



COMPORTAMIENTO HIDROLÓGICO DEL SUELO A DIFERENTES ESCALAS ESPACIALES EN LADERAS DE MONTAÑA SUBTROPICAL CON DIFERENTES USOS

TESIS QUE PRESENTA BEATRIZ EUGENIA MARÍN CASTRO
PARA OBTENER EL GRADO DE **DOCTOR EN CIENCIAS**

Xalapa, Veracruz, México (2017)



Aprobación del documento final de tesis de grado:

COMPORTAMIENTO HIDROLÓGICO DEL SUELO A DIFERENTES ESCALAS
ESPACIALES EN LADERAS DE MONTAÑA SUBTROPICAL CON DIFERENTES USOS

Nombre

Firma

Director

Dra. Simoneta Negrete Yankelevich

Comité Jurado

Presidenta

Dra. Isabelle Francoise Barois Boullard

Secretaria

Dra. Simoneta Negrete Yankelevich

Vocal

Dra. Lyssette Elena Muñoz Villers

Vocal Suplente

Dr. Carlos Roberto Cerdán Cabrera

Vocal Suplente

Dr. Robert Hunter Manson

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por otorgarme la beca de estudios de doctorado en el periodo Septiembre 2010 - Agosto 2014.

Al Instituto de Ecología A. C. y a su posgrado por brindarme el apoyo logístico y académico y administrativo en diversas ocasiones. Al Dr. Trevor Williams, por todo su apoyo durante el periodo que estuvo como secretario de posgrado.

A la Dra. Simoneta Negrete Yankelevich y al Dr. Daniel Geissert Kient por dirigir esta investigación y brindarme el apoyo necesario para llevarla a buen término.

Al Dr. Gonzalo Castillo Campos y al Dr. Alberto Gómez-Tagle Chávez, miembros de mi Comité tutorial, por contribuir con ideas y propuestas para mejorar este estudio.

A la Dra. Isabelle Barois, Dra. Lyssette Muñoz Villers, al Dr. Robert H. Manson y al Dr. Carlos Cerdán, miembros de mi jurado por la eficiente revisión y comentarios para mejorar este documento.

Al Dr. Adolfo Campos por las observaciones y comentarios a esta tesis.

A los propietarios de los sitios de muestreo por permitirme realizar mi trabajo de campo dentro de sus bosques y fincas.

A las personas que me auxiliaron en campo, Luis Tlaxcalteco Tepo, Eduardo Sáinz. A las técnicas del laboratorio de suelos Sandra Rocha, Ninfa Portilla y Lourdes Huerta. A las personas que me ayudaron en la separación de raíces: Kitzia Fuentes, Adriana Santos, Mariana Bravo, e Inocencia Zaragoza, Aranza García y Jorge Escobar.

DEDICATORIA

A mi familia por su apoyo incondicional

A mi papá Gerardo Marín, A mi mamá María Eugenia Castro

A mis hermanos

Lilia, Lituania, Claudia y Pedro

A mis sobrinos: Ricardo, Ángel, Emiliano, Pedro y Eugenia

A mi familia adoptiva por su increíble apoyo, paciencia y confianza

Leonor Jiménez y Aníbal Palestina

A todos mis amigos

DECLARACIÓN

Excepto cuando es explícitamente indicado en el texto, el trabajo de investigación contenido en esta tesis fue efectuado por Beatriz Eugenia Marín Castro como estudiante de la carrera de Doctorado en Ciencias entre septiembre del 2010 y febrero del 2017, bajo la supervisión de la Dra. Simoneta Negrete Yankelevich.

Las investigaciones reportadas en esta tesis no han sido utilizadas anteriormente para obtener otros grados académicos, ni serán utilizadas para tales fines en el futuro.

Candidato: _____

Director de tesis: _____

ÍNDICE

CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL

	Página
Resumen	13
Introducción General	15
Literatura citada	22

CAPÍTULO II. DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LA CONDUCTIVIDAD

HIDRÁULICA EN SUELOS DE BOSQUE MESÓFILO SECUNDARIO Y EN AGROECOSISTEMAS DE CAFÉ DE SOMBRA

Resumen en español	25
Introducción	27
Área de estudio	28
Métodos	31
Resultados	31
Discusión	32
Literatura citada	35

CAPÍTULO III. EL ESPESOR DEL MANTILLO, PERO NO LA BIOMASA DE RAÍCES, EXPLICAN EL PROMEDIO Y LA ESTRUCTURA ESPACIAL DE LA CONDUCTIVIDAD HIDRAULICA DEL SUELO EN PARCELAS DE BOSQUE MESÓFILO SECUNDARIO Y AGROECOSISTEMAS DE CAFÉ DE SOMBRA

	Página
Resumen	39
Introducción	41
Área de estudio	45
Métodos	47
Resultados	52
Discusión	62
Literatura citada	69

CAPÍTULO IV. CONCLUSIÓN GENERAL

Preguntas planteadas	77
Respuesta a las preguntas planteadas	79
Recomendaciones y futuras investigaciones	83
Literatura citada	86

LISTA DE TABLAS

Capítulo II

Cuadro 1. Características de las parcelas. 29

Cuadro 2. Promedio y desviación estándar (σ) de las propiedades del suelo en las parcelas estudiadas. Conductividad hidráulica saturada de campo (cm h^{-1}) = K_{fs} ; humedad inicial ($\% \text{ v v}^{-1}$) = θ_i , densidad aparente (Mg m^{-3}) = ρ_b , contenido de materia orgánica (%) = OM, arenas gruesas (%) = Siltc, limos finos (%) = Siltf, arenas gruesas (%) = Sandc, arenas medias (%) = Sandm, arenas finas (%) = Sandf; σ = desviación estándar; CV = % coeficiente de variación. Diferentes letras indican diferencias significativas de acuerdo al análisis de contrastes (de acuerdo con el método de Bonferroni), sólo para la K_{fs} y las variables que la explican en el modelo de regresión final. 31

Cuadro 3. Parámetros de modelos de gradiente y variogramas que describen las estructuras espaciales de las variables estudiadas en la escala de paisaje..... 34

Apéndice I. Parámetros de los ajustes a los variogramas teóricos de las variables de los suelos en cada una de las parcelas. SFn = bosque secundario del norte, SFs = bosques secundarios del sur; CAn = agroecosistema de café de sombra del norte; CAs = agroecosistema de café de sombra del sur; K_{fs} (cm h^{-1}) = conductividad hidráulica saturada de campo; θ_i (% vol) = humedad inicial; ρ_b = densidad aparente; OM (%) = contenido de materia orgánica. 35

Capítulo III

Cuadro 1. Resultados de modelos lineales que explica a la conductividad hidráulica saturada (K_{fs}) y las variables de la vegetación que la influyen. Valores promedio y variación de espesor del mantillo y biomasa de raíces en dos sitios de bosque secundario (SFn y SFs) y dos sitios de cafetal de sombra y (CAn y CAs) en la subcuenca del río Los Gavilanes durante el periodo Febrero - Junio 2012. 55

Cuadro 2. Parámetros de los variogramas del espesor del mantillo y biomasa de raíces gruesas (Rc), medianas (Rm), finas (Rf) y totales (BT) en dos sitios de bosque secundario (SFn y SFs) y dos sitios de cafetal de sombra (SCAn y SCAs) en la subcuenca del río Los Gavilanes. 56

Cuadro 3. Parámetros de los modelos de gradiente y los variogramas que describen las estructuras espaciales del espesor del mantillo y biomasa de raíces gruesas (Rc), medianas (Rm) y finas (Rf) a escala de paisaje. 58

LISTA DE FIGURAS

Capítulo II.

Figura 1. Localización de las parcelas de estudio en el Centro de Veracruz, México. Las X representan los transectos de muestreo en cada uno de los bosques secundarios (SFn y SFs) y en los agroecosistemas cafetaleros de sombra (CAn y CAs). En la ampliación de la X se muestran los puntos de muestreo. La línea entre Can y SFs señala la máxima distancia entre las parcelas. 29

Figura 2. A escala de paisaje los semivariogramas de las variables edáficas que explican la K_{fs} . Los círculos negros representan la semivarianza incluyendo los gradientes. Los triángulos es la semivarianza excluyendo los gradientes (detrended). La línea continua es el ajuste del modelo lineal que representa el gradiente; la línea punteada es el ajuste al modelo teórico cuando se detectó una asíntota en la semivarianza. 32

Figura 3. Semivariogramas de las variables del suelo dentro de cada una de las parcelas. Las líneas corresponden a los ajustes a los modelos teóricos, en casos donde hay un incremento de la semivarianza. Los semivariogramas que no tienen un ajuste de modelo son aquellos en los que el mejor ajuste corresponde al modelo nulo (nugget). Ver el Apéndice I para los parámetros de los modelos teóricos. 33

Capítulo III

Figura 1. Semivariogramas de las variables mantillo y raíces. Sólo se muestran aquellas que tuvieron un ajuste a un modelo teórico. En la Tabla 2 se muestran los parámetros de todos los variogramas a escala de parcela. 59

Figura 2. Relación entre el espesor del mantillo y la K_{fs} en bosques secundarios (círculos blancos) y cafetales de sombra (círculos negros) en la subcuenca del río Los Gavilanes. Las líneas corresponden a las predicciones del modelo lineal final. 60

Figura 3. Semivariogramas en escala de paisaje del mantillo y distintas categorías de raíces que explican a la K_{fs} . Los círculos negros representan la semivariancia incluyendo gradientes. Los triángulos son semivariantes, excluyendo los gradientes (detrended). Las líneas sólidas son los modelos lineales ajustados que representan el gradiente; Las líneas punteadas son los modelos variográficos teóricos ajustados donde se detecta el comportamiento asintótico de la semivariancia. 62

RESUMEN

RESUMEN

De la perturbación del bosque mesófilo de montaña (BMM) derivan bosques secundarios y agroecosistemas cafetaleros de sombra que conservan parte de la vegetación arbóreo-arbustiva de los bosques originales. En estos ecosistemas transformados no se sabe: 1) en qué medida conservan las propiedades hidráulicas en el suelo (infiltración y conductividad hidráulica) y las características fisicoquímicas del suelo y de la vegetación que las determinan; 2) cómo todas estas propiedades se distribuyen en el espacio dada la heterogeneidad del uso del suelo en el paisaje y de la vegetación al interior de las parcelas; y 3) cuáles de las variables edáficas y de vegetación que influyen en la conductividad hidráulica pueden ser utilizadas para explicar su variación promedio y estructura en el espacio en escalas de parcela y cuáles en escala de paisaje.

Utilizando variografía y modelos lineales, aquí estudiamos en dos escalas espaciales (parcelas y paisaje) la heterogeneidad y la distribución en el espacio de la conductividad hidráulica saturada de campo (K_{fs}), así como algunas de las propiedades edáficas (textura, materia orgánica y humedad) y bióticas (espesor del mantillo y la biomasa de raíces de distintos grosores) de las que depende y que se cree son sensibles al cambio de uso de suelo.

Los resultados sugieren que los bosques secundarios y los agroecosistemas de café de sombra tienen una alta capacidad para conducir agua (de 1245.8 a 294.4 mm hr⁻¹), pero es ligeramente menor (24%) para los segundos. Al interior de las parcelas la K_{fs} se distribuyó aleatoriamente, en escala de paisaje encontramos un gradiente de norte a sur. Sin embargo, las variables edáficas de las que depende K_{fs} como el contenido de materia orgánica, humedad inicial y densidad aparente, aparte del gradiente en escala de paisaje, también presentaron parches anidados de 119-150 m de diámetro en promedio. La biomasa de raíces

gruesas es mayor en los bosques secundarios que en los agroecosistemas de café de sombra y el espesor del mantillo está estructurado espacialmente en parches de *ca.*12 m en escala de parcela en el SF y CA de la zona sur, pero no existen diferencias en promedio. Tanto el espesor del mantillo como las raíces gruesas (>2 mm), medianas (1 - 2 mm) y finas (< 1 mm) tienen una distribución en gradiente en escala de paisaje como la K_{fs} .

El modelo lineal mínimo adecuado para la K_{fs} señaló que el área (norte – sur), el uso de suelo (bosque – cafetal), la humedad inicial, el porcentaje de arcilla y el espesor del mantillo explicaron estadísticamente tanto los valores promedio de la K_{fs} como su distribución en gradiente a lo largo del paisaje. Existen diferencias significativas en la varianza explicada por los modelos que consideran el área y uso del suelo como explicativas de la K_{fs} y los modelos que no las consideran, aún si estos incluyen las propiedades edáficas y bióticas. Lo que indica que todavía hay propiedades que difieren entre áreas y usos del suelo que no fueron considerados en este trabajo y que influyen en los valores promedio de la K_{fs} .

Otros factores que podrían estar influyendo en la conductividad hidráulica pueden ser la microtopografía de las laderas estudiadas. Dadas las características de la pendiente se pueden formar escalones microtopográficos que propician erosión laminar. Igualmente, los persistentes legados de la historia de usos de suelo, podrían estar dejando una huella en la infiltración a través de la compactación del suelo, sellamiento de poros, como sucede para muchas propiedades del suelo. Inclusive la reforestación activa en sitios que fueron parcialmente deforestados, propician un mejoramiento de la calidad del suelo, semejante a los bosques maduros.

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

Introducción General

La interacción que existe entre el agua, la vegetación y el suelo representan la fase del ciclo hidrológico en la que procesos no sólo físicos, sino también biológicos y químicos, regulan el movimiento y transporte del agua entre la tierra y la atmósfera. Cuando el agua precipita sobre la tierra, parte de ella se evapora “al vuelo”, otra es interceptada por la cubierta vegetal y cuando no hay vegetación, el agua cae directamente sobre el suelo (Muñoz-Villers, 2008). En ecosistemas forestales, el agua generalmente es interceptada por la vegetación y gran parte es evapotranspirada (Holwerda et al., 2010) mientras que otra se condensa y escurre por hojas y tallos hacia el suelo, se infiltra y se conduce a través de la matriz del suelo. Se sabe que la facilidad con la que el agua entra en el suelo y se conduce es influida por las características fisicoquímicas (p.e. textura, la humedad, porosidad, materia orgánica y microtopografía del suelo) y biológicas (p.e. humedad del mantillo, canales de flujo hechos por raíces y fauna edáfica) y que, en gran medida estas características son resultado de la vegetación que crece sobre los suelos (Clothier et al., 2008; Titus y del Moral, 1998; Corti et al., 2002; Germer et al., 2010; Zimmermann et al., 2010). Los bosques mesófilos de montaña (BMM) son altamente valorados por la capacidad de captar e infiltrar agua (Hamilton et al., 1995; Bruijnzeel et al., 2010; Ray, 2013). Sin embargo, si volteamos a ver el paisaje actual de estos bosques, con frecuencia nos encontraremos con un mosaico fragmentado de ecosistemas modificados por el hombre (i.e. bosques en diversas etapas de regeneración, cultivos, pastizales y zonas urbanas). La transformación histórica del uso de suelo por acción antropogénica deja entonces en entredicho la capacidad de los bosques de ingresar agua al suelo y al manto freático. A pesar de la pérdida de bosques mesófilos originales ¿existe algún ecosistema que semeja las características hidráulicas de dichos bosques?, ¿qué características físicas y

biológicas relacionadas con la conductividad hidráulica de los suelos se modifican en ecosistemas transformados?, ¿cómo varía la capacidad de infiltrar y conducir agua entre ecosistemas transformados y ecosistemas en regeneración? Sin duda, la respuesta a estas preguntas, permitirán revalorar cuáles de las propiedades físicas y biológicas del suelo están asociadas a la conductividad de agua en el suelo. Así como, manejar la transformación de los bosques a otros sistemas logrando conservar los servicios ambientales hídricos en un nivel lo más cercano posible al que brindan los bosques originales.

La conductividad hidráulica, es una medida de la velocidad con la que circula el agua dentro del suelo y su estudio en los bosques mesófilos de la región tropical es importante porque nos permite: (1) conocer la cantidad de agua que está disponible para las plantas y la que alimenta a los mantos freáticos (Bruijnzeel, 2004; Bruijnzeel, et al., 2010; Goldsmith et al., 2011; Mubarak et al., 2010; Muñoz-Villers et al., 2011), (2) diagnosticar los efectos de los disturbios naturales y antrópicos sobre las funciones hidrodinámicas del suelo (Angulo-Jaramillo et al, 2000) y (3) entender el papel diferencial de los bosques y ecosistemas derivados en el almacenamiento y calidad del agua (Bruijnzeel, 2004; Ilstedt, et al., 2007).

La conductividad hidráulica del suelo se puede analizar a partir de dos aproximaciones: la primera de ellas es la conductividad hidráulica saturada (K_s) empleando un permeámetro de disco al cual se aplican diferentes tensiones que determinan la succión de agua por los poros de distintos tamaños de la matriz del suelo (Bodhinayake, et al., 2004; Watson y Luxmore, 1986). La segunda, es la conductividad hidráulica satura de campo (K_{fs}) (Wu y Pan, 1997), que corresponde al flujo de agua en un volumen de suelo determinado en el que han sido previamente saturado de agua todos los poros, inclusive aquellos que no conforman la matriz del suelo. En este trabajo utilicé a la K_{fs} , como variable que puede representar de mejor

manera la capacidad que tiene los suelos de origen volcánico para conducir grandes volúmenes de agua, lo que estaría ocurriendo en eventos naturales de precipitaciones intensas en periodos de tiempo cortos.

Cuando ocurren cambios en el uso del suelo, las propiedades físicas, químicas y bióticas del suelo se modifican. Por ejemplo, cuando un bosque cambia a pastizal o a cultivo, los cambios que se presentan son: la porosidad disminuye debido a la compactación (Chen, et al., 2007; Deuchars, et al., 1999), una lixiviación de arcillas (Bens, et al., 2007; Porta, et al., 1999) y una reducción del contenido de materia orgánica (Campos, et al., 2007). Estos efectos provocan una disminución del espacio poroso en la matriz del suelo y con ello, de K_f . Adicionalmente, la pérdida de la cobertura arbórea y con ello de la mayor parte de la biomasa de raíces y de la diversidad de la biota edáfica (Negrete-Yankelevich, et al., 2006) podría influir en la K_f dada la disminución de la macroporosidad y de los canales de flujo preferencial. En su conjunto, estos cambios generan una menor entrada de agua a la zona de raíces, un menor aporte a los ciclos biogeoquímicos y a los mantos freáticos y una mayor susceptibilidad de los suelos a erosionarse (Hu, et al., 2009; Ilstedt, et al., 2007; Mehta, et al., 2008; Perkins, et al., 2007; Ramírez-Marcial, et al., 2002; Shoaie y Sidle, 2009; Strudley, et al., 2008; Zimmermann, et al., 2006).

En un trabajo previo, se pudo demostrar que no existen diferencias entre los valores promedio de K_f entre un bosque mesófilo maduro y uno secundario, pero se encontró que si existe una diferencia de tres órdenes de magnitud entre los bosques y un pastizal (Marín-Castro, 2010). Sin embargo, no se ha demostrado que K_f de los cafetales bajo sombra sean similares a los de bosques en recuperación o bosques con un mayor tiempo de abandono.

Uno de los aspectos importantes de las propiedades edáficas (entre ellas las hidrofísicas), es su estructuración en el espacio (Campbell, 1979), es decir, como se distribuyen estas variables en el espacio. En los bosques conservados la estructuración en el espacio de la materia orgánica (Acevedo et al., 2008; Castillo et al., 2006), los nutrientes (Negrete-Yankelevich, et al., 2006), la biota edáfica (De la Rosa y Negrete-Yankelevich, 2011) y la conductividad hidráulica (Sobieraj, et al., 2004; Zimmermann y Elsenbeer, 2008), es muy heterogénea dada la diversidad de especies arbóreas y la complejidad estructural de la vegetación de la que dependen (Nicotra, et al., 1999; Ferreira et al., 2007). Es frecuente que esta heterogeneidad de las propiedades edáficas se pierda en los ecosistemas perturbados tales como los pastizales (Marín-Castro, 2010), pero no se sabe si, sucede lo mismo respecto de la estructura espacial de la K_{fs} entre los agroecosistemas cafetaleros y los bosques secundarios.

El trabajo que aquí presento plantea la tesis de que el tipo de cobertura vegetal arbórea y arbustiva está relacionada con las características físicas y bióticas de los suelos, y estas con las tasas de infiltración y conductividad hidráulica, incluso si se comparan ecosistemas con moderada modificación de la vegetación y altos volúmenes de precipitación como son los cafetales y los bosques secundarios. Para poner a prueba esta tesis se desarrolló una investigación en la parte baja de la subcuenca de Los Gavilanes, la cual se localiza dentro de los municipios de Coatepec y Xico en el estado de Veracruz (De Fuentes, 2009). La subcuenca Los Gavilanes tiene una superficie de 41 km² y abastece de agua a la ciudad de Coatepec. Debido a la importancia que esta tiene en la captación de agua para las ciudades

de Coatepec y Xalapa, es actualmente reconocida por la CONAFOR (2005) para el pago de servicios ambientales hídricos (PSAH) que proporciona.

La vegetación original en esta zona del centro del estado de Veracruz, es el bosque mesófilo de montaña (BMM). Actualmente este bosque ha sufrido un gradiente de transformación encontrándose desde bosques secundarios en distintos estados de regeneración, cafetales de manejo de sombra, monocultivos de caña y pastizales. Basado en el conocimiento de la vegetación que caracteriza el mosaico del actual BMM, en este estudio comparé dos ecosistemas provenientes de la transformación moderada de bosques mesófilos, bosques secundarios y agroecosistemas cafetaleros de sombra.

En **el capítulo II** describo específicamente cómo las variables físicas (humedad inicial del suelo, densidad aparente, materia orgánica y textura), se relacionan con la conductividad hidráulica en cafetales y bosques secundarios. Así mismo, abordé cómo dichas características están estructuradas espacialmente dentro de cada ecosistema (escala intraparcela) y entre ecosistemas (escala de paisaje).

Puesto que se ha reportado que no sólo las características físicas sino también las biológicas influyen en la conductividad hidráulica, en **el capítulo III** planteo como: 1) los cambios en la vegetación entre bosques mesófilos secundarios (SF) y cafetales de sombra (CA) repercuten en el promedio y la variación espacial del espesor de mantillo y la biomasa de raíces y 2) si estas diferencias pueden explicar la conductividad hidráulica del suelo y su distribución en el espacio.

En **el capítulo IV** discuto las principales implicaciones de este estudio en el reconocimiento y revaloración del aporte al servicio ambiental hídrico de los ecosistemas transformados, así como las limitaciones de los resultados y las perspectivas de futuras investigaciones.

Literatura citada

- Bruijnzeel, L.A., Kappelle, M., Mulligan, M., Scatena, F.N., 2010. 72 Tropical montane cloud forests : state of knowledge and sustainability perspectives in a changing world, in: Bruijnzeel, L.A., Scatena, F.N., Hamilton, L.S. (Eds.), Tropical Montane Cloud Forest: Science for Conservation and Management. Cambridge University Press, pp. 691–740.
- Clothier, B.E., Green, S.R., Deurer, M., 2008. Preferential flow and transport in soil: Progress and prognosis. *Eur. J. Soil Sci.* 59, 2–13. doi:10.1111/j.1365-2389.2007.00991.x
- De Fuentes, M, K. 2009. Análisis del paisaje y el estudio de las percepciones ambientales en la congregación Tapachapan, Municipio de Coatepec, Veracruz. Grado de Maestría. Instituto de Ecología, A. C. 265 pp.
- Germer, S., Neill, C., Krusche, A. V., Elsenbeer, H., 2010. Influence of land-use change on near-surface hydrological processes: Undisturbed forest to pasture. *J. Hydrol.* 380, 473–480. doi:10.1016/j.jhydrol.2009.11.022
- Hamilton, L.S., Juvik, J.O., Scatena, F.N., 1995. Tropical Montane Cloud Forest. Springer Verlag, New York.
- Holwerda, F., Bruijnzeel, L.A., Muñoz-Villers, L.E., Equihua, M., Asbjornsen, H., 2010. Rainfall and cloud water interception in mature and secondary lower montane cloud forests of central Veracruz, Mexico. *J. Hydrol.* 384, 84–96. doi:10.1016/j.jhydrol.2010.01.012

- Muñoz-Villers, L.E., 2008. Efecto del cambio en el uso de suelo sobre la dinámica hidrológica y calidad de agua en el Trópico Húmedo del Centro de Veracruz, México. Universidad Autónoma Metropolitana.
- Ray, D.K., 2013. Tropical Montane Cloud Forests, in: Climate Vulnerability: Understanding and Addressing Threats to Essential Resources. pp. 79–85. doi:10.1016/B978-0-12-384703-4.00519-0
- Zimmermann, B., Papritz, A., Elsenbeer, H., 2010. Asymmetric response to disturbance and recovery: Changes of soil permeability under forest–pasture–forest transitions. *Geoderma* 159, 209–215. doi:10.1016/j.geoderma.2010.07.013

CAPITULO II

DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LA CONDUCTIVIDAD HIDRÁULICA EN SUELOS DE BOSQUE MESÓFILO SECUNDARIO Y EN AGROECOSISTEMAS DE CAFÉ DE SOMBRA

Publicado en:

Geoderma 283 (2016) 57 – 67

RESUMEN

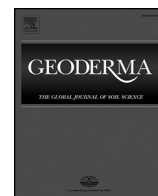
De la perturbación del bosque mesófilo de montaña (BMM) derivan bosques secundarios (SF) y agroecosistemas cafetaleros de sombra (CA) que conservan parte de la vegetación arbóreo-arbustiva de los bosques originales. No se sabe si en estos paisajes la contribución de ambos usos de suelo es equivalente para la conservación de las propiedades hidráulicas del suelo y cómo estas propiedades se distribuyen en el espacio dada la heterogeneidad del uso del suelo en el paisaje y de la vegetación al interior de las parcelas.

Utilizando variografía y modelos lineales, aquí estudiamos en dos escalas espaciales (parcelas y paisaje) la heterogeneidad y distribución en el espacio de la conductividad hidráulica saturada de campo (K_{fs}), así como algunas de las propiedades edáficas de las que depende y que son sensibles al cambio de uso de suelo.

Los resultados sugieren que los bosques secundarios y los agroecosistemas cafetaleros sostienen una alta capacidad para conducir agua, pero es significativamente menor para los segundos. Si bien al interior de las parcelas no se identificaron estructuras de distribución espacial de la K_{fs} , en escala de paisaje encontramos un gradiente de norte a sur. Sin embargo, las variables edáficas de las que depende K_{fs} como el contenido de materia orgánica, humedad inicial y densidad aparente, aparte del gradiente en escala de paisaje, también presentaron parches anidados de 119-150 m de diámetro en promedio.

El uso del suelo, la humedad inicial y el contenido de arcilla explicaron estadísticamente tanto los valores promedio de la K_{fs} como su distribución en gradiente a lo largo del paisaje. Esto sugiere que existe una interacción entre el uso del suelo y las propiedades edáficas que determinan la K_{fs} y su re-distribución en escala de paisaje.

Palabras clave: Uso de suelo, Propiedades del suelo, Conductividad Hidráulica Saturada de Campo, Escala de paisaje, Escala de parcela, Variografía.



