DINÁMICA ESTACIONAL DE LA BIOMASA DE LAS RAÍCES FINAS ASOCIADA A AGREGADOS DEL SUELO EN UN ECOSISTEMA TROPICAL ESTACIONAL

FELIPE GARCÍA-OLIVA Y MARÍA PAZ TAPIA

Instituto de Ecología, UNAM, AP 27-3 Santa María de Guido, 58090, Morelia, Michoacán, México.
fgarcia@ate.oikos.unam.mx. Tel. 56232715 y Fax 56232719

Resumen: El presente trabajo muestra los cambios estacionales de la biomasa de raíces finas asociada y no asociada a los macroagregados del suelo en un ecosistema tropical estacional en Jalisco, México. Se tomaron muestras de suelo a dos profundidades, en 4 fechas y fueron separadas en macro- y microagregados. Se obtuvo la biomasa de las raíces finas de cada fracción y se les determinó la concentración de carbono. La biomasa de las raíces finas no asociadas a los macroagregados presentó su mayor biomasa durante el mes más lluvioso, mientras que la biomasa de las raíces asociadas la presentó a finales de la temporada de lluvias. Esto sugiere que los macroagregados pueden ser una fuente de agua para las plantas en esta fecha. Las raíces asociadas a los macroagregados presentaron una mayor concentración de C que las raíces no asociadas, sugiriendo que las primeras están físicamente protegidas dentro de los agregados.

Palabras claves: selva tropical, raíces finas, agregados del suelo, estacionalidad, carbono

Abstract: Seasonal dynamic of fine roots associated with soil macroaggregates was studied in a tropical deciduous ecosystem in Jalisco, Mexico. Soils were sampled at two depths, in four dates and were fractionated in macro- and microaggregates. In each size fraction, fine root biomass and C concentration was estimated. The fine root biomass that was not associated with macroaggregates had their highest value in the rainiest month, while the highest value of root biomass associated with macroaggregates was at the end of the wet season. These results suggest that the macroaggregates can be a water source for plants during the end of the wet season. The C concentration of roots associated with macroaggregates was higher than that of roots non associated, suggesting that fine roots were physically protected within soil aggregates.

Keywords: tropical forest, fine roots, soil aggregates, seasonal, carbon.

La biomasa radical puede representar una fracción importante de la productividad primaria neta en varios ecosistemas (Vogt *et al.*, 1986), como en el ecosistema tropical estacional. En este tipo de ecosistema se han estimado los cocientes de biomasa subterránea:aérea de 0.15 en la India (Singh y Singh, 1981), de 0.50 en Puerto Rico (Murphy y Lugo, 1986) y de 0.42 en Chamela, México (Castellanos *et al.*, 1991), lo cual sugiere que en algunos casos casi la mitad de la biomasa total de la vegetación corresponde a las raíces. En este último sitio, Martínez-Yrizar *et al.* (1996) reportan que el 43% de la productividad primaria neta corresponde a la productividad primaria subterránea y el 35% corresponde a la producción de raíces finas. La producción de raíces finas presenta cambios

estacionales, ya que las raíces finas vivas tienen su menor valor al inicio de lluvias (90 g m^{-2}) y su mayor valor en los meses más lluviosos (284 g m^{-2}), mientras que las raíces finas muertas presentan un patrón temporal inverso (Kummerow *et al.*, 1990), por lo que existe una gran mortalidad de raíces finas durante la temporada seca (Singh y Singh, 1981; Srivastava *et al.*, 1986; Kummerow *et al.*, 1990).

Sin embargo, la mayoría de los estudios de biomasa radical no han considerado a la estructura del suelo. Actualmente, se ha reconocido la importancia de la interacción entre las raíces finas, los agregados del suelo y los microorganismos (Andrade *et al.*, 1998; Bethlenfalvay *et al.*, 1999). Las raíces finas favorecen la formación y la estabilización inicial de los macroa-

gregados del suelo, por la unión mecánica de los microagregados (Elliott y Coleman, 1988; Gupta y Germida, 1988; Oades y Waters, 1991) y por medio de la unión de sus cargas eléctricas y exudados con las superficies de adsorción de las arcillas y los compuestos orgánicos del suelo (Tisdall y Oades, 1979; Gupta y Germida, 1988; Tisdall, 1991; Dorioz *et al.*, 1993).

