



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO
FACULTAD DE CIENCIAS

**“TASAS DE DESCOMPOSICION DE MATERIA ORGANICA
FOLIAR DE ESPECIES ARBOREAS DE SELVAS EN
CLIMA ESTACIONAL”**

T E S I S

que para obtener el Título de

B I O L O G O

p r e s e n t a :

ANGELINA MARTINEZ YRIZAR

México, D. F.

Agosto, 1980



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

A MIS PADRES Y HERMANOS CON CARINO,
UNA GRAN ADMIRACION Y UN PROFUNDO
AGRADECIMIENTO

"Before the leaves can mount again
To fill the trees with another shade,
They must go down past things coming up.
They must go down into the dark decayed".

ROBERT FROST

INDICE

PRESENTACION Y AGRADECIMIENTOS

I. INTRODUCCION.....	1
II. ANTECEDENTES	
1. Enfoque general de productividad primaria y ciclaje de nutrientes.....	3
2. Estudios sobre productividad de hojarasca.....	13
3. Descomposición de hojarasca.....	18
3.1 Tipos de mantillo.....	18
3.2 Agentes de descomposición.....	19
3.3 Estudios sobre descomposición de mantillo.....	28
4. Constante anual de descomposición del mantillo.....	36
III. OBJETIVOS.....	42
IV. CARACTERISTICAS AMBIENTALES DEL AREA DE ESTUDIO	
A. Descripción general de la Estación de Biología "Chamela"....	43
1. Localización	
2. Fisiografía y Geología	
3. Hidrografía	
4. Clima	
B. Descripción de los sitios experimentales.....	48
1. Sitio de terreno plano o de selva mediana subcaducifolia.....	48
1.1 Localización	
1.2 Suelo	
1.3 Vegetación	
2. Sitio de terreno inclinado o de selva baja caducifolia.....	51
2.1 Localización	
2.2 Suelo	
2.3 Vegetación	

PRESENTACION Y AGRADECIMIENTOS

A lo largo del desarrollo de este laborioso y prolongado trabajo, han sido compañeros y amigos las personas que de muy diversas maneras han intervenido en las diferentes facetas que lo integran, por lo que influyeron grandemente y de manera positiva, tanto en su diseño y preparación experimental como en el análisis de las muestras en el laboratorio y finalmente en el análisis y discusión de los resultados. Por tales motivos deseo agradecer al Dr. José Sarukhán la oportunidad que me brindó de incorporarme a su proyecto de Productividad Primaria en Chame-la desde sus inicios, así como el tema propuesto para esta tesis y más adelante su valiosa asesoría, constante apoyo e innumerables sugerencias en torno al trabajo.

Asimismo quisiera hacer patente mi agradecimiento a los integrantes de la Comisión Dictaminadora: Dr. José Sarukhán, Biol. Mónica Vizcaíno, M.enC. Exequiel Ezcurra, Dr. Rodolfo Dirzo y M.enC. Antonio Lot, por la cuidadosa revisión que hicieron del manuscrito y sus valiosos comentarios. A Mónica Vizcaíno el haberme permitido utilizar sus datos de producción de biomasa foliar de su tesis de maestría en preparación y al Dr. José Sarukhán, M.enC. Alfredo Pérez, M.enC. Daniel Piñero y Pas. de Biol. Ana Mendoza por su contribución en la elaboración del diseño experimental.

Además, debo expresar mi gratitud al Biol. Arturo Solís por haberme brindado su alegría y ayuda incondicional a lo largo de todas las co-
lectas en el campo así como a todos mis compañeros del Laboratorio de

Ecología que siempre se mostraron complacientes de participar en ellas y por su valiosa colaboración en la recopilación bibliográfica. A José Luis Alvarado por su ayuda en el procesamiento en el laboratorio de las muestras de hojarasca y mantillo correspondientes a un año de colecta.

Deseo agradecer muy especialmente, a José Alberto Búrquez, mi esposo, su paciente dedicación a la lectura de los primeros manuscritos de este reporte, sus comentarios que permitieron mejorarlos así como su infatigable ayuda y apoyo moral.

Mi reconocimiento para el Dr. Edmund Tanner de la Universidad de Cambridge, por sus indicaciones con respecto a la toma de muestras de mantillo en pie, al Dr. Lenom Cajuste, quien me auxilió en la técnica de obtención de cenizas y por permitirme trabajar por algún tiempo en su laboratorio en la UACH, a la Dra. Marisa Jasa por su cooperación desinteresada en el análisis estadístico de los datos en el Centro de Biometría y Cómputo del INIA y a la Dra. Evangelina Pérez del Laboratorio de Micología, por la identificación que hizo de los ejemplares de hongos colectados en la estación.

Finalmente quisiera agradecer a Mario García, administrador de la Estación "Chamela" y a su esposa Isora, por las facilidades que me otorgaron durante mis estancias temporales en la Estación.

El presente trabajo se realizó en el Laboratorio de Ecología del Instituto de Biología, UNAM, con apoyo del subsidio No. 23 del Programa Indicativo de Ecología del CONACyT.

I INTRODUCCION

Aunque hay una abundante literatura sobre la estructura y composición de las comunidades vegetales encontradas en los trópicos, existen relativamente pocos estudios a largo plazo que se centren a conocer la dinámica de estos ecosistemas. Dentro del conocimiento de la dinámica del ecosistema, el estudio de la productividad primaria y por tanto de los aspectos cuantitativos de los patrones de producción de hojarasca (caída de ramas, hojas, flores, semillas y otras partes vegetales) y de la descomposición de esta materia orgánica, son de primordial interés ya que estos aspectos representan una parte importante de la ecología de los ecosistemas terrestres, en relación a la transferencia de energía y nutrientes a partir del nivel trófico primario, sustentador de todo el ecosistema. Sin embargo, esta información es incipiente para la gran mayoría de las comunidades arbóreas del mundo, y en México, donde existe una enorme riqueza en tipos de vegetación, se requiere de investigaciones intensivas que integren el conocimiento ecológico que permita construir el basamento teórico y empírico para el uso acertado de sus recursos y de su conservación a largo plazo.

Tomando en cuenta lo anterior, el presente trabajo representa la etapa inicial de un proyecto de investigación básica, diseñado para contribuir al conocimiento de la dinámica de comunidades naturales de México, asociadas a condiciones climáticas estacionales; particularmente en relación al estudio ecológico de las especies vegetales más importantes que las forman en cuanto a su contribución anual con materia orgánica y nutrientes minerales y de terminar así el significado biológico de estas especies en el ciclo de nutrientes.

A partir de 1975, en el Laboratorio de Ecología del Instituto de Biología, UNAM y bajo la asesoría del Dr. José Sarukhán K., se dió inicio al Proyecto de Productividad Primaria en la región de Chamela, Jal. con el objeto de analizar el metabolismo de comunidades, a través del estudio de la productividad, acumulación, transformación y flujo de materia y energía en selvas de la costa de Jalisco asociadas a condiciones de estacionalidad climática bien definida. De sus primeros resultados acerca de los patrones espaciales y temporales de producción de hojarasca obtenidos por Vizcaíno (en preparación) tuvo su origen el presente trabajo, al cual se encuentra estrechamente vinculado.

A continuación se presenta una breve descripción de las características funcionales que deben tomarse en cuenta en el estudio de un ecosistema, haciendo referencia de los trabajos más importantes sobre producción y descomposición de hojarasca en diferentes comunidades arbóreas del mundo.

II ANTECEDENTES

1. Enfoque general de productividad primaria y ciclaje de nutrientes.

Productividad primaria es el término general empleado para referirse a la energía fijada por las plantas durante la fotosíntesis. A la cantidad total de energía que se fija por este proceso se le llama Producción Bruta; no obstante, una fracción de esta energía (ca 60%) se invierte en procesos respiratorios, por lo que solamente el resto de la energía originalmente fijada se constituye en nueva biomasa y es a lo que se llama Producción Neta que es la que puede ser aprovechada por el hombre y otros animales. En consecuencia, es de esta materia orgánica sintetizada por las plantas verdes, que constituyen el 99% de la biomasa total de biósfera (Krebs, 1972), de la que depende el sustento del resto de los seres vivos del planeta.

La productividad de una comunidad vegetal se puede expresar en la siguiente ecuación:

$$\text{PRODUCCION NETA} = \text{PRODUCCION BRUTA} - \text{RESPIRACION DE LOS AUTOTROFOS}$$

Esta relación también se aplica a nivel de ecosistema como un todo, debiéndose incluir la respiración y biomasa de los heterótrofos (comunidad animal y organismos descomponedores). Al incremento total en materia orgánica de una comunidad se le llama Producción Neta del Ecosistema:

$$\text{PRODUCCION NETA DEL ECOSISTEMA} = \text{PRODUCCION BRUTA} - \left[\begin{array}{l} \text{RESPIRACION DE AUTOTROFOS} \\ \text{RESPIRACION DE HETEROTROFOS} \end{array} \right]$$

$$\text{PRODUCCION NETA DEL ECOSISTEMA} = \text{PRODUCCION NETA} - \text{RESPIRACION DE HETEROTROFOS}$$

Cuando la respiración de los heterótrofos iguala la producción neta o

bien cuando el cociente de respiración total (RT) entre producción bruta (PB) es igual a la unidad, entonces la producción neta del ecosistema es igual a cero. Esta condición se alcanza en las comunidades maduras definidas como el estado estable en el cual la entrada de energía por fotosíntesis es igual a la salida por respiración, y no hay incremento en la materia orgánica del ecosistema. Estos cocientes permiten además determinar el estado sucesional en el que una comunidad se encuentra. Por ejemplo, el valor 0.82 obtenido de la relación RT/PB en el bosque experimental de Brookhaven en New York indica que se trata de una comunidad en un estado sucesional tardío (Woodwell y Whittaker, 1968).

Los valores de producción primaria neta varían grandemente de una comunidad natural a otra (Tabla 1) siendo mayor en los ecosistemas tropicales (e.g. selvas cálidas húmedas) disminuyendo progresivamente hacia los polos. La gran productividad de las regiones tropicales se debe a la combinación favorable de alta incidencia de radiación solar, temperaturas cálidas, abundante precipitación y constante abastecimiento de nutrientes. En las regiones frías y árticas, la productividad disminuye por la temperatura que es muy baja como consecuencia de la poca energía recibida por unidad de área, que impiden que el proceso de la fotosíntesis sea muy activo; mientras que en las zonas áridas de las regiones subtropicales, donde la energía lumínica abunda, la productividad se ve limitada por la escasez de agua (Ricklefs, 1973; Whittaker, 1975).

En los ecosistemas terrestres la tasa de producción primaria depende entonces del suministro de luz solar, de la temperatura, la disponibilidad de agua y de nutrientes. Estos últimos son los materiales químicos a partir

TABLA 1

Productividad Primaria Neta en diferentes comunidades vegetales del mundo. De Whittaker (1975).

TIPO DE ECOSISTEMA	AREA 10^6 Km^2	RANGO DE PRODUCTIVIDAD POR UNIDAD DE AREA $\text{gr m}^{-2} \text{ año}^{-1}$	MEDIA
SELVA TROPICAL	24.5	1000-3500	2000
SELVA ESTACIONAL	7.5	1000-2500	1600
BOSQUE TEMPLADO	12.0	600-2500	1250
BOSQUE CADUCIFOLIO	7.0	600-2500	1200
BOSQUE BOREAL	12.0	400-2000	800
MATORRAL	8.5	250-1200	700
SAVANA	15.0	200-2000	900
PASTIZAL TEMPLADO	9.0	200-1500	600
TUNDRA Y VEGETACION ALPINA	80.0	10-400	140
DESIERTOS Y SEMIDESIERTOS	42.0	0-250	40

de los cuales la materia viva se construye y se mantiene. Los nutrientes minerales son derivados del suelo, de la intemperización de la roca madre, de la lixiviación por acción del agua y de la atmósfera. Los vegetales los toman de sus raíces y luego son trasladados a través de la planta e incorporados a sus tejidos. Cuando la planta o parte de ella muere, se inicia la descomposición de la materia vegetal y los elementos que contiene regresan al suelo donde vuelven a estar disponibles. Un camino alternativo ocurre cuando los herbívoros se alimentan de partes vegetales o bien de toda la planta; en este caso, el regreso de los elementos químicos al suelo se retrasa hasta que son excretados o el animal muere. De esta manera los nutrientes esenciales para el desarrollo de los organismos pueden ciclar repetidas veces a través del sistema biológico (Golley *et al.*, 1975).

El estudio de la productividad primaria en ecosistemas terrestres ha sido una tarea difícil debido a la complejidad de las interrelaciones de los procesos involucrados y a los problemas que representa el trabajar con sistemas tan grandes como un bosque o una selva. Sin embargo, se han aplicado 2 enfoques generales para su estudio (Odum, 1959; citado en Woodwell y Whittaker, 1968):

1. Técnicas de cosecha y medida del incremento en biomasa vegetal durante un período específico de tiempo (debe considerarse el incremento en troncos, ramas, raíces y producción de hojarasca). También se incluyen los valores de contenido calórico y composición química de la materia vegetal cosechada. Esta técnica mide únicamente la producción neta que debe expresarse como peso seco por unidad de área por unidad de tiempo (e.g. $\text{Kg} \cdot \text{Ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$).
2. Cuantificación de las tasas de intercambio de CO_2 como un indicador

de la actividad fotosintética. Esto se logra excluyendo parte del ecosistema de manera que la disminución de CO_2 durante el día se compara con el incremento durante la noche debido solamente a la respiración.

Se ha estimado que del 40 al 60% de la energía que se fija por fotosíntesis se utiliza en la respiración de los autótrofos, por lo que la producción neta es aproximadamente la mitad de la producción bruta (Whittaker, 1975). Woodwell (1970) presenta un esquema donde se indican las estimaciones de las relaciones energéticas en un bosque experimental de roble y pino del Laboratorio Nacional de Brookhaven, New York, dando una solución a las ecuaciones de producción, en términos de gramos de peso seco de materia orgánica por m^2 por año:

Producción Bruta	=	2,650
Producción Neta	=	1,200
Producción Neta del Ecosistema	=	550
Respiración total	=	2,100
a) de autótrofos	=	1,450
b) de heterótrofos	=	650

De esta información se desprende que la producción neta representa el 45% de la producción bruta y que se trata de un bosque inmaduro (aunque en una etapa sucesional avanzada) en el sentido de que está almacenando aún energía (Producción Neta del Ecosistema) en forma de biomasa de sus componentes biológicos.