Spatial distribution of hydraulic conductivity in soils of secondary tropical montane cloud forests and shade coffee agroecosystems

B.E. Marín-Castro^a, D. Geissert^b, S. Negrete-Yankelevich^{b,*}, A. Gómez-Tagle Chávez^c

^a Posgrado en Ciencias, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz, Mexico

^b Red de Ecología Funcional, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz, Mexico

^c INIRENA, Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, Mexico

ARTICLE INFO

Article history:

Received 21 March 2016

Received in revised form 28 July 2016

Accepted 2 August 2016

Available online xxxx

Keywords:

Land use

Soil properties

Field saturated hydraulic conductivity

Landscape scale

Plot scale

Variography

ABSTRACT

Disturbance of the tropical montane cloud forest (TMCF) produces secondary forests and coffee agroecosystems that conserve part of the arboreal-shrub vegetation of the native forests. However, it remains unknown whether the contribution of these two land use types to the conservation of the soil hydraulic properties is comparable to that of the original forest. Given the heterogeneous nature of both the land use within the landscape and the vegetation within the plots, the spatial distribution of these properties also remains unclear. We used variography and linear models to study the mean variation and spatial heterogeneity of field-saturated hydraulic conductivity (K_{fs}) at two different scales (plot and landscape) and examined its relationship with soil properties that are sensitive to land use change. The results suggest that secondary forests and coffee agroecosystems have a high capacity for water conduction, although this capacity is significantly lower in the latter. No structure was apparent in the spatial distribution of K_{fs} within the plots; however, a north–south gradient was detected at landscape level. In addition to a similar gradient, the soil properties that control K_{fs} (i.e., organic matter content, initial water content and bulk density) presented nested patches of average diameter 119–150 m. The average values of K_{fs} and its distribution in a gradient across the landscape were explained statistically by land use type, initial soil moisture and clay content. This suggests that there is an interaction between land use and the soil properties that determine K_{fs} and its spatial distribution at landscape level.

© 2016 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

The tropical montane cloud forest (TMCF) ecosystem is recognized for its capacity to capture and store high quality water in the soil (Hamilton et al., 1995; Bruijnzeel et al., 2010; Ray, 2013). However, 90% of the original TMCF has been transformed to other land use types and the ecosystem currently covers only 2.5% of the land surface (Bubb et al., 2004). In disturbed TMCF landscapes, abandonment of part of the cultivated land leads to coexistence with secondary forests (SF) at different successional stages. One crop system that conserves part of the tree-shrub vegetation in sites where TMCF previously existed is the shade coffee agroecosystem (CA) (Hernández-Martínez et al., 2009; Perfecto et al., 2005). It is believed that the effect land use change on soil properties depends on the intensity of the disturbance. For example, transformation of TMCF to pasture reduces the interception of rainfall and increases surface runoff (Ataroff and Rada, 2000), while transformation to cultivated land reduces soil organic matter content, structure and porosity, as well as water quality (Campos et al., 2007). Less intensive land uses, such as SF and CA, alter

soil properties to a lower extent and are valued not only for conserving a large part of the biological diversity of the TMCF but also for the wide variety of environmental services they provide, including carbon sequestration, pollination and production of arboreal biomass (De Beenhouwer et al., 2013). Nevertheless, studies that formally relate soil and hydraulic properties to hydrological ecosystem services (e.g., Cannavo et al., 2011; Ilstedt et al., 2007; Lin and Richards, 2007; Ponette-González et al., 2010) are scarce in both SF and CA.

Assessment of the services provided by regenerated ecosystems and coffee agroecosystems should consider the soil hydraulic properties because these are the most sensitive, in terms of both magnitude and variability, to land use change. Such properties include infiltration and hydraulic conductivity (USDA-NRCS, 2004), and knowledge of these is key to public policy decisions regarding land use changes in these landscapes on which the hydrological services of millions of inhabitants depend (Robinson et al., 2013). It has been suggested that recovery and diversification of the tree-shrub vegetation during secondary succession increase the supply and diversity of organic matter, which enhances soil structure and water retention and ultimately restores infiltration rates (Germer et al., 2010; Zimmermann et al., 2010). Increased biomass and diversification of the vegetation also enhance biological activity of the soil fauna and roots, favoring decompaction and formation of

* Corresponding author at: Red de Ecología Funcional, Instituto de Ecología, A.C., Carretera Antigua a Coatepec 351, El Haya, Xalapa, Veracruz 91070, Mexico.
E-mail address: simoneta.negrete@inecol.mx (S. Negrete-Yankelevich).

preferential flow channels, which further contribute to increasing hydraulic conductivity (Clothier et al., 2008; Corti et al., 2002; Titus and del Moral, 1998).

In this study, we used saturated hydraulic conductivity measured in the field (K_{fs}) as an indicator of the soil hydraulic properties. Unlike other measurements of saturated hydraulic conductivity, the K_{fs} method takes into account the influence of air trapped in the soil pores during natural and man-made infiltration processes (Arrington et al., 2013; Reynolds and Zebchuk, 1996).

It is widely documented that differences in soil moisture, bulk density, organic matter and texture that exist among land uses and conserved ecosystems explain changes in soil hydraulic properties (such as K_{fs}) (Borman et al., 2007; Hillel, 2004; Hu et al., 2009; Sauer and Logsdon, 2002). While the average values of these properties are widely used in predictive hydrological models (McDonnell et al., 2010; Oliver and Webster, 2014; Webster, 2008), it has been established that entry of water into the soil surface horizon in montane ecosystems is dynamic and highly variable in a spatial sense, not only among ecosystems (e.g., forests vs. agroecosystems) but also within individual ecosystems themselves (e.g., forest) (Bierkens and Gaast, 1998; Hassler et al., 2014). In particular, saturated hydraulic conductivity is one of the most variable infiltration parameters (e.g. Jačka et al., 2016). Such variability could make models based on averages less predictive. Spatial variability of hydraulic properties is the result of water flowing via spatially heterogeneous pathways, such as those typical of the soil matrix (McKenzie et al., 2002; Topp and Reynolds, 1992) or by preferential flow through pores and channels formed by the soil fauna (Buytaert et al., 2005; Govaerts et al., 2007; Hangen et al., 2002; Lachnicht et al., 1997) or roots (Lin et al., 1999) and through fissures between soil aggregates (Booltink and Bouma, 1991; McKenzie et al., 2002). All of these pathways are controlled by spatially heterogeneous factors at different scales (Litaor et al., 2002). For example, at the scale of meters to tens of meters, porosity and the channels formed by fauna and roots can be influenced by the vegetation that generates species-specific litter quality, soil moisture and temperature (a phenomenon known as home-field effect) (Corti et al., 2002; Freschet et al., 2012; Negrete-Yankelevich et al., 2007; Titus and del Moral, 1998). It has been observed that clearing of vegetation cover acts to homogenize the spatial distribution of soil fauna, aggregates, bulk density, organic matter (at the scale of tens of meters) and even texture (at the scale of tens to hundreds of meters) (Alletto et al., 2010; Buytaert et al., 2005; Govaerts et al., 2007; Gupta et al., 2015; Hangen et al., 2002; McKenzie et al., 2002; Topp and Reynolds, 1992; Wilcke et al., 2010; Zimmermann et al., 2006). In addition to modeling average hydraulic conductivity and the soil properties that influence this process in montane ecosystems, it is also necessary to model their heterogeneity and spatial distribution.

There are three ways in which a given variable may be spatially distributed: a) along gradients, defined as gradual changes throughout the entire study area, b) in patches, zones within which the values of a variable are more similar than would be expected by chance, or c) randomly, where neither gradients nor patches are identified, meaning spatial independence between observations of a variable (Negrete-Yankelevich and Fox, 2015). The smaller the patch size, the more heterogeneous the spatial pattern, and conversely with increasing patch size the pattern becomes more homogeneous. There is no consensus regarding whether changes in land use favor a random distribution of hydraulic properties or one that is more, or less, spatially heterogeneous. For example, Bosch and West (1998) identified patches of 4.9 m in diameter in pine forests that increased to 37.5 m with transformation to cultivated cropland. In contrast, Zimmermann and Elsenbeer (2008) found patches of diameter 7.79 m in tropical rain forests that diminished to 0.88 m in young fallows. A different study found no changes in the spatial distribution of natural and reforested pine forests, since both exhibited patches of diameter 4.4 m (Ghimire et al., 2013).

In order to understand and contribute to the conservation of hydraulic properties in landscapes derived from TMCf, we compared the K_{fs} of SF

and CA soils in a montane watershed in the state of Veracruz, Mexico. We used variography and linear models to analyze K_{fs} and the soil properties on which it depends. These properties, which are sensitive to land use change, included initial water content (θ_i), bulk density (ρ_b), organic matter (OM) and texture. We employed two spatial scales of study, one within each individual ecosystem (plots of SF or CA) and the other at landscape scale (all plots of both ecosystems involved) in order to test the following hypotheses: 1) Average K_{fs} values will be higher in SF than that in CA, since the SF has undergone less disturbance and its soil structure and pore space has had a longer period of recovery; 2) In the SF, organic matter and moisture content will be higher and bulk density will be lower, since these forests are not subjected to the periodic disturbance typical of CA, where trampling inevitably occurs during the harvest season; 3) If the soil characteristics under different tree species influence the storage and distribution of water (home-field effect) at scales of one to tens of meters, the K_{fs} and soil properties will be structured in patches of smaller diameter in the SF because of the greater heterogeneity of the arboreal stratum, and in patches of larger diameter in the CA because of the systematic design of coffee plants and shade trees; and 4) Given that most soil properties that are sensitive to land use change are structured at scales of hundreds of meters, the spatial variation of K_{fs} will be explained by variability in these soil properties and by land use at the landscape scale.

2. Material and methods

2.1. Study area

The study area is located in the lower watershed of the “Los Gavilanes” river, between 19° 28' 36"N, 97° 00' 24"W and 19° 27' 27"N, 96° 58' 58"W, in the state of Veracruz, Mexico. According to the Köppen classification, modified by García (2004), the climate is of type C(fm), temperate humid, with an annual mean temperature of 22 °C, accumulated annual precipitation of 1350 mm and annual evapotranspiration of 1455 mm (Muñoz-Villers, 2008). The climate can be divided into a relatively dry season (November–April) and a rainy season (May–October) (Muñoz-Villers et al., 2012). The dominant land uses correspond to fallow and pasture (21%), secondary tropical montane cloud forest (6.3%) and shade coffee plantations (2.5%) (Gómez-Tagle et al., 2011). Two areas, one to the north and another to the south of the Los Gavilanes River, were selected and one plot of SF and another of CA were chosen in each area (SFn and CAn in the northern area and SFs and CAs in the southern area). Both areas feature elongated hills with steep slopes (>35°), an absolute height range of 1200 to 1400 m a.s.l. and a relative height of <200 m (Fig. 1).

2.2. Vegetation and soil characterization

The secondary forests are represented by the plant genera *Quercus*, *Liquidambar*, *Macadamia*, *Trema*, *Brunellia*, *Inga*, *Heliocarpus*, *Myrsine*, *Clethra*, *Alchornea*, *Saurauia*, *Selaginella* and one species of *Cyatheaceae*. The coffee plantations are characterized by the tree genera *Inga*, *Liquidambar*, *Cecropia*, *Perrottetia*, *Alchornea*, *Heliocarpus* and *Pteridium*, as well as various species of *Coffea*. The CAn plot is a 30-year-old coffee polyculture with no agrochemical inputs and one harvest a year, while the CAs plot has been a commercial polyculture for over 80 years, with two harvests a year and chemical fertilization and pest and weed control (Table 1). The soils are formed on shallow ash deposits overlying deeply weathered andesitic flows. A representative soil profile in the northern area was classified by the IUSS WRB (2006) as a Vetic Acrisol (Hemic, Clayic). It comprises a succession of Ap, Bt, BtC, C1, C2 horizons that are clayey in texture. The solum depth was 70 cm, while that of the organic layer was 29 cm. In the southern area, the soil was a Haplic Acrisol (Hemic) characterized by A1, BtC, C1, CR horizons of silty-clay texture. The solum depth was 52 cm and that of the organic layer was 10 cm. In both areas, the hill crests still preserved remnants of recent

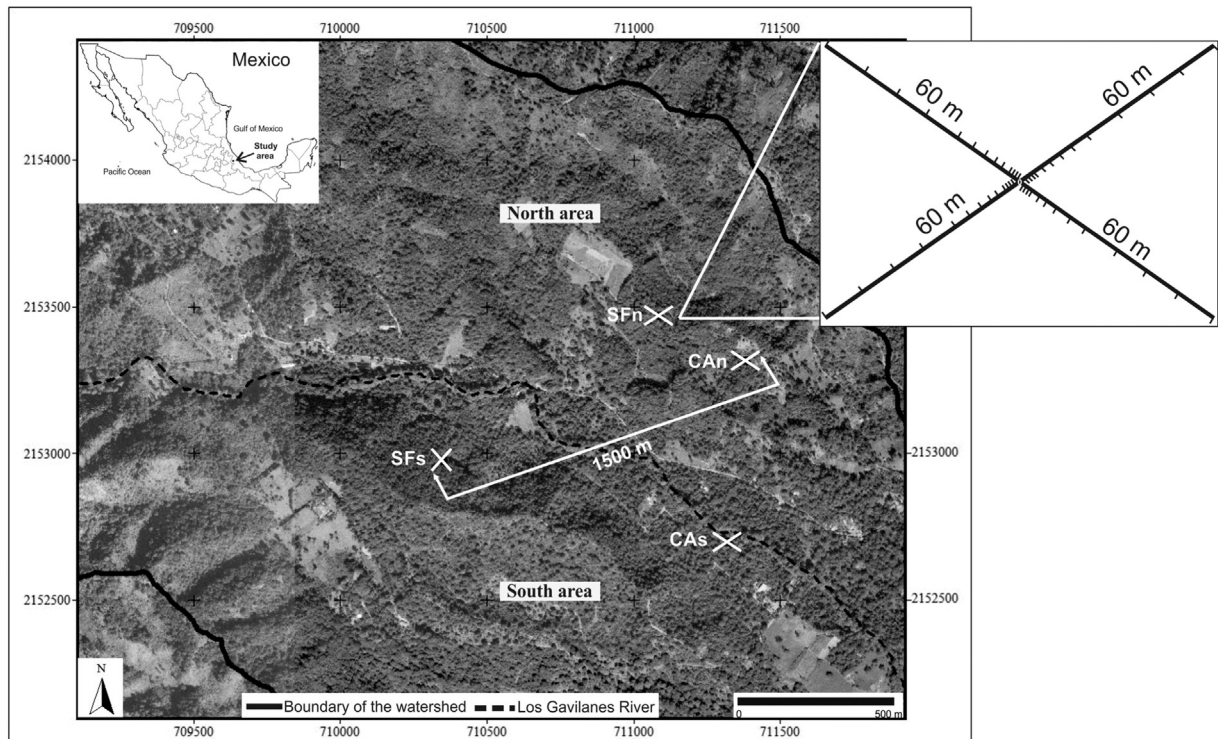


Fig. 1. Location of the study plots in Central Veracruz, Mexico. A white X indicates a sampling transect in either secondary montane cloud forest (SFn and SFs) or shade coffee agroecosystems (CAn and CAs). Marks along the amplified X indicate sampling locations. The line between CAn and SFs indicates the maximum distance between plots.

volcanic ash with some andic properties, while the subsoil horizons presented clay illuviation.

2.3. Sampling design

This study follows the definition of scale used by Dungan et al. (2002) and Negrete-Yankelevich and Fox (2015), comprising three magnitudes; interval (the minimum distance between observations), grain (the diameter of the sampling unit) and extent (the maximum distance between observations). The spatial distribution of K_{fs} was studied at two scales, differing only in the extent: 1) Plot (within the SF and CA; with interval 0.5 m, grain diameter of 0.15 m (diameter of the infiltrometer ring) and extent of 120 m) and 2) Landscape (interval of 0.5 m, grain diameter of 0.15 m and extent of 1500 m, the maximum distance between all observations in the study). In order to address the effect of the slope (aspect and slope), two transects each of 120 m in length were established in each of the plots, crossing to form an “X” (with the four arms of the “X” positioned diagonally to the slope). This transect orientation avoided the bias that could be introduced with complete alignment with (or against) the slope. The aperture angle of the “X” was 40°, except in SFs where it was 70°. From the center of the “X”, the distances 0.5, 1, 2, 3, 5, 7, 10, 13, 16, 25, 37, 49 and 60 m were marked on each of the four arms (Fig. 1). At each of these points, the infiltration test was performed, generating a total of 53 sampling points per plot (including one sampling point located at the center of

the “X”). Distances between points were selected based on former studies of forestry land use in which patches of hydraulic conductivity were found to present diameters of 0.5 to >30 m (Marín-Castro, 2010; Zimmermann and Elsenbeer, 2008; Sobieraj et al., 2004). This sampling design generated pairs of observations, separated by a gradation of distances (known also as lags), which enabled the spatial distribution of the variables of interest to be determined through variographic analysis (Negrete-Yankelevich and Fox, 2015).

2.4. Measurement of physical and hydraulic soil variables

From February to June 2012, in situ infiltration measurements were carried out with a constant head single ring infiltrometer, modified from Gómez-Tagle et al. (2008); who proposed a variant of the pressure infiltrometer described by Elrick and Reynolds (1992). In this study, we used a larger ring (0.15 m in diameter) in order to increase the sampling area and better capture the microheterogeneity (Mallants et al., 1997) of infiltration in the montane forest soils (Jačka et al., 2016). The litter layer was removed in order to insert the ring directly into the mineral soil and the measurements were taken from the first five centimeters of soil depth. Data were recorded automatically using a data logger with differential pressure sensors, model MPX2010DP (Gutiérrez et al., 2012), connected to a microcontroller on the Arduino board and programmed with free software and hardware from the Arduino platform (Oxer and Blemings, 2009). The data logger recorded the water column of the

Table 1
Plot characteristics.

Plot	Current use	Previous use	Time in current use (years) ^a	Altitude (m a.s.l.)	Aspect
SFn	Secondary forest	Pasture	30	1347	N-NW
SFs	Secondary forest	Coffee	30	1324	N
CAn	Shade coffee	Pasture	30	1340	SW, N
CAs	Shade coffee	Forest	>80	1275	NE, E

^a Data provided by the landowners.

infiltrometer every 2 s. The value of K_{fs} was calculated according to the method of Wu2 (Wu et al., 1999), using a quasi-steady infiltration rate, estimated as the slope of the last linear part of the cumulative infiltration. We ensured that the quasi-steady phase was reached in order to minimize the effect of air trapped in the soil. Infiltration data and K_{fs} were then calculated from

$$K_{fs} = A/(af) \quad (1)$$

where K_{fs} is field saturated hydraulic conductivity, A is the slope of the line obtained by a least squares regression (time vs. cumulative time sheet), a is a dimensionless constant = 0.9084 and f is a correction factor that is dependent on soil and ring geometry.

$$f = \frac{H + 1/\alpha}{G^*} \quad (2)$$

where H is the ponded depth in the ring or constant pressure head measured directly in the field during each infiltration test, G^* is a shape factor defined as:

$$G^* = d + \frac{r}{2} \quad (3)$$

where d and r are the insert depth of the ring and the ring radius, respectively (also see Xu et al., 2012). A value of 0.12 cm^{-1} was used for the alpha parameter, as suggested by Elrick and Reynolds (1992) for structured soils with clay and silt contents. The K_{fs} values were expressed in cm h^{-1} .

Following infiltration measurement, soil samples were taken in order to determine initial soil water content (θ_i) using the gravimetric method (ISRIC, 2002); bulk density (ρ_b) using PVC cores of $5.5 \times 4.0 \text{ cm}$ (Miller and Donahue, 1990); organic matter content (OM) with the Walkley–Black method, modified by Jackson (1982) and particle size distribution using the pipette method (ISRIC, 2002). Soil particles were classified as clay < 0.002 mm; coarse silt 0.02–0.05 mm (Silt_c); fine silt 0.002–0.02 mm (Silt_f); coarse sand > 0.5 mm (Sand_c); medium sand 0.25–0.5 mm (Sand_m) and fine sand 0.05–0.25 mm (Sand_f).

2.5. Modeling of spatial structure

In order to determine the spatial structure of the studied variables (K_{fs} , θ_i , ρ_b , OM and particle size), experimental variograms (graphs of semivariance as a function of separation distance between sample pairs) were constructed and modeled with theoretical variograms (Fortin and Dale, 2005; Negrete-Yankelevich and Fox, 2015) (see Appendix I). The variograms were constructed using no >2/3 of the maximum distance available from the data (Negrete-Yankelevich and Fox, 2015). The distances between observations were therefore 0.5 to 80 m at the within plot scale and 0.5 to 1000 m at the landscape scale (which considers all 212 sampling points, Fig. 1). Semivariance decreases as spatial correlation increases and is defined as:

$$\gamma(h) = \frac{1}{2W(h)} \sum_{i=1}^{W(h)} [y_i - y_{i+h}]^2 \quad (4)$$

where $\gamma(h)$ is the semivariance of all of the pairs of observations located at any distance h , $W(h)$ is the total number of pairs of observations separated by h and y_i is the value of the sample in location i . Variograms that present a constant increase in semivariance with increasing distance among points indicate the existence of gradients (trends) (Oliver and Webster, 2014). Those that reach an asymptote indicate the existence of patches. On average, the distance at which the asymptote is reached (range) represents the average diameter of the patches. The shorter the distance in which the variograms reach the asymptote, the more heterogeneous are the plots, since the spatial patterns are formed by smaller patches. In contrast, the longer the distance to reach the asymptote, the more homogeneous the spatial distribution of the variable will be. Finally, variograms that present a cloud of points with no apparent pattern

indicate a random spatial distribution of the variable within the scales studied. The theoretical models fitted to the variograms were:

Spherical

$$\gamma(h) = C_0 + C_1 \left[1.5 \frac{h}{a} - 0.5(h/a)^3 \right] \quad (5)$$

if $h \leq a$; $\gamma(h) = C$ if $h > a$

Linear

$$\gamma(h) = C_0 + bh \quad (6)$$

Exponential

$$\gamma(h) = C_0 + C_1[1 - \exp(-3h/a)] \quad (7)$$

Nugget (null model)

$$\gamma(h) = C_0 \quad (8)$$

The greatest distance of autocorrelation in the exponential and spherical models is attained when the semivariance reaches an asymptote denoted by $(C_0 + C_1)$. For the spherical model, this is the interval (a). For the exponential model, the interval is taken to be when semivariance reaches 95% of the asymptote (Fortin and Dale, 2005). The variogram parameters were estimated through maximum likelihood.

For selection of the theoretical model, change in the Akaike Information Criterion (ΔAIC) between the fitted models and the null model (nugget) was used as a criterion. When the fitted models presented a reduction of less than five units relative to the null model, the null model was chosen (Richards 2015). To avoid consideration of theoretical models in which the spatial pattern would account for only a very small portion of the total variation, the only variograms considered relevant were those in which C_1 (autocorrelation modeled) was >30% of the total semivariance ($C_0 + C_1$). In order to comply with the normality assumptions of variography, the variables were transformed (Appendix I). Note that some variables, including K_{fs} , required different transformations for different plots, suggesting that their underlying frequency distribution also differs). When gradients were identified, these were “detrended”, i.e. modeled with a linear model using the north–south and east–west coordinates as explanatory variables, and the residuals were subsequently fitted with a theoretical variogram in order to model the patches nested within the gradient (Negrete-Yankelevich and Fox, 2015).

2.6. Linear modeling of K_{fs}

Once the gradients and patches of K_{fs} and of the candidate explanatory variables were characterized at the plot and landscape scales, a linear regression was used to model K_{fs} and determine the explanatory power of land use (SF and CA) and the soil variables (Negrete-Yankelevich and Fox, 2015). The variables that correlated most strongly to other explanatory variables (Silt_s and Sand_m particles) were eliminated in order to prevent redundancy in the final model. Stepwise (both mode) model simplification was performed in order to reach the most parsimonious model of K_{fs} (Chatterjee et al., 2000). Analysis of variance (ANOVA) was used at each of the simplification stages in order to compare the explanatory power of the nested models (with and without each variable). Again, ΔAIC was used to estimate the parsimony of the models that explain the relationship between the variables and K_{fs} . In order to determine whether the independent variables could explain the spatial patterns of K_{fs} , variograms were constructed with the residuals of different linear models that included and excluded the variables that remained within the most parsimonious model. If the residuals did not show spatial patterns when the model included the variable, but did when the variable

was excluded, the variables included in the model were considered to explain both the mean and the spatial structures (Negrete-Yankelevich and Fox, 2015). To determine post hoc differences between plots in K_{fs} and explanatory variables in the selected model, we used treatment contrasts and the Bonferroni method to compensate for the increased probability of type I errors when multiple comparisons are made (García, 2004). All of the analyses were performed in the R language and environment, v. 2.15.3 (<http://R-project.org/>). The geoR package was used for variography.

3. Results

3.1. Mean soil characteristics

According to the Soil Survey Manual (Soil Survey Staff, 1993), the mean K_{fs} values were very high in SFn, SFs and CAn ($\geq 36 \text{ cm h}^{-1}$), and high in CAs ($3.6\text{--}36.0 \text{ cm h}^{-1}$). H (constant pressure head) was variable among tests; it was 0–14 cm (% CV = 170) in SFn, 0–28 cm (% CV = 89) in SFs, 0–25 cm (% CV = 136) in CAn and 0–29 cm (% CV = 116) in CAs. Initial water content (θ_i) exceeded $40\% \text{ v v}^{-1}$ in all the plots (Table 2). The ρ_b values were low ($\leq 0.9 \text{ Mg m}^{-3}$, Shoji et al., 1993), which is typical of volcanic ash soils. The OM content was higher in the forest and coffee plantation of the northern area than in the southern area (Table 2). Clay content ranged from 45 to 55%; the silt fractions (Silt_c , Silt_f) were never $>45\%$ and the sand fractions (Sand_c , Sand_m , Sand_f) together accounted for $<10\%$ in the four plots. Values of θ_i were lower in the north than in the south. The K_{fs} value was highest and clay content lowest in SFn (Table 2).

3.2. Spatial distribution of K_{fs} and soil properties at plot and landscape scales

Values of K_{fs} , θ_i and ρ_b showed a random distribution at the plot scale, but were spatially structured at the landscape scale (Fig. 2). The spatial structure of K_{fs} was a gradient that increased from south to north. Soil moisture θ_i was structured in patches with average diameters of 116.4 m (exponential model) nested in a gradient. The ρ_b showed patches of 153.2 m nested in a gradient. The gradients of θ_i and ρ_b increased from north to south (linear model, Fig. 2). Organic matter OM exhibited a random spatial distribution at the plot scale, except in CAn where a spatial gradient was identified (linear model) (Fig. 3). At the landscape scale, OM had a patchy distribution (exponential model), with an average patch diameter of 119.6 m (Table 3), nested in a gradient that increased from south to north.