Los agregados del suelo están formados por una estructura jerárquica, es decir que la unión de los microagregados ($<250\mu\text{m}$) forma macroagregados ($>250\mu\text{m}$; Tisdall y Oades, 1991), pero cada uno de los tamaños de agregados están sujetos a procesos biogeoquímicos diferentes. Por ejemplo, los macroagregados se caracterizan por contener materia orgánica menos humificada, una mayor mineralización potencial de los nutrientes (Elliott, 1986; Gupta y Germida, 1988; Beare *et al.*, 1994) y mayor C microbiano (Singh y Singh, 1995) con respecto a los microagregados. Así mismo, los macroagregados reducen la tasa de descomposición de las raíces e hifas de hongos, por estar físicamente protegidas, favoreciendo de esta manera la estabilización de C en el suelo (Beare *et al.*, 1994). Los macroagregados facilitan también la actividad de las bacterias, protegiéndolas físicamente contra la depredación de los bacterívoros dentro de los microagregados que conforman los macroagregados (Andrade *et al.*, 1998; Jastrow *et al.*, 1998). Por todo lo anterior, existe una mayor disponibilidad de agua y nutrientes dentro de los macroagregados que fuera de ellos, lo cual puede afectar los patrones de producción de las raíces finas.

A pesar de que se ha descrito la importancia de la interacción entre las raíces finas y los agregados del suelo, no existe ningún trabajo que cuantifique la biomasa de las raíces finas asociada a los agregados. Esto es relevante en el ecosistema tropical estacional, debido a que casi la mitad de su productividad primaria neta es en forma de raíces finas.

El presente trabajo tiene como objetivo estudiar los cambios estacionales en la biomasa de las raíces finas dentro y fuera de los macroagregados del suelo en un ecosistema tropical estacional en la costa de Jalisco, México.

Materiales y métodos

Sitios de estudio. El trabajo se llevó a cabo en la Estación de Biología Chamela, localizada en la costa del estado de Jalisco en México ($19^{\circ}29' \text{ N}$ y $105^{\circ}01' \text{ O}$). La lluvia promedio anual es de 763 mm (1983-2000) y se concentra en los meses de verano (García-Oliva *et al.*, 1995). La temperatura media anual es de 24.6°C (1978-2000), con una oscilación media mensual de 4.3°C (García-Oliva *et al.*, 2001). El relieve dominan-

te son lomeríos sobre riolitas y granitos del Cretácico (Rodríguez, 1999). Los suelos seleccionados en el presente trabajo son migajón arcillo-arenosos y clasificados como Orthents en el sistema de clasificación de la USDA (Solís, 1993) y la arcilla dominante es la caolinita (Campo *et al.*, 2001). Estos suelos se caracterizan por tener una gran proporción de macroagregados (más del 80% del peso seco libre de arenas son macroagregados; García-Oliva *et al.*, 1999), un pH promedio de 6.0 (García-Oliva y Maass, 1998) y una concentración de C y N de 31 823 y 2 573 $\mu\text{g g}^{-1}$, respectivamente (F. García-Oliva, com. pers.). El tipo de vegetación dominante es una selva baja caducifolia (Miranda y Hernández, 1963), la cual pierde sus hojas al inicio de la temporada de secas (Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Martínez-Yrizar y Sarukhán, 1990) y con una productividad primaria neta de 12 060 $\text{kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$, de los cuales 5 238 $\text{kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ corresponden a la productividad subterránea (Martínez-Yrizar *et al.*, 1996).

Muestreo. El muestreo se realizó en el año de 1997, que presentó una lluvia anual por debajo del promedio de 17 años de registro (627 mm y 763 mm, respectivamente); así mismo, la temporada de lluvias empezó hasta el mes de julio, ya que el mes de junio sólo tuvo 7 mm, cuando el promedio histórico de este mes es de 100 mm.