Se ha mencionado que las plantas son la fuente primaria de energía para todos los animales, ya que son el alimento de herbívoros y éstos a su vez de carnívoros, que eventualmente mueren y entran como detritus a la cadena de los descomponedores. Las relaciones alimenticias entre los organismos deter-

minan la estructura trófica de la comunidad a través de la cual fluye la energía en una sola dirección. Mientras que el flujo de energía involucra una ruta inidireccional a través del ecosistema, con pérdidas que se disipan como calor al exterior, los nutrientes son retenidos y reciclados en rutas particulares a través de los diferentes compartimientos del ecosistema. El ciclaje de materia implica el uso, liberación y reutilización de elementos que permanecen en los alrededores de la superficie terrestre (Daubenmire, 1968).

El intercambio de elementos químicos entre los organismos vivos y entre los componentes físicos y biológicos de un ecosistema (ciclos biogeoquímicos) forman una red extremadamente intrincada. La magnitud y patrón detallado de circulación (velocidad de movimiento dentro del ecosistema) depende del tipo de elemento considerado ya que éstos son absorbidos selectivamente y acumulados irregularmente en la biomasa de plantas y animales así como liberados y transferidos diferencialmente a otros compartimientos del sistema. En adición, la circulación de elementos no es un sistema cerrado ya que el capital nutricional del ecosistema cambia según sean añadidos y/o removidos de él tanto en forma natural como artificial, lo que significa que son continuamente transferidos a través de sus fronteras (Ovington, 1961; Trudgill, 1977). Por ejemplo, los elementos químicos pueden salir del ecosistema (regresos de materia y energía) en forma disuelta o como partículas de materia acarreadas por el agua en movimiento que se percola a través del suelo o bien por difusión o transporte de gases y arrastre de partículas de materia por el viento o como un resultado de la actividad de animales incluyendo el hombre (emigración animal y extracción de madera). Estas salidas deben ser compensadas

por entradas simultáneas de materia y energía que eviten disrupciones locales que pueden traducirse en una reducción de los reservorios de nutrientes, restringiéndose en última instancia la productividad del ecosistema. Las entradas o ingresos de materia y energía como ocurre con los egresos pueden derivarse de 3 fuentes principales (Bormann y Likens, 1967):

- a) geológica: acción coluvial y depositación de productos de erosión.
- b) meteorológica: elementos disueltos en agua de lluvia y
- c) biológica: adición de fertilizantes por el hombre y depositación de materia fecal por animales que obtuvieron su alimento fuera del ecosistema.

En la figura 1 se ilustra de manera general, las rutas del movimiento de materia y energía así como las relaciones entre los componentes de un ecosistema. Las interrelaciones que aquí se presentan están muy simplificadas; éstas son en realidad mucho más complejas.

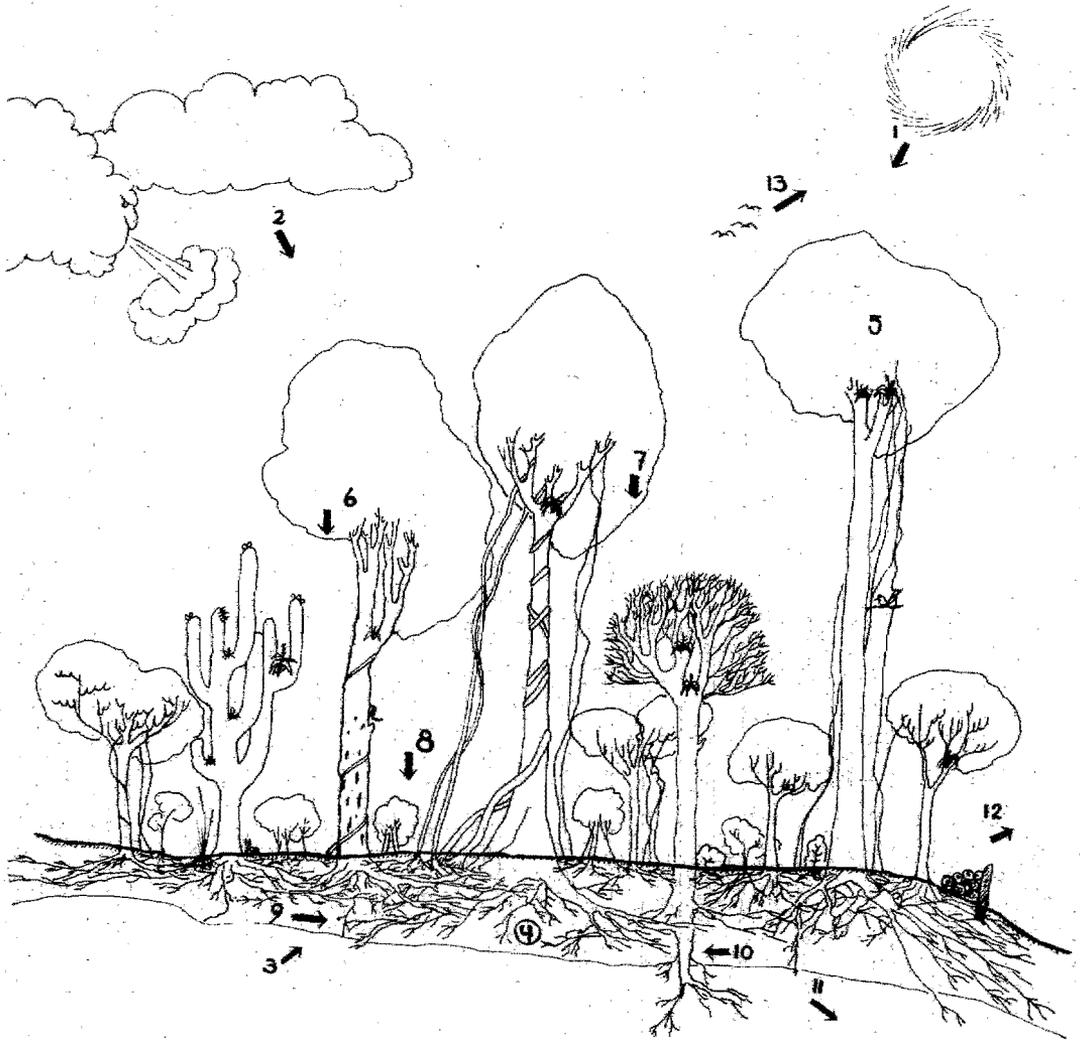


FIGURA 1

FIGURA 1

Esquematación de los ingresos, egresos de materia y energía y relaciones entre los diferentes componentes de un ecosistema. Clave:

INGRESOS Y
MOVIMIENTO DE MATERIA Y ENERGIA DENTRO
DEL ECOSISTEMA:

1. Radiación solar
2. Arrastre por viento y lluvia
3. Intemperización del basamento
4. Intemperización del suelo
5. Transformación de energía solar por los productores primarios
6. Lixiviación foliar
7. Defoliación
8. Caída de hojarasca, excreción y muerte de animales
9. Descomposición del mantillo
10. Descomposición de raíces

EGRESOS:

11. Drenaje
12. Extracción de madera
13. Migración animal

2. Estudios sobre producción de hojarasca.

La producción de hojarasca (compuesta por la caída de hojas, frutos, semillas, ramas, escamas y residuos florales; designados frecuentemente en la literatura como "litter") se ha usado como un índice de producción vegetal en las comunidades naturales a diferentes latitudes. La producción anual de hojarasca en ñps trópicos varía entre 9 y 15 $\text{Ton.Ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$; en latitudes de 30° a 40° (bosques templados) varía entre 4 y 8 $\text{Ton Ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ mientras que de 40° a 60° (bosques fríos) la producción es de 1 a 6 $\text{Ton Ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$. En el ártico y comunidades alpinas varía entre 0 y 1 $\text{Ton Ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$. En números redondos, la proporción que existe entre las comunidades antes mencionadas es de 10:5:3:1 indicando que la caída anual de hojarasca decrece progresivamente con la latitud.

En la gran mayoría de los estudios sobre producción de hojarasca en diferentes comunidades terrestres, se ha determinado la proporción de cada uno de los elementos que la forman y se ha encontrado que las hojas constituyen en promedio el más alto porcentaje (de 60 a 75%), a diferencia de las flores, frutos, ramas y semillas que comparativamente están presentes en cantidades mucho menores (Tabla 2). Ovington (1961) confirma que de 1/3 a 1/2 de la energía y carbono que se fijan anualmente en comunidades arbóreas llegan al suelo bajo la forma de hojarasca principalmente hojas. Este hecho enfatiza la importancia que las hojas tienen tanto en el enriquecimiento anual del mantillo de una comunidad con materia orgánica y nutrientes minerales como en la transferencia de materia y energía por lo que la producción anual de hojas constituye una de las principales rutas del ciclo orgánica en la comunidad (Gosz *et al.*, 1978).

TABLA 2

Producción anual de hojarasca en 4 grandes zonas climáticas del mundo.
De Bray y Gorham (1964).

	HOJAS		OTROS		TOTAL	
	No. Regiones Promediadas	Ton Ha ⁻¹	No. Regiones Promediadas	Ton Ha ⁻¹	No. Regiones Promediadas	Ton Ha ⁻¹
ARTICO-ALPINO	1	0.7	1	0.4	3	1.0
TEMPLADO- FRIO	15	2.5	10	0.9	22	3.5
TEMPLADO-CALIDO	8	3.6	5	1.9	7	5.5
ECUATORIAL	2	6.8	1	3.5	4	10.9

Los patrones temporales de caída de hojarasca varían grandemente a través de diferentes zonas climáticas. Diversos factores tales como clima, fertilidad y humedad del suelo entre otros, afectan la caída de hojarasca y han sido considerados con detalle por Bray y Gorham (1964). En los bosques deciduos de las zonas frías del Hemisferio Norte, la caída de hojarasca se concentra en el corto período otoñal a menudo con un pico pronunciado en octubre o noviembre. Witkamp y van der Drift (1961) encuentran un patrón característico de caída de hojarasca cuyo máximo ocurre durante los mismos meses en un bosque de *Quercus robur* y *Betula verrucosa* en Holanda, repitiéndose esta fenología durante los 3 años de estudio. Estos autores clasificaron la hojarasca captada en trampas localizadas al azar dentro de la comunidad y determinaron que de 3.7 Ton Ha^{-1} que se producen anualmente, el 73% consiste únicamente de hojas.

Johnson y Risser (1974) determinaron una producción anual de hojarasca en un bosque de *Quercus stellata*-*Q. marilandica* en Oklahoma, de 5.4 Ton Ha^{-1} , presentándose un patrón bimodal de producción con un pico en noviembre (después de la primera helada) y en marzo (antes de la estación de crecimiento). Sin embargo, en un bosque caducifolio en Minnesota estudiado por Reiners y Reiners (1970), encuentran que la máxima producción ocurre entre septiembre y octubre (patrón unimodal).

En contraste, los bosques de *Quercus ilex* del sureste de Francia, pierden las hojas principalmente en el período de abril a junio. Miller y Hurst (1957) (citado en Jensen (1974)), encontraron en Nueva Zelanda que la caída principal de hojarasca en una parcela de *Nothofagus truncata* ocurre al inicio del verano cuando se empiezan a formar hojas nuevas, representando las

hojas el 75% de la producción total anual que es de 5.7 Ton Ha^{-1} .

En las regiones tropicales bajo condiciones de humedad permanente, donde la hojarasca cae más o menos continuamente a través del año, Nye (1961) investigó el patrón de caída de hojarasca en una selva lata perennifolia en Ghana y encontró que la cantidad total producida durante 12 meses fue de 10.5 Ton Ha^{-1} de las cuales, 7 Ton Ha^{-1} resultaron del aporte en hojas (67%), produciéndose una caída de hojas relativamente alta en el corto período seco del año entre febrero y marzo. Posteriormente John (1973) en una selva tropical subcaducifolia, también en Ghana, encuentra que la hojarasca se produce a través de todo el año, siendo la tasa de caída particularmente alta entre enero y marzo y que de la hojarasca producida anualmente (9.7 Ton Ha^{-1}) las hojas constituyen el 77%. Devineau (1976) reporta resultados fenológicos semejantes para el mismo tipo de vegetación en Costa de Marfil, en donde de 8.1 Ton Ha^{-1} de hojarasca que caen anualmente, las hojas forman el 80%. Por último, Golley *et al.* (1975) en su estudio sobre ciclaje de nutrientes de una selva alta perennifolia en Panamá, reportan $11.3 \text{ Ton Ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ de producción de hojarasca, además de un patrón de caída similar al observado por Nye *op. cit.* en las selvas africanas, es decir que las tasas diarias más altas de caída de hojarasca ocurrían durante la corta estación seca del año mientras que las más bajas, en el período de lluvias.

En la región tropical seca del oeste de Africa, Malaisse *et al.* (1975) observaron un patrón de caída de hojarasca en "miombo" (tipo de vegetación que es una consecuencia de la destrucción del "dry evergreen forest") asociado fuertemente con el régimen de precipitación pluvial. El macroclima

de Kasapa, Africa (lugar de estudio) está caracterizado por una estación lluviosa (noviembre-marzo) y una estación seca (mayo-septiembre) y dos meses de transición (octubre y abril) por lo que la caída de hojas (que representa el 74% de la producción total anual de árboles y arbustos) es menor de diciembre a febrero, luego incrementa gradualmente hasta agosto o septiembre y finalmente disminuye con el inicio de la siguiente temporada de lluvias. Igualmente Madge (1965) en Nigeria, investigó la secuencia estacional de caída de hojarasca en una comunidad de selva húmeda subcaducifolia y encontró que al inicio de la estación seca, la caída se incrementa progresivamente culminando en un pico pronunciado durante el mes más seco (febrero). Para esta comunidad, la fracción de hojas representa el 66% de la producción anual total. Asimismo, Vizcaino y Sarukhán (1978) para analizar la dinámica de producción de biomasa foliar en relación al clima estacional en una selva baja caducifolia de la Costa de Jalisco en México, determinaron las tasas de abscisión foliar durante un año, y encontraron que éstas alcanzan los más altos valores durante la época de sequía (diciembre-junio) registrándose el máximo valor al inicio de este período. Este patrón fenológico se presenta también en las selvas monzónicas del sur-este de Asia donde la incidencia de vientos cálidos-húmedos durante el verano y de vientos secos y fríos durante el invierno (monzones) genera una notable alternancia de períodos con y sin lluvias que están en relación con las épocas de producción de renuevos y caída de hojarasca de la mayoría de las especies. Esta es la situación encontrada por Ogawa *et al.* (1961) al noreste de Tailandia en una selva monzónica de *Tectona grandis* y por Garg *et al.* (1975) cerca de Udaipur en India. En esta última comunidad de selva, el 75% de la cantidad total que cae anualmente se registra entre noviembre

y diciembre.