In general, the clay, silt and sand contents were spatially structured in the form of gradients and patches at plot scale (Fig. 3), except for Silt_c in the coffee plantations, Silt_f in SFn and CAn, and Clay and

Sand_f in SFn, all of which presented a random distribution. In the northern area, the majority of these spatial structures were gradients, while the southern area presented patches of diameter ranging 10–33 m for clay, 37–75 m for sand and 14 to 70 m for silt (Appendix I and Fig. 3). There were no systematic differences in patch size between CAs and SFs. All of the particle size classes presented a random distribution at the landscape scale.

3.3. K_{fs} explained by land use and soil properties

According to the linear models, at landscape scale, we found that K_{fs} was explained by land use (SF and CA) ($F_{(1,204)} = 50.01$, $p \leq 0.001$, $\Delta\text{AIC} = -34.36$, θ_i ($F_{(1,204)} = 30.86$, $p \leq 0.001$, $\Delta\text{AIC} = -2.77$) and clay content ($F_{(1,204)} = 7.20$, $p \leq 0.01$, $\Delta\text{AIC} = -2.08$). Residuals of the models that excluded one or other of these explanatory variables did not exhibit spatial autocorrelation, for which reason the south–north increasing gradient of K_{fs} could be explained statistically by the spatial distribution of any of these variables (Table 3).

4. Discussion

4.1. Mean K_{fs} and soil properties in secondary forest and shade coffee

Disturbances caused by land use change not only affect plant diversity (Phil-Eze, 2010) but also many functional characteristics of the soil (e.g., Cannavo et al., 2011; Lin and Richards, 2007; Ponette-González et al., 2010). In this study, we analyzed two land use types that conserve a large part of the biological diversity of TMCF and are also expected to conserve the functionality of the soil hydraulic properties. In the four plots, we found high values of K_{fs} that were close to those obtained for TMCF in the same region (77.7 cm h^{-1} , Marín-Castro, 2010) but much higher than those reported in agroforestry Hapludalf soils (7.6 cm h^{-1} , Kumar et al., 2012) and in Andosols with coffee monoculture (0.37 cm h^{-1} , Cannavo et al., 2011). Given that trees promote re-establishment of the soil hydraulic properties through input of organic matter and the influence of their roots on soil structure (Chen et al., 2009; Gerke and Kuchenbuch, 2007), it is likely that the vegetation cover of both land uses studied is suitable for fostering high water conductivity in the soil (Peng et al., 2012) and therefore has a positive influence on the hydrological ecosystem services of the region.

The SFn plot had the highest average values of K_{fs} , at almost twice that of SFs and greater than those observed in a SF with 20 years of regeneration in the same region (61.5 cm h^{-1}) (Marín-Castro, 2010), as well as in other regenerated tropical montane cloud forests (73.5 cm h^{-1}) and native tropical forests (13.5 cm h^{-1}) (Zimmermann and Elsenbeer, 2008). The history of transformation and time elapsed

Table 2
Mean and standard deviation (σ) of the study plot soil properties.

Property	North						South					
	SFn			CAn			SFs			CAs		
	Mean	σ	CV	Mean	σ	CV	Mean	σ	CV	Mean	σ	CV
K_{fs}	124.6 ^a	58.6	47	57.1 ^b	59.8	105	65.0 ^b	67.9	105	29.4 ^c	26.4	90
θ_i	35.6 ^a	7.4	21	26.7 ^b	7.7	29	45.9 ^c	7.6	17	50.6 ^d	7.2	14
ρ_b	0.7	0.1	11	0.6	0.1	16	0.8	0.1	14	0.9	0.1	15
OM	11.3	1.8	16	15.9	4.5	29	8.2	2.0	25	7.0	2.2	31
Silt_c	13.8	9.3	68	12.2	8.7	71	5.4	2.5	46	8.3	3.3	40
Silt_f	31.1	5.5	18	25.7	6.0	23	34.6	4.1	12	34.5	5.9	17
Clay	45.4 ^a	5.9	13	55.1 ^b	6.8	12	54.8 ^b	6.3	12	51.9 ^b	5.5	11
Sand_c	1.4	0.7	46	0.8	0.3	39	0.8	0.8	96	0.6	0.5	84
Sand_m	1.2	0.3	25	0.9	0.3	32	0.7	0.4	58	0.6	0.4	71
Sand_f	7.1	0.8	12	5.3	1.2	23	3.6	1.6	45	4.2	1.0	24

Field saturated hydraulic conductivity (cm h^{-1}) = K_{fs} ; initial moisture ($\% \text{ v v}^{-1}$) = θ_i ; bulk density (Mg m^{-3}) = ρ_b ; organic matter content (%) = OM; coarse silt (%) = Silt_c ; fine silt (%) = Silt_f ; coarse sand (%) = Sand_c ; medium sand (%) = Sand_m ; fine sand (%) = Sand_f ; σ = standard deviation; CV = % coefficients of variation. Different letters denote significant differences according to treatment contrasts (along with the Bonferroni method), only for K_{fs} and the variables that explained it in the final regression model.

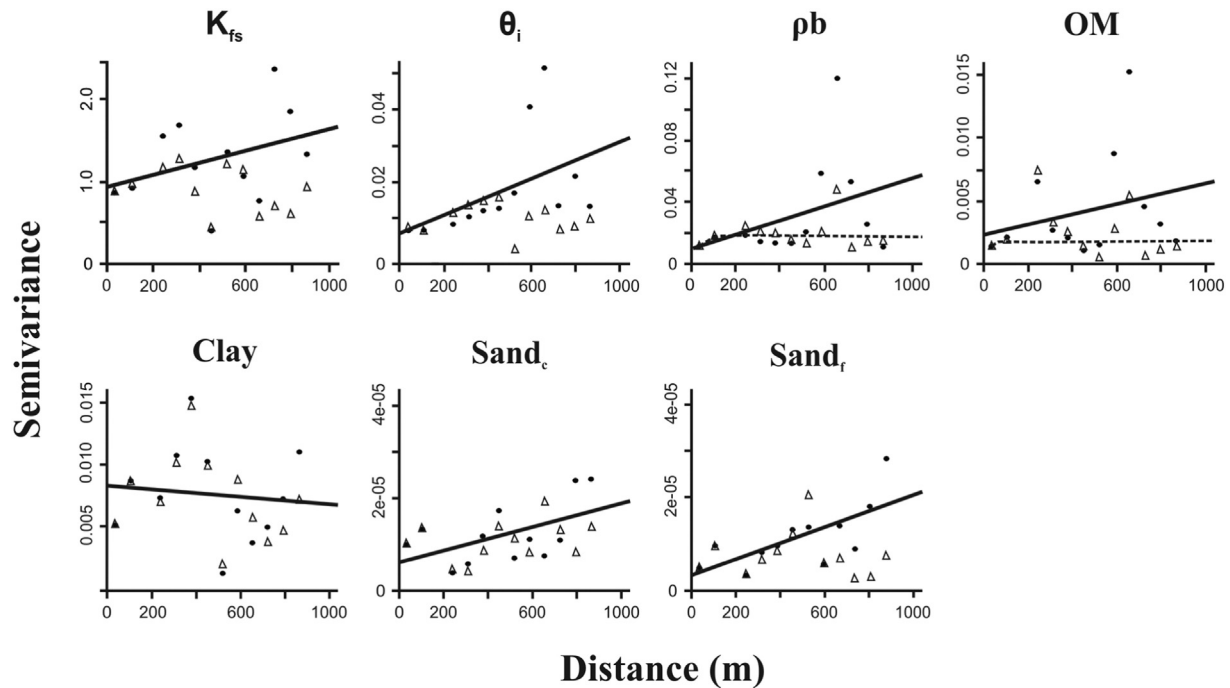


Fig. 2. Landscape-scale semivariograms of the soil variables that explain K_{fs} . Black circles represent the semivariance including gradients. The triangles are semivariance, excluding the gradients (detrended). Solid lines are the fitted linear models that represent the gradient; dotted lines are the fitted theoretical variogram models where asymptotic behavior of the semivariance was detected.

since the land use change may have influenced the K_{fs} values, as in other regions of the humid tropics (Germer et al., 2010; Peng et al., 2012; Zimmermann et al., 2013). The SFn plot was derived from a pasture that, following abandonment, was simultaneously colonized by trees, shrubs and herbaceous plants, thus contributing to the formation of macropores and new preferential flow channels by the roots of the different species that became established. In contrast, the SFs was derived from a shade coffee plantation, where the growth of shrub and herbaceous species may have been limited by the shade of the trees (Capers et al., 2005; Popma and Bongers, 1988), inducing a lower density of macropores and flow channels at this site (Benegas et al., 2014). Differences in the successional vegetation also appear to influence soil organic matter, since OM content was higher in the SFn plot than that of SFs.

As predicted, the average hydraulic conductivity was lower in CA than in SF. The largest differences in K_{fs} were between SFn and CAs (76% lower) or CAn (55% lower). These differences coincide with those reported for other coffee agroecosystems where saturated hydraulic conductivity K_s (0.97 cm h^{-1}), measured with a disc permeameter, was 40–50% lower than that of secondary (1.29 cm h^{-1}) or mature (1.8 cm h^{-1}) forests (Gómez-Tagle et al., 2011). In both cases, the differences between coffee plantations and forests could be explained by the structure and pore space of the undisturbed forest topsoil compared to that of the coffee plantations which are periodically disturbed by human trampling. However, other soil properties that respond negatively to disturbance, and on which K_{fs} depends, did not exhibit this trend. For example, the highest OM content occurred in the CAn plantation and was possibly the result of provision of organic matter as part of the management. In contrast, CAs (the plantation with the longest history in use) showed the lowest values of K_{fs} and OM, and the highest values of pb of all four plots. Moreover, chemical fertilization and two harvests are carried out yearly in CAs and this may be responsible for a greater deterioration of the surface soil properties (Dörner et al., 2010) in this plot compared to CAn.

4.2. Spatial distributions of K_{fs} and soil properties

We expected that, at the plot scale, K_{fs} and the soil properties would be structured in patches and that, given the influence of a more heterogeneous arboreal stratum, these patches would have smaller diameters in SF than in CA. We found that only particle size showed a patchy spatial structure at the plot scale. In this study, K_{fs} at the landscape scale was only spatially structured in the form of a gradient. The scale of this last pattern coincides with the scale of the spatial structures observed for θ_i and OM (properties that regulate the K_{fs}), which presented patches exceeding the size of the plot. These results contrast with evidence in the literature of a match between the size and location of individual tree canopies and patches of infiltration or its controlling variables. For example in pine forest, organic matter exhibits patch sizes similar to those of the tree crowns in a coniferous forest (Penne et al., 2010), or in non-arboreal covers, such as shrubland, where the spatial distribution of hydraulic conductivity correlates with the location of individual shrubs (Eldridge et al., 2014). It is possible that the spatial structures expected at the plot scale were masked by the error introduced by the relatively small volume of soil sampled in each test, or by the intrinsic high variability of K_{fs} caused by preferential flow along roots, in macropores in decayed roots and wood, fissured rocks or along soil horizon layers. This high variability of K_{fs} has also been reported in podzolic soils in montane forests (Jačka et al., 2016). As with our results, in tropical forests of Brazil, Sobieraj et al. (2004) found no spatial structures of saturated hydraulic conductivity in independent transects at lag intervals of 25 and 10 m, but did at finer scales (0.25 and 1 m; only for sandy textures).

The homogenization of the chemical and biotic properties of the soil that normally occurs following disturbance in TMCF takes >100 years to be reversed by secondary succession, even if the diversity of the arboreal vegetation recovers much more quickly (Negrete-Yankelevich et al., 2006). It is therefore possible that the homogeneous distribution of the

Fig. 3. Semivariograms of soil variables within each plot. The lines correspond to theoretical models fitted in cases in which there is an increase in semivariance. Variograms that have no model are those in which the best fit corresponds to the null model (nugget). See Appendix I for the parameters of the theoretical models.

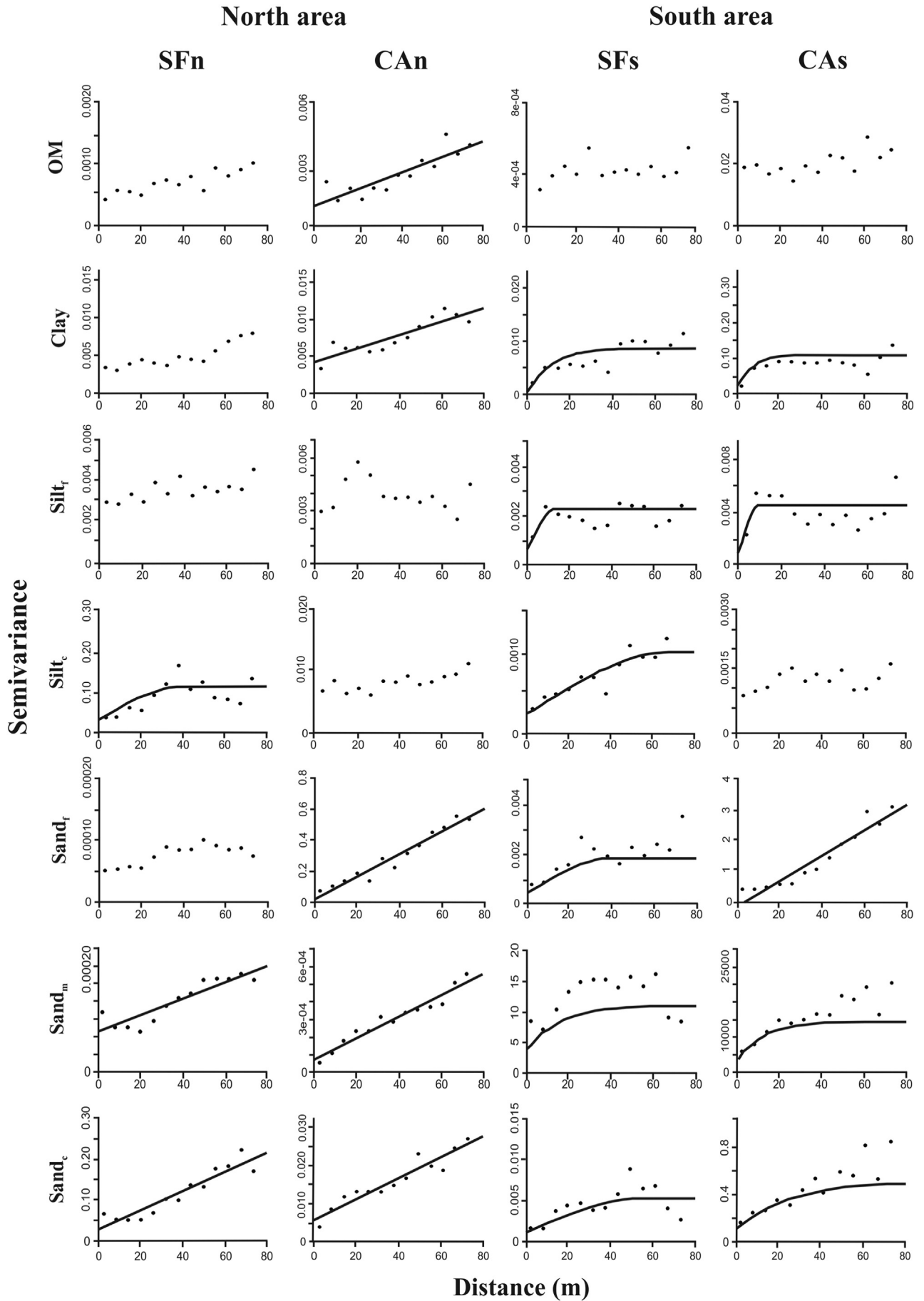


Table 3

Parameters of gradient models and variograms describing the spatial structures of the studied variables at the landscape scale.

Variable	Gradient model			Variogram model					
	<i>a</i>	<i>b</i>	ΔAIC	Model	Range	ΔAIC	Nugget Co	C1	C1/C1 + Co
K_{fst}	$-4.58 \times 10^{-04**}$	$1.79 \times 10^{-03***}$	49.89	Nugget	0	–	0	0.9491	0
θ_i	$-6.10 \times 10^{-05***}$	$-2.90 \times 10^{-04***}$	122.04	Exponential	116.4	47.3	0.0052	0.0041	0.4
ρ_b	-1.54×10^{-05}	$-3.15 \times 10^{-04***}$	90.07	Spherical	153.2	52.3	0.0093	0.0082	0.5
OM	2.85×10^{-05}	$1.24 \times 10^{-04***}$	109.43	Exponential	119.6	42.1	0.0013	5.0×10^{-04}	0.3
Clay	-1.48×10^{-05}	$-6.83 \times 10^{-05***}$	9.51	Nugget	0	131.7	0	0.0068	0
Sand _c	-1.95×10^{-07}	$-6.50 \times 10^{-06***}$	57.18	Nugget	0	–	1.0×10^{-05}	0	0
Sand _f	$1.69 \times 10^{-05***}$	$5.9 \times 10^{-05***}$	107.84	Nugget	0	–	4.0×10^{-04}	0	0
Parameters of variograms constructed with residuals of the following linear models									
$K_{fs} = \alpha \theta_i$				Nugget	0	–	1.123	0	0
$K_{fs} = \beta \text{Clay}$				Nugget	0	–	1.130	0	0
$K_{fst} = x \text{Use}$				Nugget	0	–	1.017	0	0
$K_{fst} = \alpha \theta_i + \beta \text{Clay} + x \text{Use}$				Nugget	0	–	0.8436	0	0

a and *b* denote the estimated parameters for the north–south and east–west coordinates, respectively. $K_{fst} = (K_{fs})^{0.3}$.*** $p < 0.001$.** $p < 0.01$.

vegetation in the coffee plantations promotes an equivalent homogeneity in the hydraulic properties of the soil. For the SF studied here, the period of recuperation (30 years of succession) may have been insufficient to re-establish the intra-plot spatial structures of the soil hydraulic properties; unlike other secondary forests of the same region (Marín-Castro, 2010) and other tropical regions (Tejedor et al., 2012; Zimmermann and Elsenbeer, 2008) where hydraulic properties did recover within this time span. However, the coefficient of variation for the CA was higher than for SF, suggesting that K_{fs} in coffee plots might be more spatially structured at smaller scales than those studied here, probably reflecting the distribution of a diverse herbaceous vegetation.

4.3. Properties that explain the variability of K_{fs}

We hypothesized that the spatial structures of K_{fs} at landscape scale would be explained by land use and soil properties. The K_{fs} was distributed along a gradient at the landscape scale and land use, soil moisture and clay content explained both the average variation and gradient of K_{fs} . In fact, the gradient in K_{fs} could be explained by any of these variables independently. The θ_i and clay contents were also consistently distributed along a gradient (north–south). We present observational evidence that precludes the establishment of a causal structure between K_{fs} , θ_i and clay content. Moreover, values of K_{fs} are usually expected to be independent of θ_i for the same soil, due to the near saturation of the soil pores. However, θ_i has also been found to be determined by soil structure, texture, organic matter content, bulk density and soil compaction, all of which are properties widely recognized as direct drivers of K_{fs} values (Hillel, 2004; Shoji et al., 1993).

Fine textured soils have low hydraulic conductivity values, regardless of water content (Reatto et al., 2007). This occurred in the SFn plot, which had the highest values of K_{fs} and the lowest clay content of all the plots. In scales from slope to watershed, correlation between soil texture and hydraulic properties has been used in pedotransfer models (Pachepsky et al., 2006; Winter and Disse, 2010; Wösten et al., 2001) and in hydraulic conductivity classes based on soil texture (Twarakavi et al., 2010). However, these models do not take into account the high variability of K_{fs} while it is also influenced by land use and soil water content.

Hydraulic conductivity tends to increase as soil moisture increases ($\theta > 0.55 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$), regardless of soil texture (Burke et al., 1999). However, we found high θ_i values ($0.5 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ on average) in the CAs plot concomitant with the lowest K_{fs} of the four studied plots. This apparent contradiction could be explained by the more intensive land use in CAs, as well as the higher ρ_b values (0.9 Mg m^{-3}), which provide evidence of a certain reduction in pore space (Campos et al., 2007). It is known that land use deforms the porous medium and disrupts interstitial flows within the

soil matrix (Beven and German, 1982; Beven and Germann, 2013). In a reduced porous space, discontinuity and disconnection of the soil macropores prevents the water that enters the soil surface from being distributed through the matrix and flow channels. A methodological artifact provides an alternative explanation: when the single ring infiltrometer method is used, during rapid field saturation of the soil inside the ring, some air bubbles are entrapped. This can also cause infiltration measurements to be lower than those expected from laboratory methods (Rezaei et al., 2016). However, conductivity measurements in the field may reflect better natural infiltration because they maintain the soil structure and contact with the surrounding soil and emulate the entrapment of air bubbles that occurs during strong precipitation events (Arrington et al., 2013; Bagarello et al., 2007). Furthermore, runoff in the study area is very low and precipitation does not exceed the capacity of these soils to infiltrate water (Muñoz-Villers et al., 2012). As argued previously, clay content (55% in average) may also have contributed to the high moisture content and the low hydraulic conductivity in CAs, in addition to the effects of land use and land management.

In the watershed where this study was conducted, rapid and continuous land use change (Williams-Linera, 2007) can influence the spatial distribution and average hydraulic properties of the soil. In this study, we chose sites of similar landform (low hills), altitude (between 1275 and 1347 m a.s.l.), topography (slopes $> 35^\circ$) and land use (SF and CA) and therefore our results are precluded to these conditions. In future studies, however, it would be valuable to include other explanatory variables, such as land use intensity (Sobieraj et al., 2004; Zimmermann and Elsenbeer, 2008), land use diversity (cultivated forest, secondary forest at different recovery stage, and pasture), preferential flow and its relationship with bioturbation (Benegas et al., 2014), soil mineralogy (Nanzio, 2002), microtopography and soil microstructure, thereby permitting the consideration of greater variability within this montane landscape and furthering our understanding of the causal and interactive effects of edaphic conditions and land use change on the hydraulic properties of the soil.

5. Conclusion

In this study, we demonstrated that secondary forests and shade coffee plantations derived from tropical montane cloud forest can maintain a high capacity of soil hydraulic conductivity K_{fs} , similar to that of the native forest. The coffee plantations had average K_{fs} values that were lower (CAN 57.1 cm h^{-1} and CAs 29.4 cm h^{-1}) than those of the secondary forest (SFs 65.0 cm h^{-1} and SFn 124.6 cm h^{-1}). While the expected spatial distribution structures of K_{fs} could not be established at the plot scale, we found a north–south gradient at the landscape scale. It is likely that land use-

generated homogenization of the soil properties within the plots may remain present in the secondary forests, even after ca. 30 years of secondary succession. Apart from the north–south gradient, the soil variables that control K_{fs} , such as organic matter, soil moisture and bulk density, also presented nested patches of average diameter 119–150 m. Land use, soil moisture and clay content explained both the average values of K_{fs} as well as its distribution along a gradient at the landscape scale. We found that the coffee plantation CAs, which presented a more intensive land use than CAn, showed lower K_{fs} despite having higher soil moisture and lower clay content.

Appendix I. Appendix

Theoretical variogram parameters adjusted to the soil variables in each plot.

Plot/variable	Transformation	Model	Range	ΔAIC	Nugget Co	C1	C1/C1 + Co
SFn							
K_{fs}	na	Nugget	0	0	3364	0	–
θ_i	Arcsine(Y/100)	Nugget	0	0	0.0054	0	–
ρ_b	(Y) ²	Nugget	0	0	0.0125	0	–
OM	$\sqrt{[Arcsine(Y/100)]}$	Nugget	0	0	0.0007	0	–
Silt _m	$\sqrt{[Arcsine(Y/100)^{-0.5}]}$	Spherical	40.5	9.05	0.0319	0.0837	0.7
Silt _f	Arcsine(Y/100)	Nugget	0	0	0.0032	0	–
Clay	Arcsine(Y/100)	Nugget	0	0	0.0043	0	–
Sand _c	$\sqrt{[Arcsine(Y/100)^{-0.5}]}$	Linear	>80	25	0.0614	0	–
Sand _m	$\sqrt{[Arcsine(Y/100)]}$	Linear	>80	19.6	0.0002	0	–
Sand _f	Arcsine(Y/100)	Nugget	0	0	0.0001	0	–
CAn							
K_{fs}	$\sqrt{Y}$	Nugget	0	0	13.9	0	–
θ_i	Arcsine(Y/100)	Nugget	0	0	0.0059	0	–
ρ_b	(Y) ^{1.6}	Nugget	0	0	0.0014	0	–
OM	Arcsine(Y/100) ^{-0.5}	Linear	>80	16.1	0.0024	0	–
Silt _m	$\sqrt{[Arcsine(Y/100)^{-0.2}]}$	Nugget	0	0	0.0073	0	–
Silt _f	Arcsine(Y/100)	Nugget	0	0	0.0037	0	–
Clay	Arcsine(Y/100)	Linear	>80	18.5	0.0019	0	–
Sand _c	$\sqrt{[Arcsine(Y/100)^{-0.3}]}$	Linear	>80	28.3	0.0032	0	–
Sand _m	$\sqrt{[Arcsine(Y/100)]}$	Linear	>80	35.6	0.0008	0	–
Sand _f	$\sqrt{[Arcsine(Y/100)^{-1}]}$	Linear	>80	36.7	0.1	0	–
SFs							
K_{fs}	Log(Y + 2)	Nugget	0	0	1.211	0	–
θ_i	Arcsine(Y/100)	Nugget	0	0	0.0073	0	–
ρ_b	na	Nugget	0	0	0.0121	0	–
OM	Arcsine(Y/100)	Nugget	0	0	0.0004	0	–
Silt _m	Arcsine(Y/100)	Spherical	70.6	22.1	0.0002	0.0008	0.8
Silt _f	Arcsine(Y/100)	Spherical	14.0	5.8	0.0006	0.0017	0.7
Clay	Arcsine(Y/100)	Exponential	33.0	31.6	0.0025	0.0087	0.8
Sand _c	$\sqrt{[Arcsine(Y/100)^{0.5}]}$	Spherical	56.3	28.8	0.001	0.0042	0.8
Sand _m	$\sqrt{[Arcsine(Y/100)^{-1}]}$	Exponential	47.9	23.2	3.405	7.717	0.7
Sand _f	$\sqrt{[Arcsine(Y/100)]}$	Spherical	41.6	27.5	0.0004	0.0015	0.8
CAs							
K_{fs}	Log(Y + 2)	Nugget	0	0	0.9773	0	–
θ_i	Arcsine(Y/100)	Nugget	0	0	0.0051	0	–
ρ_b	na	Nugget	0	0	0.0177	0	–
OM	$\sqrt{[Arcsine(Y/100)^{-0.5}]}$	Nugget	0	0	0.0192	0	–
Silt _m	Arcsine(Y/100)	Nugget	0	0	0.0011	0	–
Silt _f	Arcsine(Y/100)	Spherical	9.6	9.9	0.0008	0.0038	0.8
Clay	$\sqrt{[Arcsine(Y/100)^{0.37}]}$	Exponential	10.0	15.09	0.03	0.1103	0.8
Sand _c	$\sqrt{[Arcsine(Y/100)^{-0.5}]}$	Exponential	75.3	28.13	0.08	0.4353	0.8
Sand _m	$\sqrt{[Arcsine(Y/100)^{-1.6}]}$	Exponential	37.3	25.3	2393	11,932	0.8
Sand _f	$\sqrt{[Arcsine(Y/100)^{-0.5}]}$	Linear	>80	30.4	0.1957	0	–

SFn = secondary forest north, SFs = secondary forest south, CAn = coffee agroecosystem north, CAs = coffee agroecosystem south. Field saturated hydraulic conductivity (cm h^{-1}) = K_{fs} ; initial moisture (% vol) = θ_i , bulk density = ρ_b , organic matter (%) = OM.