Para el muestreo se establecieron 6 parcelas de 5×5 metros (área 25 m^2) en la cresta de la cuenca 1 (López-Blanco *et al.*, 1999), la cual se caracteriza por tener pendientes menores a 2° (López-Blanco *et al.*, 1996). Las parcelas tenían una distancia mínima de 300 m entre ellas, se escogieron al azar a lo largo de la veda y se establecieron por lo menos a 30 m de distancia de ésta. Las parcelas se dividieron en cuadrantes de 1 m^2 y se asignaron al azar para ser muestreados en cada una de las fechas. Las fechas fueron: junio (fin de secas), julio (inicio de lluvias), septiembre (lluvias) y noviembre (fin de lluvias). En cada una de ellas, se tomaron cinco muestras de suelo por cada parcela y posteriormente se mezclaron. El suelo fue colectado con un nucleador de 5 cm de diámetro y a dos profundidades: de 0 a 5 cm y de 5 a 10 cm.

Análisis de laboratorio. En el laboratorio las muestras se separaron en dos fracciones de agregados estables en agua: macroagregados ($>250 \mu\text{m}$) y microagregados ($<250 \mu\text{m}$), siguiendo el método propuesto por Elliott (1986). Para ello, las muestras se secaron en un horno a 50°C y se utilizaron 100 g de muestra para el fraccionamiento. Las gravas y raíces mayores a 2 mm se removieron a mano y las muestras fueron humedecidas por capilaridad con agua desionizada durante 24 h. El suelo fue tamizado en agua desionizada

manualmente durante 10 minutos en un cedazo de 250 μm . Se colectaron las raíces finas (< 1 mm de diámetro) que no estaban dentro de los macroagregados, tanto las que pasaron el tamiz, como las que flotaron durante el tamizado, considerándose como las raíces no asociadas a esta fracción. El suelo que quedó en el tamiz fue recuperado con lavados de agua desionizada y la fracción fina se recuperó por centrifugación a 350 rpm. Ambas fracciones fueron secadas en un horno a 50°C y pesadas.

Posteriormente, los macroagregados se colocaron en un tamiz de 2 mm, se rompieron y se lavaron para obtener las raíces finas, las cuales son consideradas como las raíces asociadas a los macroagregados. Las

raíces finas asociadas y no asociadas a los macroagregados fueron secadas, pesadas y guardadas para los análisis de concentración de C. Los datos de biomasa de raíces finas fueron divididos por el peso seco de cada una de las fracciones de los agregados. El material del suelo asociado a ambas fracciones fue ajustado por el contenido de arenas siguiendo el método de Elliott *et al.* (1991), esto es, las muestras se dispersaron con hexametáfosfato al 5% durante 18 horas y después cernidas por el tamiz de 53 μm . El material que quedó en el tamiz fue secado y pesado, considerándolo como el contenido de arena, al cual se le restó al peso seco de su respectiva fracción de tamaño de agregados.

Figura 1. Cambios estacionales del porcentaje del peso seco libre de arenas de macroagregados (>250 mm) y microagregados (<250 mm) del suelo a dos profundidades: 0-5 cm y 5-10 cm. Las líneas en las barras corresponden al error estándar. Promedios de masa con letras diferentes son significativamente diferentes con la prueba de comparación de medias por rangos (alfa=0.05).

Finalmente, las raíces finas se molieron y se les determinó la concentración de C con un analizador automatizado de CO₂ UIC Mod. CM5012. Debido a que la cantidad de material de las raíces finas fue muy poco, fue necesario juntar las muestras de las 6 parcelas por fecha para la determinación de la concentración de C.

Análisis estadístico. Los cambios estacionales del porcentaje del peso seco libre de arenas para cada una de las dos fracciones y para cada una de las profundidades se examinaron con un análisis de varianza no paramétrico con la prueba de Kruskal-Wallis (Sokal y Rohlf, 1981) y la comparación de las medias se realizó con la prueba de Alfa. Los cambios estacionales de la biomasa de raíces finas asociada y no asociada a los macroagregados de cada una de las profundidades se realizaron con análisis de varianza de una vía con medidas repetidas en el tiempo (von Ende, 1993) y la comparación de las medias fue utilizando el método de Tukey.

Resultados

En los primeros 5 cm de profundidad, la mayor proporción del peso seco libre de arenas formó macroa-

gregados (>250 µm), representando el 74% al inicio de la estación de lluvias (julio) y aumentando significativamente ($J_i^2=7.9$, $gl=3,20$, $p=0.05$) hasta el 90% en los meses de secas (junio y noviembre; figura 1). En contraste, los microagregados dominaron en el suelo de 5-10 cm de profundidad, teniendo sus valores más bajos en los meses de junio y septiembre (alrededor del 56%) y alcanzando un valor máximo de 75% en el mes de noviembre ($J_i^2=13.0$, $gl=3,20$, $p=0.004$; figura 1).

