el suelo (Bauhus *et al.* 1998; Wardle 1992). Esta fracción lábil de la materia orgánica del suelo es además la principal fuente de nutrientes tanto para los microorganismos como para las plantas (Cuevas y Medina 1998; Wooner *et al.* 1994). Las variaciones de esta relación entre especies, períodos del año y estrato de suelo indican diferentes vías y tasas de circulación de nutrientes en el ecosistema así como diferentes estrategias ecofisiológicas, lo cual en su conjunto pudieran delimitar el rango de tolerancia del ecosistema a eventos ambientales o manejos antrópicos.

Consideraciones finales

Las especies de plantas tienen diferentes efectos sobre el suelo, lo cual se refleja en las diferencias de COT, Nt, Pt y BM-C del suelo. Esto es un indicio para afirmar que la tasa de circulación y acumulación de nutrientes varía según la especie. Estas diferencias entre las especies pueden ser consideradas como una propiedad o característica particular del ecosistema, lo cual potencialmente condicionaría su capacidad de respuesta ante eventos naturales o antrópicos.

El BM-C en comparación con el COT, Nt y Pt, es una variable de mayor sensibilidad para evaluar el efecto de diferentes especies y estacionalidad climática sobre el suelo, por lo cual puede potencialmente ser usada en las evaluaciones de impactos ambientales en ecosistemas naturales o de prácticas de manejo sobre agroecosistemas.

Referencias Bibliográficas

- [1] ALVAREZ, C.R.; ALVAREZ, R.; GRICERA, M.S.; LAVADO, R.S. (1998). Associations between organic matter fractions and the active soil microbial biomass. **Soil Biol. Biochem.** Vol 30(6): 763-773.
- [2] ANDERSON, J.; PROCTOR, J.; VALLACK (1983). Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak: II Decomposition processes and nutrients losses from leaf litter. **J. Ecology** 71: 503-527.
- [3] ANDERSON, J.M.; INGRAM, J.S. (1993). **Tropical Soil Biology and Fertility**. A handbook of methods. CAB International. Wallingford. 88 p.
- [4] BAUHUS, J.; PARE, D.; COTE, L. (1998). Effects of tree species, stand age and soil

- type on soil microbial biomass and activity in a southern boreal forest. **Soil Biol. Biochem.** Vol 30 (8/9):1077-1089.
- [5] BERENDSE, F. (1990). Organic matter accumulation and nitrogen mineralization during secondary succession in heathland ecosystems. **J. Ecology** .78:413-427.
- [6] BROOKES, P.C.; KRAGT, J.F.; POWLSON, D.S.; JENKINSON, D.S. (1985). Choloform Fumigation and the Release of Soil Nitrogen: The Effects of Fumigation Time and Temperature. **Soil.Biol. Biochem.** Vol. 17 (6):831-835.
- [7] CLARK, D.A.; CLARK, D.B.; SANDOVAL, R. VINICIO, M. (1995). Edaphic and Human Effects on Landscape-scale Distribution of Tropical Rain Forest Palms. **Ecology**. 76 (8):2581-2594.
- [8] CUEVAS, E.; BROWN, S.; LUGO, A. (1991). Above and Belowground organic matter storage and production in a tropical pine plantation and a paired broadleaf secondary forest. **Plant and Soil**. 135: 257-268.
- [9] CUEVAS, E.; MEDINA, E. (1998). The role of nutrient cycling in the conservation of soil fertility in tropical forested ecosystems. En **Ecology Today**: An anthology of contemporary Ecological Research. Gopal B, Patahak P.S. Saxena K.G. (edi.). International Scientific Publications, New Delhi: 263-278.
- [10] FEIFL, B.J.; SPARLING, G.P.; ROSS, D.J.; CERRI, C.C. (1995). Soil microbial biomass in Amazonian soils:evaluation of methods and estimates of pool sizes. **Soil Biol. Biochem.** 27 (11):1467-1472.
- [11] GROSS, K.; PREGITZER, K.; BURTON, A. (1995). Spatial variation in nitrogen availability in three sucesional plant communities. **J. Ecology**. 83:357-367.
- [12] HOBBIIE, S.; SHEVTSOVA, Y.; CHAPIN, III. (1999). Plant Responses to species removal and experimental warming in Alaskan tussock tundra. **OIKOS**. 84:417-434.
- [13] HOOPER, D.; VITOUSEK, P. (1998). Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. **Ecological Monographs** . 68 (1):121-149.
- [14] JHONSON, K.H.; VOGT, K.A.; CLARK, H.J.; SCHMITZ, J.O.; VOGT, D.J. (1995). Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems. **Tree**. Vol. 11 (9):372-378