References

- Alletto, L., Coquet, Y., Roger-Estrade, J., 2010. Two-dimensional spatial variation of soil physical properties in two tillage systems. *Soil Use Manag.* 26, 432–444. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1475-2743.2010.00295.x>.
- Arrington, K.E., Ventura, S.J., Norman, J.M., 2013. Predicting saturated hydraulic conductivity for estimating maximum soil infiltration rates. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 77, 748. <http://dx.doi.org/10.2136/sssaj2012.0288>.
- Ataroff, M., Rada, F., 2000. Deforestation impact on water dynamics in a Venezuelan Andean. *BioOne* 29, 440–444. <http://dx.doi.org/10.1579/0044-7447-29.7.440>.
- Bagarello, V., Castellini, M., Iovino, M., 2007. Comparison of unconfined and confined unsaturated hydraulic conductivity. *Geoderma* 137, 394–400. <http://dx.doi.org/10.1016/j.geoderma.2006.08.031>.
- Benegas, L., Ilstedt, U., Rouspard, O., Jones, J., Malmer, A., 2014. Effects of trees on infiltrability and preferential flow in two contrasting agroecosystems in Central America. *Agric. Ecosyst. Environ.* 183, 185–196. <http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2013.10.027>.

6. Acknowledgments

This work was supported by the SEP-CONACYT project no. 106788. We thank the two anonymous reviewers whose suggestions greatly improved this manuscript. We are particularly grateful to Dr. Leonor Jiménez and Dr. Gonzalo Castillo for invaluable suggestions during the development of this document. We would like to gratefully acknowledge the work of the laboratory technicians Ninfa Portilla and Sandra Rocha. Thanks to Claudia Gallardo for plant taxonomic identification and Luis Tlaxcalteco Tepo for invaluable field assistance.

- Beven, K., German, P., 1982. Macropores and water flow in soils. *Water Resour. Res.* 18, 1311–1325.
- Beven, K., Germann, P., 2013. Macropores and water flow in soils revisited. *Water Resour. Res.* 49, 3071–3092. <http://dx.doi.org/10.1002/wrcr.20156>.
- Bierkens, M.F.P., Gaast, J.W.J.V.D., 1998. Upscaling hydraulic conductivity: theory and examples from geohydrological studies. *Nutr. Cycl. Agroecosyst.* 50, 193–207.
- Booltink, H.W.G., Bouma, J., 1991. Physical and morphological characterization of bypass flow in a well-structured clay soil. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 55, 1249–1254.
- Borman, H., Breuer, L., Gräff, T., Huisman, J.A., 2007. Analysing the effects of soil properties changes associated with land use changes on the simulated water balance: a comparison of three hydrological catchment models for scenario analysis. *Ecol. Model.* 209, 29–40.
- Bosch, D.D., West, L.T., 1998. Hydraulic conductivity variability for two sandy soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 62, 90. <http://dx.doi.org/10.2136/sssaj1998.03615995006200010012x>.
- Bruijnzeel, L.A., Kappelle, M., Mulligan, M., Scatena, F.N., 2010. 72 Tropical montane cloud forests: state of knowledge and sustainability perspectives in a changing world. In: Bruijnzeel, L.A., Scatena, F.N., Hamilton, L.S. (Eds.), *Tropical Montane Cloud Forests: Science for Conservation and Management*. Cambridge University Press, pp. 691–740.
- Bubb, P., May, I., Miles, L., Sayer, J., 2004. *Cloud Forest Agenda*. UNEP-WCMC. Ed. UNEP-WCMC. Banson, Cambridge, UK.
- Burke, S., Mulligan, M., Thornes, J.B., 1999. Optimal irrigation efficiency for maximum plant productivity and minimum water loss. *Agric. Water Manag.* 40, 377–391.
- Buytaert, W., Wyseure, G., Bi, B.D., Deckers, J., 2005. The effect of land-use changes on the hydrological behaviour of Histic Andosols in south Ecuador. *Hydrol. Process.* 19, 3985–3997. <http://dx.doi.org/10.1002/hyp.5867>.
- Campos, A., Oleschko, K., Etchevers, J., Hidalgo, C., 2007. Exploring the effect of changes in land use on soil quality on the eastern slope of the Cofre de Perote Volcano (Mexico). *For. Ecol. Manag.* 248, 174–182. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2007.05.004>.
- Cannavo, P., Sansoulet, J., Harmand, J.M., Siles, P., Dreyer, E., Vaast, P., 2011. Agroforestry associating coffee and Inga densiflora results in complementarity for water uptake and decreases deep drainage in Costa Rica. *Agric. Ecosyst. Environ.* 140, 1–13. <http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2010.11.005>.
- Capers, R.S., Chazdon, R.L., Brenes, A.R., Alvarado, B.V., 2005. Successional dynamics of woody seedling communities in wet tropical secondary forests. *J. Ecol.* 93, 1071–1084. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01050.x>.
- Chatterjee, S., Hadi, A.S., Bertram, P., 2000. *Regression Analysis by Example*. 3th ed. Wiley-Interscience, USA.
- Chen, X., Zhang, Z., Chen, X., Shi, P., 2009. The impact of land use and land cover changes on soil moisture and hydraulic conductivity along the karst hillslopes of southwest China. *Environ. Earth Sci.* 59, 811–820. <http://dx.doi.org/10.1007/s12665-009-0077-6>.
- Clothier, B.E., Green, S.R., Deurer, M., 2008. Preferential flow and transport in soil: progress and prognosis. *Eur. J. Soil Sci.* 59, 2–13. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2389.2007.00991.x>.
- Corti, G., Ugolini, F.C., Agnelli, A., Certini, G., Cuniglio, R., Berna, F., Fernández, M.J., 2002. The soil skeleton, a forgotten pool of carbon and nitrogen in soil. *Eur. J. Soil Sci.* 53, 283–298.
- De Beenhouwer, M., Aerts, R., Honnay, O., 2013. A global meta-analysis of the biodiversity and ecosystem service benefits of coffee and cacao agroforestry. *Agric. Ecosyst. Environ.* 175, 1–7. <http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2013.05.003>.
- Dörner, J., Dec, D., Peng, X., Horn, R., 2010. Effect of land use change on the dynamic behaviour of structural properties of an Andisol in southern Chile under saturated and unsaturated hydraulic conditions. *Geoderma* 159, 189–197. <http://dx.doi.org/10.1016/j.geoderma.2010.07.011>.
- Dungan, J.L., Perry, J.N., Perry, J.N., Dale, M.R.T., Legendre, P., Citron-Pousty, S., Fortin, M.-J., Jakomulka, A., Miriti, M., Rosenberg, M.S., 2002. A balanced view of scale in spatial statistical analysis. *Ecography (Cop.)* 25, 626–640. <http://dx.doi.org/10.1034/j.1600-0587.2002.250510.x>.
- Eldridge, D.J., Wang, L., Ruiz-Colmenero, M., 2014. Shrub encroachment alters the spatial patterns of infiltration. *Ecolohydrology* n/a–n/a. <http://dx.doi.org/10.1002/eco.1490>.
- Elrick, D.E., Reynolds, W.D., 1992. Infiltration from constant-head well permeameters and infiltrometers. In: Topp, G.C., Reynolds, W.D., Green, R.E. (Eds.), *Advances in Measurement of Soil Physical Properties: Bringing Theory Into Practice*. Soil Science Society of America, Inc., Madison, WI, USA, pp. 1–24.
- Fortin, M.-J., Dale, M., 2005. *Spatial Analysis: A Guide for Ecologists*. first ed. Cambridge University Press, UK.
- Freschet, G.T., Aerts, R., Cornelissen, J.H.C., 2012. Multiple mechanisms for trait effects on litter decomposition: moving beyond home-field advantage with a new hypothesis. *J. Ecol.* 100, 619–630. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01943.x>.
- García, L.V., 2004. Escaping the Bofferoni iron claw in ecological studies. *Oikos* 105, 657–663. <http://dx.doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13046.x>.
- García, E., 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. fifth ed. Instituto de Geografía, Universidad Autónoma de México, México, D.F.
- Gerke, H.H., Kuchenbuch, R.O., 2007. Root effects on soil water and hydraulic properties. *Biol. Bratislava* 62, 557–561. <http://dx.doi.org/10.2478/s11756-007-0110-8>.
- Germer, S., Neill, C., Krusche, A.V., Elsenbeer, H., 2010. Influence of land-use change on near-surface hydrological processes: undisturbed forest to pasture. *J. Hydrol.* 380, 473–480. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jhydrol.2009.11.022>.
- Ghimire, C.P., Bonell, M., Bruijnzeel, L.A., Coles, N.A., Lubczynski, M.W., 2013. Reforesting severely degraded grassland in the Lesser Himalaya of Nepal: effects on soil hydraulic conductivity and overland flow production. *J. Geophys. Res. Earth Surf.* 118, 1–18. <http://dx.doi.org/10.1002/2013JF002888>.
- Gómez-Tagle, A., Gómez-Tagle, A.-F., Batlle-Sales, J., Zepeda, H., Guevara-Santamaría, M., Maldonado, S., Pintor, E., 2008. Conductividad hidráulica saturada de campo: Uso de un infiltómetro de carga constante y anillo sencillo. *Terra Latinoam.* 26, 287–297.
- Gómez-Tagle, A., Geissert, D.R., Pérez-Maqueo, O.M., Marín-Castro, B.E., Rendon-López, B., 2011. Saturated hydraulic conductivity and land use change, new insights to the payments for ecosystem services programs: a case study from a tropical montane cloud forest watershed in eastern. *Developments in Hydraulic Conductivity Research*.
- Govaerts, B., Fuentes, M., Mezzalama, M., Nicol, J.M., Deckers, J., Etchevers, J.D., Figueroa-Sandoval, B., Sayre, K.D., 2007. Infiltration, soil moisture, root rot and nematode populations after 12 years of different tillage, residue and crop rotation managements. *Soil Tillage Res.* 94, 209–219. <http://dx.doi.org/10.1016/j.still.2006.07.013>.
- Gupta, S.D., Mackenzie, M.D., Quideau, S.A., 2015. Using spatial ecology to examine above and belowground interactions on a reclaimed aspen stand in northern Alberta. *Geoderma* 259–260, 12–22.
- Gutiérrez, G.J.A., Gómez-Tagle, A., Chávez, C.G.M., Olivares, P.V.H., Marroquin, P.E., 2012. Soil water infiltration measurements using electrical impedance tomography. *Chem. Eng. J.* 191, 13–21. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cej.2010.03.023>.
- Hamilton, L.S., Juvik, J.O., Scatena, F.N., 1995. *Tropical Montane Cloud Forest*. Springer Verlag, New York.
- Hangen, E., Buczko, U., Bens, O., Brunotte, J., Hüttel, R.F., 2002. Infiltration patterns into two soils under conventional and conservation tillage: influence of the spatial distribution of plant root structures and soil animal activity. *Soil Tillage Res.* 63, 181–186.
- Hassler, S., Lark, M., Zimmermann, B., Elsenbeer, H., 2014. Which sampling design to monitor saturated hydraulic conductivity? *Eur. J. Soil Sci.* 65, 792–802. <http://dx.doi.org/10.1111/ejss.12174>.
- Hernández-Martínez, G., Manson, R.H., Hernández Contreras, A., 2009. Quantitative classification of coffee agroecosystems spanning a range of production intensities in central Veracruz, Mexico. *Agric. Ecosyst. Environ.* 134, 89–98. <http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2009.05.020>.
- Hillel, D., 2004. *Introduction to Environmental Soil Physics*. Elsevier Science, USA.
- Hu, W., Shao, M., Wang, Q., Fan, J., Horton, R., 2009. Temporal changes of soil hydraulic properties under different land uses. *Geoderma* 149, 355–366. <http://dx.doi.org/10.1016/j.geoderma.2008.12.016>.
- Istedt, U., Malmer, A., Verbeeten, E., Murdiyarso, D., 2007. The effect of afforestation on water infiltration in the tropics : A systematic review and meta-analysis. *For. Ecol. Manag.* 251, 45–51.
- ISRIC, 2002. *Procedures for Soil Analysis*. sixth ed. International Soil Reference and Information Centre and Food and Agriculture Organization of the United Nations, The Netherlands.
- IUSS Working Group, 2006. *World Reference Base for Soil Resources*, 2006th Ed. Reports on World Soil Resources No. 103, Roma.
- Jačka, L., Pavlásek, J., Pech, P., Kuráž, V., 2016. Assessment of evaluation methods using infiltration data measured in heterogeneous mountain soils. *Geoderma* 276, 74–83. <http://dx.doi.org/10.1016/j.geoderma.2016.04.023>.
- Jackson, M.L., 1982. *Análisis químico de suelos*. second ed. Omega, Barcelona.
- Kumar, S., Anderson, S.H., Udawatta, R.P., Kallenbach, R.L., 2012. Water infiltration influenced by agroforestry and grass buffers for a grazed pasture system. *Agrofor. Syst.* 84, 325–335. <http://dx.doi.org/10.1007/s10457-011-9474-4>.
- Lachniet, S.L., Parmelee, R., McCartney, D., Allen, M., 1997. Characteristics of macroporosity in a reduced tillage agroecosystem with manipulated earthworm populations: implications for infiltration and nutrient transport. *Soil Biol. Biochem.* 29, 493–498.
- Lin, B.B., Richards, P.L., 2007. Soil random roughness and depression storage on coffee farms of varying shade levels. *Agric. Water Manag.* 92, 194–204. <http://dx.doi.org/10.1016/j.agwat.2007.05.014>.
- Lin, H.S., Melnnes, K., Wilding, L., Hallmark, C., 1999. Effects of soil morphology on hydraulic properties quantification of soil morphology. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 63, 948–954.
- Litaor, M.L., Seastedt, T.R., Walker, D.A., 2002. Spatial analysis of selected soil attributes across an alpine topographic/snow gradient. *Landsc. Ecol.* 73963, 1–15.
- Mallants, D., Mohanty, B.P., Vervoort, A., Feyen, J., 1997. Spatial analysis of saturated hydraulic conductivity in a soil with macropores. *Soil Technol.* 10, 115–131.
- Marín-Castro, B.E., 2010. *Variación espacial de la conductividad hidráulica saturada en suelos de origen volcánico bajo tres usos de suelo en el centro de Veracruz, México*. Instituto de Ecología, A.C.
- Mc Kenzie, N., Coughlan, K., Cresswell, H., 2002. *Soil Physical Measurement and Interpretation for Land Evaluation*. first ed. CSIRO publishing, Australia.
- McDonnell, J.J., McGuire, K., Aggarwal, P., Beven, K.J., Biondi, D., Destouni, G., Dunn, S., James, A., Kirchner, J., Kraft, P., Lyon, S., Maloszewski, P., Newman, B., Pfister, L., Rinaldo, A., Rodhe, A., Sayama, T., Seibert, J., Solomon, K., Soulsby, C., Stewart, M., Tetzlaff, D., Tobin, C., Troch, P., Weiler, M., Western, A., Wörman, a., Wrede, S., 2010. How old is streamwater? Open questions in catchment transit time conceptualization, modelling and analysis. *Hydrol. Process.* 24, 1745–1754. <http://dx.doi.org/10.1002/hyp.7796>.
- Miller, R., Donahue, R., 1990. *Soils: An Introduction to Soils and Plant Growth*. sixth ed. Prentice-Hall Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.
- Muñoz-Villars, L.E., 2008. Efecto del cambio en el uso de suelo sobre la dinámica hidrológica y calidad de agua en el Trópico Húmedo del Centro de Veracruz, México. *Universidad Autónoma Metropolitana*.
- Muñoz-Villars, L.E., Holwerda, F., Gómez-Cárdenas, M., Equihua, M., Asbjornsen, H., Bruijnzeel, L.A., Marín-Castro, B.E., Tobón, C., 2012. Water balances of old-growth and regenerating montane cloud forests in central Veracruz, Mexico. *J. Hydrol.* 462–463, 53–66. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jhydrol.2011.01.062>.
- Nanzoy, M., 2002. Unique properties of volcanic ash soils. *Glob. J. Environ. Res.* 6, 99–112.
- Negrete-Yankelevich, S., Fox, G.A., 2015. Spatial variation and linear modeling of ecological data. In: Fox, G.A., Negrete-Yankelevich, S., Sosa, J.V. (Eds.), *Ecological Statistics Contemporary Theory and Application*. University Press, Oxford, p. 416.
- Negrete-Yankelevich, S., Fragos, C., Newton, A., Russell, G., Heal, O.W., 2006. Spatial patchiness of litter, nutrients and macroinvertebrates during secondary succession

- in a Tropical Montane Cloud Forest in Mexico. *Plant Soil* 286, 123–139. <http://dx.doi.org/10.1007/s11104-006-9031-5>.
- Negrete-Yankelevich, S., Fragoso, C., Newton, A.C., Heal, O.W., 2007. Successional changes in soil, litter and macroinvertebrate parameters following selective logging in a Mexican Cloud Forest. *Appl. Soil Ecol.* 35, 340–355. <http://dx.doi.org/10.1016/j.apsoil.2006.07.006>.
- Oliver, M.A., Webster, R., 2014. A tutorial guide to geostatistics: computing and modelling variograms and kriging. *Catena* 113, 56–69. <http://dx.doi.org/10.1016/j.catena.2013.09.006>.
- Oxer, J., Blemings, H., 2009. *Practical Arduino: Cool Projects for Open Source Hardware*. Apress Media LLC, USA.
- Pachepsky, Y.A., Rawls, W.J., Lin, H.S., 2006. Hydropedology and pedotransfer functions. *Geoderma* 131, 308–316. <http://dx.doi.org/10.1016/j.geoderma.2005.03.012>.
- Peng, S.L., Wu, J., You, W.H., 2012. Recovery of saturated hydraulic conductivity along a forest successional series from abandoned land to mature, evergreen broad-leaved forest in eastern China. *Soil Res.* 50, 257–266. <http://dx.doi.org/10.1071/SR11149>.
- Penne, C., Ahrends, B., Deurer, M., Böttcher, J., 2010. The impact of the canopy structure on the spatial variability in forest floor carbon stocks. *Geoderma* 158, 282–297. <http://dx.doi.org/10.1016/j.geoderma.2010.05.007>.
- Perfecto, I., Vandermeer, J., Mas, A., Soto-Pinto, L., 2005. Biodiversity, yield and shade coffee certification. *Ecol. Econ.* 54, 435–446.
- Phil-Eze, P.O., 2010. Variability of soil properties related to vegetation cover in a tropical rainforest landscape. *J. Geogr. Reg. Plan.* 3, 177–184.
- Ponette-González, A.G., Weathers, K.C., Curran, L.M., 2010. Water inputs across a tropical montane landscape in Veracruz, Mexico: synergistic effects of land cover, rain and fog seasonality, and interannual precipitation variability. *Glob. Chang. Biol.* 16, 946–963. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01985.x>.
- Popma, J., Bongers, F., 1988. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. *Oecologia* 75, 625–632. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00776429>.
- Ray, D.K., 2013. Tropical Montane Cloud Forests. *Climate Vulnerability: Understanding and Addressing Threats to Essential Resources*, pp. 79–85. <http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-384703-4.00519-0>.
- Reatto, A., Bruand, A., Silva, E.M., Martins, E.S., Brossard, M., 2007. Hydraulic properties of the diagnostic horizon of Latosols of a regional toposequence across the Brazilian Central Plateau. *Geoderma* 139, 51–59. <http://dx.doi.org/10.1016/j.geoderma.2007.01.003>.
- Reynolds, W.D., Zebchuk, W.D., 1996. Hydraulic conductivity in a clay soil: two measurement techniques and spatial characterization. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 60, 1679–1685.
- Rezaei, M., Seuntjens, P., Shahidi, R., Joris, I., Boëne, W., Al-barri, B., Cornelis, W., 2016. The relevance of in-situ and laboratory characterization of sandy soil hydraulic properties for soil water simulations. *J. Hydrol.* 534, 251–265. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jhydrol.2015.12.062>.
- Richards, S.A., 2015. Likelihood and model selection. In: Fox, G.A., Negrete-Yankelevich, S., Sosa, J.V. (Eds.), *Ecological Statistics Contemporary Theory and Application*. University Press, Oxford, p. 416.
- Robinson, D.A., Hockley, N., Cooper, D.M., Emmett, B.A., Keith, A.M., Lebron, I., Reynolds, B., Tipping, E., Tye, A.M., Watts, C.W., Whalley, W.R., Black, H.I.J., Warren, G.P., Robinson, J.S., 2013. Natural capital and ecosystem services, developing an appropriate soils framework as a basis for valuation. *Soil Biol. Biochem.* 57, 1023–1033.
- Sauer, T.J., Logsdon, S.D., 2002. Hydraulic and physical properties of stony soils in a small watershed. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 66, 1947–1956. <http://dx.doi.org/10.2136/sssaj2002.1947>.
- Shoji, S., Nanzyo, M., Dahlgren, R., 1993. Volcanic ash soils. *Genesis. Properties and Utilization*, 1st ed. Elsevier, Amsterdam [http://dx.doi.org/10.1016/S0166-2481\(08\)70263-0](http://dx.doi.org/10.1016/S0166-2481(08)70263-0).
- Sobieraj, J.A., Elsenbeer, H., Cameron, G., 2004. Scale dependency in spatial patterns of saturated hydraulic conductivity. *Catena* 55, 49–77. [http://dx.doi.org/10.1016/S0341-8162\(03\)00090-0](http://dx.doi.org/10.1016/S0341-8162(03)00090-0).
- Staff, S.S.D., 1993. *Soil Survey Manual*, Soil Conse. Ed. Department of Agriculture Handbook 18, U.S..
- Tejedor, M., Neris, J., Jiménez, C., 2012. Soil properties controlling infiltration in volcanic soils (Tenerife, Spain). *Soil Sci. Soc. Am. J.* 77, 202. <http://dx.doi.org/10.2136/sssaj2012.0132>.
- Titus, J.H., del Moral, R., 1998. Seedling establishment in different microsites on Mount St. Helens, Washington, USA. *Plant Ecol.* 134, 13–26.
- Topp, G.C., Reynolds, W.D., 1992. *Advances in Measurement of Soil Physical Properties: Bringing Theory Into Practice*, SSSA Spec. Ed. Soil Science Society of America, Inc., Wisconsin, USA.
- Twarakavi, N.K.C., Šimunek, J., Schaap, M.G., 2010. Can texture-based classification optimally classify soils with respect to soil hydraulics? *Water Resour. Res.* 46. <http://dx.doi.org/10.1029/2009WR007939>.
- USDA-NRCS, 2004. Saturated hydraulic conductivity: water movement concepts and class history [WWW Document]. *Soil Surv. Tech. Note No. 6*. URL <http://soils.usda.gov/technical/handbook/> (accessed 7.9.15).
- Webster, R., 2008. Soil science and geostatistics. In: Krasilnikov, P.V., Carré, F., Montanarella, L. (Eds.), *Soil Geography and Geostatistics Concepts and Applications*. Luxenburg European Commission, p. 203.
- Wilcke, W., Boy, J., Goller, R., Fleischbein, K., Valarezo, C., Zech, W., 2010. Effect of topography on soil fertility and water flow in an Ecuadorian lower montane forest. *Tropical Montane Cloud Forests: Science for Conservation and Management*. Cambridge University Press, pp. 402–409.
- Williams-Linera, G., 2007. El bosque de niebla del centro de Veracruz: ecología, historia y destino en tiempos de fragmentación y cambio climático, Instituto. Ed. (Xalapa, Veracruz).
- Winter, F., Disse, M., 2010. Saturated hydraulic conductivity from field measurements compared to pedotransfer functions in a heterogeneous arable landscape. *J. Earth Sci.* 21, 923–930. <http://dx.doi.org/10.1007/s12583-010-0145-6>.
- Wösten, J.H.M., Pachepsky, Y.A., Rawls, W.J., 2001. Pedotransfer functions: bridging the gap between available basic soil data and missing soil hydraulic characteristics. *J. Hydrol.* 251, 123–150.
- Wu, L., Pan, L., Mitchell, J., Sanden, B., 1999. Measuring saturated hydraulic conductivity using a generalized solution for single-ring infiltrometers. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 63, 788. <http://dx.doi.org/10.2136/sssaj1999.634788x>.
- Xu, X., Lewis, C., Liu, W., Albertson, J.D., Kiely, G., 2012. Analysis of single-ring infiltrometer data for soil hydraulic properties estimation: comparison of BEST and Wu methods. *Agric. Water Manag.* 107, 34–41. <http://dx.doi.org/10.1016/j.agwat.2012.01.004>.
- Zimmermann, B., Elsenbeer, H., 2008. Spatial and temporal variability of soil saturated hydraulic conductivity in gradients of disturbance. *J. Hydrol.* 361, 78–95. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jhydrol.2008.07.027>.
- Zimmermann, B., Elsenbeer, H., De Moraes, J.M., 2006. The influence of land-use changes on soil hydraulic properties: implications for runoff generation. *For. Ecol. Manag.* 222, 29–38. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2005.10.070>.
- Zimmermann, B., Papritz, A., Elsenbeer, H., 2010. Asymmetric response to disturbance and recovery: changes of soil permeability under forest–pasture–forest transitions. *Geoderma* 159, 209–215. <http://dx.doi.org/10.1016/j.geoderma.2010.07.013>.
- Zimmermann, B., Zimmermann, A., Scheckenbach, H.L., Schmid, T., Hall, J.S., Van Breugel, M., 2013. Changes in rainfall interception along a secondary forest succession gradient in lowland Panama. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 17, 4659–4670. <http://dx.doi.org/10.5194/hess-17-4659-2013>.

CAPITULO III

El espesor del mantillo, pero no la biomasa de raíces, explican el promedio y la estructura espacial de la conductividad hidráulica en el suelo en bosques secundarios y agroecosistemas cafetaleros en Veracruz, México

(Litter thickness, but not root biomass, explains mean and spatial structure of hydraulic conductivity in soil of secondary cloud forests and coffee agroecosystem plots in Veracruz, Mexico)

Artículo en preparación para ser enviado a Science of the Total Environment

El espesor del mantillo, pero no la biomasa de raíces, explican el promedio y la estructura espacial de la conductividad hidráulica del suelo en bosques secundarios y agroecosistemas cafetaleros en Veracruz, México

B. E. Marín-Castro^a, S. Negrete-Yankelevich^b, D. Geissert^b

^a Posgrado en Ciencias, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz, México.

^b Red de Ecología Funcional, Instituto de Ecología, A. C., Xalapa, Veracruz, México.