En general, la biomasa de las raíces finas no asociada a los macroagregados fue por lo menos un orden de magnitud mayor que las raíces asociadas en ambas profundidades, con excepción de las muestras del mes de noviembre de la primera profundidad (tabla 1). La biomasa de raíces finas no asociada del mes de septiembre de 0-5 cm de profundidad fue 18 veces mayor que la biomasa del mes de noviembre ($F=4.11$, $gl=3,23$, $p=0.02$) y dos veces mayor para las muestras de la profundidad de 5-10 cm ($F=4.93$, $gl=3,23$, $p=0.01$). En contraste, la biomasa de las raíces asociada a los macroagregados presentó su valor mayor ($F=3.5$, $gl=3,23$, $p=0.05$ y $F=6.67$, $gl=3,23$, $p=0.002$ para las profundidades de 0-5 cm y 5-10 cm, respectivamente) en el mes de noviembre en ambas profundidades. Estos resultados sugieren que la di-

Tabla 1. Biomasa de raíces finas (mg g⁻¹) y concentración de C (%) de raíces asociadas y no asociadas a los macroagregados del suelo (>250 mm). Los datos de biomasa son promedio y error estándar (n=6). Promedios de la biomasa con letras diferentes son significativamente diferentes con la prueba de Tukey a $p=0.05$. Los datos de concentración de C son de muestras compuestas.

	Junio	Julio	Septiembre	Noviembre
<i>Biomasa de raíces (mg g⁻¹)</i>				
<i>0-5 cm</i>				
Asociadas	0.465 (0.17) ^b	0.347 (0.25) ^b	0.301 (0.12) ^b	1.006 (0.21) ^a
No asociadas	16.868 (6.01) ^{ab}	9.557 (1.77) ^{ab}	20.642 (2.36) ^a	1.133 (0.246) ^b
<i>5-10 cm</i>				
Asociadas	0.215 (0.05) ^{ab}	0.111 (0.04) ^b	0.114 (0.05) ^b	0.405 (0.07) ^a
No asociadas	5.650 (0.47) ^a	5.249 (1.09) ^a	5.087 (0.68) ^a	2.263 (0.24) ^b
<i>Concentración de C (%)</i>				
<i>0-5 cm</i>				
Asociadas	35.9	41.3	40.2	40.9
No asociadas	37.4	28.8	30.8	30.3
<i>5-10 cm</i>				
Asociadas	37.9	42.2	37.6	40.1
No asociadas	37.2	30.7	32.7	31.1

námica estacional de las raíces finas fue diferente entre las asociadas y no asociadas a los macroagregados.

La concentración de C de las raíces finas asociadas a los macroagregados fue por lo menos 30% mayor que las raíces no asociadas en los primeros 5 cm del suelo, con excepción de las muestras de fin de secas (junio; tabla 1). En las muestras de 5 a 10 cm de profundidad, la concentración de C de las raíces asociadas fue hasta un 30% mayor en las muestras de julio, septiembre y noviembre (tabla 1).

Discusión

La dominancia de los macroagregados en los primeros 5 cm de profundidad es similar a los reportados previamente en este sitio de trabajo (García-Oliva *et al.*, 1999). A pesar de que hay cambios estacionales, los macroagregados representan por lo menos el 74% de la masa del suelo libre de arenas, por lo cual deben jugar un papel importante en la dinámica de la materia orgánica del suelo (García-Oliva *et al.*, 1999). El menor contenido de macroagregados se presentó al inicio de lluvias (julio) y dos son los factores que explican este patrón: el rompimiento de los macroagregados por el re-humedecimiento del suelo debido a la fuerza del desplazamiento del aire (Oades, 1984) y una baja cantidad de biomasa radical asociada a los macroagregados (tabla 1). Por lo cual no existe la fuerza mecánica de las raíces finas e hifas de los hongos para evitar el rompimiento de los macroagregados (Tisdall y Oades, 1982; Haynes y Swift, 1990). La importancia de las raíces finas en la formación y estabilización de los macroagregados ya ha sido reportada por varios autores (Elliott, 1986; Elliott y Coleman, 1988; Oades y Waters, 1991; Andrade *et al.*, 1998). De lo anterior se puede concluir que existen ciclos estacionales de formación y destrucción de macroagregados asociados a la producción de raíces finas e hifas de hongos. En contraste, los microagregados dominaron en la profundidad de 5-10 cm, lo cual se debe a que en esta profundidad hay un menor contenido de materia orgánica del suelo (García-Oliva y Maass, 1998), una menor producción de raíces finas (Castellanos *et al.*, 2001) y un menor contenido de arcillas (García-Oliva, 1992). Dichos factores son fundamentales en la formación y estabilización de los macroagregados (Tisdall y Oades, 1982; Elliott 1986; Oades y Waters, 1991).