3. Descomposición de hojarasca.

3.1 Tipos de mantillo

El mantillo de los suelos de las comunidades naturales es la capa de residuos orgánicos principalmente vegetales con una cierta proporción de residuos animales (llamado también capa de detritus), de profundidad y complejidad variable, donde se están llevando a cabo alteraciones físicas, reacciones químicas y funciones específicas de los organismos del suelo en relación a las condiciones abióticas; modificando de esta manera su calidad y abundancia. El mantillo representa asimismo una de los grandes depósitos de nutrientes dentro de una comunidad, que involucra entradas, salidas, contenido promedio y tasas de recambio de nutrientes, por lo que es un componente dinámico fundamental en el sistema de ciclaje de materia y circulación de energía en las comunidades naturales. Por estas razones, ha sido objeto de numerosos y detallados estudio (e.g. descomposición de materia orgánica, acumulación de mantillo, composición estructura y relaciones tróficas de la flora y fauna del suelo y su papel en le balance y recambio de materia orgánica, movimiento de elementos minerales, etc.) con la finalidad de reunir la información necesaria acerca de su significado en la regulación del crecimiento y reproducción vegetal y en el metabolismo de la comunidad.

Existe una amplia variedad de tipos de mantillo, cuyas características dependen de la cantidad de hojarasca que se pierde por descomposición anualmente. En algunos lugares, es inapreciable cualquier cambio en la cantidad

de mantillo presente inmediatamente después de la caída de hojarasca y prácticamente permanece en igual cantidad al siguiente verano o período de pérdida, mientras que en otros sitios toda la hojarasca se ha descompuesto casi completamente aún antes del siguiente verano.

Un factor de extrema importancia en relación con el tipo de mantillo, es el intervalo temporal que separa la caída de una cierta hoja y su descomposición final. Por ejemplo, en las regiones cálidas húmedas las hojas pueden tardar menos de un año en alcanzar su desintegración completa, por lo que el mantillo se renueva anualmente. En contraste, las hojas pueden durar varios años en el suelo sin dejar de reconocerse como ocurre en los bosques de coníferas en los que además del clima frío, la vegetación es rica en compuestos fenólicos y presenta un bajo contenido de bases, características también del mantillo, que retrasan notablemente el proceso de descomposición natural (Burgess, 1971).

3.2. Agentes de descomposición.

La descomposición es un proceso complejo y a menudo prolongado por el cual cualquier organismo que muere se desintegra hasta que su estructura original no puede reconocerse, debido a que las complejas moléculas orgánicas que lo constituyen se transforman en CO_2 , agua y componentes minerales (Mason, 1976). A esta degradación de moléculas orgánicas complejas a su estado inorgánico (que es como pueden ser utilizados por las plantas) se le llama mineralización (Alexander, 1974).

En el caso de las plantas, la descomposición significa entonces, la desintegración del tejido vegetal muerto, desde el estado en el cual se halla aún unido a la planta viva, hasta el estado de humus donde la estructura celular gruesa ya no puede identificarse (Satchell, 1974).

Para obtener experimentalmente una medida de la velocidad de descomposición o pérdida de materia orgánica por descomposición, se determina la proporción de peso seco inicial del sustrato que se va perdiendo por unidad de tiempo. También puede evaluarse midiendo la producción de CO_2 en el sistema, la pérdida de energía o de los constituyentes químicos de los tejidos vegetales o con técnicas de marcaje radioactivo, con las que se evalúa la descomposición de compuestos que contienen carbono.

La descomposición de materia orgánica vegetal bajo condiciones naturales, involucra 3 procesos básicos concomitantes:

- a) lixiviación por lluvia
- b) intemperización (acción del viento e insolación)
- c) acción biológica (actividad de la microflora y fauna del suelo)

que dan como resultado la transferencia de los elementos minerales desde las partes aéreas de las plantas y superficie del mantillo, hasta las raíces de éstas (Witkamp y Ausmus, 1976).

a) La lixiviación por lluvia ocurre a todo lo largo de la vida de las plantas, pero el lavado de nutrientes (e.g. cationes monovalentes) de la copa de los árboles se incrementa hacia la senectud de las hojas y culmina para la mayoría de los elementos lixiviables con la abscisión. La cantidad de compuestos orgánicos e inorgánicos que se pierden por este proceso depende entonces de la edad de las hojas y de otros factores tales como daños me

cánicos producidos por el ataque microbiano y principalmente por animales, que incrementa la permeabilidad de las superficies foliares. También depende de la solubilidad de los compuestos celulares. Las pérdidas de potasio, por ejemplo, son del orden de 10 a 200 Kg Ha⁻¹ año⁻¹, las de nitrógeno de 1 a 20 Kg Ha⁻¹ año⁻¹ y las de calcio de 0.5 a 40 Kg Ha⁻¹ año⁻¹, ocurriendo las más grandes pérdidas en las comunidades tropicales que están sujetas a una constante e intensa precipitación (Jensen, 1974). Nye (1961) encuentra que la cantidad de potasio lixiviado por lluvia del dosel de una comunidad de selva es de 219.9 Kg Ha⁻¹ año⁻¹, mientras que la cantidad del mismo que llega al suelo con la caída de las hojas es de 61 Kg Ha⁻¹ año⁻¹. Esta diferencia muestra que los nutrientes en los lixiviados juegan un importante papel en la circulación total de minerales en el ecosistema. Sin embargo, el grado de lixiviación varía de una especie a otra y de una comunidad a otra. Por ejemplo, Golley *et al.* (1975) demuestran para una selva tropical húmeda en Panamá, que la transferencia de Ca, K, Mg y P al suelo por medio de la caída de hojas es mayor que en los lixiviados por lluvia, encontrándose en estos últimos una mayor cantidad de Na, Cu, Co y Zn que en las hojas.

Cuando el material vegetal ya en etapas iniciales de descomposición llega al suelo de una comunidad natural, contiene aún cantidades apreciables de compuestos solubles en agua como azúcares, aminoácidos y ácidos alifáticos que son rápidamente removidos por este proceso abiótico, a la vez que varios cationes y aniones son liberados y percolados a través del perfil del suelo, del cual pueden ser absorbidos por las raíces de las plantas o retenidos en los sitios de intercambio iónico (Madge, 1966). King y

Heath (1967) han probado con análisis de muestras de material foliar, que el lixiviado de hojas recién caídas de árboles deciduos, acelera su degradación ya que resultan más palatables para los organismos del suelo, al reducirse el contenido de polifenoles y azúcares. Resultados similares reporta Kowal (1966) en un trabajo realizado en condiciones de laboratorio con acículas de pino (*Pinus equinata*), al encontrar que la pérdida de peso en lotes sin lixiviar era 1.5 veces menor que en aquellos que se lavaban diariamente con agua destilada.

La adición más o menos continua de nutrientes orgánicos e inorgánicos de fácil descomposición y su influencia en los procesos de descomposición del mantillo ha sido difícil de evaluar cuantitativamente, pero sin duda, debe tener un gran efecto estimulador en la actividad microbiana del suelo (Jensen, 1974).

b) El proceso de intemperización es también una causa importante de pérdida de peso del material en descomposición, sin embargo, ha recibido poca atención debido a la dificultad de aislarlo de otros agentes. Se cree que durante la época seca del año, las hojas superficiales del mantillo se desecan de tal forma que la acción abrasiva producida por factores físicos como el viento, provocan que éstas se fracturen y rompan en pequeños fragmentos en los que se favorece el desarrollo de poblaciones de bacteria y hongos durante la temporada de lluvias, debido a que se incrementa la relación superficie/volumen.

c) La microflora y fauna que constituyen la fase viva del suelo, desem

peñan una función especial dentro de la comunidad ya que de su actividad mecánica y enzimática depende la desintegración gradual de los residuos vegetales y animales que se depositan en el suelo, transformando la materia orgánica en sustancias simples con liberación de sales inorgánicas que pueden ser absorbidas nuevamente por los productores primarios (Leadley, 1978). Su importancia relativa en los procesos del suelo se basa en la evidencia de que los sistemas edáficos contienen de las comunidades existentes más ricas en especies y aún abundantes en número de individuos. Por ejemplo, los suelos forestales bien desarrollados pueden contener cientos de especies de ácaros y colémbolos en poblaciones que varían entre 1 y 2 millones m^2 (Anderson, 1975). Estos valores guardan una relación directa, entre otros factores, con la tasa a la cual la hojarasca se descompone. Sin embargo, debido a la gran variedad de tamaños (desde un micrón hasta varios centímetros de longitud) que existe entre los diferentes grupos de la fauna edáfica, una estimación significativa de su importancia en el recambio de materia orgánica se obtiene cuando las poblaciones se evalúan en términos de peso seco o biomasa (Edwards et al., 1970).

La microflora saprofitica involucrada en la descomposición de residuos vegetales y animales, incluye actinomicetes, bacterias y hongos. Bajo condiciones naturales la colonización de hojas por bacterias y hongos ocurre aun antes de la abscisión, así que una flora descomponedora potencial está presente a lo largo de toda su vida. La flora que rodea a la superficie de hojas vivas, puede persistir por algún tiempo en el mantillo después de la caída de las hojas pero es reemplazada por la flora típica del suelo que es más numerosa y se desarrolla con relativa rapidez, especialmente si pre-

valecen condiciones de humedad en el mantillo y una intensa actividad de la fauna descomponedora. La degradación de los compuestos originales de los tejidos orgánicos a sus formas más simples se realiza gracias a la secreción de enzimas como proteasas, amilasas, etc. producidas por estos microorganismos. La capacidad para descomponer celulosa que forma del 15 al 60% del peso seco de las plantas, hemicelulosa que forma del 10 al 30% y lignina del 5 al 30%, está ampliamente extendida entre estos grupos (Pugh, 1974; Klüster, 1971), a pesar de ser constituyentes orgánicas muy resistentes y de lenta descomposición. Aún cuando existen grandes poblaciones microbianas durante los estados iniciales de descomposición del mantillo, ésta permanece relativamente inactiva, hasta que ocurre la fragmentación de la hojarasca por los animales del suelo (microfauna, mesofauna y macrofauna). La fragmentación mecánica de las hojas del mantillo destruye la cutícula que las protege del medio externo, expone su contenido celular, incrementa la superficie expuesta, la capacidad de retener humedad, la aereación y movilidad de particular y solutos; factores que aceleran la invasión y actividad de la microflora que a su vez favorece el ataque por otros animales del suelo (Edwards, 1974; Jensen, 1974; Witkamp y Ausmus, 1976).

La fauna del suelo incluye una gran variedad de organismos que han sido clasificados arbitrariamente de acuerdo a su tamaño (Leadley, 1978):

1. La microfauna comprende a todos los individuos del Phylum Protozoa, algunos de los Phyla Tardigrada, Rotifera y Nematoda. Son organismos cuyo tamaño varía entre 0.02 y 0.16 mm de largo. Como la gran mayoría de los microorganismos, los protozoarios pueden utilizar un amplio rango de metaboli

tos vegetales y algunos grupos son capaces de hidrolizar polímeros complejos. Por su actividad metabólica los flagelados, pequeñas amibas y cilíndricos son los agentes de descomposición más importantes.

Este grupo, como el resto de los animales del suelo, mantiene una gran interacción con la microflora de la cual se alimenta, contribuyendo de esta manera al ciclo orgánico debido a que producen en su excreción nutrientes que parecen favorecer la actividad bioquímica en el suelo. Se ha observado por ejemplo, que el crecimiento de los hongos está fuertemente asociado con la inmovilización del nitrógeno y que su liberación ocurre por autólisis del micelio y con el crecimiento de protozoarios. Estos últimos aceleran la liberación del nitrógeno en forma amoniacal ya que eliminan la mayor parte del nitrógeno bacteriano ingerido (Stout, 1974; Stout y Heal, 1974).

2. Los miembros numericamente dominantes de la mesofauna de los suelos forestales son los ácaros y los colémbolos. De acuerdo con Murphy (1953, citado en Jensen, 1974), los ácaros constituyen del 50 al 85% y los colémbolos del 14 al 40% de la meso- y macrofauna total en diferentes suelos. En adición a estos dos grupos, la capa de mantillo sustenta una variedad de otros microartrópodos (nematodos, dipluros, proturos, sinfilos, paurópodos) y macroartrópodos (isópodos, diplópodos, isópteros) que están dentro del rango de tamaños de la mesofauna (0.16 a 10 mm de largo) que mantienen una intensa actividad mecánica principalmente durante el período de lluvias.

3. La macrofauna del suelo incluye a todos aquellos organismos de lon-

gitud corporal entre 10 y 80 mm. De este grupo, las lombrices son excepcionales en el sentido de que bajo condiciones favorables pueden afectar la tasa de descomposición del mantillo más que cualquier otro grupo de la fauna del suelo. La presencia de individuos de este grupo está fuertemente asociada con aquellos suelos donde existe una fina capa de mantillo, siendo esta condición, entre otros factores, el resultado de su actividad. A través de ésta, se inicia y acelera el proceso de descomposición ya que fragmenta los residuos vegetales y los incorporan a través de los horizontes del suelo (incrementando asimismo su ventilación) y reducen la proporción C/N del material ingerido a un nivel que puede ser asimilado directamente por las plantas o bien ser invadido con rapidez por los organismos descomponedores. No obstante, en las regiones tropicales las lombrices suelen ser escasas ya que se han reportado tan solo 10 gr m^{-2} en comparación con los valores de 100 a 200 gr m^{-2} encontrados para los suelos de un bosque templado (Madgem 1965 y Satchell, 1971 respectivamente). Los suelos tropicales albergan en cambio abundantes poblaciones de termitas que desempeñan un papel crucial en la descomposición del mantillo, ya que durante los procesos de alimentación degradan grandes cantidades de celulosa y durante la construcción de sus nidos, no solo desintegran la materia orgánica sino que también la mezclan dentro del suelo, con lo que se favorece su aereación y el crecimiento y desarrollo de la microflora del suelo (Edwards, 1974).