Resumen

A pesar de que se considera que los bosques secundarios (SF) y los cafetales (CA) son una buena alternativa para conservar la alta capacidad de infiltrar agua de los suelos donde existieron bosques mesófilos de montaña (BMM), no está claro qué características de la vegetación modulan la conductividad hidráulica saturada de campo del suelo (K_{fs}) y si estas persisten en los sistemas derivados. Aquí exploramos cómo los cambios en la vegetación entre SF y CA repercuten en el promedio y la variación espacial del espesor de mantillo y la biomasa de raíces. Y si estas diferencias pueden explicar la K_{fs} y su distribución en el espacio. Encontramos que el mayor espesor del mantillo, la biomasa total y las raíces gruesas están

en el SF del norte. El mantillo está estructurado espacialmente en parches de *ca.*12 m en escala de parcela en el SF y CA del área sur. Como la K_{fs} , el espesor del mantillo y las biomásas de raíces gruesas (>2 mm), medianas (1 - 2 mm) y finas (< 1 mm) tienen una distribución espacial en un gradiente norte-sur en escala de paisaje. Nuestro modelo lineal, señala que el área geográfica, uso de suelo y espesor del mantillo, explican la K_{fs} y su distribución espacial en gradiente. Incluso al incluir la humedad inicial y el porcentaje de arcillas (encontradas como explicativas de la K_{fs} en un estudio anterior), no fue posible eliminar del modelo área y uso del suelo, dado su alto poder explicativo. Sin embargo, la humedad antecedente fue redundante al incluir el mantillo que tiene mayor poder explicativo. Nuestra modelación sugiere que prevalecen diferencias no estudiadas entre los usos y las áreas geográficas (posiblemente relacionadas con la edafogénesis, historia de uso y prácticas de manejo) que determinan a la K_{fs} .

Palabras clave: Variografía, Influencia específica local, Uso de suelo, Conductividad hidráulica saturada de campo, Bosque mesófilo de montaña.

1. Introducción

En los bosques mesófilos de montaña (BMM), la precipitación puede llegar a ser entre 500 y 10,000 mm anuales de agua (dependiendo de la región geográfica) (Hamilton et al., 1995), de la cual, la neblina interceptada suele ser del 5 al 20% (Bruijnzeel y Proctor, 1995; Bruijnzeel, 2001). Con altas tasas de infiltración y conductividad hidráulica (Ej. Marín-Castro, 2010 - 777.3 mm h^{-1}) en suelos de origen volcánico, los BMM conducen el agua hacia la rizosfera para finalmente recargar a los mantos freáticos (Muñoz-Villers et al., 2015). A pesar de que se sabe que los suelos de los BMM tienen una alta capacidad de almacenar agua, no está enteramente claro qué características de la vegetación modulan la entrada y el movimiento de agua en el suelo (Bruijnzeel, 2004; Roman et al., 2010). La rápida y alta velocidad con la que el agua entra y se distribuye dentro de las primeras capas ha sido atribuida principalmente a sus propiedades físico-químicas (Facelli and Pickett, 1991) como las texturas arcillo-limosas, densidades aparentes bajas ($< 0.9 \text{ gr cm}^{-3}$) y un alto contenido de materia orgánica (4 al 15%) (Borman et al., 2007; Hillel, 2004; Hu et al., 2009; Sauer and Logsdon, 2002). Diversos trabajos empíricos han resaltado que la vegetación es igualmente importante (Buytaert et al., 2005; Dörner et al., 2010; Zimmermann et al., 2006). Por ejemplo, la infiltración y conductividad del agua en el suelo podrían relacionarse con el espesor del mantillo, una mezcla de hojas, raíces y material muy fino producto de la descomposición, que protege al suelo de la radiación solar evitando la pérdida de humedad, la erosión laminar y la escorrentía superficial (Van der Putten et al., 2013; Gerke and Kuchenbuch, 2007; Wu et al., 2016). Además, en los BMM el alto contenido de humedad atmosférica permite que el mantillo pueda tener activos y humectados los poros de las subsecuentes capas del suelo, de tal manera que, en eventos de precipitación y condensación

de la neblina, la infiltración del agua por dichos poros es rápida y profunda (Cusack et al., 2009; Facelli and Pickett, 1991; Ilek et al., 2017; Walsh and Voigt, P.J., 1977).

Una vez atravesada la capa del mantillo, el flujo de agua por precipitación es absorbida por capilaridad, a través de los poros de la matriz del suelo, o bien por flujo preferencial, dado por la macroporosidad de los canales formados por las raíces y la fauna edáfica (Alaoui and Goetz, 2008; Meek et al., 1992). Se ha reportado que en algunos casos el flujo de agua puede ser del 74 al 100% por los canales de las raíces gruesas (Alaoui and Helbling, 2006). Las raíces también modifican las propiedades físico-químicas del suelo formando complejos órgano-minerales a través de exudados que facilitan la respiración del suelo y la descompactación (Pierret et al., 2007) e incluso, la estructura de las raíces ejerce presión en los poros propiciando la estabilidad de las laderas (Ghestem et al., 2011; Stokes et al., 2009). A pesar de la importancia que se sabe tienen los horizontes orgánicos en el balance hídrico de estos bosques, todavía se conoce poco sobre cómo y en qué magnitud las transformaciones de los bosques debidas al disturbio humano afectan las propiedades hidráulicas de sus suelos.

Se ha documentado que la severa fragmentación y transformación de los BMM en las últimas décadas ha propiciado una gran variación en su capacidad de captura y almacenamiento de agua (Marín-Castro et al., 2016; Muñoz-Villers et al., 2012; Zimmermann and Elsenbeer, 2008; Ataroff and Rada, 2000). En México y en el mundo, grandes hectáreas de bosque han sido transformadas principalmente a pastizales, plantaciones silvícolas, monocultivos de caña, cafetales con diversos manejos de sombra y bosques secundarios en diferentes etapas sucesionales de regeneración del bosque original (Toledo-Aceves et al., 2011; Aide et al., 2010; Bubb et al., 2004; Williams-Linera et al., 2002). De todos los sistemas derivados, los bosques secundarios con al menos 20 años de regeneración natural, han sido reconocidos

como los de mayor semejanza con los bosques originarios en lo que respecta a la estructura y diversidad de la estructura arbóreo – arbustiva y en su capacidad para captar y almacenar agua (Muñoz-Villers et al., 2015), aunque en distintas regiones el tiempo de recuperación de las propiedades hidrofísicas en los bosques secundarios puede ser mayor o menor (Zimmermann et al., 2010). Los esfuerzos de conservación hacia el recurso hídrico han considerado además como importantes a otros agroecosistemas como a los cafetales tradicionales (Ponette-González et al., 2010), debido a que conservan diversas especies de árboles nativos como sombra del cultivo, además de considerar la capacidad que tiene su cubierta vegetal en interceptar la precipitación y evitar la transpiración (Holwerda et al., 2013). A pesar de las semejanzas en estructura arbóreo-arbustiva de los cafetales de sombra con los bosques secundarios y de estos últimos con los BMM, aún se desconocen si la acumulación de mantillo y estructura radicular divergen entre ecosistemas transformados y si estas características se relacionan con su capacidad de captar y conducir agua. La estructura de los cafetales puede ser muy variable, influida principalmente por el tipo de manejo que tengan (Moguel and Toledo, 1999). Con frecuencia en los agroecosistemas de café de sombra el estrato arbustivo está dominado por una sola especie (*Coffea* sp.), hecho que podría disminuir el aporte de materia orgánica y la formación de mantillo (Kumar, 2007), en comparación con el bosque secundario que suele ser más heterogéneo (Negrete-Yankelevich et al., 2006). Se ha documentado también que los cafetales, como resultado de la dominancia de los cafetos, tienen una mayor abundancia de raíces medianas a finas ($< 1 - 2$ mm) concentradas en los primeros 30 cm (Defrenet et al., 2016; FAO, 2017), contrario a los bosques donde la rizosfera suele estar dominada por raíces gruesas de árboles maduros (Soethe et al., 2006) y una abundancia mayor de raíces medianas provenientes de los arbustos.

En un estudio anterior (Marín-Castro et al., 2016) encontramos que, en el centro de Veracruz, México, la capacidad del suelo de conducir agua (K_{fs}) es más alta en bosques secundarios (SF) que en cafetales (CA). A pesar de que encontramos que esta diferencia en K_{fs} puede ser explicada en parte por diferencias en la humedad antecedente y el contenido de arcillas, estas variables no son suficientes para dar cuenta de toda la diferencia entre ecosistemas. Dado que los SF y CA difieren en estructura y composición de la vegetación, en este estudio pusimos a prueba las siguientes hipótesis: 1) los SF tendrán un mayor espesor de mantillo y una mayor biomasa de raíces gruesas y medianas que los CA, en cambio los CA tendrán una mayor biomasa de raíces finas debido a que el principal aporte será de los arbustos de café; 2) si las raíces gruesas y medianas influyen en la formación de canales de flujo preferencial, y el mantillo en la conservación de humedad del suelo, ambas, el espesor de mantillo y la biomasa de raíces gruesas y medianas podrán explicar la variación promedio de la conductividad hidráulica en estos ecosistemas.

Por otro lado se cree que la entrada de agua al suelo por influencia de la cubierta vegetal (mantillo y rizosfera) o cambios edafogenéticos, puede estar estructuradas en distintas escalas espaciales (Litaor et al., 2002). Por ejemplo, la influencia de especies específicas en la calidad del mantillo y estructura de raíces pudiera estar generando patrones parchados en escalas de decenas de metros (fenómeno denominado home-field effect; (Freschet et al., 2012; Negrete-Yankelevich et al., 2007; Tito and Del Moral 1998; Corti et al., 2002). Mientras que en escalas de paisaje (centenas de metros) el mosaico de usos de suelo, los cambios en el tipo de suelo y la topografía pudieran generar parches y gradientes de mucho mayor tamaño. En nuestro estudio anterior, encontramos que la K_{fs} tiene una distribución espacial en gradiente

en la escala de paisaje y aleatoria al interior de las parcelas, por lo que aquí también proponemos que 3) la estructuración espacial del espesor del mantillo y las biomásas de raíces será, en concordancia, en escala de paisaje y estas variables explicarán estadísticamente la variación espacial de la K_f .

2. Material y Métodos

2.1. Área de estudio

El sitio de estudio se localiza en la parte baja de la subcuenca del río Los Gavilanes, entre los 19° 28' 36''N, 97° 00' 24''O y los 19° 27' 27''N 96° 58' 58''O en Veracruz, México. La altitud es de 1200 – 1400 msnm, el clima es de tipo C(fm) templado húmedo (García, 2004), con temperatura media anual de 19°C, la precipitación promedio anual es de 1385 mm y la evapotranspiración anual de 1120 mm (Muñoz-Villers et al., 2016). El clima se divide en una estación seca (noviembre - abril) y una estación de lluvias (mayo - octubre) (Muñoz-Villers et al., 2012). Es así que, en la parte baja de la subcuenca se delimitaron dos áreas de muestreo, denotadas como la norte y la sur, las cuales están divididas por el río Los Gavilanes, que corresponden a lomeríos escarpados (> 35° de pendiente). La connotación de norte y sur no corresponde a la exposición de las parcelas. La clasificación de las unidades edáficas se hizo de acuerdo a IUSS WRB (2007), en el área norte el suelo corresponde a Vetic Acrisol (Humic, Clayic). La secuencia de horizontes es de tipo Ap, Bt, BtC, C1, C2, de textura arcillosa. La profundidad del solum es de 70 cm y la del horizonte orgánico, de 29 cm. En el área sur el suelo se clasificó como Haplic Acrisol (Humic), la secuencia de los horizontes es

de tipo A1, BtC, C1, CR, de textura arcillo-limosa. La profundidad del solum es de 52 cm y la del horizonte orgánico de 10 cm. Ambos tipos de suelo contienen remanentes de ceniza volcánica que conservan algunas propiedades ándicas, mientras que en horizontes profundos hay iluviación de arcilla. En cada área, las parcelas seleccionadas corresponden a SF (SFn y SFs respectivamente) y otra de CA (CAn y CAs), en estas parcelas, la densidad aparente (ρ_b) es baja ($\leq 0.9 \text{ g/cm}^3$, Shoji et al., 1993), la humedad antecedente del suelo (θ_i) en temporada de lluvias se ha llegado a registrar por arriba del 40% v/v, el contenido de materia orgánica en los bosques secundarios tiene un intervalo 8 al 11% y en los cafetales de 7 al 16% (Marín-Castro et al., 2016).

2.2. Descripción de la vegetación

Los SF considerados en este estudio son fragmentos de BMM, de dimensiones de 2~3 ha, cuya historia de uso de suelo varía. En el caso del SFn proviene de un pastizal abandonado hace 30 años, cuya rápida regeneración ha sido impulsada por sus propietarios mediante la incorporación de plantas de especies representativas de los TMCF. El SFs fue una plantación de café de sombra con 30 años de abandono que ha presentado una regeneración natural influida por los bosques circundantes. En los SF el estrato arbóreo alcanza una altura aproximada de 8 - 30 m y se encuentra representada por los géneros *Quercus*, *Liquidambar*, *Macadamia*, *Trema*, *Inga*, *Heliocarpus*, *Clethra*, *Alchornea*, *Saurauia* y *Brunellia*, el estrato arbustivo tiene una altura de 0.6 – 4.4 m y se encuentra representada por los géneros *Myrsine*, *Hoffmannia*, *Chiococca* y una especie de *Cyatheaceae*, el estrato herbáceo puede alcanzar una altura de 0.2 – 1.0 m y está representado por la familia *Poaceae* y los géneros de *Selaginella*, *Chamaedorea* y *Dichanthelium* (Castillo-Campos, 2012, datos no publicados).

La historia del uso de suelo y el tipo de manejo de los dos CA estudiados difiere. El cafetal del área norte (CAn), proviene de un pastizal y desde hace 30 años tiene un manejo de café de sombra orgánico, por lo que no aplican herbicidas y el control de las hierbas es con chapeo manual. El cafetal del área sur (CAs), proviene de un bosque natural y tiene más de 80 años de uso intensivo y empleo de fertilizantes con altos contenidos de fósforo (comentarios del propietario). La estructura vegetal de ambos CA está conformada principalmente de dos estratos, el arbóreo y el arbustivo. La altura del estrato arbóreo oscila entre los 10 y los 20 m y está representado por los géneros de *Inga*, *Liquidambar*, *Cecropia*, *Alchornea*, *Heliocarpus* que producen una sombra del 60%. En el estrato arbustivo se encuentran dominado por la planta de café *Coffea arabica* cuya altura varía de 0.5 – 3 m, la densidad de los cafetos por hectárea es de 220 ($\pm$ 24) plantas (Williams-Linera and López-Gómez, 2008). En el estrato arbustivo también se encuentran helechos del género *Pteridium* y algunas especies del género *Perrottetia* (Castillo-Campos, 2012, datos no publicados).

2.3. Diseño de muestreo

Para la selección de las parcelas se emplearon tres criterios: 1ro. que las parcelas se situarán en la misma geoforma (lomeríos bajos) con pendientes $>$ a 35°; 2do que estuvieran en el mismo gradiente altitudinal (1200 – 1300 msnm) y por último que el uso de suelo fuera de bosque secundario y cafetal de sombra. En cada una de las parcelas se trazaron dos transectos cruzados de 120 m cada uno. El ángulo de apertura de la X fue de 40° y sólo para SF2 fue de 70°, el cual se determinó considerando la longitud de la ladera y que mantuviera un margen de 5 m de separación con otros usos de suelo. A partir del centro de la equis, se marcaron en cada brazo las distancias de 0, 0.5, 1, 2, 3, 5, 7, 10, 13, 16, 25, 37, 49 y 60 m, lo que generó

un total de 53 puntos de muestreo por parcela. Este diseño generó pares de observaciones separadas por una gradación de distancias, que a través de un análisis variográfico, permite conocer la distribución espacial de las variables de interés (Negrete-Yankelevich y Fox, 2015).

2.4. Medición de conductividad hidráulica saturada de campo

Durante los meses de febrero a junio de 2012 se realizaron los ensayos de infiltración *in situ*, con un infiltrómetro de anillo sencillo (modificado de Gómez-Tagle et al., 2008). Dado que el desarrollo del mantillo a lo largo de los transectos es heterogéneo, los ensayos de infiltración se realizaron directamente sobre el suelo mineral en los primeros cinco centímetros de profundidad. La toma de datos se realizó de manera automatizada empleando un datalogger con sensores de presión diferencial, programado con software y hardware libre de la plataforma Arduino (Banzi et al, 2010). El cálculo de la K_{fs} se realizó a partir de los valores de flujo de la fase estable de la curva de infiltración acumulada, de acuerdo al método de Wu2 (Wu et al., 1999) y empleando un valor de 0.12 cm^{-1} para el parámetro de alfa sugerido por Elrick and Reynolds (1992) para suelos estructurados con arcilla y limos. Los valores de K_{fs} se expresaron en mm hr^{-1} (también ver Xu et al., 2012) para mayor detalle de los ensayos de infiltración ver Marín-Castro et al., (2016).

2.5. Medición del mantillo y la biomasa de raíces

La medición del mantillo y la toma de muestras de suelo para la colecta de raíces se realizó de manera simultánea a los ensayos de infiltración. El espesor del mantillo se midió dentro de un cuadrante de 0.5 m^2 , con una regla graduada, considerando la longitud desde el

comienzo de la hojarasca entera hasta detectar del suelo mineral con una prueba de textura al tacto (Siebe et al., 1996). En este estudio utilizamos el espesor como indicador del desarrollo del mantillo, aunque suele ser una medida menos precisa que la biomasa, es mucho más fácil de medir en condiciones difíciles de campo (Vorobeichik, 1997, 1995). Para determinar la biomasa de raíces se extrajo el volumen total de suelo contenido dentro del anillo del infiltrómetro (1094 cm^3) de acuerdo al método de Schuurman y Goedewaagen (1971).

Las muestras de suelo fueron almacenadas en bolsas de polietileno y congeladas a -20°C para evitar la degradación de las raíces hasta el momento de su separación del suelo. La separación de raíces inició con la descongelación de las muestras a temperatura ambiente, posteriormente se realizó un lavado sumergiendo la muestra en agua para separar las partículas del suelo de las raíces. La muestra pasó por tres tamices de 2.4, 1.2 y 0.6 mm de apertura de malla, en cada uno de los tamices se colectaron las raíces medianas y gruesas manualmente con pinzas. Para la extracción de las raíces finas la muestra de suelo del paso anterior se secó a una temperatura de 60° por tres horas, después se extendió sobre una charola y se colocó una placa de polietileno a un centímetro por arriba de la muestra. Las raíces finas se fijaron en la placa de polietileno por atracción electrostática y fueron colectadas. Empleando un vernier, las raíces se clasificaron de acuerdo a su diámetro en tres categorías: gruesas $> 2 \text{ mm}$, medianas de 1 a 2 mm y las finas y muy finas $< 1 \text{ mm}$. Una vez separadas las raíces, se pesaron en una balanza analítica marca OHAUSS con un error de $\pm 0.0001 \text{ g}$.

2.6. Modelación de las estructuras espaciales

Para conocer las estructuras espaciales presentes en las variables explicatorias (Mantillo y biomasa de raíces) y compararlas con las de K_{fs} , se construyeron variogramas experimentales (gráficos de semivarianza en función de la distancia) con cada variable. Los variogramas se construyeron y modelaron en dos escalas, al interior de la parcela (0.5 a 80 m) y en escala de paisaje, que considera $\frac{3}{4}$ partes de la distancia máxima de separación entre todos los puntos del estudio (0.5 a 1000 m). Los variogramas experimentales fueron modelados con variogramas teóricos lineales, esféricos, exponenciales y gaussianos, cuyo poder explicativo se comparó con el modelo nulo (nugget) (Fortin and Dale 2005; Negrete-Yankelevich and Fox, 2015). Para la selección del modelo teórico, se utilizó como criterio el cambio del índice Akaike (ΔAIC) entre los modelos ajustados y el modelo nugget. Cuando los modelos ajustados no presentaron una disminución mayor a cinco unidades respecto al nulo, se eligió el modelo nulo (Richards, 2015). Para evitar considerar modelos teóricos en los cuales el patrón espacial representara una porción muy pequeña de la variación total, sólo se consideraron relevantes los variogramas cuya C_I (autocorrelación modelada) fue mayor al 30% de la semivarianza total ($C_1 + C_0$). Para cumplir con el supuesto de normalidad de la variografía, las variables fueron transformadas (Cuadro 2). El intervalo estimado para los variogramas que alcanzan asíntota (o la distancia a la que se alcanza el 90% de la asíntota, si el modelo es asíntótico) se interpreta como el diámetro promedio de los parches en los que está estructurada la variable en la escala estudiada. Cuando se identificaron gradientes (trends) que representan la variación gradual en el espacio (Oliver and Webster, 2014), estos fueron primero modelados con un modelo lineal utilizando las coordenadas norte-sur y este-oeste como variables explicatorias y, posteriormente, los residuales fueron modelados con variogramas teóricos para modelar los patrones de parches al interior de ese gradiente (Negrete-Yankelevich and Fox, 2015).

2.7. Modelación lineal

Para determinar si el espesor del mantillo y las biomásas de raíces diferían entre usos de suelo y área, se utilizó un modelo lineal seguido de contrastes de tratamiento (entre parcelas) con penalización del alpha, a través del método de Bonferroni, para compensar el incremento del error tipo I cuando se hacen comparaciones múltiples. También se realizó un modelo lineal para conocer el poder explicativo sobre la K_{fs} del espesor del mantillo, la biomasa de raíces de tres categorías de diámetro, el tipo de uso de suelo (SF y CA) y la ubicación del área geográfica de las parcelas (Norte o Sur). Primero se ajustó un modelo general con todas las variables explicativas y después realizamos una simplificación del modelo eliminando las variables no significativas ($p < 0.05$) para el modelo de la variable explicada K_{fs} (Chatterjee et al., 2000). En cada una de las etapas de simplificación del modelo se realizó un análisis de varianza (ANOVA) para comparar el poder explicativo de los modelos anidados (con y sin cada una de las variables). Se utilizó el índice de akaike (ΔAIC) para estimar la parsimonia de los modelos que explicaron la relación de las variables con la K_{fs} . Con el fin de determinar si (1) el modelo simplificado cumple con el supuesto de independencia espacial de los errores y (2) las variables independientes pudieran explicar los patrones espaciales en la K_{fs} , se construyeron variogramas con los residuales de los distintos modelos. Primero se hizo con el modelo simplificado, y después con aquellos modelos que incluían y excluían las variables que quedaron dentro del modelo simplificado. Si los residuales no presentaban patrones espaciales cuando el modelo incluye a la variable, pero sí los presentan al excluirla, se consideró que las variables incluidas en el modelo explican tanto el promedio como las estructuras espaciales (Negrete-Yankelevich and Fox, 2015). Por último, para determinar si

las variables físicas y bióticas que conocemos como explicatorias de la K_{fs} son capaces de hacer redundantes a los factores uso y área, se incorporaron a nuestro modelo simplificado las variables físicas (arcilla y humedad inicial, encontradas como explicatorias de la K_{fs} en un trabajo anterior Marín-Castro, et al., 2016), y se comparó con un análisis de varianza parcial con modelos similares, que excluía los factores área y/o uso. Para identificar si las variables físicas y bióticas al co-variar resultan redundantes en su poder explicatorio de la K_{fs} , se realizó una simplificación final del modelo que incluía área, uso y las variables físicas y bióticas, con el mismo procedimiento explicado anteriormente. Todos los análisis fueron realizados en lenguaje y ambiente de R, v. 2.15.3 (<https://www.r-project.org>). Se utilizó el paquete GeoR para la construcción de los variogramas.

3. Resultados

El tipo de mantillo en las cuatro parcelas estudiadas corresponde al tipo Mull (Siebe et al., 1996) dado que presenta una rápida descomposición de la hojarasca, siendo el espesor delgado y el límite con el horizonte subyacente difuso. En los bosques, el espesor del mantillo osciló entre 0 y 14 cm y en los cafetales entre 0 y 13 cm. La biomasa total de raíces en los bosques osciló entre 0.002 y 0.02 gr cm⁻³ y en cafetales entre 0.0015 y 0.024 gr cm⁻³. Para los modelos de mantillo, la biomasa total de raíces y la biomasa de raíces gruesas, el factor uso resultó significativo, debido principalmente a que el SFn presentó valores sustancialmente mayores que en las demás parcelas para estas variables. (Cuadro 1). En particular el promedio del espesor del mantillo fue c. 3 cm mayor (el doble) en el SFn que en el resto de parcelas. La biomasa de raíces gruesas fue mayor en el SFn y el CAs que en el resto de las parcelas (Cuadro 1). En las cuatro parcelas la relación de biomasa de raíces fue

$R_f > R_g > R_m$. La abundancia de las R_m fue mayor en el norte. No encontramos diferencias entre usos de suelo o área para la biomasa de las R_f (Cuadro 1).

A diferencia de la K_{fs} , el mantillo mostró una estructuración espacial en escala de parcela en el sur (SFs y CAs), con un tamaño de parche promedio de 12 m de diámetro en ambas parcelas (Cuadro 2, Fig. 1).

Cuadro 1. Resultados de modelos lineales que explica a la conductividad hidráulica saturada (K_{fs}) y las variables de la vegetación que la influyen. Valores promedio y variación de espesor del mantillo y biomasa de raíces en dos sitios de bosque secundario (SFn y SFs) y dos sitios de cafetal de sombra y (CAn y CAs) en la subcuenca del río “Los Gavilanes” durante el periodo Febrero - Junio 2012.

Variable de respuesta	Variables explicativas en modelo final					Norte				Sur			
						SFn		CAn		SFs		CAs	
						Mean	CV	Mean	CV	Mean	CV	Mean	CV
Variable de respuesta	Área $F_{(1,208)}$	Uso $F_{(1,208)}$	Mantillo $F_{(1,208)}$	Arcilla $F_{(1,208)}$	ΔAIC								
$K_{fs}^{\dagger}$	8.27**	34.60***	42.79***	25.06***	0.47	1245.8 ^a	47	570.7 ^b	105	649.8 ^b	104.6	294.4 ^c	89.7
	$F_{(1,209)}$	$F_{(1,209)}$											
Mantillo	24.7***	6.7*	na		104.8	6.3 ^a	47	3.3 ^b	100	2.1 ^b	96	3.0 ^b	64
BT	0.002	5.54*	na		-2.0	15.7 ^a	18	7.2 ^b	54	8.6 ^b	48	13.8 ^b	23
Rg	0.07	8.8**	na		-1.93	5.4 ^a	34	2.0 ^b	82	3.2 ^b	87	4.5 ^a	50
Rm	0.5	0.001	na		-	3.4 ^a	22	1.1 ^b	70	0.8 ^b	71	3.1 ^a	21
Rf	0.007	3.21	na		-	6.9 ^a	28	4.1 ^b	79	4.6 ^b	55	6.1 ^a	25

$K_{fs}^{\dagger}$ = Conductividad hidráulica saturada de campo (mm hr^{-1}); datos tomados de Marín-Castro, et al., 2016, modificados con fines

comparativos. Rg= Raíces gruesas ($> 2 \text{ mm}$) (kg m^{-3}); Rm = Raíces medianas ($1-2 \text{ mm}$) (kg m^{-3}); Rf = Raíces finas ($< 1 \text{ mm}$) (kg m^{-3});

BT = Biomasa total (g cm^{-3}); %CV= porcentaje de coeficiente de variación. * $p < 0.01$; ** $p < 0.001$; *** $p < 0$. ΔAIC = cambio en el

índice de Aikake. – no se encontró ninguna variable con poder explicativo y por lo tanto no hay ΔAIC . Diferentes letras indican diferencias significativas bajo la prueba de contrastes seguida de una corrección de Bonferroni. na = no aplica.