El patrón estacional de la biomasa de raíces finas no asociadas a los macroagregados es muy parecido al patrón de la producción de raíces finas reportadas para este sitio de trabajo (Kunmerow *et al.*, 1990; Castellanos *et al.*, 2001): un pico de producción de raíces finas durante los meses más lluviosos y un pico

de raíces muertas en la temporada seca, por lo que los meses de transición (inicio de lluvias e inicio de secas) son los que tienen una menor biomasa de raíces finas. Estos resultados son similares para diferentes sitios tropicales estacionales (Singh y Singh, 1981; Srivastava *et al.*, 1986; Kavanagh y Kellman, 1992). En contraste, las raíces finas asociadas a los macroagregados presentaron su mayor valor durante el inicio de secas (noviembre) y sus valores más bajos durante los meses de lluvias, los cuales no presentaron diferencias (julio y septiembre, tabla 1). Estos datos sugieren que durante el inicio de la temporada seca hay producción de raíces finas asociadas a los macroagregados, cuando los datos de las raíces no asociadas ya no presentan una producción de raíces en esta fecha. Castellanos *et al.* (2001) menciona que en Chamela se presenta una tasa de recambio de raíces finas de hasta 3.8. Este dato indica que la biomasa de raíces se recambia cuatro veces durante la temporada de lluvias, por lo que puede haber cierta producción hacia finales de la temporada de lluvias. Sin embargo, nuestros datos apuntan que durante esta última temporada, la producción de raíces finas está asociada a la macroagregados, ya que éstos pueden mantener un mayor contenido de humedad del suelo y nutrientes con respecto al suelo fuera de éstos (Beare *et al.*, 1994; Degens y Sparling, 1995). Lo anterior propone que la presencia de los agregados del suelo permite a las plantas adquirir agua para realizar sus procesos antes de la senescencia de las hojas, lo cual no es posible a partir de la matriz completa del suelo.

La concentración de C de las raíces finas asociadas a los macros fue mayor que a la concentración de las raíces no asociadas. Así mismo, la concentración de C de las raíces asociadas a los macros se incrementó durante la temporada de lluvias, mientras que la concentración de C de las raíces no asociadas se redujo durante esta misma temporada (tabla 1). Estos datos sugieren que la presencia de los macroagregados protege a las raíces finas contra la descomposición microbiana, ya que las arcillas contenidas dentro de ellos pueden rodear la superficie de las raíces y de esta manera no son accesibles para los microorganismos del suelo (Oades y Waters, 1991; Beare *et al.*, 1994). Esta protección les permite a las raíces un mayor tiempo de residencia y por lo tanto, facilita una mayor estabilización del C en el suelo (Oades, 1984; Elliott, 1986; Gupta y Germida, 1988). Los datos de concentración de C del mes de junio (secas, alrededor del 37%) son similares a los datos reportados por Rentería (1997) para raíces finas y chicas de muestras de suelo de la selva tomadas durante la temporada seca en Chamela, México.

De todo lo anterior podemos concluir que la presencia de los macroagregados del suelo modifica el patrón estacional de la biomasa de raíces finas asociadas y no asociadas a ellos, lo cual sugiere su importancia en la dinámica del agua, ya que éstos pueden permitir la obtención de agua por las plantas a finales de la temporada de lluvias.