Las actividades de la fauna y la microflora son complementarias e intrínsecamente relacionadas y es bien sabido que su acción se intensifica cuando el mantillo se humedece completamente. Bajo condiciones de sequía, la hojarasca permanece más o menos intacta ya que el número de individuos

decrece considerablemente hasta que las condiciones de humedad se mejoran. Toft y Levings (1978) encuentran que la abundancia de artrópodos en la hojarasca de una selva secundaria en la Isla de Barro Colorado en Panamá, varía según los cambios estacionales de precipitación, y que la abundancia de artrópodos va disminuyendo igual que el peso seco de la hojarasca conforme la temporada de lluvias avanza. Asimismo, Madge (1969) estimó el tamaño de las poblaciones de invertebrados del suelo de una selva en Ibadan, Nigeria y encontró que los cambios en número mostraban una clara tendencia estacional, de tal manera que el número de invertebrados al inicio de la estación seca (noviembre), durante la estación seca (febrero) y al inicio de la estación húmeda (junio) era de 22,000, 6,400 y 65,000 individuos m^{-2} respectivamente, en poblaciones constituidas principalmente de ácaros y colémbolos.

A medida que la descomposición progresa, se van generando cambios en la composición química del mantillo como un resultado del metabolismo de bacterias y hongos principalmente. Aunque la fauna del suelo bajo condiciones favorables puede consumir una gran proporción (ca 100%) de la hojarasca producida, solo metabolizan hasta el 20% del material ingerido y el resto convertido en heces, constituye un buen sustrato para el desarrollo microbiano o bien puede ser consumido nuevamente por otros animales. Ciertos cambios ocurren también durante la fragmentación foliar debido a que algunos invertebrados del suelo hidrolizan no solamente azúcares, proteínas y grasas sino también compuestos orgánicos más complejos como la celulosa, en virtud de que albergan una flora simbiótica intestinal capaz de producir celulasas (Jensen, 1974).

Por otro lado, algunas evidencias experimentales demuestran que dependiendo de las especies que componen la hojarasca se afectan tanto la densidad de las poblaciones, como la actividad de la microflora y fauna que se alimentan de ellas. Este efecto se debe particularmente a las propiedades físicas y químicas de los residuos vegetales, que se reflejan en la proporción C/N, siendo más palatables a medida que el cociente C/N se reduce. Witkamp (1966) encuentra que bajos valores de C/N (por ejemplo de *Morus rubra*) están asociados con hojas nutritivas para la microflora del suelo y por lo tanto es material de fácil descomposición y que altos valores (por ejemplo de *Fagus grandifolia*), a menudo están relacionados con hojas constituidas por compuestos resistentes y que especialmente en los primeros estados de la descomposición, son poco palatables a los organismos del suelo.

Las poblaciones asociadas con la descomposición de hojarasca cambian con la composición de especies en el mantillo, con la estación y con el clima, afectando en relación a estos factores la velocidad de descomposición, por lo que ha sido difícil evaluar el efecto en la descomposición de cada una de estas variables por separado.

3.3 Estudios sobre descomposición de hojarasca.

Las tasas de descomposición de hojarasca varían considerablemente de una región a otra (las tasas de descomposición decrecen progresivamente con el incremento de la latitud) y de una estación a otra (las tasas de descomposición son mayores cuando la temperatura y humedad del suelo se

incrementan, normalmente durante el verano o durante el período de lluvias). En las comunidades tropicales, las hojas recién caídas llegan a perder su estructura original en pocas semanas, mientras que en las regiones frías, el proceso puede durar meses e inclusive años. En las regiones tropicales la humedad puede significar, en algunas ocasiones un factor limitante, pero en los bosques templados, la humedad y/o la temperatura pueden ser los factores que limitan la velocidad de pérdida, la cual varía también con las condiciones locales.

Las tasas de pérdida de los elementos constitutivos de los residuos vegetales dependen además de la estructura, composición química y concentración de nutrientes en los diferentes componentes del mantillo (ramas, hojas, partes florales, frutos, etc.). John (1973) encontró que el rango de descomposición de la hojarasca varía desde 2.5 meses para hojas hasta 9.2 años para ramas, en el suelo de una comunidad de selva estaciona en Ghana. Sin embargo, la tasa de descomposición de la hojarasca depende prácticamente de las propiedades de las hojas (contenido de compuestos solubles en agua, alcohol y eter, relación C/N, contenido de proteínas, etc.) ya que éstas constituyen la mayor fracción de la hojarasca que llega al suelo anualmente. Por esto, los estudios sobre descomposición de hojarasca eligen generalmente a las hojas como objeto de estudios experimentales y existen inclusive numerosos reportes de los cambios químicos que ocurren en estas estructuras durante el proceso (Attiwill, 1968; King y Heath, 1967; Thomas, 1970; Gozs *et al.*, 1973).

La descomposición es el proceso por el que se mantienen los ciclos de nutrientes en un sistema ecológico, ya que las tasas de descomposición de

la hojarasca afectan directamente por un lado, las tasas a las cuales los nutrientes presentes en ella son liberados, captados por las plantas o acumulados en el suelo mineral; y por otro, la cantidad de mantillo y por lo tanto de nutrientes que se acumulan en el suelo. En los estudios sobre presupuesto energético del ecosistema como un todo, debe considerarse también la fracción de energía que representan las pérdidas durante este proceso (respiración de los organismos descomponedores) (Olson, 1963).

Las tasas de descomposición de residuos vegetales en condiciones naturales se han estudiado con diferentes métodos; en ciertos casos se sujetan hojas individuales al suelo, determinando la pérdida de peso o bien la disminución de área foliar debido al consumo por los heterótrofos del suelo. En otros casos, se guarda el material vegetal (hojas enteras o círculos de hojas de diámetro conocido) en bolsas de malla de naturaleza inerte y durable (nylon o fibra de vidrio), usando un tamaño de apertura de malla lo suficientemente grande como para permitir la entrada de los diferentes grupos de la fauna del suelo (que posteriormente pueden extraerse para estimar su incremento o invasión sucesiva en las muestras) e impedir el movimiento del material fuera de las bolsas. Con este método es posible mantener la identidad del material experimental mientras las condiciones ambientales operan. También se ha evaluado la descomposición aplicando a las muestras radio isótopos, de tal manera que puede medirse por ejemplo, la tasa de evolución de CO_2 en el suelo como resultado de la actividad de los organismos descomponedores, o a través del método de parcelar pareadas. En este último caso, los residuos vegetales en el suelo de una primera parcela se colectan y se pesan al inicio de un intervalo

de tiempo, mientras que el material vivo se remueve de una segunda parcela contigua o no a la primera para prevenir un incremento de residuos vegetales en su interior. Después de un período de tiempo conocido, se remueven los residuos de la segunda parcela y se pesan. La diferencia en peso de las 2 muestras entre el tiempo considerado, indicará entonces la tasa de descomposición de la hojarasca. Por este método puede determinarse la tasa de descomposición bajo condiciones completamente naturales pero no es adecuado aplicarlo en sitios donde el mantillo se distribuye irregularmente en el suelo. El método de bolsas de malla se ha empleado extensamente y ha servido como base para establecer comparaciones entre especies.

En los bosques caducifolios, la tasa de descomposición de hojarasca puede estimarse determinando el peso por unidad de área de la capa de hojarasca antes y después de la pérdida anual de hojas, presumiendo que la distribución de éstas en el suelo es regular. Witkamp y van der Drift (1961) aplicaron este método en un bosque de *Quercus-Betula* en Holanda, por lo que cosecharon y compararon el peso seco de muestras obtenidas de áreas circulares de 0.5 m^2 dispuestas al azar antes y después del pico de caída de hojarasca (diciembre-septiembre) y obtuvieron que la pérdida durante este intervalo fue de 400 gr m^{-2} a razón aproximada de $1.5 \text{ gr m}^{-2} \text{ día}^{-1}$. Por otro lado, Witkamp y Olson (1963) determinaron en una comunidad dominada por *Quercus alba*, del laboratorio nacional de Oak Ridge en Tennessee, que la tasa de pérdida de peso de hojas en descomposición de esta especie era de $0.19\% \text{ día}^{-1}$, y que las muestras contenidas en bolsas de malla de 1 mm de apertura perdían el 50% de su peso total al cabo de 365 días. En otro estudio, hojas de *Morus rubra*, *Cercis canadensis*,

Pinus taeda y *Fagus grandifolia* recién caídas y contenidas por separado en bolsas de fibra de vidrio de 1 mm de apertura, fueron usadas por Witkamp (1966) y expuestas por un período de un año en el suelo de esta misma comunidad de *Quercus alba*. Fr ls cosecha de las bolsas cada 2 semanas cuantificó el crecimiento del micelio, las densidades microbianas, la humedad y pérdida de peso en las hojas y obtuvo finalmente una correlación altamente significativa ($r = 0.97$) entre el número de bacterias y hongos en las bolsas de malla y la pérdida de peso en las hojas, derivando de esta correlación que el 40% de la pérdida es independiente de la actividad microbiana y que se debe a otros factores como lixiviación de sustancias solubles y remoción de sólidos de las bolsas por gravedad y actividad de la fauna del suelo. Con respecto a este último punto, la pérdida de fragmentos por las aperturas de la malla se ha considerado como un inconveniente del método, sin embargo es la única forma de recobrar el material sujeto a experimentación y reconocerlo del resto que compone el mantillo.

Las hojas de árboles caducifolios, generalmente se descomponen rápidamente pero existe una gran variación entre diferentes especies. Bocock y Gilbert (1957) observaron que las hojas de *Betula verrucosa* y *Tilia cordata* se descomponían más rápidamente que aquellas de *Quercus robur* y *Q. petraea*. Shanks y Olson (1961) analizan el efecto de condiciones climáticas a lo largo de un gradiente altitudinal, de la cobertura arbórea (caducifolia vs perennifolia) y de especies foliares sobre la tasa de descomposición de hojas en el suelo de 6 comunidades (3 caducifolias y 3 perennifolia, cada una de ellas localizada por parejas a 1,700, 1,100 y

280 msnm) en el sureste de los Apalaches en las montañas de Great Smoky, y demuestran que la descomposición y la altitud se relacionan linealmente siendo la descomposición menor a elevada altitud y mayor a medida que ésta disminuye. No encontraron diferencias significativas entre los coeficientes de regresión de las comunidades estudiadas, pero sí en cuanto a la elevación de la curvas, por lo que la cantidad promedio de materia orgánica en descomposición es menor en las comunidades perennifolias, debido principalmente a diferencias microclimáticas con las comunidades caducifolias. Dentro de cada sitio, hojas de *Fagus grandifolia*, *Acer saccharum*, *Quercus shumardii*, *Q. alba* y *Morus rubra*, colocadas en bolsas de nylon mostraron variación en cuanto a la pérdida anual por descomposición, incrementándose ésta en el orden en que aparecen citadas. Es claro entonces, que la hojarasca de diferentes especies no se descompone a la misma tasa aún bajo condiciones ambientales similares; esto indudablemente se debe a diferencias en la estructura y composición química de las hojas.

En las estimaciones del papel que juega la fauna del suelo en la descomposición de los residuos vegetales no ha bastado con obtener muestras de suelo orgánico de la manera usual y extraer a los organismos con embudos de Berlese o Tullgren ya que este método no rinde información acerca de su secuencia temporal en la invasión del material en descomposición. Parece ser que a medida que la hojarasca se descompone, una sucesión de invertebrados está involucrada en el proceso, del tal forma que algunas especies son capaces de alimentarse de hojas recién caídas y otras requieren de material en estado avanzado de descomposición. Para estudiar este

comportamiento, se han usado muestras de hojas contenidas en bolsas de malla y ya que los organismos invaden las bolsas libremente, además de determinar las tasas de descomposición de esta materia por coleccionar sucesivas de las bolsas a intervalos regulares de tiempo, es posible extraer de su interior la fauna asociada con cada estadio. Crossley y Hoglund (1962) por este método determinaron con precisión tanto la variación estacional de poblaciones de microartrópodos en relación al contenido de humedad de las muestras (y por lo tanto ambientales) como la secuencia de aparición de especies durante la descomposición. De la Cruz (1964) señala que la composición de la capa de detritus en el suelo de una comunidad está determinada por el tipo de vegetación pero que su metabolismo está controlado en gran medida por las actividades de la microflora y fauna que la habitan. En consecuencia, se requiere de estudios intensivos que permitan determinar los hábitos, comportamiento y distribución local de estos organismos, de los que depende la cantidad de detritus orgánicas que permanecen en el suelo.

Es indudable que uno de los principales factores que controla la descomposición de la hojarasca es la temperatura. Se ha determinado que la tasa de descomposición en una selva tropical es de $8.2 \text{ Ton Ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ y que la de hojarasca ártica formada por líquenes principalmente, puede ser menor que $1.2 \text{ Ton Ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (Williams y Gray, 1974). Edwards (1977) estudió la tasa de descomposición foliar de 6 especies usando bolsas de malla durante un período de 325 días en una selva húmeda montana a 2400-2500 msnm en Nueva Guinea, donde la temperatura promedio del suelo era de 13°C . Las especies seleccionadas representan un amplio rango de tamaños, formas y textura, y reporta que al finalizar el experimento las hojas de estas es

pecies estaban prácticamente intactas (persistía del 56 al 74% del peso seco original) aunque eran frágiles y presentaban proliferación de micelio y restos orgánicos de animales del suelo.

En contraste, la humedad se ha considerado como el factor decisivo para que se lleve a cabo el proceso. Madge (1969) encontró que las hojas de las 3 especies más comunes en una selva subcaducifolia en Nigeria, permanecen intactas durante la estación seca que va de noviembre a febrero, pero que a partir de entonces empiezan a perder peso lentamente acelerándose el proceso durante el período de lluvias. Esto mostró que los discos de hojas dentro de bolsas de malla debían perderse completamente después de 7 meses de haberse iniciado el experimento pero que, al haber colocado discos de hojas recién caídas en el suelo al inicio del período de lluvias, éstos eran rápidamente fragmentados y descompuestos en un lapso de 8 semanas. Hopkins (1966) también establece que la descomposición de hojarasca en el trópico tiene lugar en un mes en la época de lluvias y en 8 meses durante la época de sequía, siendo el tiempo promedio de descomposición bajo estas condiciones estacionales de 5 meses. Por otro lado, Wiegert y Murphy (1970) reportan en cambio efectos significativos del tipo de hojas más bien que de la humedad en la descomposición de la hojarasca en una selva tropical en Puerto Rico.