Cuadro 2. Parámetros estimados para los variogramas del espesor del mantillo y biomasa de raíces gruesas (Rg), medianas (Rm), finas (Rf) y totales (BT) en dos sitios de bosque secundario (SFn y SFs) y dos sitios de cafetal de sombra (SCAn y SCAs) en la subcuenca del río Los Gavilanes.

Sitio /variable	Transformación	Modelo	Nugget	Intervalo	Mínimos cuadrados	r ²	Co+C
SFn							
Litter	$\sqrt{[\arcsine(Y/100)-0.5]}$	nugget	0.00	>80	86.64	0.90	8.55
Rc	$\log(Y-1)$	linear	2.77	>80	1086	0.46	2.81
Rm	$(Y)^4$	nugget	0.66	>80	2.58	0.90	0.66
Rf	$\log(Y)$	linear	0.00	>80	7779	0.83	3306
BT	$\sqrt{Y}$	nugget	0.14	>80	0.03	0.99	0.14
SFs							
Litter	$\sqrt{Y}$	Spherical	0.01	11.9	11.54	0.60	0.48
Rc	$\sqrt{Y}$	nugget	0.64	>80	0.38	0.98	0.64
Rm	$\log(Y)$	nugget	0.52	>80	0.51	0.97	0.52
Rf	$\log(Y)$	nugget	0.30	>80	0.09	0.99	0.30
BT	$\sqrt{Y}$	nugget	0.53	>80	0.25	0.99	0.53
CAn							
Litter	$\sqrt{[(Y/100)]}$	nugget	0.01	>80	0.00	0.98	0.01
Rc	$\sqrt{Y}$	nugget	0.34	>80	0.11	0.97	0.34
Rm	$(Y)^2$	nugget	2.97	>80	6.64	0.97	2.97
Rf	$\sqrt{Y}$	nugget	0.01	>80	0.00	0.98	0.01
BT	$\sqrt{Y}$	nugget	0.41	>80	0.98	0.97	0.41
CAs							
Litter	$\sqrt{Y}$	exponential	0.03	12.4	6.07	0.40	0.34
Rc	$\sqrt{(Y)^{-4}}$	nugget	0.53	>80	1.05	0.93	0.53
Rm	-	-					
Rf	$\sqrt{Y}$	nugget	0.00	>80	0.00	0.98	0.00
BT	na	nugget	11.97	>80	414.35	0.97	11.97

Na= no aplica, su distribución es normal.

Sólo las biomásas de raíces gruesas y finas de la parcela SFn presentaron una estructura espacial detectable en la escala de parcela, pero se ajustaron a un variograma teórico de tipo lineal, denotando un tamaño de parche mayor a 80 m (Figura 1). No fue posible realizar el variograma para la categoría de Rm en la parcela CAs por presentar valores de cero en muchos puntos de muestreo. Todas las variables estudiadas presentaron gradientes significativos en escala de paisaje (Cuadro 3), pero sólo la biomasa de raíces gruesas mostró además parches de 585 m de diámetro al interior del gradiente, parches que concuerdan con la señal de autocorrelación detectada al interior de SFn (Cuadro 3, Figura 2).

Cuadro 3. Parámetros de los modelos de gradiente y los variogramas que describen las estructuras espaciales del espesor del mantillo y biomasa de raíces gruesas (Rg), medianas (Rm) y finas (Rf) en escala de paisaje.

Modelo de Gradiente				Modelos del Variograma					
Variable	<i>a</i>	<i>b</i>	ΔAIC	Model	Range	ΔAIC	Nugget Co	C1	C1/C1+Co
Mantillo	-8.244x10 ⁻⁴ ***	-5.742x10 ⁻⁴ **	481.3	Nuggetl	0	4.2 0	0.6841	-	
Rg	-1.78 x 10 ⁻⁵ ***	-2.50 x 10 ⁻⁵ ***	-1029.8	Exponencial	585	44.1 0.0004	0.0001	-	
Rm	-1.30 x 10 ⁻⁵ ***	-4.27 x 10 ⁻⁵ ***	-1110.8	Nugget	0	- 0	0.0004	0	-
Rf	-3.46 x 10 ⁻⁴ ***	-6.99 x 10 ⁻⁴ ***	271.4	Nugget	0	- 0	0.2348		

Parametros de los variogramas contruidos con los residualres del modelo lineal

kfs = α Litter	Nugget	0	-	4.051	0	0
kfs = x use	Nugget	0	-	1.017	0	0
kfst= α Litter,+ β clay+xarea+yUso)	Nugget	0	-	3.228	0	0

Los parámetros *a* y *b* denotan las coordenadas norte – sur y este – oeste respectivamente.

kfst = (Kfs)^{0.3}

***p<0.001

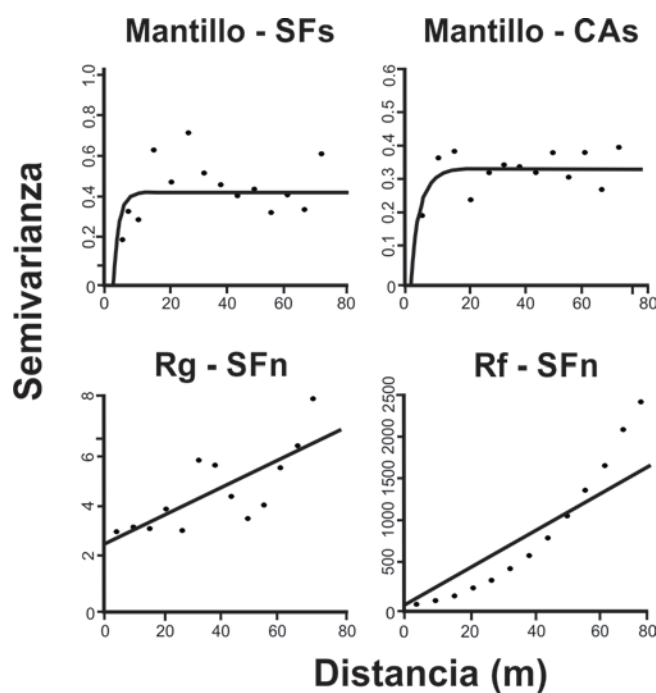


Figura 1. Semivariogramas de las variables mantillo y raíces. Sólo se muestras aquellas que tuvieron un ajuste a un modelo teórico. En la tabla 2 se muestras los parámetros de todos los variogramas a escala de parcela.

Nuestro modelo lineal simplificado de la K_{fs} indica que la variación de K_{fs} es explicada por el área (norte – sur), el uso del suelo (SF y CA) y el espesor del mantillo (Cuadro 1, Figura 2), pero ninguna categoría de las biomásas de raíces.

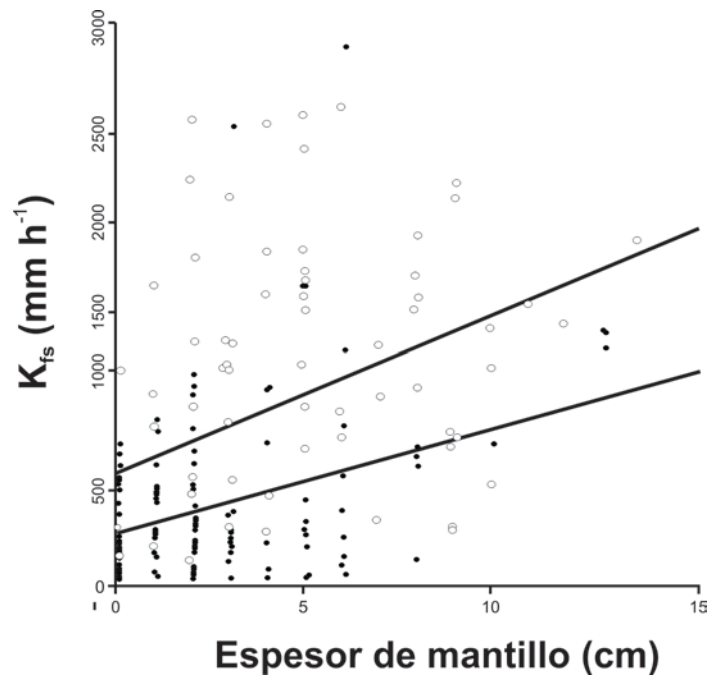


Figura 2. Relación entre el espesor del mantillo y la K_{fs} en bosques secundarios (círculos blancos) y cafetales de sombra (círculos negros) en la subcuenca del río Los Gavilanes. Las líneas corresponden a las predicciones del modelo lineal final.

Al comparar el poder explicativo del modelo que incluye el área, el uso, y las propiedades físicas y bióticas del suelo, con aquellos que excluyen área y/o uso, encontramos que ambas uso y área siguen teniendo un poder explicativo significativo ($F_{(1,209)} = 21.43$; $p < 0.0001$).

Al simplificar el modelo que incluía las variables físicas y bióticas en conjunto con uso y área, la humedad antecedente fue considerada redundante al ser eliminada por el mayor poder explicatorio del mantillo. Los residuales del modelo resultado de esta simplificación, y de aquellos que explican la K_{fs} con cada variable individualmente, no presentaron

autocorrelación en el espacio (variogramas con modelo nugget). Por esta razón la estructura espacial de gradiente que presenta la K_{fs} en escala de paisaje puede ser explicada por la influencia del área, el uso, por el espesor del mantillo o por el porcentaje de arcilla (Figura 3).

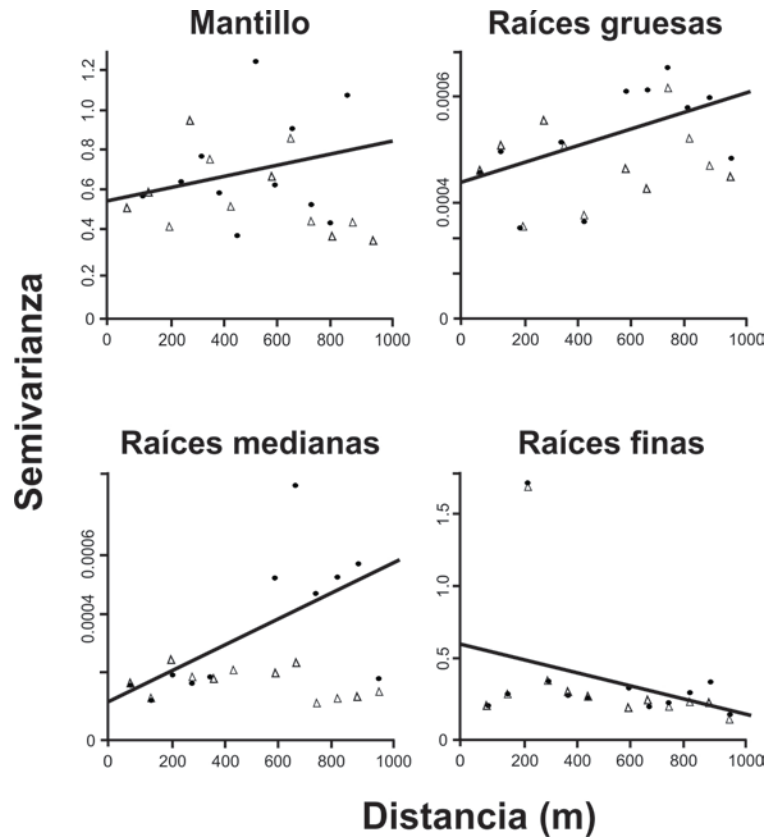


Figura 3. Semivariogramas en escala de paisaje del mantillo y distintas categorías de raíces que explican a la K_f . Los círculos negros representan la semivarianza incluyendo gradientes. Los triángulos son semivariantes, excluyendo los gradientes (detrended). Las líneas sólidas son los modelos lineales ajustados que representan el gradiente; Las líneas punteadas son los modelos variográficos teóricos ajustados donde se detecta el comportamiento asintótico de la semivariancia.

4. Discusión

4.1 Diferencias en promedio del espesor del mantillo y biomasa de raíces

Los valores aquí obtenidos de espesor de mantillo para bosques y cafetales resultan similares a los reportado en bosques montanos de Malasia (3 – 8 cm) (Jeyanny et al., 2014) y dentro del intervalo de lo reportado en otros BMM de la región (ej. Campos et al., (2016), 5 a 20 cm). Nuestro estudio no encontró diferencias entre usos de suelo, es decir, que el ingreso de materia orgánica en ambos ecosistemas es similar entre las parcelas estudiadas. El mayor desarrollo de mantillo que se presenta en el SFn en comparación con las otras parcelas, puede deberse a que los dueños han introducido activamente especies caducifolias o subcaducifoleas arbóreo-arbustivas nativas a lo largo de 30 años, cosa que no ocurrió en SFs. Otros estudios han documentado que en agroecosistemas de café (Sharma et al., 1997), cultivos de cacao (Screekala, et al 1997) y cultivos de roble (Pandey et al., 2007) las formas e intensidades de manejo, causan una variación en la cantidad y calidad de mantillo (Kumar, 2007). De hecho, las podas a los cafetos o incluso cuando la roya causa defoliación, hace que en los cafetales haya mucho más mantillo y materia orgánica. Así mismo, se ha encontrado que tales diferencias, repercuten en algunas funciones ecosistémicas como la captura de carbono (Youkhana and Idol, 2009) o la biodiversidad de la fauna del suelo (Perfecto et al., 1996). En nuestro caso, el hecho de que el mantillo sea una variable con poder explicativo de la K_{fs} y que ambas variables presentaron sus valores máximos en SFn, sugiere que la restauración activa pudiera contribuir a promover la conductividad de agua.

Contrario a lo que ocurre en bosques de indonesia donde la perturbación antrópica puede reducir la biomasa de raíces finas (Leuschner et al., 2006). En este estudio, de las distintas categorías de raíces sólo encontramos diferencia entre parcelas para las raíces gruesas (> 2 mm), que tuvieron mayor biomasa en los SFn y el CAs. Nuestro estudio sólo considera los primeros cinco cm del horizonte superficial, y se sabe que la biomasa radicular de especies

de bosques y cafetales se desarrolla hasta los primeros 30 cm (Defrenet et al., 2016). Es posible que a mayores profundidades existan diferencias que no se observan en la superficie. Sin embargo, nuestro hallazgo de las raíces gruesas es consistente con la propuesta de Defrenet y colaboradores (2016) de que algunas de las especies arbóreas que dan sombra al café podrían reducir la biomasa de las raíces del cafeto a través de la competencia. También es posible que en algunos bosques, la vegetación desarrolle más raíces gruesas que favorezcan los mecanismos de anclaje para su estabilización, especialmente en laderas con fuerte pendiente (Soethe et al., 2006).

En las cuatro parcelas siempre se encontró una mayor abundancia de raíces finas, seguido de las raíces gruesas y finalmente de las raíces medianas. De hecho, en CAs, en las observaciones de biomasa de raíces medianas prevalecieron los ceros. Ésta relación de abundancias también la encontraron Muñoz-Villers et al. (en preparación) y la biomasa de raíces finas encontradas son similares a las reportadas en BMM de la región ($2.86 - 11.59 \text{ kg m}^{-3}$) (Campos et al., 2016) e Indonesia ($2.5 - 5 \text{ kg m}^{-3}$; Leuschner et al., (2006). Es probable que el mayor desarrollo de raíces finas en la superficie de estos ecosistemas se deba a que las plantas invierten sus recursos en la obtención de agua y nutrientes efímeramente disponibles en la superficie por la descomposición de la hojarasca (Padovan et al., 2015). Como en nuestro caso, en Costa Rica la transformación del BMM a un sistema de cultivo de bajo impacto como los agroecosistemas de café de sombra, conserva parte de la cubierta vegetal del bosque originario y conserva las propiedades hidrofísicas (humedad, alta porosidad y materia orgánica) y bióticas (una alta porción de biomasa de la planta está en el suelo) (Defrenet et al., 2016). Aunque, el haber encontrado las mayores diferencias entre parcelas y no entre usos, apoya lo hallado en otros estudios, de que la alteración de las propiedades

del suelo depende sustancialmente del tipo de manejo (intensificado o semi-intensificado) (Hernández-Martínez et al., 2009; Moguel and Toledo, 1999).

4.2. Relación de la K_{fs} con el mantillo y las raíces

El modelo simplificado de variables bióticas que explican la K_{fs} incluyó el área de estudio (norte y sur), el tipo de uso de suelo (bosque y cafetal) y el espesor de mantillo. Incluso incluyendo también las variables físicas (humedad antecedente y el porcentaje de arcillas), no pudimos eliminar del modelo el área y uso. Esto denota que hay diferencias entre norte y sur y entre SF y CA que influyen a la K_{fs} y que no hemos estudiado. Las diferencias entre el áreas norte y sur, probablemente estén relacionados con los procesos pedogenéticos, considerando que es un sistema edáfico joven y dinámico (Dubroeuq et al., 2002). También pudiera ser importante considerar la diferencia entre norte y sur de la biomasa de raíces a mayores profundidades y la estructura radicular que tienen las especies vegetales dominantes (Allaire, et al., 2009). El carecer de réplicas de uso de suelo al interior de las dos áreas, no nos permitió detectar posibles diferencias en el impacto del uso de suelo entre el norte y el sur (interacción área-uso) y por ello sólo podemos hipotetizar sobre el origen de las diferencias encontradas entre las parcelas. Nuestros resultados parecen covariar con un posible gradiente de intensidad de uso del suelo. El SFn, cuya K_{fs} (y desarrollo del mantillo) son los más altos encontrados en el estudio, corresponde a un SF restaurado y enriquecido con especies nativas. Las parcelas del CAn y SFs, cuyos valores de K_{fs} son intermedios, corresponden a, un bosque que proviene de un cafetal en abandono (SFs) cuya restauración ha sido pasiva, es decir se dejó a la sucesión natural por aprox. 30 años y el CAn cuyo aprovechamiento no es intensificado, pues prácticamente es de autoconsumo con poca

intervención de manejo por parte de los dueños y donde la sucesión natural no se ha eliminado del todo. Finalmente, el CAs que tuvo el menor valor de K_{fs} corresponde a una parcela de cafetales de más de 80 años de antigüedad cuyo uso es intensivo (se obtienen dos cosechas anuales) y cuyo fin es comercial. Es notorio que el mantillo, aunque explica en promedio a la K_{fs} , no sigue el mismo patrón promedio entre parcelas. Su poder explicativo de la K_{fs} pudiera estar asociado a la variación al interior de las parcelas, donde es muy heterogéno (CV 47 - 100 %). Dicha variación puede deberse a la diferencia de producción de hojarasca entre especies de árboles. Williams y colaboradores (1996) señalan que los árboles de TMCF difieren sustancialmente en su producción dependiendo del origen fitogeográfica, las especies holárticas aportan un mayor volumen de hojarasca, lo que pudiera estar reflejado en el patrón parchado de mantillo al interior de las parcelas. La relación positiva entre el espesor del mantillo y la K_{fs} , sugiere que el mantillo pudiera estar manteniendo un microclima (humedad y temperatura) superficial y local que de forma indirecta, mantiene activos los poros del suelo, facilitando la conducción de agua como lo han demostrado estudios experimentales en campo y laboratorio (Basile et al., 2003). El hecho de que el mantillo haya hecho redundante en el modelo de K_{fs} a la humedad antecedente, apoya esta idea, y también sugiere que el efecto del mantillo sobre la K_{fs} pudiera ocurrir no sobre el contenido instantáneo de agua en el suelo (como lo refleja la humedad antecedente) sino en una humectación más constante en el tiempo.

Ninguna de las características asociadas a las raíces está incluida en el modelo que explica la K_{fs} , aunque sí encontramos diferencias en la biomasa de raíces gruesas entre parcelas. Si, de acuerdo a lo propuesto por otros estudios, existe un papel importante de las raíces en la formación de canales de flujo preferencial del agua (Lin and Zhou, 2008; Simunek et al.,

2003), es probable que estas ocurran a mayores profundidades o en un plazo temporal mayor (Allaire et al., 2009).

4.3. Estructura espacial del espesor del mantillo y la biomasa de raíces

En un estudio previo (Marín-Castro et al., 2016) encontramos que, la capacidad del suelo de conducir agua (K_{fs}) es más alta en los bosques secundarios (SF) que en los cafetales (SCA). Sin embargo, la K_{fs} no tuvo una estructuración espacial en escala de parcela, pero si mostró una distribución espacial en gradiente en la escala de paisaje, es decir, en toda la zona de estudio que incluía bosques y cafetales ($\approx 1000 \text{ m}^2$). Dado que presumimos que el espesor del mantillo y la biomasa de raíces estarían relacionadas con la K_{fs} . en este estudio, hipotetizamos que la estructuración espacial de éstas también ocurriría en escala de paisaje y estas variables explicarían estadísticamente la variación espacial de la K_{fs} . Aunque encontramos que en promedio la biomasa de raíces, no explica la K_{fs} , en escala de paisaje, el espesor del mantillo y la biomasa de raíces, gruesas, medianas y finas tienen una distribución espacial en gradiente, al igual que la K_{fs} . Las raíces gruesas también se estructuraron en parches de 585 m al interior de este gradiente. En la escala de parcela el espesor del mantillo se estructuró en parches de 12 m solo para las parcelas SFs y CAs. La variación espacial del mantillo en escala de parcela ha sido explicada por la heterogeneidad de la composición de los bosques y de los árboles de sombra de los cafetales, así como por la microtopografía del suelo (Dunne et al., 1991; Facelli and Pickett, 1991). Es posible que los patrones espaciales en esta escala puedan estar influidos por la influencia específica local en el que, ciertas especies vegetales ingresen materia orgánica (hojarasca) de manera diferencial (en tiempo y espacio) dentro de la parcela (Freschet et al., 2012; Negrete-Yankelevich et al., 2007; Tito

and Del Moral 1998; Corti et al., 2002), pero estas diferencias no ocurren de la misma manera en el área norte que en el sur y no repercuten en una distribución igualmente parchada de la K_{fs} .

5. Conclusión

El impacto que tiene la transformación por el hombre de los ecosistemas sobre la vegetación no solo influye en la diversidad biológica, la productividad primaria y las características climáticas, sino que impactan servicios ecosistémicos de gran importancia como es la capacidad de capturar y el almacenamiento de agua. En este artículo encontramos que, a diferencia de lo predicho, el espesor del mantillo y la biomasa de raíces medianas y finas no fueron diferentes entre usos de suelo. Encontramos diferencias en la biomasa total y de raíces gruesas entre parcelas, pero no consistentes entre usos. El mantillo se distribuyó parchadamente en las parcelas del sur y no las del norte. Estas diferencias entre parcelas pudieran apuntar a la influencia de las prácticas de manejo y de las especies arbóreas utilizadas como sombra de café y en la restauración. Nuestro mejor modelo señala que el área geográfica, uso de suelo, contenido de arcilla y espesor del mantillo, explican la K_{fs} y su distribución espacial en gradiente. La humedad antecedente resultó redundante como explicatoria al incluir el mantillo, cuyo mayor poder explicativo pudiera estar relacionado con la creación de un microambiente que mantiene funcionales los poros del suelo. Nuestra modelación sugiere también que las diferencias de K_{fs} entre los C y SF del centro de Veracruz son multifactoriales (bióticos y fisicoquímicos) y que prevalecen diferencias no estudiadas entre los usos y las áreas geográficas (posiblemente relacionadas con la edafogénesis, historia de uso y prácticas de manejo) que determinan a la K_{fs} . Nuestra

modelación sugiere que prevalecen diferencias no estudiadas entre los usos y las áreas geográficas relacionadas con la edafogénesis, historia de uso y prácticas de manejo que determinan a la K_f .

6. Agradecimientos

Este trabajo fue apoyado por el proyecto SEP-CONACYT No. 106788. Estamos particularmente agradecidos a la Dra. Leonor Jiménez, Dra. Lyssette Muñoz Villers, Dra. Isabelle Barois, Dr. Carlos Cérdan y al Dr. Robert Manson, por sugerencias valiosas durante el desarrollo de este documento. Gracias a Claudia Gallardo por la identificación taxonómica de plantas y Luis Tlaxcalteco Tepo por la valiosa ayuda de campo. Quisiéramos agradecer a la Biol. Kitzia Fuentes, Inocencia, Mariana Bravo, Isis de la Rosa, Aranza García y Jorge Escobar por el apoyo en la separación de raíces.