Agradecimientos

Agradecemos a dos revisores anónimos, Ana Noguez por sus comentarios al manuscrito, Salvador Araiza por su apoyo en el trabajo de campo, Raúl Ahedo, Maribel Nava Mendoza y Georgina García por su apoyo técnico en el laboratorio, Heberto Ferreira por su apoyo en el procesamiento de datos y al personal de la Estación de Biología Chamela por su apoyo logístico durante el trabajo de campo. El presente proyecto fue financiado por DGAPA-UNAM y la International Foundation for Sciences (D2607-1).

Literatura citada

- Andrade G., Mihara K.L., Linderman R.G. y Bethlenfalvay G.J. 1998. Soil aggregation status and rhizobacteria in the mycorrhizosphere. *Plant and Soil* **202**:89-96.
- Beare M.H., Hendrix P.F. y Coleman D.C. 1994. Water-stable aggregates and organic matter fractions in conventional- and no-tillage soils. *Soil Science Society American Journal* **58**:777-786.
- Bethlenfalvay G.J., Cantrell I.C., Mihara K.L. y Schreiner R.P. 1999. Relationships between soil aggregation and mycorrhizae as influenced by soil biota and nitrogen nutrition. *Biology and Fertility of Soils* **28**:356-363.
- Bullock S.H. y Solís-Magallanes A. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* **21**:22-35.
- Campo J., Maass J.M. y de Pablo L. 2001. Intemperismo en un bosque tropical seco de México. *Agrociencia* **35**:245-254.
- Castellanos J., Maass J.M. y Kummerow J. 1991. Root biomass of a dry deciduous tropical forest in Mexico. *Plant and Soil* **131**:225-228.
- Castellanos J., Jaramillo V.J., Sanford R.L. y Kauffman J.B. 2001. Slash-and-burn effects on fine root biomass and productivity in a tropical dry forest ecosystem in Mexico. *Forest Ecology and Management* **148**:41-50.
- Degens B.P. y Sparling G.P. 1995. Repeated wet-dry cycles do not accelerate the mineralization of organic C involved in the macro-aggregation of a sandy loam soil. *Plant and Soil* **175**:197-203.
- Doroiz J.M., Robert M. y Chenu C. 1993. The role of roots, fungi and bacteria on clay particle organization. An experimental approach. *Geoderma* **56**:179-194.
- Elliott E.T. 1986. Aggregate structure and Carbon, Nitrogen, and Phosphorus in native and cultivated soils. *Soil Science Society American Journal* **50**:627-633.
- Elliott E.T. y Coleman D.C. 1988. Let the soil work for us. *Ecological Bulletins* **39**:23-32.
- Elliott E.T., Palm C.A., Reuss D.E. y Monz C.A. 1991. Organic matter contained in soil aggregates from a tropical chronosequence: correction for sand and light fraction. *Agriculture, Ecosystem and Environment* **34**:443-451.
- García-Oliva F. 1992. Erosión y pérdida de nutrientes del suelo en una cronosecuencia de uso agropecuario en un ecosistema tropical estacional mexicano. Tesis de doctorado, Instituto de Ecología, UNAM, México, 200 pp.
- García-Oliva, F., Maass J.M. y Galicia L. 1995. Rainstorm analysis and rainfall erosivity of a seasonal tropical region with a strong cyclonic influence in the Pacific Coast of Mexico. *Journal of Applied Meteorology* **34**:2491-2498.
- García-Oliva F. y Maass J.M. 1998. Efecto de la transformación de la selva a pradera sobre la dinámica de los nutrientes en un ecosistema tropical estacional en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **62**:39-48.
- García-Oliva F., Sanford Jr. R.L. y Kelly E. 1999. Effects of Slash-and-burn Management on Soil Aggregate Organic C and N in a tropical Deciduous Forest. *Geoderma* **88**:1-12.
- García-Oliva, F., Camou A. y Maass J.M. 2001. El clima de la Región Central de la costa del Pacífico Mexicano. En: Noguera F., Vega J.H., Quesada M. y García-Aldrete R.N. Eds. Historia Natural de Chamela, Instituto de Biología, UNAM (En prensa).
- Gupta V.V.S.R. y Germida J.J. 1988. Distribution of microbial biomass and its activity in different soil aggregate size classes as affected by cultivation. *Soil Biology & Biochemistry* **20**:777-786.
- Haynes R.J. y Swift R.S. 1990. Stability of soil aggregates in relation to organic constituents and soil water content. *Journal of Soil Science* **41**:73-83.
- Jastrow J.D., Miller R.M. y Lussenhop J. 1998. Contributions of interacting biological mechanisms to soil aggregate stabilization in restored prairie. *Soil Biology and Biochemistry* **30**:905-916.
- Kavanagh T. y Kellman M. 1992. Seasonal pattern of fine root proliferation in a tropical dry forest. *Biotropica* **24**:157-165.
- Kummerow J., Castellanos J., Maass J.M. y Larigauderie A. 1990. Production of fine roots and the seasonality of their growth in a Mexican deciduous dry forest. *Vegetatio* **90**:73-80.
- López-Blanco J., Galicia L. y García-Oliva F. 1996. Aplicación de un SIG para la caracterización morfológica y la delimitación de unidades de ladera de una cuenca tropical estacional en Chamela, Jalisco, México. *Investigaciones Geográficas Boletín, núm. especial* **4**:39-61.
- López-Blanco J., Galicia L. y García-Oliva F. 1999. Hierarchical analysis of relief features in a small watershed in a tropical deciduous forest ecosystem in Mexico. *Suplemento Geografía Física e Dinámica Cuaternaria* **22**:33-40.