Obviamente, el proceso de descomposición está bajo el control de la temperatura, de la humedad y composición foliar que a su vez afectan la actividad de los microorganismos y de la fauna del suelo y aunque las tasas de descomposición varían entre sitios dentro de una misma latitud, los re-

portes que aquí se han presentado coinciden en afirmar que existe un recambio anual de materia orgánica en el suelo de las comunidades arbóreas tropicales, mientras que la tasa de recambio en las comunidades templadas y frías es de 1/4 a 1/64 del valor que se presenta en regiones tropicales (Olson, 1963; Golley *et al.*, 1975).

4. Constante anual de descomposición del mantillo.

En las comunidades arbóreas, la materia muerta y los residuos orgánicos acumulados en el suelo, representan grandes depósitos de energía y nutrientes, y sus tasas de pérdida por descomposición puede expresarse por el parámetro k que indica la fracción de esta cantidad almacenada que se pierde por unidad de tiempo (Olson, 1963). Es posible medir la tasa de descomposición (k) de materia orgánica en el suelo de una comunidad, si la producción anual de hojarasca y la cantidad total de residuos vegetales acumulados en el suelo (mantillo en pie) se determinan. Cuando la caída de hojarasca se produce en condiciones de equilibrio (Producción Neta del Ecosistema igual a cero), la tasa de adición al mantillo en un intervalo de tiempo Δt será igual a la tasa de pérdida en ese mismo período. La tasa de adición está determinada por la caída anual de hojas, ramas y otras partes arbóreas y la tasa de pérdida, por la velocidad a la cual se descompone el mantillo. Para una gran área dentro de una comunidad madura, ésta se presume constante (por ejemplo, (A) Kg de materia orgánica m^{-2} año $^{-1}$) y la tasa de pérdida, que la cantidad promedio de mantillo en pie que se descompone en un año, se presume también constante y se considera como el producto de la cantidad acumulada de materia orgánica (L) por la

tasa instantánea de pérdida (k):

$$(A) (\Delta t) = (kL) (\Delta t) \text{ o}$$

$$k = A/L \times 100 \text{ (porcentaje de pérdida anual)}$$

donde:

- A = producción anual de hojarasca ($\text{Kg Ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$)
- L = cantidad promedio de mantillo en pie (Kg Ha^{-1})
- k = constante anual de descomposición del mantillo.

Jenny *et al.* (1949) quienes desarrollaron este enfoque han usado esta tasa de pérdida fraccional como constante que caracteriza el recambio de materia orgánica en el suelo. Nye (1961) señala que esta fórmula debe aplicarse en regiones donde la caída de hojarasca es continua durante el año.

En la figura 2 se presenta el amplio rango de valores de k obtenidos por Olson (1963) a partir de información producida por otros autores en comunidades arbóreas del mundo, bajo condiciones climáticas muy diferentes. Se observa que el bajo valor de almacenamiento de carbono en el suelo de las selvas tropicales altamente productivas (valores de k más altos), contrasta con los altos niveles de acumulación de materia y energía en las comunidades templadas relativamente poco productivas. La razón principal de esta relación inversa, involucra claramente la tasa a la cual los residuos orgánicos se descomponen y son incorporados en el suelo mineral. Las diferencias en los valores de k en la figura, indican además las grandes variaciones en la acumulación total de carbono orgánico en la superficie del suelo mineral (eje horizontal), y la rapidez en acercarse a su máxima capacidad de almacenamiento de mantillo.

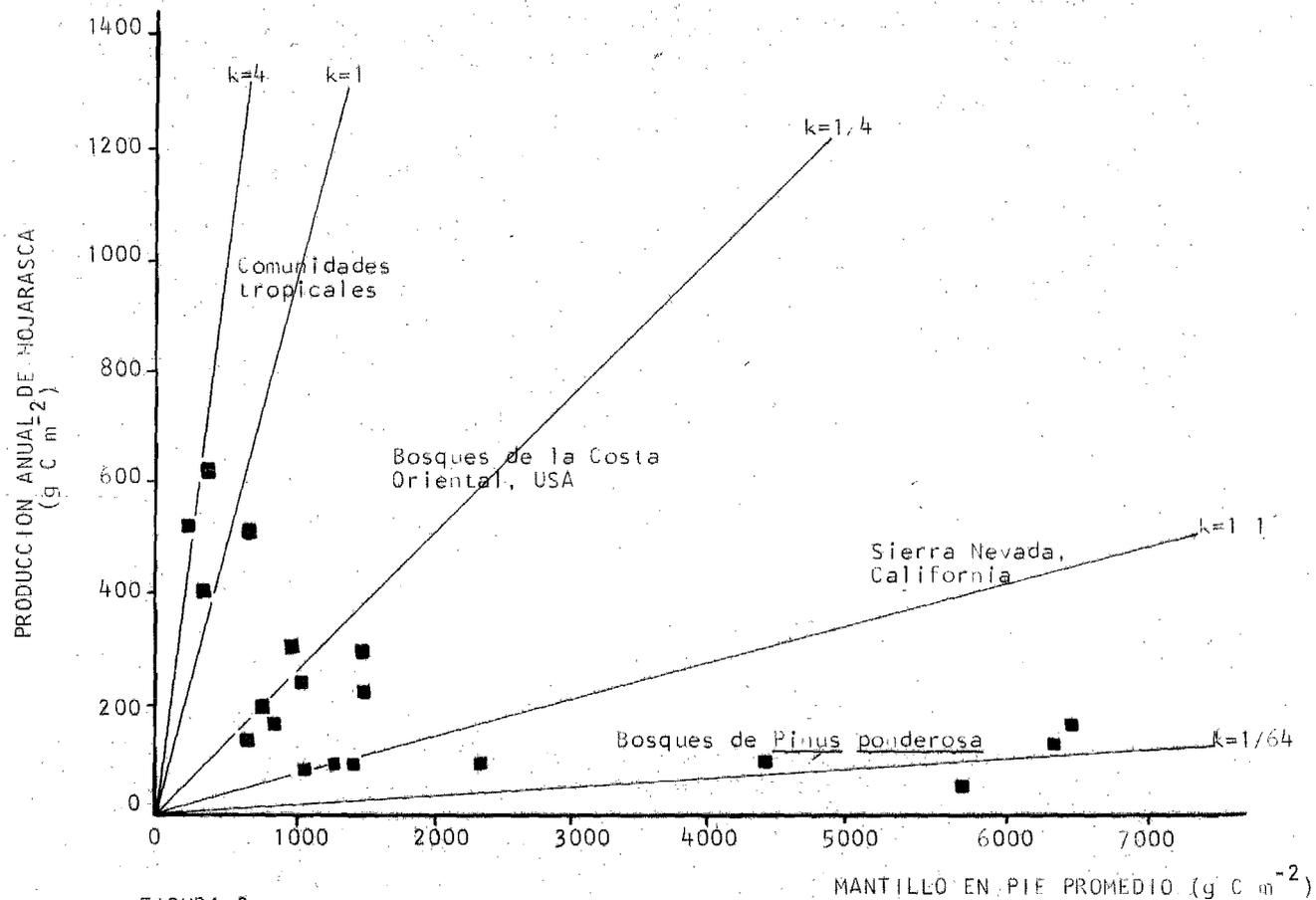
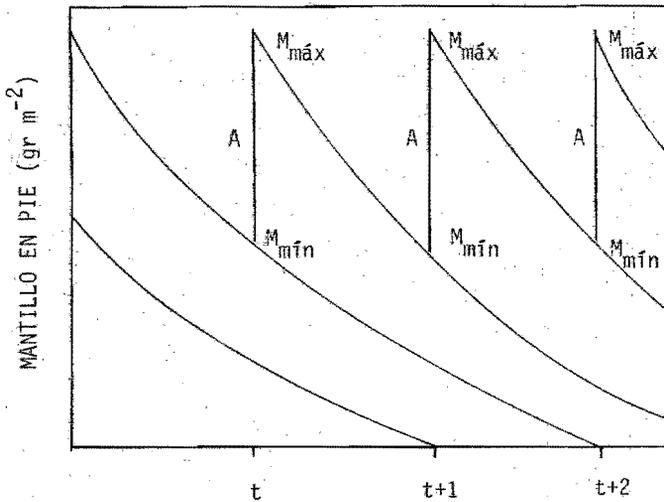


FIGURA 2

Estimación de la constante anual de descomposición (k) para carbón, en diferentes comunidades arbóreas del mundo (De Olson, 1963).
 $k = \text{producción anual de hojarasca (A)} / \text{mantillo en pie promedio (L)}$.

En una comunidad arbórea caducifolia, el mantillo en pie es decir, el material orgánico que yace sobre el suelo mineral, muestra una variación rítmica. La cantidad de mantillo en pie es mínimo (M_{\min}) antes de la caída anual de hojarasca (A) y un máximo (M_{\max}) inmediatamente después de ésta. A continuación se presenta una ilustración esquematizada de la variación rítmica temporal en el suelo de una comunidad arbórea estacional en equilibrio, donde para simplificar el tratamiento cuantitativo, se presume que la caída anual de hojarasca ocurre rápidamente, por lo que el valor máximo y el mínimo tienen prácticamente los mismos valores en el eje x: t, t + 1, t + 2, etc.



Durante un intervalo anual, una cierta fracción k del suelo orgánico se descompone y esta pérdida es un sistema en equilibrio debe estar ba-

lanceado por la adición de materia orgánica:

$$A = k M_{\text{máx}}$$

$$A = k (M_{\text{mín}} + A)$$

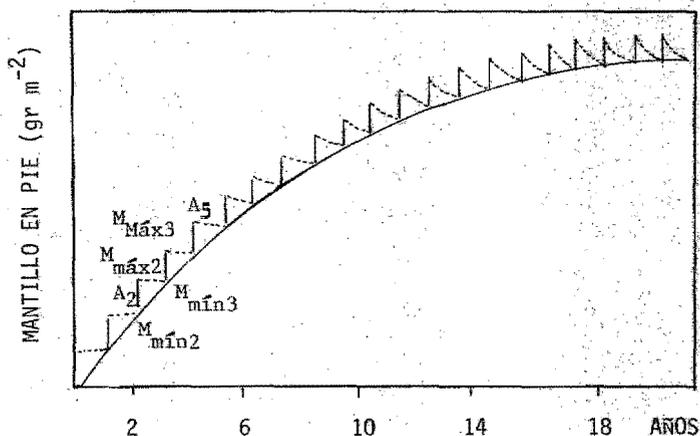
$$k = \frac{A}{M_{\text{mín}} + A}$$

lo que establece que para que la mínima cantidad de mantillo en pie permanezca constante, la adición anual de hojarasca debe igualar las pérdidas en el mantillo. Jenny *et al.* (1949) aplicaron esta fórmula para datos de California y una selva montana en Colombia.

Las dos fórmulas anteriores simplemente describen el hecho de que una cantidad de mantillo en pie igual a la cantidad total de hojarasca que cae anualmente, debe descomponerse para mantener una capa de mantillo constante. De acuerdo con Tanner (1977) parece no existir una razón para usar la primera fórmula con la salvedad de que en un clima estacional debe utilizarse en el cálculo un dato anual; es decir, una selva sin marcada estacionalidad (con tasas de caída de hojarasca constantes) sería teóricamente posible considerar un corto período de tiempo para calcular k , pero en la práctica, pocas si no es que ninguna comunidad arbórea tienen una tasa constante por lo que es generalmente necesario estudiar la caída de hojarasca y mantillo en pie cuando menos durante un año.

Tan sólo una pequeña fracción de la hojarasca que cae anualmente en el suelo, se pierde por descomposición durante los primeros estadios de formación de mantillo por lo que éste se va acumulando y el almacenamiento de

materia y energía continúa hasta que el total llega a ser tan grande que el producto kL iguala gradualmente la adición anual (A) y se alcanza el balance o equilibrio en la cantidad de mantillo en pie. El tiempo necesario para alcanzar tal equilibrio está representado en la siguiente figura tanto para una comunidad donde la hojarasca cae continuamente (línea continua) como para aquellas donde existe una variación rítmica (línea en zig-zag):



Se ha determinado que el tiempo medio de acumulación del mantillo en una comunidad arbórea está definido por $T_{0.5} = 0.693/k$, mientras que para que se alcance el 95% del estado final o valor de equilibrio es $T_{0.95} = 2.996/k$. La estimación del rango de valores de k , desde altos valores cercanos a 4 para las selvas africanas hasta valores tan bajos, $k = 0.009$ como ocurre en los bosques de *Pinus ponderosa* a 3000 msnm (Fig. 2), permiten obtener el cálculo de la velocidad con que se alcanza el nivel de acumulación de 0.75 y 300 años respectivamente (Olson, 1963).

III OBJETIVOS

El presente trabajo contempla el estudio del proceso de descomposición de materia orgánica en condiciones naturales, y tiene como objetivos principales los siguientes:

1. Estimación y comparación de las tasas de descomposición de materia orgánica foliar, en condiciones naturales de las especies arbóreas más importantes, constitutivas de selvas con una estacionalidad climática bien definida.
2. Precisar las diferencias entre la velocidad de pérdida de materia orgánica de las especies analizadas durante la época en que las condiciones de humedad del mantillo se incrementan (período de lluvias) y durante la época de sequía.
3. Determinar el efecto producido por la actividad de la microflora y fauna del suelo sobre la materia orgánica en descomposición de las especies seleccionadas, a través de experimentos de exclusión con bolsas de nylon de diferente tamaño de apertura de malla.
4. Determinar si el proceso de descomposición depende del tiempo durante año en que las hojas llegan al suelo (caída de hojas durante el período seco del año vs caída de hojas durante el período de lluvias).
5. Determinar la constante anual de descomposición (k) y el tiempo de recambio del mantillo en cada uno de los suelos de los sitios experimentales.
6. Discutir la influencia de las tasas de descomposición sobre el proceso de productividad natural de estas selvas.

IV CARACTERISTICAS AMBIENTALES DEL AREA DE ESTUDIO

A. Descripción general de la Estación de Biología "Chamela".

1. Localización

La Estación de Biología "Chamela", se encuentra comprendida dentro de las coordenadas geográficas 19°30' y 19°32" de latitud N y 105°00' y 105°05' de longitud W a la altura del kilómetro 59 de la carretera Barra de Navidad-Puerto Vallarta en la costa de Jalisco (carretera federal 200), a 5 Km del poblado de Chamela en el Municipio de la Huerta, Jal. (Fig. 3).