7. Referencias

- Aide, T.M., Ruiz-Jaen, M.C., Grau, H.R., 2010. What is the state of tropical montane cloud forest restoration ? Trop. Mont. Cloud For. Sci. Conserv. Manag. 101–110.
- Alaoui, A., Goetz, B., 2008. Dye tracer and infiltration experiments to investigate macropore flow. Geoderma 144, 279–286. doi:10.1016/j.geoderma.2007.11.020
- Alaoui, A., Helbling, A., 2006. Evaluation of soil compaction using hydrodynamic water content variation: Comparison between compacted and non-compacted soil. Geoderma 134, 97–108. doi:10.1016/j.geoderma.2005.08.016
- Allaire, S.E., Roulier, S., Cessna, A.J., 2009. Quantifying preferential flow in soils: A review of different techniques. J. Hydrol. 378, 179–204. doi:10.1016/j.jhydrol.2009.08.013

- Ataroff, M., Rada, F., 2000. Deforestation impact on water dynamics in a Venezuelan Andean. *BioOne* 29, 440–444. doi:10.1579/0044-7447-29.7.440
- Banzi, M., Cuartielles, D., Igoe, T., Martino, G., Mellis, D., 2010. Arduino.
- Basile, A., Ciollaro, G., Coppola, A., 2003. Hysteresis in soil water characteristics as a key to interpreting comparisons of laboratory and field measured hydraulic properties. *Water Resour. Res.* 39, n/a-n/a. doi:10.1029/2003WR002432
- Borman, H., Breuer, L., Gräff, T., Huisman, J.A., 2007. Analysing the effects of soil properties changes associated with land use changes on the simulated water balance: A comparison of three hydrological catchment models for scenario analysis. *Ecol. Modell.* 209, 29–40.
- Bruijnzeel, L.A., 2004. Hydrological functions of tropical forests: Not seeing the soil for the trees?, *Agriculture, Ecosystems and Environment*. doi:10.1016/j.agee.2004.01.015
- Bubb, P., May, I., Miles, L., Sayer, J., 2004. *Cloud Forest Agenda*, UNEP-WCMC. ed, UNEP-WCMC. Banson, Cambridge, UK.
- Buytaert, W., Wyseure, G., Bi, B. De, Deckers, J., 2005. The effect of land-use changes on the hydrological behaviour of Histic Andosols in south Ecuador. *Hydrol. Process.* 19, 3985–3997. doi:10.1002/hyp.5867
- Campos, C.A., Cruz, H.L., Rocha, O.S., 2016. Mass, nutrient pool, and mineralization of litter and fine roots in a tropical mountain cloud forest. *Sci. Total Environ.* 575, 876–886. doi:10.1016/j.scitotenv.2016.09.126
- Chatterjee, S., Hadi, A.S., Bertram, P., 2000. *Regression Analysis by Example*, 3th ed. Wiley-Interscience, USA.
- Defrenet, E., Roupsard, O., Van den Meersche, K., Charbonnier, F., Pastor Pérez-Molina, J., Khac, E., Prieto, I., Stokes, A., Roumet, C., Rapidel, B., de Melo Virginio Filho, E., Vargas, V.J., Robelo, D., Barquero, A., Jourdan, C., 2016. Root biomass, turnover and net primary productivity of a coffee agroforestry system in Costa Rica: effects of soil depth, shade trees, distance to row and coffee age. *Ann. Bot.* 1–19. doi:10.1093/aob/mcw153

- Dörner, J., Dec, D., Peng, X., Horn, R., 2010. Effect of land use change on the dynamic behaviour of structural properties of an Andisol in southern Chile under saturated and unsaturated hydraulic conditions. *Geoderma* 159, 189–197. doi:10.1016/j.geoderma.2010.07.011
- Dubroeuq, D., Geissert, D., Barois, I., Ledru, M.P., 2002. Biological and mineralogical features of Andisols in the Mexican volcanic higlands. *Catena* 49, 183–202. doi:10.1016/S0341-8162(02)00043-7
- Dunne, T., Zhang, W., Aubry, B.F., 1991. Effects of Rainfall Vegetation and Microtopography on Infiltration and Runoff. *Water Resour. Res.* 27, 2271–2285.
- Elrick, D.E., Reynolds, W.D., 1992. Infiltration from Constant-Head well Permeameters and Infiltrometers, in: Topp, G.C., Reynolds, W.D., Green, R.E. (Eds.), *Advances in Measurement of Soil Physical Properties: Bringing Theory into Practice*. Soil Science Society of America, Inc, Madison, WI, USA, pp. 1–24.
- Facelli, J.M., Pickett, T.A., 1991. Plant Litter : Its Dynamics and Effects on Plant Community Structure. *Bot. Rev.* 57, 1–32.
- FAO, 2017. Arabica coffee manual for Myanmar [WWW Document]. Corp. Doc. Repos.
- Fortin, M.-J., Dale, M., 2005. *Spatial Analysis: A guide for Ecologists*, 1st ed. Cambridge University Press, UK.
- Freschet, G.T., Aerts, R., Cornelissen, J.H.C., 2012. Multiple mechanisms for trait effects on litter decomposition: Moving beyond home-field advantage with a new hypothesis. *J. Ecol.* 100, 619–630. doi:10.1111/j.1365-2745.2011.01943.x
- García, E., 2004. *Modificaciones al sistema de clasificacion climática de Koppen*, 5ta ed. Instituto de Geografía, Universidad Auntonoma de México, México, D.F.
- Gerke, H.H., Kuchenbuch, R.O., 2007. Root effects on soil water and hydraulic properties. *Biol. Bratislava* 62, 557–561. doi:10.2478/s11756-007-0110-8
- Ghestem, M., Sidle, R.C., Stokes, A., 2011. The Influence of Plant Root Systems on Subsurface Flow: Implications for Slope Stability. *Bioscience* 61, 869–879.

doi:10.1525/bio.2011.61.11.6

- Gómez-Tagle, A., Gómez-Tagle, Alberto, F., Batlle-Sales, J., Zepeda, H., Guevara-Santamaría, M., Maldonado, S., Pintor, E., 2008. Conductividad hidráulica saturada de campo: Uso de un infiltrómetro de carga constante y anillo sencillo. *Terra Latinoam.* 26, 287–297.
- Hernández-Martínez, G., Manson, R.H., Hernández Contreras, A., 2009. Quantitative classification of coffee agroecosystems spanning a range of production intensities in central Veracruz, Mexico. *Agric. Ecosyst. Environ.* 134, 89–98. doi:10.1016/j.agee.2009.05.020
- Hillel, D., 2004. *Introduction to Environmental Soil Physics*. Elsevier Science, USA.
- Holwerda, F., Bruijnzeel, L.A., Barradas, V.L., Cervantes, J., 2013. The water and energy exchange of a shaded coffee plantation in the lower montane cloud forest zone of central Veracruz, Mexico. *Agric. For. Meteorol.* 173, 1–13. doi:10.1016/j.agrformet.2012.12.015
- Hu, W., Shao, M., Wang, Q., Fan, J., Horton, R., 2009. Temporal changes of soil hydraulic properties under different land uses. *Geoderma* 149, 355–366. doi:10.1016/j.geoderma.2008.12.016
- Ilek, A., Kucza, J., Szostek, M., 2017. The effect of the bulk density and the decomposition index of organic matter on the water storage capacity of the surface layers of forest soils. *Geoderma* 285, 27–34. doi:10.1016/j.geoderma.2016.09.025
- Jeyanny, V., Husni, M.H. a., Wan Rasidah, K., Kumar, B.S., Arifin, A., Hisham, M.K., 2014. Carbon stocks in different carbon pools of a tropical lowland forest and a montane forest with varying topography. *J. Trop. For. Sci.* 26, 560–571.
- Kumar, B., 2007. Litter dynamics in plantation and agroforestry systems of the Tropics - A Review of observations and Methods, in: Batish, D.R., Kohli, and R.K. (Eds.), *Ecological Basis of Agroforestry*. p. 400.
- Leuschner, C., Wiens, M., Harteveld, M., Hertel, D., Tjitrosemito, S., 2006. Patterns of fine root mass and distribution along a disturbance gradient in a tropical montane forest,

- Central Sulawesi (Indonesia). *Plant Soil* 283, 163–174. doi:10.1007/s11104-006-6638-5
- Lin, H., Zhou, X., 2008. Evidence of subsurface preferential flow using soil hydrologic monitoring in the Shale Hills catchment. *Eur. J. Soil Sci.* 59, 34–49. doi:10.1111/j.1365-2389.2007.00988.x
- Litaor, M.I., Seastedt, T.R., Walker, D.A., 2002. Spatial analysis of selected soil attributes across an alpine topographic/snow gradient. *Landsc. Ecol.* 73963, 1–15.
- Marín-Castro, B.E., 2010. Variacion espacial de la Conductividad Hidráulica saturada en suelos de origen volcánico bajo tres usos de suelo en el Centro de Veracruz, México. Instituto de Ecología, A. C.
- Marín-Castro, B.E., Geissert, D., Negrete-Yankelevich, S., Gómez-Tagle Chávez, A., 2016. Spatial distribution of hydraulic conductivity in soils of secondary tropical montane cloud forests and shade coffee agroecosystems. *Geoderma* 283, 57–67. doi:10.1016/j.geoderma.2016.08.002
- Meek, B.D., Rechel, E.R., Carter, L.M., DeTar, W.R., Urie, A.L., 1992. Infiltration Rate of a Sandy Loam Soil : Effects of Traffic , Tillage , and Plant Roots. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 56, 908–913.
- Moguel, P., Toledo, V.M., 1999. Biodiversity Conservation in Traditional Coffe Systems of Mexico. *Conserv. Biol.* 13, 11–21.
- Muñoz-Villers, L.E., Geissert, D.R., Holwerda, F., McDonnell, J.J., 2016. Factors influencing stream baseflow transit times in tropical montane watersheds. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 20, 1621–1635. doi:10.5194/hess-20-1621-2016
- Muñoz-Villers, L.E., Holwerda, F., Alvarado-Barrientos, M.S., Geissert, D., Marín-Castro, B., Gómez-Tagle, A., McDonnell, J., Asbjornsen, H., Dawson, T., Bruijnzeel, L.A., 2015. Efectos hidrológicos de la conversión del bosque de niebla en el centro de Veracruz , México. *Bosque* 36, 395–407. doi:10.4067/S0717-92002015000300007
- Muñoz-Villers, L.E., Holwerda, F., Gómez-Cárdenas, M., Equihua, M., Asbjornsen, H., Bruijnzeel, L.A., Marín-Castro, B.E., Tobón, C., 2012. Water balances of old-growth

- and regenerating montane cloud forests in central Veracruz, Mexico. *J. Hydrol.* 462–463, 53–66. doi:10.1016/j.jhydrol.2011.01.062
- Negrete-Yankelevich, S., Fox, G.A., 2015. Spatial Variation and Linear Modeling of Ecological Data, in: Fox, G.A., Negrete-Yankelevich, S., Sosa, J. V. (Eds.), *Ecological Statistics Contemporary Theory and Application*. Oxford, University Press, p. 416.
- Negrete-Yankelevich, S., Fragoso, C., Newton, A., Russell, G., Heal, O.W., 2006. Spatial patchiness of litter, nutrients and macroinvertebrates during secondary succession in a Tropical Montane Cloud Forest in Mexico. *Plant Soil* 286, 123–139. doi:10.1007/s11104-006-9031-5
- Padovan, M.P., Cortez, V.J., Navarrete, L.F., Navarrete, E.D., Deffner, A.C., Centeno, L.G., Munguía, R., Barrios, M., Vílchez-Mendoza, J.S., Vega-Jarquín, C., Costa, A.N., Brook, R.M., Rapidel, B., 2015. Root distribution and water use in coffee shaded with *Tabebuia rosea* Bertol. and *Simarouba glauca* DC. compared to full sun coffee in sub-optimal environmental conditions. *Agrofor. Syst.* 89, 857–868. doi:10.1007/s10457-015-9820-z
- Pandey, R.R., Sharma, G., Tripathi, S.K., Singh, A.K., 2007. Litterfall, litter decomposition and nutrient dynamics in a subtropical natural oak forest and managed plantation in northeastern India. *For. Ecol. Manage.* 240, 96–104. doi:10.1016/j.foreco.2006.12.013
- Perfecto, I., Rice, R.A., Greenberg, R., Van der Voort, M.E., 1996. ShadeCoffee: A Disappearing Refuge for Biodiversity. *Bioscience* 46, 598–608.
- Pierret, A., Latchackak, K., Chathanvongsa, P., Sengtaheuanghoung, O., Valentin, C., 2007. Interactions between root growth, slope and soil detachment depending on land use: A case study in a small mountain catchment of Northern Laos. *Plant Soil* 301, 51–64. doi:10.1007/s11104-007-9413-3
- Ponette-González, A.G., Weathers, K.C., Curran, L.M., 2010. Water inputs across a tropical montane landscape in Veracruz, Mexico: synergistic effects of land cover, rain and fog seasonality, and interannual precipitation variability. *Glob. Chang. Biol.* 16, 946–963. doi:10.1111/j.1365-2486.2009.01985.x

- Richards, S.A., 2015. Likelihood and Model Selection, in: Fox, G.A., Negrete-Yankelevich, S., Sosa, J. V (Eds.), *Ecological Statistics Contemporary Theory and Application*. Oxford, University Press, p. 416.
- Roman, L., Scatena, N., Bruijnzeel, L.A., 2010. Global and local variations in tropical montane cloud forest soils, in: Bruijnzeel, L.A., Scatena, F.N., Hamilton, L.S. (Eds.), *Tropical Montane Cloud Forest: Science for Conservation and Management*. Cambridge University Press.
- Sauer, T.J., Logsdon, S.D., 2002. Hydraulic and Physical Properties of Stony Soils in a Small Watershed. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 66, 1947–1956. doi:10.2136/sssaj2002.1947
- Schuurman, J.J., Goedewaagen, M.A.J., 1971. *Methods for the examination of root system and roots*. Center for agricultural publishing and documentation, Wageningen The Netherlands.
- Sharma, R., Sharma, E., Purohit, N., 1997. Cardamomo mandarin and nitrogen fixing trees in agroforestry system India Litterfall and decomposition. *Agrofor. Syst.* 35, 239–253.
- Shoji, S., Nanzyo, M., Dahlgren, R., 1993. Volcanic ash soils. *Genesis. Properties and utilization*, 1ra. ed. Elsevier, Amsterdam. doi:10.1016/S0166-2481(08)70263-0
- Siebe, C., Jahn, R., Stahr, K., 1996. *Manual para la descripción y evaluación ecológica de suelos en el campo*, Publicació. ed. Chapingo, México.
- Simunek, J., Jarvis, N.J., van Genuchten, M.T., Gardenas, A., 2003. Review and comparison of models for describing non-equilibrium and preferential flow and transport in the vadose zone. *J. Hydrol.* 272, 14–35. doi:10.1016/S0022-1694(02)00252-4
- Soethe, N., Lehmann, J., Engels, C., 2006. Root morphology and anchorage of six native tree species from a tropical montane forest and an elfin forest in Ecuador. *Plant Soil* 279, 173–185. doi:10.1007/s11104-005-1005-5
- Stokes, A., Atger, C., Bengough, A.G., Fourcaud, T., Sidle, R.C., 2009. Desirable Plant root traits for protecting natural and engineered slopes against landslides. *Plant Soil* 324, 1–30. doi:10.1007/s11104-009-0159-y

- Toledo-Aceves, T., Meave, J.A., González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N., 2011. Tropical montane cloud forests: Current threats and opportunities for their conservation and sustainable management in Mexico. *J. Environ. Manage.* 92, 974–981. doi:10.1016/j.jenvman.2010.11.007
- Van der Putten, W.H., Bardgett, R.D., Bever, J.D., Bezemer, T.M., Casper, B.B., Fukami, T., Kardol, P., Klironomos, J.N., Kulmatiski, A., Schweitzer, J. a., Suding, K.N., Van de Voorde, T.F.J., Wardle, D. a., 2013. Plant-soil feedbacks: the past, the present and future challenges. *J. Ecol.* 101, 265–276. doi:10.1111/1365-2745.12054
- Vorobeichik, E.L., 1997. On the methods for measuring forest litter thickness to diagnose the technogenic disturbances of ecosystems. *Russ. J. Ecol.* 28, 263–267.
- Vorobeichik, E.L., 1995. Changes in thickness of forest litter under chemical pollution. *Russ. J. Ecol.* 26, 278–284.
- Walsh, R.P.D., Voigt, P.J., 1977. Vegetation Litter: An Underestimated Variable in Hydrology and Geomorphology. *J. Biogeogr.* 4, 253.
- Williams-Linera, G., López-Gómez, A., 2008. Estructura y diversidad de la vegetación leñosa, in: Manson, R.H., Hernandez-Ortiz, V., Gallina, S. (Eds.), *Agroecosistemas Cafetaleros de Veracruz Biodiversidad Manejo Y Conservación*. Veracruz, México, p. 348.
- Williams-Linera, G., Manson, R.H., Isunza-Vera, E., 2002. La fragmentación del bosque mesófilo de montaña y patrones de uso del suelo en la región oeste de Xalapa, Veracruz, México. *Madera y Bosques* 8, 73–89.
- Williams-Linera, G., Tolome, J., 1996. Litterfall , Temperate and Tropical Dominant Trees , and Climate in a Mexican Lower Montane Forest. *Biotropica* 28, 649–656.
- WRB, 2007. Base Referencial Mundial del Recurso Suelo, 1ra. ed. *Informes sobre Recursos Mundiales de Suelo No. 103*. FAO, Roma.
- Wu, G.L., Yang, Z., Cui, Z., Liu, Y., Fang, N.F., Shi, Z.H., 2016. Mixed artificial grasslands with more roots improved mine soil infiltration capacity. *J. Hydrol.* 535, 54–60. doi:10.1016/j.jhydrol.2016.01.059

- Wu, L., Pan, L., Mitchell, J., Sanden, B., 1999. Measuring Saturated Hydraulic Conductivity using a Generalized Solution for Single-Ring Infiltrimeters. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 63, 788. doi:10.2136/sssaj1999.634788x
- Xu, X., Lewis, C., Liu, W., Albertson, J.D., Kiely, G., 2012. Analysis of single-ring infiltrometer data for soil hydraulic properties estimation: Comparison of BEST and Wu methods. *Agric. Water Manag.* 107, 34–41. doi:10.1016/j.agwat.2012.01.004
- Youkhana, A., Idol, T., 2009. Tree pruning mulch increases soil C and N in a shaded coffee agroecosystem in Hawaii. *Soil Biol. Biochem.* 41, 2527–2534. doi:10.1016/j.soilbio.2009.09.011
- Zimmermann, B., Elsenbeer, H., 2008. Spatial and temporal variability of soil saturated hydraulic conductivity in gradients of disturbance. *J. Hydrol.* 361, 78–95. doi:10.1016/j.jhydrol.2008.07.027
- Zimmermann, B., Elsenbeer, H., De Moraes, J.M., 2006. The influence of land-use changes on soil hydraulic properties: Implications for runoff generation. *For. Ecol. Manage.* 222, 29–38. doi:10.1016/j.foreco.2005.10.070
- Zimmermann, B., Papritz, A., Elsenbeer, H., 2010. Asymmetric response to disturbance and recovery: Changes of soil permeability under forest–pasture–forest transitions. *Geoderma* 159, 209–215. doi:10.1016/j.geoderma.2010.07.013

CAPITULO IV

CONCLUSIÓN GENERAL

El presente trabajo lo desarrollé en la parte central del estado de Veracruz, en la parte baja de la subcuenca Los Gavilanes, durante el periodo de Febrero – Junio de 2012. Se seleccionaron áreas donde se desarrollan bosques secundarios y agroecosistemas de café de sombra, a partir de la transformación de bosques mesófilos maduros. El estudio considera dos escalas espaciales (parcelas y paisaje), utilicé variografía y modelos lineales para conocer y determinar la heterogeneidad y distribución en el espacio de la conductividad hidráulica saturada de campo, así como algunas de las propiedades físicas y bióticas del suelo de las que depende y que son sensibles al cambio de uso de suelo.

Los bosques tienen una función muy importante en la captación, conservación, purificación y reposición de los recursos hídricos. La avanzada fragmentación y transformación de los bosques que regeneran dichos recursos mantiene latente la preocupación sobre el posible deterioro del abastecimiento y calidad del agua, del equilibrio hidrológico de las cuencas y de la biodiversidad (Ponette-García et al., 2010, Phil-Eze, 2010; Lin et al., 2007 y Cannavo et al 2011).

Dada la transformación actual de los bosques mesófilos, en este estudio me pregunté, **¿Qué características físicas y bióticas en el suelo están relacionadas con la conductividad hidráulica del suelo y cómo se modifican en ecosistemas transformados como bosques secundarios y agroecosistemas de café de sombra? y si ¿La capacidad de conducir agua en los bosques secundarios y agroecosistemas de café de sombra son semejantes a las características hidráulicas de los suelos del bosque original?** Considerando el impacto que tienen las actividades productivas sobre los ecosistemas, donde el efecto más evidente es la homogeneización de la cubierta vegetal y que no es claro cómo afecta a los servicios ecosistémicos, finalmente, me pregunté **¿Cómo la conductividad hidráulica y las**

características físicas y bióticas relacionadas con ella, varían y se estructuran en el espacio dentro de un mismo ecosistema (parcela) y entre ecosistemas (paisaje)?, en este sentido, el contraste entre la cubierta arbóreo – arbustiva de los bosques secundarios y los cafetales de sombra es ideal para estudiar la estructura espacial de la K_{fs} , dado que son ecosistemas que difieren en diversidad y en productividad.

Para abordar estas preguntas la presente investigación estuvo centrada en sistemas transformados a partir del bosque mesófilo de montaña (BMM) del centro de Veracruz, Dada la orografía del paisaje, las dos parcelas de cafetal y dos de bosque secundario de más de 30 años, se situaron en dos laderas a las que, por su ubicación denominé área norte y área sur. En este escenario desarrollé los ensayos de infiltración con un infiltrómetro de anillo sencillo y la caracterización de las propiedades físicas (humedad antecedente, densidad aparente, textura y materia orgánica) y bióticas (espesor del mantillo, biomasa de raíces total diferenciadas en tres categorías de acuerdo a su grosor en: gruesas (> 2 mm), medianas ($1 - 2$ mm) y finas (< 1 mm) de los suelos. Desarrollé un diseño de muestreo de transectos cruzados perpendicular a la pendiente, con puntos de muestreo separados por una graduación de distancias que permitió realizar un análisis variográfico para modelar la distribución espacial de las variables de interés. Use dos escalas espaciales de estudio, una al interior de cada ecosistema (parcelas de SF o CA) y otra de paisaje (incluyendo ambos ecosistemas juntos).

Las respuestas a las preguntas planteadas fueron:

¿Es la capacidad hidráulica del suelo similar entre los bosques secundarios y agroecosistemas de café de sombra? ¿Algunos de estos ecosistemas se asemeja a las características hidráulicas conocidas de los suelos de bosques maduros?

En este estudio demuestro que los bosques secundarios y cafetales de sombra estudiados pueden mantener una alta capacidad de infiltrar y conducir agua en el suelo, similar a los bosques originales. En las cuatro parcelas estudiadas encontramos valores de K_{fs} altos y cercanos a los obtenidos para los BMM de la misma región (Marín-Castro, 2010), muy superiores a lo reportado en suelos agroforestales (Kumar et al., 2012) y en Andosoles con monocultivo de café (Cannavo et al., 2011). Sin embargo, los cafetales tuvieron en promedio una conductividad hidráulica 24% menor que los bosques. Es factible que ambos usos de suelo estudiados cuenten con la cubierta vegetal suficiente para influir positivamente en la capacidad de conducir agua del suelo (Peng et al., 2012) y, por lo tanto, proporcionar servicios ambientales hídricos importantes para esta región.

¿Cuáles de las propiedades físicas y bióticas del suelo que determinan la conductividad hidráulica se modifican en un ecosistema transformado?

Al analizar las características físicas del suelo (ver capítulo) II, encontré que la humedad inicial y el contenido de arcilla explicaron estadísticamente tanto los valores promedio de la K_{fs} como su distribución en gradiente a lo largo del paisaje. Sin embargo, en los modelos el área y el uso de suelo siguieron teniendo poder explicativo, lo que denotó que otras diferencias entre estos ecosistemas, podían influir a la K_{fs} . Posteriormente, cuando analicé las características bióticas encontré que el promedio de la K_{fs} fue explicado también por el

espesor del mantillo, siendo además esté otra variable que podría estar explicando la distribución espacial en gradiente que tiene la K_{fs} (Cap. 3). Pero, de la misma forma que los modelos anteriores, el uso del suelo y el área seguían conservando un fuerte poder explicativo de la K_{fs} . Sorprendentemente, encontré que sólo la biomasa de raíces gruesas es mayor en SF que en CA. Sin embargo, encontramos diferencias importantes en las biomásas de raíces finas y en el mantillo entre las parcelas, independientemente de si son SF o CA, lo cual podría señalar la relevancia del manejo, conservación y restauración activa de la vegetación que hacen algunos dueños. Aunque encontramos que algunas de las propiedades físicas del suelo como la humedad antecedente, el porcentaje de arcillas y bióticas como el espesor del mantillo aún existen otras características asociadas al uso o incluso al área que determinan diferencias de la K_{fs} en cafetales y bosques. Algunas de ellas podrían ser la microtopografía y geoforma de las laderas, dada la influencia que tiene en la erosión laminar. Es importante señalar también que el diseño de muestreo contempla sólo los primeros cinco centímetros de desarrollo del suelo, y que la relación directa entre la biomasa de raíces y la K_{fs} puede estar sucediendo a una mayor profundidad del suelo (10 - 20 cm de profundidad).

¿Cómo la conductividad hidráulica y las características físicas y bióticas que la influyen, varían y se estructuran en el espacio dentro de un mismo ecosistema y en el paisaje?

Si bien al interior de las parcelas no se identificaron estructuras de distribución espacial de la K_{fs} , en escala de paisaje encontré un gradiente de norte a sur. Sin embargo, las variables edáficas de las que depende la K_{fs} como el contenido de materia orgánica, humedad inicial y densidad aparente, aparte del gradiente en escala de paisaje, también presentaron parches

anidados de 119-150 m de diámetro en promedio, aunque esta estructuración no está determinando a la K_{fs} . En este estudio consideré que las raíces estaban jugando un papel más importante dada la influencia que podrían tener los canales de flujo preferencial formados por las raíces y su relación con la K_{fs} , pero no fue así. Es factible que la homogeneización del suelo al interior de la parcela generada por el uso del suelo permanezca incluso en los bosques con *ca.*30 años de recuperación.

El uso del suelo, la humedad y el porcentaje de arcilla explicaron tanto los valores promedio de la K_{fs} como su distribución en gradiente en escala de paisaje. Si bien la textura es una propiedad ampliamente utilizada en los modelos de pedotransferencia para inferir las propiedades hidráulicas del suelo, la alta variación que tiene la K_{fs} tanto en promedio como espacial podría provocar que los modelos sólo basados en las clases texturales o régimen de humedad del suelo no sean precisos en escala de paisaje al no considerar el cambio e intensidad de uso de suelo (McDonnell et al., 2010; Oliver and Webster, 2014; Webster, 2008). El espesor del mantillo está estructurado espacialmente en parches de *ca.*12 m en escala de parcela en el SF y CA del área sur. Las raíces gruesas (>2 mm), tiene un tamaño de parche de 585 m en escala de paisaje, y la biomasa de raíces medianas (1 - 2 mm) y finas (<1 mm) tienen una distribución en gradiente en escala de paisaje, como la K_{fs} . El hecho de que el SF y CA del área sur, sean los únicos que presentan una estructuración del espesor del mantillo, podría deberse a lo semejantes que son estos dos sitios en la composición arbórea y que los aportes para la formación del mantillo sean similares.

¿Qué importancia tienen los bosques secundarios y los agroecosistemas cafetaleros como prestadores de servicios ambientales hídricos?

El impacto que tiene la transformación por el hombre de los ecosistemas sobre la vegetación no solo influye en la diversidad biológica, la productividad primaria y las características climáticas, sino que estos cambios se ven reflejados en servicios ecosistémicos de gran importancia como es la capacidad de capturar y almacenar agua (Martínez et al., 2009; Ojea et al., 2012; Ponette-González et al., 2014).

Los “Pagos por Servicios Ambientales” fueron diseñados como una herramienta específica para crear sistemas de manejo sostenible de los recursos naturales. Esta fue una conclusión que salió de la primera conferencia sobre “Manejo multifuncional de los bosques y el agua”. El enfoque que busca la introducción de los pagos por servicios ambientales (PSA) y la compensación por servicios ambientales (CSA) en el contexto específico del manejo sostenible del bosque y el agua, que es crucial para los planes de manejo y conservación de bosques en los países en desarrollo. Sin embargo, es importante considerar que el pago de servicios ecosistémicos estén basados en el supuesto de que los usos de suelo que conservan la vegetación arbórea, como son, los bosques en distintas etapas sucesionales o cultivos de café en sus distintas modalidades, sean capaces de captar, infiltrar y almacenar agua, de la misma manera que los hacen los bosques maduros. En este estudio descubrí que a pesar de que los bosques secundarios infiltran y conducen más agua que los cafetales de sombra, ambos ecosistemas conservan gran parte de las cualidades optimas de las propiedades físicas y bióticas de sus suelos, ofreciendo evidencia concreta para este supuesto.