- Martínez-Yrizar A. y Sarukhán J. 1990. Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in Mexico over a five-year period. *Journal of Tropical Ecology* 6:433-444.
- Martínez-Yrizar A., Maass J.M., Pérez-Jiménez, L.A. y Sarukhán J. 1996. Net primary productivity of a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12:169-175.
- Miranda F. y Hernández X.E. 1963. Los tipos de vegetación en México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28:29-179.
- Murphy P.G. y Lugo A.E. 1986. Structure and biomass of a subtropical dry forest in Puerto Rico. *Biotropica* 18: 89-96.
- Oades J.M. 1984. Soil organic matter and structural stability: mechanisms and implications for management. *Plant and Soil* 76:319-337.
- Oades J.M. y Waters A.G. 1991. Aggregate hierarchy in soils. *Australian Journal of Soil Research* 29:815-828.
- Rentería L. 1997. Biomasa y almacén de carbono radical en tres comunidades vegetales en la costa de Jalisco, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México, 46 pp.
- Rodríguez R. 1999. Cartografía morfométrica jerárquica a tres escalas del área del microbloque "El Colorado" Chamela, Jalisco. Tesis Licenciatura, Facultad de Filosofía y Letras, UNAM, México, 136 pp.
- Singh K.P. y Singh R.P. 1981. Seasonal variation in biomass and energy of small roots in tropical dry deciduous forest, Varanasi, India. *Oikos* 37:88-92.
- Singh S. y Singh J.S. 1995. Microbial biomass associated with water-stable aggregates in forest, savanna and cropland soils of a seasonally dry tropical region, India. *Soil Biology and Biochemistry* 27:1027-1033.
- Sokal R.R. y Rohlf F.J. 1981. *Biometry*, Freeman, New York, 859 p.
- Solís E. 1993. Características físico-químicas de un suelo en un ecosistema tropical estacional. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México, 91 p.
- Srivastava S.K., Singh K.P. y Upadhyay R.S. 1986. Fine root growth dynamics in teak (*Tectona grandis* Linn. F.). *Canadian Journal of Forest Research* 16:1360-1364.
- Tisdall J.M. y Oades J.M. 1979. Stabilization of soil aggregates by the root system of ryegrass. *Australian Journal of Soil Research* 17:429-441.
- Tisdall J.M. y Oades J.M. 1982. Organic matter and water stable aggregates in soils. *Journal of Soil Science* 33: 141-163.
- Tisdall J.M. 1991. Fungal hyphae and structural stability of soil. *Australian Journal of Soil Research* 29:729-743.
- Vogt K.A., Grier C.C. y Vogt D.J. 1986. Production, turnover and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forest. En: MacFadyen A. y Ford E.D. Eds. *Advances in Ecological Research*. Academic Press, London, 303-377.
- von Ende C.N. 1993. Repeated-measures analysis: growth and other time-dependent measures. En: Scheiner S.M. y Gurevitch J. Eds. *Design and analysis of ecological experiments*. Chapman and Hall, New York, 113-137.