2. Fisiografía y Geología

El área de la Estación forma parte de la vertiente sudoccidental de la Sierra Madre del Sur que es una de las 15 provincias fisiográficas de México (Rzedowski, 1978). Por estar muy cerca de la orilla del mar, su planicie costera es sumamente angosta, frecuentemente inexistente. Es una angosta faja de 1,400 Km de longitud con una anchura y altitud promedio de 25 Km y 100 m respectivamente (Tamayo, 1949). La Estación y sus alrededores forman una zona predominantemente montañosa, con escasos valles intramontanos, por lo que el relieve es ondulado presentando lomeríos que van de 20 a 250 msnm.

Acevedo (datos no publicados) realizó un estudio geológico de algunas muestras de materiales de la Estación. Los resultados del análisis petrográfico demuestran que el terreno está formado casi en su totalidad por rocas terciarias y cuaternarias de origen ígneo, intrusivas y extrusivas tales como riolitas, andesitas, dacitas y toba andesítica que han quedado al

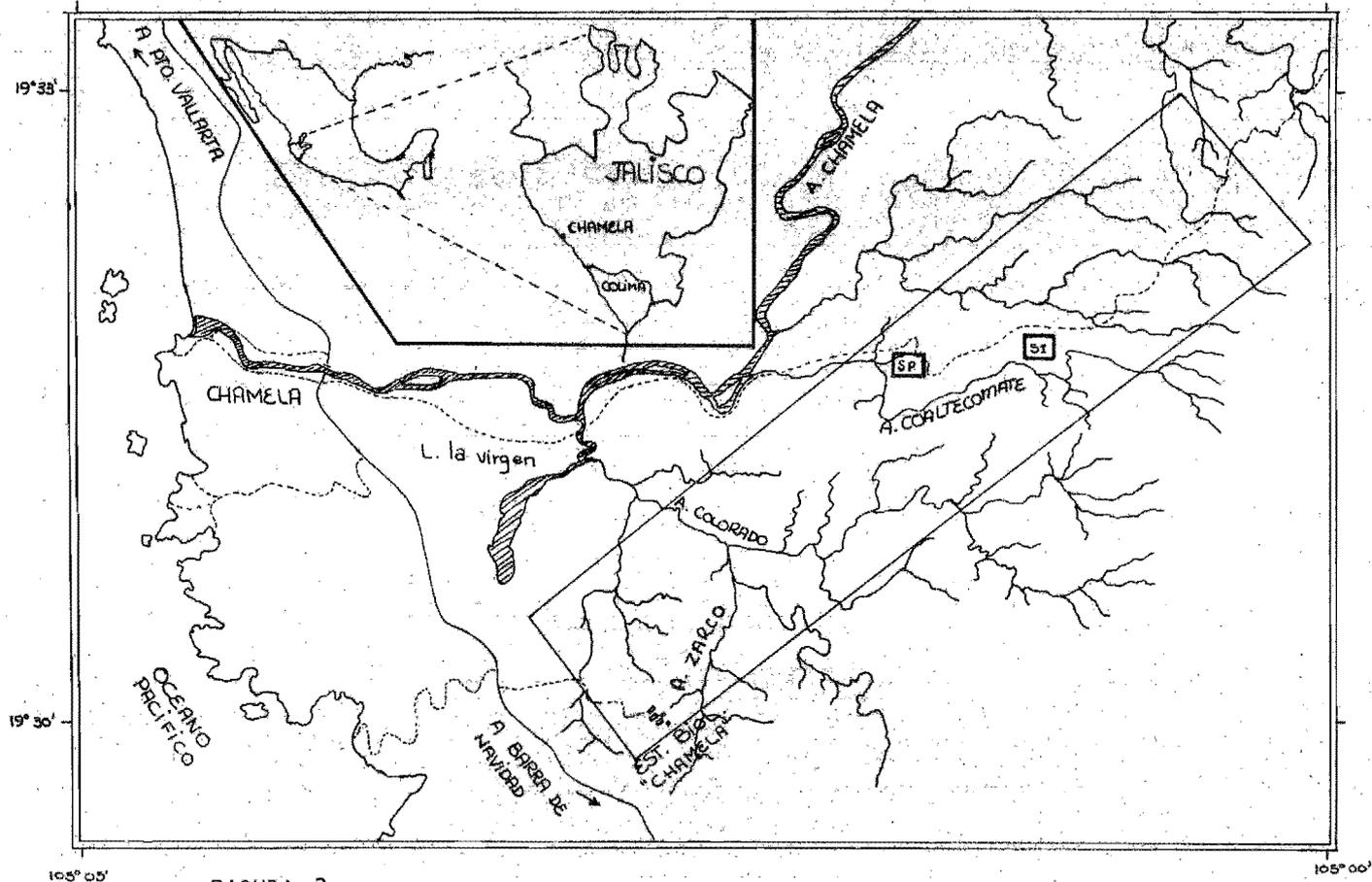


FIGURA 3

Localización geográfica de la Estación de Biología "Chamela", Jal. y de los sitios experimentales: SP = sitio de terreno plano (4,200 m²), SI = sitio de terreno inclinado (10,000 m²).

descubierto por la erosión después de la formación de la Sierra Madre del Sur, que ocurrió a fines del Cretácico Superior y principios del Cenozoico.

3. Hidrografía

Durante la época de lluvias, el drenaje superficial de la zona lo constituye el Arroyo Chamela que tiene numerosos afluentes de corriente temporal y cuyo cauce disminuye en la época seca del año. Entre éstos, es importante el Arroyo Colorado al cual drenan otros arroyos secundarios como el Arroyo Zarco y el Arroyo Hornitos. A la altura de los sitios experimentales, en su límite inferior, corre el Arroyo Coaltecomate uniéndose finalmente al Arroyo Chamela (Fig. 3) (Carta Topográfica, CETENAL, 1973).

4. Clima

La Estación de Biología "Chamela" cuenta con una estación meteorológica propia de la que han sido obtenidos los datos correspondientes al período comprendido entre julio de 1977 y julio de 1978 durante el cual se llevó a cabo el presente trabajo (Figura 4 (b)). Debido a que la estación tiene tan sólo 2 años y medio de estar funcionando, no es posible obtener una idea precisa del clima promedio para esta zona y es por esto que se han tomado en cuenta los datos reportados por la estación meteorológica de Higuera Blanca, Jal. que es la más cercana a la Estación de Biología. Se localiza a 25 Km al noreste de esta última en el Municipio de Tomatlán, Jal. y se ubica en la isoyeta de 1,000 mm e isoterma de 26°C que pasan cercanamente a la Estación de Biología (Carta Climática, CETENAL, 1970). Según el análisis de los datos promedio de 16 años (1962-1978) y de acuerdo

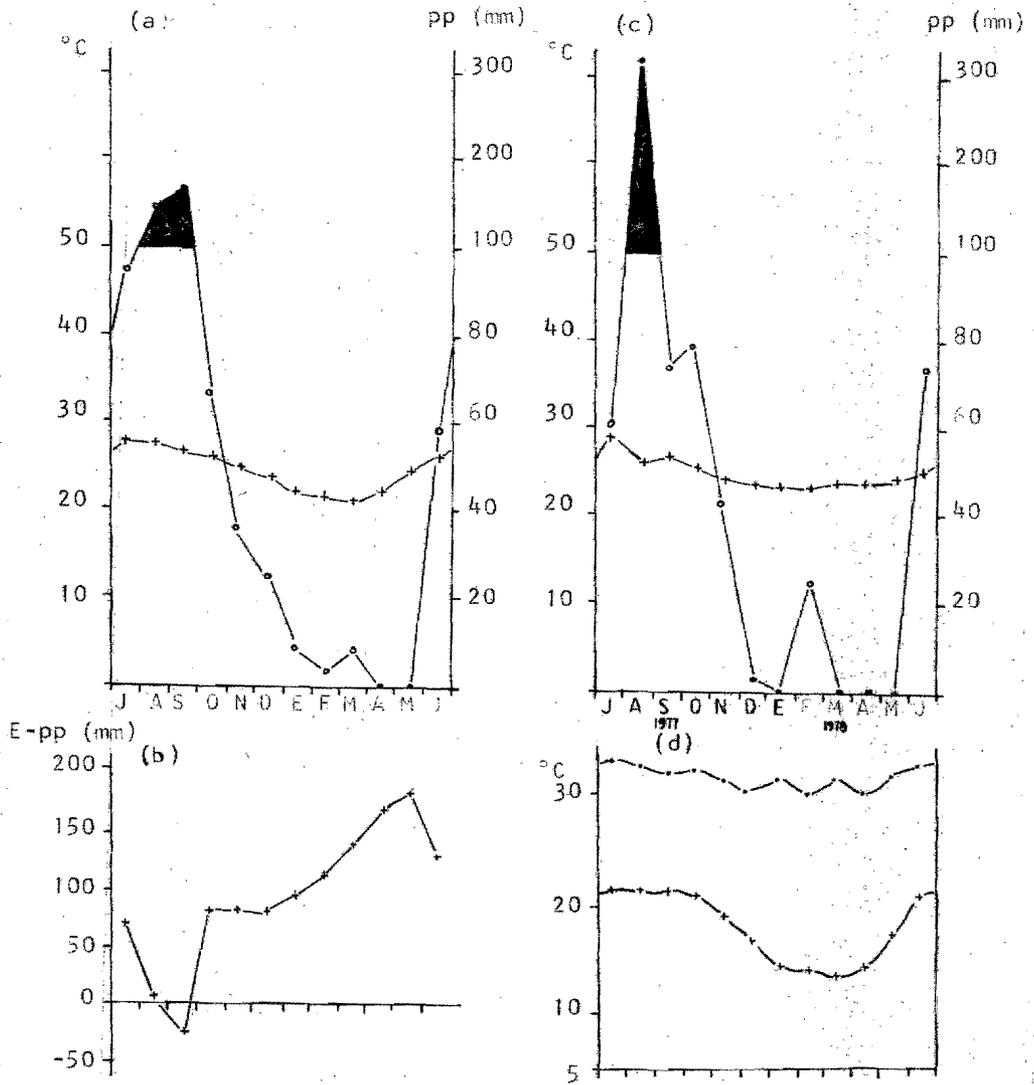


FIGURA 4

- (a) Diagrama ombrotérmico. Estación meteorológica de Higuera Blanca, Jal. Datos promedio de 16 años.
- (b) Marcha de la evaporación menos precipitación. Estación Meteorológica de Higuera Blanca, Jal. Datos promedio de 16 años.
- (c) Diagrama ombrotérmico, Estación meteorológica de la Estación de Biología "Chamela", Jal. Valores registrados durante el año de estudio.
- (d) Marcha de temperaturas máximas y mínimas medias mensuales. Estación meteorológica de la Estación de Biología "Chamela", Jal. Valores registrados durante el año de estudio.

con García (1964), la región se encuentra afectada por un clima que pertenece al grupo A (tropical lluvioso), siendo el más seco de los cálidos húmedos, con un régimen de lluvias concentrado durante el verano. La oscilación anual de las temperaturas promedio mensuales varía entre 5 y 7°C, siendo julio el mes más caliente del año con una temperatura promedio de 27.1°C. De las temperaturas mínimas registradas durante el año, el promedio más bajo (21.6°C) se registra durante marzo por lo que éste es el mes más frío del año (Fig. 4 (d)).

La cantidad total de lluvia que se registra durante el año es de 613 mm y es importante señalar que el 92% de esta precipitación total anual se produce durante el período comprendido entre finales de junio y noviembre, por lo que existe una marcada época de lluvias, seguida por un período seco de 5 a 7 meses consecutivos, lo cual da idea de lo acentuado en la escasez de humedad entre diciembre y mayo (Fig. 4 (a) y (b)), a pesar de las esporádicas lluvias reportadas además como inapreciables que se llegan a presentar durante estos meses. Esta época de sequía está relacionada con el período en el cual la mayoría de la especies vegetales pierden completamente las hojas. El resultado de la relación evaporación total menos precipitación promedio mensual que se presenta a lo largo del año, permite determinar también, que existe un déficit hídrico de octubre a mayo, meses durante los cuales la evaporación excede en mucho a la precipitación (Fig. 4 (c)).

B. Descripción de los sitios experimentales.

El presente estudio se realizó en 2 sitios experimentales que se localizan dentro del área de la Estación y que fueron elegidos por diferir en cuanto a sus características topográficas, edáficas y de vegetación. Para llegar a ellos se recorre el camino que va a Nacastillo, entrando a la altura del kilómetro 64 de la carretera federal 200 justo a un lado del poblado de Chamela (Fig. 3). Estos son:

1. SITIO DE TERRENO PLANO O DE SELVA MEDIANA SUBCADUCIFOLIA*

1.1 Localización

Se localiza aproximadamente a 6 Km al E del poblado de Chamela y a 60 msnm. Tiene una superficie de 0.420 Ha dividida en cuadros de 10 por 10 m. Se caracteriza por carecer casi por completo de pendiente.

1.2 Suelo

El análisis del perfil del suelo de éste y el otro sitio experimental fueron realizados por Cisneros (1975). El reporte indica que este sitio presenta suelos de color café a café grisáceo muy oscuro, muy friables, profundos y con abundante contenido de materia orgánica (en el horizonte $A_0 + A_{00}$ el porcentaje de materia orgánica es de 7.1) de distribución irregular debido a la constante depositación de los sedimentos en cada época de lluvias. El porcentaje de materia orgánica es semejante

*Es importante alcarar que como una facilidad en la presentación y discusión de los resultados de este sitio, y por su semejanza con la selva mediana subcaducifolia, será llamado además de sitio de terreno inclinado, sitio de selva mediana subcaducifolia.

a diferentes profundidades (ca 1%), siendo de 0.96% entre 70 y 100 cm de profundidad. La textura de estos suelos va de migajón arenoso a arenoso encontrándose que están constituidos de 38 a 90% de arenas, de 3 a 25% de limos y de 1 a 17% de arcillas, siendo principalmente arenosos de 0 a 40 cm de profundidad.

El Ca^{++} y Mg^{++} dibásicos intercambiables conservan una relación hasta de 4:1 encontrándose mayores cantidades de Ca^{++} a profundidades menores. El pH va de ligeramente ácido a ligeramente alcalino (de 6.75 a 7.75 en agua destilada) siendo más alcalinos hacia la superficie (por la presencia de iones básicos como el magnesio y el calcio).

En comparación con el otro sitio experimental, la capacidad de intercambio catiónico es alta (12 a 71 meq por cada 100 gr de suelo) por el efecto que produce el contenido de coloides minerales y de materia orgánica que son abundantes y existe por tanto una mayor retención de cationes en forma no lixiviable esenciales para el crecimiento de las plantas.