En la región central del estado de Veracruz, la transformación del BMM ha sido drástica, y la fragmentación puede ocurrir en distintas etapas y tener distintos orígenes. Por ello es indispensable conocer y evaluar la resiliencia de las funciones ecosistémicas en los ambientes

transformados como los bosques secundarios y los agroecosistemas cafetaleros. En este sentido la evaluación de la capacidad que tienen los suelos para mantener los servicios ambientales que prestan, entre ellos la captura y almacenamiento del agua. La evaluación debe considerar las propiedades hidráulicas del suelo porque son de las más sensibles a los cambios de uso, no solo en magnitud, sino también en variabilidad. La información aportada por este estudio podría contribuir al desarrollo de herramientas para calcular cuotas de pago de servicios ambientales más acorde a las distintas capacidades que tienen los ecosistemas de proveer dichos servicios. En este trabajo encontramos que la cubierta vegetal que tienen los bosques secundarios y los agroecosistemas cafetaleros puede ser suficiente para influir positivamente en la capacidad de los suelos para infiltrar y conducir agua, y por lo tanto pueden continuar proporcionando los servicios hídricos para esta región, aunque no sea en la misma magnitud.

Recomendaciones para futuras investigaciones

1. Este trabajo parece apuntar hacia la historia de uso del suelo como pieza importante que determina a las propiedades hidráulicas del suelo. En futuras investigaciones los sitios de estudio podrían ser clasificados cuidadosamente en términos de su historia de uso, no solamente por su uso actual.
2. Este proyecto se desarrolló sólo en una temporada del año y consideró sólo los primeros cinco centímetros del suelo. Para poder entender gran parte del comportamiento hidráulico en los horizontes orgánicos, sería importante considerar mediciones de infiltración y conductividad hidráulica a mayor profundidad, donde la

biomasa de raíces cambia, y las propiedades físicas y químicas del suelo pueden ser más estables. Así como, ampliar el estudio a otros ecosistemas con transformaciones más contrastantes como son los pastizales y los cultivos de caña.

3. Una línea de investigación poco explorada y que contribuiría a nuestro entendimiento de la conductividad hidráulica en el suelo, gira entorno a los mecanismos por los que el mantillo influye sobre la conductividad hidráulica. Será necesario diseñar y desarrollar experimentos en campo y en laboratorio que nos permitan conocer cómo el microclima que proporciona el mantillo mantiene activos los poros del suelo.
4. Por otro lado, en este trabajo encontré que las arcillas es la fracción granulométrica de la textura que determina a la K_f , lo que no sabemos y no logre identificar en este trabajo, es el tipo de arcillas que están presentes en el suelo. Algunas de ellas serán alófanos, dada la influencia volcánica que tiene la zona, pero no todas las arcillas serán de este tipo. Determinar el tipo de arcillas que están presentes y el porcentaje de ellas que beneficia la entrada de agua, permitirá construir modelos más certeros en escalas finas.
5. Trabajos futuros en esta línea de investigación sería tener un mayor número de réplicas del mismo uso de suelo, como mínimo tres, además de otros usos de suelo con cubiertas forestales contrastantes, para poder conocer la interacción entre las variables que tienen un fuerte comportamiento de covariación.
6. Del mismo modo, para poder tomar decisiones con relación al pago de servicios ambientales hídricos en sistemas agroforestales, es necesario conocer los diferentes

tipos de manejo, dado que los suelos de los agroecosistemas de café de sombra aquí analizados tienen una alta capacidad de infiltrar y conducir agua.

Literatura citada

- Aide, T.M., Ruiz-Jaen, M.C., Grau, H.R., 2010. What is the state of tropical montane cloud forest restoration ? Trop. Mont. Cloud For. Sci. Conserv. Manag. 101–110.
- Alaoui, A., Goetz, B., 2008. Dye tracer and infiltration experiments to investigate macropore flow. Geoderma 144, 279–286. doi:10.1016/j.geoderma.2007.11.020
- Alaoui, A., Helbling, A., 2006. Evaluation of soil compaction using hydrodynamic water content variation: Comparison between compacted and non-compacted soil. Geoderma 134, 97–108. doi:10.1016/j.geoderma.2005.08.016
- Allaire, S.E., Roulier, S., Cessna, A.J., 2009. Quantifying preferential flow in soils: A review of different techniques. J. Hydrol. 378, 179–204. doi:10.1016/j.jhydrol.2009.08.013
- Ataroff, M., Rada, F., 2000. Deforestation impact on water dynamics in a Venezuelan Andean. BioOne 29, 440–444. doi:10.1579/0044-7447-29.7.440
- Banzi, M., Cuartielles, D., Igoe, T., Martino, G., Mellis, D., 2010. Arduino.
- Borman, H., Breuer, L., Gräff, T., Huisman, J.A., 2007. Analysing the effects of soil properties changes associated with land use changes on the simulated water balance: A comparison of three hydrological catchment models for scenario analysis. Ecol. Modell. 209, 29–40.
- Bruijnzeel, L.A., 2004. Hydrological functions of tropical forests: Not seeing the soil for the trees?, Agriculture, Ecosystems and Environment. doi:10.1016/j.agee.2004.01.015
- Bruijnzeel, L.A., Kappelle, M., Mulligan, M., Scatena, F.N., 2010. 72 Tropical montane cloud forests : state of knowledge and sustainability perspectives in a changing world,

- in: Bruijnzeel, L.A., Scatena, F.N., Hamilton, L.S. (Eds.), Tropical Montane Cloud Forest: Science for Conservation and Management. Cambridge University Press, pp. 691–740.
- Bubb, P., May, I., Miles, L., Sayer, J., 2004. Cloud Forest Agenda, UNEP-WCMC. ed, UNEP-WCMC. Banson, Cambridge, UK.
- Buytaert, W., Wyseure, G., Bi, B. De, Deckers, J., 2005. The effect of land-use changes on the hydrological behaviour of Histic Andosols in south Ecuador. *Hydrol. Process.* 19, 3985–3997. doi:10.1002/hyp.5867
- Campos, C.A., Cruz, H.L., Rocha, O.S., 2016. Mass, nutrient pool, and mineralization of litter and fine roots in a tropical mountain cloud forest. *Sci. Total Environ.* 575, 876–886. doi:10.1016/j.scitotenv.2016.09.126
- Cannavo, P., Sansoulet, J., Harmand, J.M., Siles, P., Dreyer, E., Vaast, P., 2011. Agroforestry associating coffee and *Inga densiflora* results in complementarity for water uptake and decreases deep drainage in Costa Rica. *Agric. Ecosyst. Environ.* 140, 1–13. doi:10.1016/j.agee.2010.11.005
- Chatterjee, S., Hadi, A.S., Bertram, P., 2000. Regression Analysis by Example, 3th ed. Wiley-Interscience, USA.
- Clothier, B.E., Green, S.R., Deurer, M., 2008. Preferential flow and transport in soil: Progress and prognosis. *Eur. J. Soil Sci.* 59, 2–13. doi:10.1111/j.1365-2389.2007.00991.x
- Defrenet, E., Roupsard, O., Van den Meersche, K., Charbonnier, F., Pastor Pérez-Molina, J., Khac, E., Prieto, I., Stokes, A., Roumet, C., Rapidel, B., de Melo Virginio Filho, E., Vargas, V.J., Robelo, D., Barquero, A., Jourdan, C., 2016. Root biomass, turnover and

net primary productivity of a coffee agroforestry system in Costa Rica: effects of soil depth, shade trees, distance to row and coffee age. *Ann. Bot.* 1–19.
doi:10.1093/aob/mcw153

Document_not_found, n.d. Document not found ((De Fuentes 2009)).

Dörner, J., Dec, D., Peng, X., Horn, R., 2010. Effect of land use change on the dynamic behaviour of structural properties of an Andisol in southern Chile under saturated and unsaturated hydraulic conditions. *Geoderma* 159, 189–197.
doi:10.1016/j.geoderma.2010.07.011

Dubroecq, D., Geissert, D., Barois, I., Ledru, M.P., 2002. Biological and mineralogical features of Andisols in the Mexican volcanic higlands. *Catena* 49, 183–202.
doi:10.1016/S0341-8162(02)00043-7

Dunne, T., Zhang, W., Aubry, B.F., 1991. Effects of Rainfall Vegetation and Microtopography on Infiltration and Runoff. *Water Resour. Res.* 27, 2271–2285.

Elrick, D.E., Reynolds, W.D., 1992. Infiltration from Constant-Head well Permeameters and Infiltrometers, in: Topp, G.C., Reynolds, W.D., Green, R.E. (Eds.), *Advances in Measurement of Soil Physical Properties: Bringing Theory into Practice*. Soil Science Society of America, Inc, Madison, WI, USA, pp. 1–24.

Facelli, J.M., Pickett, T.A., 1991. Plant Litter : Its Dynamics and Effects on Plant Community Structure. *Bot. Rev.* 57, 1–32.

FAO, 2017. Arabica coffee manual for Myanmar [WWW Document]. Corp. Doc. Repos.

Fortin, M.-J., Dale, M., 2005. *Spatial Analysis: A guide for Ecologists*, 1st ed. Cambridge

University Press, UK.

Freschet, G.T., Aerts, R., Cornelissen, J.H.C., 2012. Multiple mechanisms for trait effects on litter decomposition: Moving beyond home-field advantage with a new hypothesis. *J. Ecol.* 100, 619–630. doi:10.1111/j.1365-2745.2011.01943.x

García, E., 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen, 5ta ed. Instituto de Geografía, Universidad Autónoma de México, México, D.F.

Gerke, H.H., Kuchenbuch, R.O., 2007. Root effects on soil water and hydraulic properties. *Biol. Bratislava* 62, 557–561. doi:10.2478/s11756-007-0110-8

Germer, S., Neill, C., Krusche, A. V., Elsenbeer, H., 2010. Influence of land-use change on near-surface hydrological processes: Undisturbed forest to pasture. *J. Hydrol.* 380, 473–480. doi:10.1016/j.jhydrol.2009.11.022

Ghestem, M., Sidle, R.C., Stokes, A., 2011. The Influence of Plant Root Systems on Subsurface Flow: Implications for Slope Stability. *Bioscience* 61, 869–879. doi:10.1525/bio.2011.61.11.6

Gómez-Tagle, A., Gómez-Tagle, Alberto, F., Batlle-Sales, J., Zepeda, H., Guevara-Santamaría, M., Maldonado, S., Pintor, E., 2008. Conductividad hidráulica saturada de campo: Uso de un infiltrómetro de carga constante y anillo sencillo. *Terra Latinoam.* 26, 287–297.

Hamilton, L.S., Juvik, J.O., Scatena, F.N., 1995. Tropical Montane Cloud Forest. Springer Verlag, New York.

Hernández-Martínez, G., Manson, R.H., Hernández Contreras, A., 2009. Quantitative

classification of coffee agroecosystems spanning a range of production intensities in central Veracruz, Mexico. *Agric. Ecosyst. Environ.* 134, 89–98. doi:10.1016/j.agee.2009.05.020

Hillel, D., 2004. *Introduction to Environmental Soil Physics*. Elsevier Science, USA.

Holwerda, F., Bruijnzeel, L.A., Barradas, V.L., Cervantes, J., 2013. The water and energy exchange of a shaded coffee plantation in the lower montane cloud forest zone of central Veracruz, Mexico. *Agric. For. Meteorol.* 173, 1–13. doi:10.1016/j.agrformet.2012.12.015

Holwerda, F., Bruijnzeel, L.A., Muñoz-Villers, L.E., Equihua, M., Asbjornsen, H., 2010. Rainfall and cloud water interception in mature and secondary lower montane cloud forests of central Veracruz, Mexico. *J. Hydrol.* 384, 84–96. doi:10.1016/j.jhydrol.2010.01.012

Hu, W., Shao, M., Wang, Q., Fan, J., Horton, R., 2009. Temporal changes of soil hydraulic properties under different land uses. *Geoderma* 149, 355–366. doi:10.1016/j.geoderma.2008.12.016

Ilek, A., Kucza, J., Szostek, M., 2017. The effect of the bulk density and the decomposition index of organic matter on the water storage capacity of the surface layers of forest soils. *Geoderma* 285, 27–34. doi:10.1016/j.geoderma.2016.09.025

Jeyanny, V., Husni, M.H. a., Wan Rasidah, K., Kumar, B.S., Arifin, A., Hisham, M.K., 2014. Carbon stocks in different carbon pools of a tropical lowland forest and a montane forest with varying topography. *J. Trop. For. Sci.* 26, 560–571.

Kumar, B., 2007. *Litter dynamics in plantation and agroforestry systems of the Tropics - A*

- Review of observations and Methods, in: Batish, D.R., Kohli, and R.K. (Eds.), *Ecological Basis of Agroforestry*. p. 400.
- Kumar, S., Anderson, S.H., Udawatta, R.P., Kallenbach, R.L., 2012. Water infiltration influenced by agroforestry and grass buffers for a grazed pasture system. *Agrofor. Syst.* 84, 325–335. doi:10.1007/s10457-011-9474-4
- Leuschner, C., Wiens, M., Harteveld, M., Hertel, D., Tjitrosemito, S., 2006. Patterns of fine root mass and distribution along a disturbance gradient in a tropical montane forest, Central Sulawesi (Indonesia). *Plant Soil* 283, 163–174. doi:10.1007/s11104-006-6638-5
- Lin, H., Zhou, X., 2008. Evidence of subsurface preferential flow using soil hydrologic monitoring in the Shale Hills catchment. *Eur. J. Soil Sci.* 59, 34–49. doi:10.1111/j.1365-2389.2007.00988.x
- Litaor, M.I., Seastedt, T.R., Walker, D.A., 2002. Spatial analysis of selected soil attributes across an alpine topographic/snow gradient. *Landsc. Ecol.* 73963, 1–15.
- Marín-Castro, B.E., 2010. Variacion espacial de la Conductividad Hidráulica saturada en suelos de origen volcánico bajo tres usos de suelo en el Centro de Veracruz, México. Instituto de Ecología, A. C.
- Marín-Castro, B.E., Geissert, D., Negrete-Yankelevich, S., Gómez-Tagle Chávez, A., 2016. Spatial distribution of hydraulic conductivity in soils of secondary tropical montane cloud forests and shade coffee agroecosystems. *Geoderma* 283, 57–67. doi:10.1016/j.geoderma.2016.08.002
- Martínez, M.L., Pérez-Maqueo, O., Vázquez, G., Castillo-Campos, G., García-Franco, J.,

- Mehltreter, K., Equihua, M., Landgrave, R., 2009. Effects of land use change on biodiversity and ecosystem services in tropical montane cloud forests of Mexico. *For. Ecol. Manage.* 258, 1856–1863. doi:10.1016/j.foreco.2009.02.023
- McDonnell, J.J., McGuire, K., Aggarwal, P., Beven, K.J., Biondi, D., Destouni, G., Dunn, S., James, a., Kirchner, J., Kraft, P., Lyon, S., Maloszewski, P., Newman, B., Pfister, L., Rinaldo, a., Rodhe, a., Sayama, T., Seibert, J., Solomon, K., Soulsby, C., Stewart, M., Tetzlaff, D., Tobin, C., Troch, P., Weiler, M., Western, a., Wörman, a., Wrede, S., 2010. How old is streamwater? Open questions in catchment transit time conceptualization, modelling and analysis. *Hydrol. Process.* 24, 1745–1754. doi:10.1002/hyp.7796
- Meek, B.D., Rechel, E.R., Carter, L.M., DeTar, W.R., Urie, A.L., 1992. Infiltration Rate of a Sandy Loam Soil : Effects of Traffic , Tillage , and Plant Roots. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 56, 908–913.
- Moguel, P., Toledo, V.M., 1999. Biodiversity Conservation in Traditional Coffe Systems of Mexico. *Conserv. Biol.* 13, 11–21.
- Muñoz-Villers, L.E., 2008. Efecto del cambio en el uso de suelo sobre la dinámica hidrológica y calidad de agua en el Trópico Húmedo del Centro de Veracruz, México. Universidad Autónoma Metropolitana.
- Muñoz-Villers, L.E., Geissert, D.R., Holwerda, F., McDonnell, J.J., 2016. Factors influencing stream baseflow transit times in tropical montane watersheds. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 20, 1621–1635. doi:10.5194/hess-20-1621-2016
- Muñoz-Villers, L.E., Holwerda, F., Alvarado-Barrientos, M.S., Geissert, D., Marín-Castro,

- B., Gómez-Tagle, A., McDonnell, J., Asbjornsen, H., Dawson, T., Bruijnzeel, L.A., 2015. Efectos hidrológicos de la conversión del bosque de niebla en el centro de Veracruz , México. *Bosque* 36, 395–407. doi:10.4067/S0717-92002015000300007
- Muñoz-Villers, L.E., Holwerda, F., Gómez-Cárdenas, M., Equihua, M., Asbjornsen, H., Bruijnzeel, L.A., Marín-Castro, B.E., Tobón, C., 2012. Water balances of old-growth and regenerating montane cloud forests in central Veracruz, Mexico. *J. Hydrol.* 462–463, 53–66. doi:10.1016/j.jhydrol.2011.01.062
- Negrete-Yankelevich, S., Fox, G.A., 2015. Spatial Variation and Linear Modeling of Ecological Data, in: Fox, G.A., Negrete-Yankelevich, S., Sosa, J. V. (Eds.), *Ecological Statistics Contemporary Theory and Application*. Oxford, University Press, p. 416.
- Negrete-Yankelevich, S., Fragoso, C., Newton, A., Russell, G., Heal, O.W., 2006. Spatial patchiness of litter, nutrients and macroinvertebrates during secondary succession in a Tropical Montane Cloud Forest in Mexico. *Plant Soil* 286, 123–139. doi:10.1007/s11104-006-9031-5
- Ojea, E., Martin-Ortega, J., Chiabai, A., 2012. Defining and classifying ecosystem services for economic valuation: The case of forest water services. *Environ. Sci. Policy* 19–20, 1–15. doi:10.1016/j.envsci.2012.02.002
- Oliver, M.A., Webster, R., 2014. A tutorial guide to geostatistics: Computing and modelling variograms and kriging. *Catena* 113, 56–69. doi:10.1016/j.catena.2013.09.006
- Padovan, M.P., Cortez, V.J., Navarrete, L.F., Navarrete, E.D., Deffner, A.C., Centeno, L.G., Munguía, R., Barrios, M., Vílchez-Mendoza, J.S., Vega-Jarquín, C., Costa, A.N., Brook, R.M., Rapidel, B., 2015. Root distribution and water use in coffee shaded with

- Tabebuia rosea Bertol. and Simarouba glauca DC. compared to full sun coffee in sub-optimal environmental conditions. *Agrofor. Syst.* 89, 857–868. doi:10.1007/s10457-015-9820-z
- Pandey, R.R., Sharma, G., Tripathi, S.K., Singh, A.K., 2007. Litterfall, litter decomposition and nutrient dynamics in a subtropical natural oak forest and managed plantation in northeastern India. *For. Ecol. Manage.* 240, 96–104. doi:10.1016/j.foreco.2006.12.013
- Peng, S.L., Wu, J., You, W.H., 2012. Recovery of saturated hydraulic conductivity along a forest successional series from abandoned land to mature, evergreen broad-leaved forest in eastern China. *Soil Res.* 50, 257–266. doi:10.1071/SR11149
- Perfecto, I., Rice, R.A., Greenberg, R., Van der Voort, M.E., 1996. ShadeCoffee: A Disappearing Refuge for Biodiversity. *Bioscience* 46, 598–608.
- Pierret, A., Latchackak, K., Chathanvongsa, P., Sengtaheuanghoung, O., Valentin, C., 2007. Interactions between root growth, slope and soil detachment depending on land use: A case study in a small mountain catchment of Northern Laos. *Plant Soil* 301, 51–64. doi:10.1007/s11104-007-9413-3
- Ponette-González, A.G., Brauman, K.A., Marín-Spiotta, E., Farley, K.A., Weathers, K.C., Young, K.R., Curran, L.M., 2014. Managing water services in tropical regions: From land cover proxies to hydrologic fluxes. *Ambio* 44, 367–375. doi:10.1007/s13280-014-0578-8
- Ponette-González, A.G., Weathers, K.C., Curran, L.M., 2010. Water inputs across a tropical montane landscape in Veracruz, Mexico: synergistic effects of land cover, rain and fog seasonality, and interannual precipitation variability. *Glob. Chang. Biol.* 16, 946–963.

doi:10.1111/j.1365-2486.2009.01985.x

- Ray, D.K., 2013. Tropical Montane Cloud Forests, in: *Climate Vulnerability: Understanding and Addressing Threats to Essential Resources*. pp. 79–85. doi:10.1016/B978-0-12-384703-4.00519-0
- Richards, S.A., 2015. Likelihood and Model Selection, in: Fox, G.A., Negrete-Yankelevich, S., Sosa, J. V (Eds.), *Ecological Statistics Contemporary Theory and Application*. Oxford, University Press, p. 416.
- Roman, L., Scatena, N., Bruijnzeel, L.A., 2010. Global and local variations in tropical montane cloud forest soils, in: Bruijnzeel, L.A., Scatena, F.N., Hamilton, L.S. (Eds.), *Tropical Montane Cloud Forest: Science for Conservation and Management*. Cambridge University Press.
- Sauer, T.J., Logsdon, S.D., 2002. Hydraulic and Physical Properties of Stony Soils in a Small Watershed. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 66, 1947–1956. doi:10.2136/sssaj2002.1947
- Schuurman, J.J., Goedewaagen, M.A.J., 1971. Methods for the examination of root system and roots. Center for agricultural publishing and documentation, Wageningen The Netherlands.
- Sharma, R., Sharma, E., Purohit, N., 1997. Cardamomo mandarin and nitrogen fixing trees in agroforestry system India Litterfall and decomposition. *Agrofor. Syst.* 35, 239–253.
- Shoji, S., Nanzyo, M., Dahlgren, R., 1993. Volcanic ash soils. *Genesis. Properties and utilization*, 1ra. ed. Elsevier, Amsterdam. doi:10.1016/S0166-2481(08)70263-0
- Siebe, C., Jahn, R., Stahr, K., 1996. *Manual para la descripción y evaluación ecológica de*

suelos en el campo, Publicació. ed. Chapingo, México.

- Simunek, J., Jarvis, N.J., van Genuchten, M.T., Gardenas, A., 2003. Review and comparison of models for describing non-equilibrium and preferential flow and transport in the vadose zone. *J. Hydrol.* 272, 14–35. doi:10.1016/S0022-1694(02)00252-4
- Soethe, N., Lehmann, J., Engels, C., 2006. Root morphology and anchorage of six native tree species from a tropical montane forest and an elfin forest in Ecuador. *Plant Soil* 279, 173–185. doi:10.1007/s11104-005-1005-5
- Stokes, A., Atger, C., Bengough, A.G., Fourcaud, T., Sidle, R.C., 2009. Desirable Plant root traits for protecting natural and engineered slopes against landslides. *Plant Soil* 324, 1–30. doi:10.1007/s11104-009-0159-y
- Toledo-Aceves, T., Meave, J.A., González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N., 2011. Tropical montane cloud forests: Current threats and opportunities for their conservation and sustainable management in Mexico. *J. Environ. Manage.* 92, 974–981. doi:10.1016/j.jenvman.2010.11.007
- Van der Putten, W.H., Bardgett, R.D., Bever, J.D., Bezemer, T.M., Casper, B.B., Fukami, T., Kardol, P., Klironomos, J.N., Kulmatiski, A., Schweitzer, J. a., Suding, K.N., Van de Voorde, T.F.J., Wardle, D. a., 2013. Plant-soil feedbacks: the past, the present and future challenges. *J. Ecol.* 101, 265–276. doi:10.1111/1365-2745.12054
- Vorobeichik, E.L., 1997. On the methods for measuring forest litter thickness to diagnose the technogenic disturbances of ecosystems. *Russ. J. Ecol.* 28, 263–267.
- Vorobeichik, E.L., 1995. Changes in thickness of forest litter under chemical pollution. *Russ. J. Ecol.* 26, 278–284.

- Walsh, R.P.D., Voigt, P.J., 1977. Vegetation Litter: An Underestimated Variable in Hydrology and Geomorphology. *J. Biogeogr.* 4, 253.
- Webster, R., 2008. Soil Science and Geostatistics, in: Krasilniov, P. V., Carré, F., Montanarella, L. (Eds.), *Soil Geography and Geostatistics Concepts and Applications*. Luxemburgo European Commision, p. 203.
- Williams-Linera, G., López-Gómez, A., 2008. Estructura y diversidad de la vegetación leñosa, in: Manson, R.H., Hernandez-Ortiz, V., Gallina, S. (Eds.), *Agroecosistemas Cafetaleros de Veracruz Biodiversidad Manejo Y Conservación*. Veracruz, México, p. 348.
- Williams-Linera, G., Manson, R.H., Isunza-Vera, E., 2002. La fragmentación del bosque mesófilo de montaña y patrones de uso del suelo en la región oeste de Xalapa, Veracruz, México. *Madera y Bosques* 8, 73–89.
- Williams-Linera, G., Tolome, J., 1996. Litterfall , Temperate and Tropical Dominant Trees , and Climate in a Mexican Lower Montane Forest. *Biotropica* 28, 649–656.
- WRB, 2007. Base Referencial Mundial del Recurso Suelo, 1ra. ed. *Informes sobre Recursos Mundiales de Suelo No. 103*. FAO, Roma.
- Wu, G.L., Yang, Z., Cui, Z., Liu, Y., Fang, N.F., Shi, Z.H., 2016. Mixed artificial grasslands with more roots improved mine soil infiltration capacity. *J. Hydrol.* 535, 54–60. doi:10.1016/j.jhydrol.2016.01.059
- Wu, L., Pan, L., Mitchell, J., Sanden, B., 1999. Measuring Saturated Hydraulic Conductivity using a Generalized Solution for Single-Ring Infiltrimeters. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 63, 788. doi:10.2136/sssaj1999.634788x

- Xu, X., Lewis, C., Liu, W., Albertson, J.D., Kiely, G., 2012. Analysis of single-ring infiltrometer data for soil hydraulic properties estimation: Comparison of BEST and Wu methods. *Agric. Water Manag.* 107, 34–41. doi:10.1016/j.agwat.2012.01.004
- Youkhana, A., Idol, T., 2009. Tree pruning mulch increases soil C and N in a shaded coffee agroecosystem in Hawaii. *Soil Biol. Biochem.* 41, 2527–2534. doi:10.1016/j.soilbio.2009.09.011
- Zimmermann, B., Elsenbeer, H., 2008. Spatial and temporal variability of soil saturated hydraulic conductivity in gradients of disturbance. *J. Hydrol.* 361, 78–95. doi:10.1016/j.jhydrol.2008.07.027
- Zimmermann, B., Elsenbeer, H., De Moraes, J.M., 2006. The influence of land-use changes on soil hydraulic properties: Implications for runoff generation. *For. Ecol. Manage.* 222, 29–38. doi:10.1016/j.foreco.2005.10.070
- Zimmermann, B., Papritz, A., Elsenbeer, H., 2010. Asymmetric response to disturbance and recovery: Changes of soil permeability under forest–pasture–forest transitions. *Geoderma* 159, 209–215. doi:10.1016/j.geoderma.2010.07.013