- [15] LAWTON, J.H. (1994). What do species do in ecosystems? **Oikos**. 71:367-374
- [16] LODJE, D.J.; MCDOWELL, W.H.; MCSWINEY, C.P. (1994). The importance of nutrient pulses in tropical forests. **Tree**. 9 (19):384-387.
- [17] LUIZÃO, R.C.; BONDE, T.A.; ROSSWALL, T. (1992). Seasonal variation of soil microbial: the effects of clearfelling a tropical rainforest and establishment of pasture in the central Amazon. **Soil. Biol. Biochem.** 24:805-813.
- [18] MARSCHNER, P.; MARINO, W.; LIEBEREI, R. (2002). Seasonal effects on microorganisms in the rhizosphere of two tropical plants in a polyculture agroforestry systems in Central Amazonia, Brazil. **Biol. Fertil. Soils**. 35:68-71.
- [19] MARULANDA, L. (1997). Efectos de los Cambios Florísticos y Estructurales en la Dinámica de Raíces Finas y el Flujo de CO₂ del Suelo en un Mosaico Sucesional de la Cordillera de la Costa, Altos de Pipe, Venezuela. Tesis PhD Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas.
- [20] PELISSIER, R. (1998). Tree spatial patterns in three contrasting plots of a southern Indian tropical moist evergreen forest. **Journal of Tropical Ecology**. 14:1-16.
- [21] PRIESS, J.; FÖLSTER, H. (2001). Microbial properties and soil respiration in submontane forest of Venezuelan Guyana: characteristics and response to fertilizer treatments. **Soil. Biol. Biochem.** (33):503-509.
- [22] PROCTOR, J.; ANDERSON, J.; CHAI, P.; VALLACK, H. (1983). Ecological Studies in Four Contrasting Lowland Rain Forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak: I. Forest Environment, Structure and Floristic. **J. Ecology** 71:237-260.
- [23] RÖVER, M.; HEINEMEYER, O.; MUNICH, J.; KAISER, E. (1999). Spatial heterogeneity within the plough layer: high variability of N₂O emission rates.. **Soil. Biol. Biochem.** 31:167-173.
- [24] RÖVER, M.; KAISER, E. (1999). Spatial heterogeneity within the plough layer: low and moderate variability of soil properties. **Soil. Biol. Biochem.** 31:175-187.
- [25] RIHA, S.; SENESAC, G.; PALLANT, E. (1986). Effects of forest vegetation on spatial variability of surface mineral soils pH, soluble aluminum and carbon. **Water, Air and soil Pollution**. 31:929-940.

- [26] ROSSI, J.P.; LAVELLE, P.; EBAGNERIN, J. (1995a). Statistical tool for soil biology X. Geoestatistical analysis. **Eur. J. Soil Biol.** Vol 31 (4): 173-181.
- [27] ROSSI, R.; MULLA, D.; JOURNEL, A.; FRANZ, E. (1988b). Geostatistical Tools for Modeling and Interpreting Ecological Spatial Dependence. **Ecological Monograph.** Vol 62 (2):277-314.
- [28] SALDARRIAGA, J.; WEST, D.; THARP, M.; UHL, C. 1988. Long-Term Chronosequence of Forest Succession in the Upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. **J. Ecology** 76:938-958.
- [29] SINGH, J.S.; RAGHUBANSHI, S.A.; SINGH, R.S.; SRIVASTAVA, S.C. (1989). Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. **Nature.** Vol 38:499-500.
- [30] TILMAN, D. (1990). Mechanism of plant competition for nutrients: The elements of a predictive theory of plant competition. En Grace J.B y Tilman D. (eds). Perspectives on plants competition. Academy press, San Diego: 117-141.
- [31] SRIVASTAVA, S.C.; SINGH, J.S. (1991). Microbial C,N and P in dry tropical forest soils: effects of alternate land-uses and nutrient flux. **Soil. Biol. Biochem.** 23:117-124.
- [32] VAN DER KRIFT, T.; KUIKMAN, P.; MÖLLER, F.; BERENDSE, F. (2001). Plant species and nutrition-mediated control over rhizodeposition and root decomposition. **Plant and Soil** 228:191-200.
- [33] VANCE, E.; BROOKES, P.; JENKINSON, D. (1987). An extraction method for measuring soil microbial biomass C. **Soil. Biol. Biochem.** 19: 703-707.
- [34] VITON, M.; BURKE (1995). Interactions between individual plant species and soil nutrient status in shortgrass steppe. **Ecology.** (76(4):1116-1133.
- [35] VITOUSEK, P.; HOOPER, D. (1993). Biological Diversity and Terrestrial Ecosystem Biogeochemistry. En Biodiversity and Ecosystem Function. E.D-Schulze y H.A Mooney (edi). Springer-Verlag, Berlin, Alemania.
- [36] WARDLE, D.A. (1992). A comparative assessment of factors which influence microbial biomass carbon and nitrogen levels in **soils. Biol. Rev.** 67:321-358.

- [37] WOOMER, P.L.; MARTIN, A.; ALBRECHT, A., RESCK, D.V.S.; SCHARPENSEEL, H.W. (1994). The importance and management of soil organic matter in the tropics En *The biological management of tropical soil fertility*. TSBF: 47-80.
- [38] WRIGHT, N. (1998). Soil fertility variograms from "true point sampling" on 20.0, 0.9 y 0.1 meter grids in two fields. **Commun. Soil Sci. Plant Annal.** 29 (11-14):1649-1666.
- [39] YACHI, S.; LOREAU, M. (1999). Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. **Proc. Nat. Acd. Sci, USA.** Vol 96, pp:1463-1468.
- [40] YANG, J.C.; INSEM, H. (1991). Microbial biomass and relative contributions of bacteri and fungi in soil beneath tropical rainforest, Hainan Island. China. **Journal of Tropical Ecology.** 7:385-393.