Se trata en general de un suelo joven, muy poco desarrollado y sin diferenciación de horizontes (Orden Entisol).

1.3 Vegetación

Este sitio se distingue por la presencia de una comunidad de selva con características intermedias en su fisionomía y fenología entre la selva baja caducifolia (Miranda y Hernández X., 1963), que es el tipo de vegetación que predomina en los terrenos de la Estación, y la selva mediana

subcaducifolia (Miranda y Hernández X. *op cit.*), que en esta región es el tipo de vegetación común de zonas planas con pendiente ligera (menor del 10%). Por consiguiente, el porcentaje de especies que forman esta comunidad está integrado tanto por elementos de la selva baja caducifolia como por representantes de la selva mediana subcaducifolia (sobresalientes en altura) que seguramente prevalecen por las condiciones de humedad y contenido de materia orgánica en el suelo que son mayores que las encontradas en el otro sitio de estudio. Durante la temporada seca del año el aspecto de esta comunidad no es tan grisáceo como en la selva baja caducifolia, ya que del 50 al 75% de los árboles dominantes pierden las hojas. La producción de renuevos vegetativos y el crecimiento ocurren para la mayoría de las especies durante el período de lluvias que se inicia hacia finales de junio y termina en noviembre.

Pueden reconocerse dos grupos de árboles: los más altos que son árboles mayores de 15 m de alto y otro grupo que está formado por árboles de 6 a 15 m de alto. El estrato de plantas herbáceas es escaso, particularmente durante la época de lluvias, quedando ausente en la época de sequía.

Entre las especies que constituyen el grupo de árboles más altos y que son elementos de la selva mediana subcaducifolia se encuentran (Pérez Jiménez, en preparación):

<i>Astronium graveolens</i>	<i>Pterocarpus amphymenum</i>
<i>Mastichodendron capiri</i>	<i>Platymiscium lasiocarpum</i>

y entre las especies que forman el grupo arbórea bajo están:

<i>Caesalpinia eriostachys</i>	<i>Forchameria pallida</i>
<i>Recchia mexicana</i>	<i>Carica mexicana</i>
<i>Torrubia sp</i>	<i>Cordia elaeagnoides</i>

También son comunes en esta comunidad las epífitas, entre las que destacan algunas especies de orquídeas y bromeliáceas, y no menos abundantes son las especies de hábito trapador.

2. SITIO DE TERRENO INCLINADO O. DE SELVA BAJA CADUCIFOLIA

2.1 Localización

Se localiza aproximadamente a 7 Km E del poblado de Chamela y a 90 msnm. Tiene una superficie de 1.0 Ha dividida en cuadros de 10 por 10 m. Se caracteriza por presentar una pronunciada pendiente (ca 25%).

2.2 Suelo

Presenta suelos más bien someros, muy pedregosos y con escaso contenido de materia orgánica, de color café oscuro hasta los 10 cm de profundidad donde se encuentra 2.5% de materia orgánica a partir de los cuales el porcentaje de materia orgánica decrece progresivamente hasta 0% en la profundidad de 100 cm. La erosión es muy intensa lo que ha impedido la diferenciación de los horizontes, presentándose una baja capacidad de retención de agua y por lo tanto una rápida pérdida de elementos básicos.

La textura que domina en este suelo es la de arena migajosa con la siguiente constitución: 76 a 88% de arena, 11 a 18% de limo y 1 a 8% de arcilla. El Ca^{++} y el Mg^{++} elementos dibásicos intercambiables son más

abundantes en forma soluble en capas profundas del suelo que en la superficie, por lo que en ésta última el pH es más ácido. Sin embargo, el pH va de ligeramente ácido a ligeramente alcalino (6.7 a 7.32 en agua destilada).

La capacidad de intercambio catiónico es baja (6.8 a 22 meq por cada 100 gr de suelo) por ser la textura más gruesa que en suelo del sitio de terreno plano. Al igual que en el sitio anterior, se trata de un suelo joven en proceso de formación (Cisneros, 1975).

2.3 Vegetación

En este sitio se sustenta una comunidad de selva baja caducifolia (Miranda y Hernández X., 1963) que es el tipo de vegetación común de zonas con pendiente pronunciada, por lo que se halla cubriendo los cerros de la Estación y sus alrededores. Es una comunidad frecuente de suelos someros con escaso contenido de materia orgánica y muy pedregosos. Los árboles dominantes tienen menos de 10 m de alto, existe un solo estrato arbóreo y uno arbustivo. Una característica muy importante es la pérdida de las hojas que afecta a la gran mayoría y a menudo la totalidad de los componentes de la comunidad durante el período de sequía.

Entre las especies arbóreas que miden de 7 a 10 m de alto destacan (Pérez-Jiménez, en preparación):

<i>Cordia elaeagnoides</i>	<i>Caesalpinia coriaria</i>
<i>Lysiloma divaricata</i>	<i>Mimosa arenosa</i>
<i>Jatropha chamelensis</i>	<i>Caesalpinia eiriostachys</i>
<i>Bursera spp</i>	

y aquellas menores de 7 m de alto son:

<i>Jacquinia pungens</i>	<i>Coccoloba tiebmanii</i>
<i>Ruprechtia fusca</i>	<i>Lonchocarpus atropurpureus</i>

En este tipo de comunidad son frecuentes además las cactáceas columnares y candelabroformes. Por otro lado, las leguminosas son particularmente significativas tanto por la cantidad de especies presentes como por el número de individuos y sobre todo, por su importancia y frecuente dominancia en el estrato arbóreo. En situaciones de poca perturbación el estrato herbáceo está poco desarrollado y no es raro que falte casi por completo (Rzedowski, 1978).



V MATERIAL Y METODOS

Se han empleado varios métodos en el campo para evaluar la pérdida por descomposición de materia orgánica vegetal. Uno de los más utilizados consiste en colocar en el suelo de la comunidad bolsas de malla de nylon que contiene cantidades conocidas de material vegetal (Bocock y Gilbert, 1957; Shanks y Olson, 1961; Bocock, 1964; Heath *et al.*, 1964; Madge, 1965; Witkamp, 1966; Edwards, 1977), dispuestas en diferentes arreglos espaciales, en distintos sitios dentro de la comunidad, las cuales pueden recogerse secuencialmente en el tiempo. Este procedimiento posibilita evaluar la proporción en que la materia orgánica inicial se va perdiendo en condiciones naturales, por unidad de tiempo. Debido a que la microflora y fauna del suelo son los agentes biológicos involucrados en el proceso de degradación de la materia orgánica, se recomienda además el uso de diferentes tamaños de apertura de malla que permiten el paso al interior de las bolsas a ciertos grupos según su tamaño y evaluar el efecto causado por su actividad sobre la materia orgánica vegetal.

1. Elección de la especies de estudio

En el presente trabajo se analiza el proceso de descomposición de materia orgánica foliar de 8 especies (7 arbóreas y un bejuco) durante un período de 400 días, en el suelo de los sitios experimentales de la Estación de Biología "Chamela". Estas especies fueron elegidas por ser aquellas que aportan la mayor cantidad de hojas respecto a la producción

foliar total de la comunidad o por presentar un comportamiento fenológico diferente (abscisión de hojas en la época de lluvias, contrario a lo que ocurre con el resto de las especies) (Vizcaíno y Sarukhán, 1978). A continuación se indican las especies con las que se ha trabajado en cada sitio experimental, sus respectivos porcentajes de contribución en biomasa foliar a la comunidad (% C), así como sus porcentajes de aparición en las unidades de muestreo o trampas de hojarasca (% A) (Vizcaíno, en preparación). Se indica con un asterisco las especies que pierden las hojas al inicio del período de lluvias.

SITIO DE TERRENO PLANO

Especie	% C	% A
<i>Cordia elaeagnoides</i>	17.28	61
<i>Podopterus cordifolius</i>	10.62	59
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	5.83	64
<i>Platymiscium lasiocarpum</i>	4.34	27
<i>Astronium graveolens</i>	<u>4.21</u>	32
CONTRIBUCION TOTAL	42.28	

SITIO DE TERRENO INCLINADO

Especie	% C	% A
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	16.81	91
<i>Cordia elaeagnoides</i>	16.63	51
<i>Apoplanesia paniculata</i>	8.58	64
* <i>Coccoloba liebmanii</i>	2.73	14
* <i>Jacquinia pungens</i>	<u>0.08</u>	6
CONTRIBUCION TOTAL	44.83	

Aún cuando los sitios experimentales sustentan diferentes tipos de vegetación, comparten especies como *Cordia allagoides* y *Caesalpinia eriostachys* que presentan además de los mayores porcentajes de producción foliar, los más altos valores de índice de dominancia (Pérez-Jiménez, en preparación). Estas son las razones por las que el proceso de descomposición de estas especies se investigó en los dos sitios experimentales.

2. Breve descripción morfológica de las especies:

1. *Cordia allagoides* DC. (Boraginaceae)

Nombre común: BARCINO*

Árbol de 20 m, tronco derecho. Hojas simples dispuestas en espiral, láminas ovadas o elípticas con el margen entero; ápice acuminado, base cortamente atenuada, verde oscuras en el haz con escasos pelos adpresos y grisáceas en el envés con abundantes pelos adpresos. Nervadura prominente en el envés, con pelos largos y erectos en el nervio central, de textura membranosa que al secarse se fragmentan fácilmente. Pecíolo de 2 a 4 cm de largo, grisáceos y pubescentes. Los árboles de esta especie tiran las hojas durante la época de sequía (Pennington y Sarukhán, 1968).

2. *Caesalpinia eriostachys* Benth. (Leguminosae)

Nombre común: IGUANERO

Árbol inerme de 6 a 15 m de alto, tronco hueco e irregular. Hojas compuestas con 5 a 8 pares de pinas y 7 a 12 pares de folíolos secundarios rombicos a oblongos, con el margen entero, ápice redondeado, base asimétrica con una mitad redondeada y la otra aguda, con puntos glandulares y pubescentes cuando son jóvenes, de 5 a 15 mm y de textura membranosa. Pecíolo y raquis densamente estelados tomentosos. Los árboles de esta especie pierden las hojas durante el período de sequía.

3. *Podopterus cordifolius* Rose & Stand. (Polygonaceae)

Bejuco leñoso de corteza rugosa y morena. En cada nudo aparecen las hojas simples con ocrea y disposición alterna. Base medianamente sagitada y ápice acuminado. Margen entero ondulado, ovadas a ovado-lanceoladas; limbo foliar glabro por ambas superficies. Haz verde lustroso. Hojas de textura membranosa que se caen durante el período de sequía.

*Los nombres comunes de las especies se obtuvieron de Martínez (1979).

4. *Platymiscium lasiocarpum* Sandwith (Leguminosae)

Nombre común: GRANADILLO

Arbol hasta de 15 m de alto. Hojas compuestas de 5 a 14 cm de largo, imparipinadas, opuestas. Foliolos ovados de margen entero, ápice acuminado y base redondeada, pubescentes en ambas superficies. Pecíolos de 4 a 7 cm de largo, pubescentes. Los árboles de esta especie pierden las hojas durante el período de sequía.

5. *Astronium graveolens* Jacq. (Anacardiaceae)

Nombre común: CULEBRO

Arbol hasta de 25 m de alto con el tronco derecho, corteza externa que se desprende en pedazos conchudos. Hojas compuestas dispuestas en espiral, imparipinadas formadas de 5 a 15 foliolos, lanceolados a oblongo lanceolados, margen ligeramente aserrado, ápice acuminado, base asimétrica con una mitad redondeada y la otra aguda, pubescentes en ambas superficies y numerosas manchas negruzcas en la lámina. Raquis pulvinado en la base. Los árboles de esta especie pierden las hojas al florecer en la época seca (Pennington y Sarukhán, 1968).

6. *Apolanesia paniculata* Presl. (Leguminosae)

Nombre común: LLORA SANGRE

Arbol de 6 a 9 m de alto con el tronco derecho y numerosas lenticelas. Hojas compuestas con 5 a 8 pares de foliolos, opuestos o alternos de margen entero, redondeados o emarginados en el ápice y redondeados en la base, con numerosas glándulas rojizo oscuras; puberulentos cuando son jóvenes y luego glabros. Los árboles de esta especie pierden las hojas en la época seca del año (Standley y Steymark, 1946).

7. *Coccoloba Liebmanii* Lindau. (Polygonaceae)

Nombre común: UVERO

Arbol de 3 a 5 m de alto y ramificado muy cerca de la base, corteza lisa que se desprende en piezas irregulares. Hojas simples, alternas, obovadas, pubescentes a glabras con la edad en ambas superficies, de textura coriácea, margen entero, base cordiforme y ápice redondeado. Pecíolo corto y estriado que en la base lleva una estípula foliar envolvente (ocrea) de textura coriácea-membranosa. Los árboles de esta especie pierden las hojas al inicio del período de lluvias.

8. *Jacquinia pungens* Gray (Theophrastaceae)

Nombre común: SAN JUANITO

Arbol pequeño de 5 a 7 m de alto con estrías largas y manchas gris blancas; corteza grisácea con rugosidades cuadrículares. Hojas simples, subsésiles, coriáceas, rígidas, linear-lanceoladas de 3 a 6 cm de largo y 1 cm de ancho o menos, ápice agudo terminado en una espina rígida de color amarillento; verticiladas. Los árboles de esta especie pierden las hojas al inicio de la época de lluvias (Standley y Williams, 1966).

3. Tipos de malla empleados

En este trabajo se emplearon 3 tipos de tamaño de apertura de malla en las bolsas de nylon*:

- a) la malla fina de aproximadamente 0.3 mm por lado,
- b) la malla mediana de 1.43 ± 0.15 mm por lado y
- c) la malla gruesa de 2.4 ± 0.42 por 3.0 ± 0.3 mm

Ante esta situación de exclusión se espera que únicamente la microflora del suelo que incluye bacterias, actinomicetes y hongos y la microfauna del suelo que comprende a los protozoarios y algunos nemátodos pequeños, podrán pasar libremente al interior de las 3 mallas aquí usadas, no siendo así para la mayoría de los elementos de la mesofauna como para la macrofauna del suelo a los que por sus dimensiones, no les es posible invadir el material contenido en las bolsas de malla fina. Las mallas mediana y gruesa permiten además discriminar entre los diferentes componentes de la mesofauna del suelo que abarca un amplio y variado grupo de organismos (desde microartrópodos: dipluros, proturos, ácaros, colémbolos, etc., hasta macroartrópodos: diplópodos, crustáceos, isópodos, isópteros, etc.). Por últimos, se espera que únicamente los componentes de la macrofauna del suelo (e.g. lombrices) tengan acceso a las bolsas de malla gruesa, quedando excluidos de los otros 2 tipos de malla.

*A lo largo del texto estos 3 tratamientos serán referidos como malla 1, malla 2 y malla 3 para la malla fina, mediana y gruesa respectivamente.

4. Colecta de hojas

En el caso de las especies que presentan hojas simples y aquellas con grandes folíolos, ambos fueron obtenidos directamente del piso de la selva durante la primera semana de julio de 1977, haciendo una cuidadosa selección de aquellas que no estuviesen rotas. Las hojas de *Apoplansia paniculata* y de *Caesalpinia eriostachys* se colectaron de la copa de diferentes individuos, en el mismo período que las demás, por ser especies de hojas compuestas que al caer se desprenden sus folíolos pequeños, lo que hace prácticamente imposible recogerlos del suelo.

Jacquinia pungens y *Coccoloba liebmannii* son las dos últimas de las 15 especies más importantes en cuanto a su aporte foliar y se eligieron por presentar una fenología desfasada con respecto a lo que ocurre con las demás especies (Vizcaino y Sarukhán, 1978). Estas son heliófitas que producen renuevos foliares durante la época seca y los pierden al inicio de la temporada de lluvias. Esto condujo a incluirlas en el estudio para así dilucidar si el proceso de descomposición difiere o no temporalmente del encontrado para las demás especies es decir, si el proceso de descomposición depende del momento durante el año en que las hojas llegan al suelo.

5. Diseño experimental

Una vez realizada la colecta de hojas y folíolos de cada especie, fueron secados al ambiente y se dividieron en muestras de 10 gr (con aproxi-

madamente la misma proporción de láminas, peciolo y raquis) que se guardaron por separado en bolsas de malla de 20 x 20 cm previamente etiquetadas. Se prepararon así por especie un número de bolsas de cada tamaño de apertura de malla suficientes para realizar 9 colectas durante el experimento, con 4 réplicas en cada una. Se hicieron un total de 1080 bolsas habiendo 360 de cada tamaño de apertura de malla de tal manera que fue posible producir un diseño experimental de bloques al azar con 4 bloques en el sitio de terreno plano y 4 en el de terreno inclinado (Figura 5). Las bolsas de malla de cada bloque se dispusieron al azar en el suelo de la selva en 10 hileras de 14 bolsas de cada una, excepto la última en la que había sólo 9 bolsas. Cada malla quedó unida a una cuerda también de nylon de 5.6 m de largo que servía de base a la hileras de bolsas. Todas las mallas se incluyeron en el mantillo para semejar las condiciones naturales de las hojas en el suelo. Simultáneamente se elaboró un mapa a escala de los bloques experimentales para encontrar todas y cada una de las bolsas. La ubicación de cada bloque dentro de los sitios fue seleccionada tratando de abarcar las principales variaciones en las condiciones ambientales de los mismos.

Debido a que las especies utilizadas representan comportamientos muy distintos en lo referente a la época de producción de sus hojas, se han establecido 2 experimentos conteniendo los mismos elementos pero que se iniciaron en dos épocas diferentes del año. El primero, enfrenta a las hojas en su primera estancia en el piso de la selva a la época de lluvias, por lo que representa la situación de especies que tiran sus hojas al inicio de ésta, mientras que el segundo, instalado el 14 de febrero de 1978 representa la situación de aquellas especies que tiran sus hojas en estrecha rela-

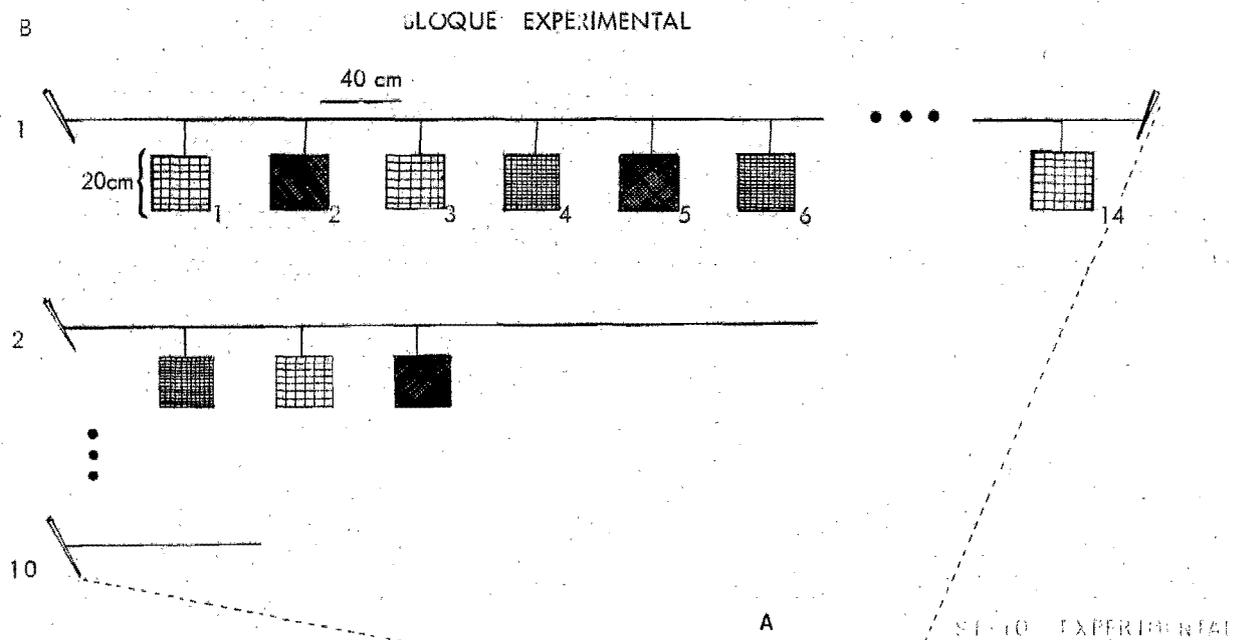


FIGURA 5

A.- Diagrama que ilustra la disposición de los bloques experimentales dentro de los sitios de estudio (4 bloques por sitio).

B.- Localización al azar de las bolsas de malla de nylon dentro de cada bloque experimental. Un bloque = 135 bolsas de malla (5 especies, 3 tamaños de apertura de malla con réplicas para 9 colectas).

ción con el inicio de la época seca del año y expone a las muestras a experimentación por primera vez al período de sequía. Esto permitirá construir el esquema global del proceso de descomposición que se efectúa en esta comunidad estacional. En el presente trabajo se reportan únicamente los resultados del primer experimento.

En virtud de que el proceso de descomposición se intensifica durante la época de mayor humedad en el suelo, y ya que el primer experimento se inició el 12 de julio de 1977, mes que comprende la temporada de lluvias, fue entonces a partir de esta fecha que se realizaron colectas mensuales de las bolsas de malla hasta el mes de noviembre en que empieza a disminuir notablemente la precipitación, llevándose a cabo ahora colectas bimensuales hasta el siguiente período de lluvias en que concluyó el experimento. En la tabla 3 se presentan las fechas en que se realizaron las colectas, indicando el número total de días acumulados para las bolsas en cada colecta y por lo tanto el tiempo de estancia en el piso de la selva.

El siguiente cuadro resume el diseño experimental que fue ideado para llevar a cabo el estudio:

ELEMENTOS	SITIO	
	TERRENO PLANO	TERRENO INCLINADO
Número de especies	5	5
Número de bloques	4	4
Número de colectas	9	9
Tipos de malla	3	3

TABLA 3

Fechas de colecta para el experimento iniciado el 12 de julio de 1977.

AÑO	MES	DIA	INTERVALO (días)	TIEMPO ACUMULADO
1977	Jul	12	-	-
	Ago	12	31	31
	Sep	14	33	64
	Oct	16	32	96
	Nov	16	31	127
1978	Ene	16	61	188
	Mar	16	59	247
	May	19	61	308
	Jul	16	61	369
	Ago	16	31	400

Además para cada especie fueron separadas 20 repeticiones al azar de una muestra de 10 gr de la misma colecta de hojas. Estas muestras se metieron en bolsas de papel en un horno a 80°C durante 72 horas y de esta forma se conoció la cantidad en gramos de peso seco con que se inició el estudio. Posteriormente 0.5 gr de las muestras se incineraron (por duplicado en una mufla a 500°C durante 2 horas) con el fin de conocer la cantidad de materia orgánica contenida por muestra, referirla al peso seco y así fijar el total inicial de materia orgánica para cada especie. Este mismo procedimiento se siguió con las muestras contenidas en las bolsas de malla en cada colecta y así se obtuvo el porcentaje de materia orgánica aún existente con respecto al valor original.

6. Mantillo en pie y acumulación de hojarasca

Para obtener la constante anual de descomposición k y el tiempo promedio de descomposición del mantillo así como la acumulación de hojarasca, fue necesario considerar tanto los datos de peso seco total del material captado por cada una de las trampas para hojarasca, como los datos de mantillo en pie. Para evaluar la producción de hojarasca fueron instaladas al azar 29 trampas en el sitio de terreno inclinado y 66 en el de terreno inclinado. Cada trampa consiste de una malla de nylon de forma cónica con 50 cm de diámetro en la base (0.1963 m^2) y que se sostiene con un aro de alambre recubierto de plástico, unido a 3 estacas de aluminio de un metro de altura de modo que la trampa no queda en contacto con el suelo (Figura 6).

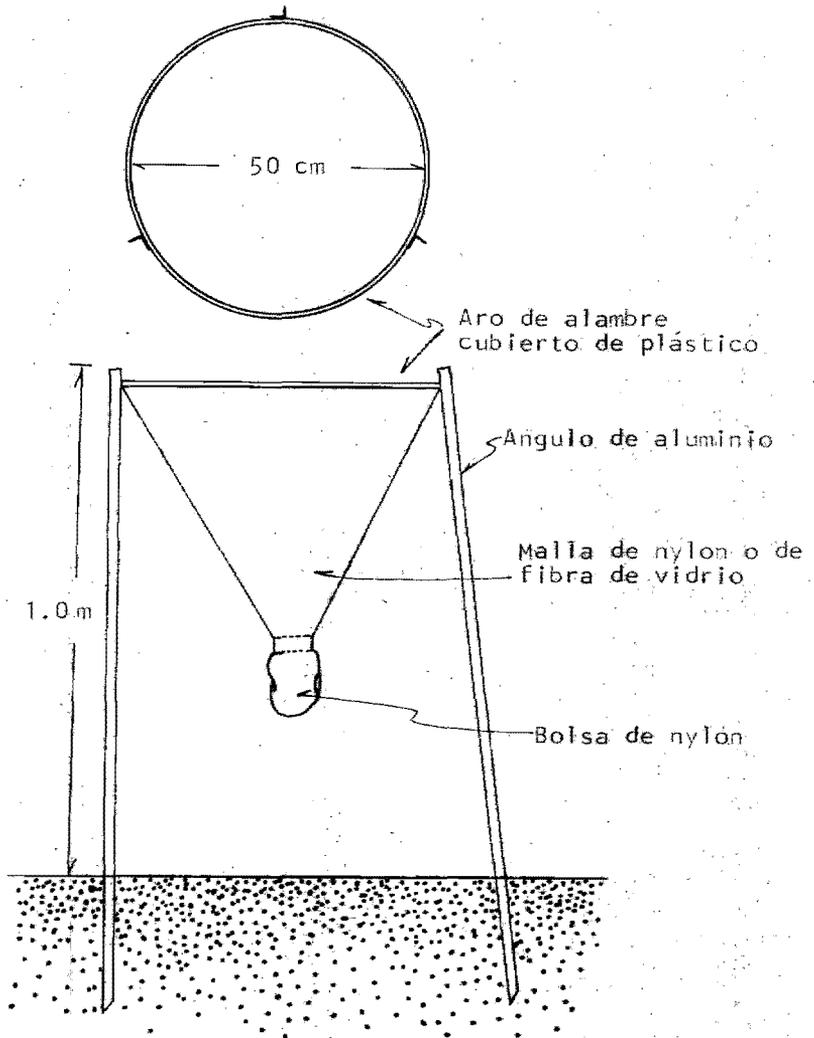


FIGURA 6

Trampa para estimar la producción de hojarasca en comunidades arbóreas. (Especificaciones del diseño propuestas por el IBP, para estudios de productividad primaria; Newbould, 1967).

Aún cuando las trampas se colocaron desde 1975 fecha en que se inició el proyecto de Productividad Primaria en Chamela, aquí sólo se toman en cuenta los datos de las colectas de abril de 1978 a abril del siguiente año.

Con la ayuda de un anillo metálico de 20 cm de diámetro (0.0342 m^2), se realizaron las colectas de mantillo en pie esto es, la cantidad de mantillo en gramos de peso seco por unidad de área (gr m^{-2}). Este anillo se localizó en el suelo dentro de los sitios cerca de las trampas de hojarasca y se colectó todo el material vegetal incluido dentro del área del anillo. Estas muestras y las obtenidas de las trampas, también se secaron en un horno durante 72 horas a 80°C para determinar el peso seco de cada una de ellas. En la tabla 4 se indican las fechas en que colectaron las trampas y el mantillo en pie durante un año de estudio.

7. Análisis estadístico de los datos

A continuación se indican las pruebas estadísticas utilizadas en el análisis de los datos y que fueron aplicadas independientemente en cada sitio experimental. El análisis de comparación entre sitios se estableció únicamente para aquellas especies compartidas (*Caesalpinia eriostachys* y *Cordia allagoides*).

Se consideraron 2 porciones de los datos del experimento de descomposición para su análisis comparativo dentro de cada sitio. Estas porciones representan 2 situaciones biológicamente distintas en el proceso de descomposición. El primer grupo o porción de datos comprende el período

TABLA 4

Fechas de colecta de trampas y mantillo en pie en los sitios experimentales.

AÑO	MES	DIA	INTERVALO (días)	TIEMPO ACUMULADO
1978	Mar	15	-	-
	May	21	67	67
	Jul	15	55	122
	Ago	18	34	156
	Sep	16	29	185
	Oct	26	40	225
	Nov	20	25	250
	Dic	9	19	269
1979	Ene	21	43	312
	Mar	20	58	370

en el que existe una gran pérdida de materia orgánica en las bolsas de malla y la descomposición es más intensa. Este período de 96 días iniciales del experimento (12 de julio a 16 de octubre de 1977) coincide con los meses de lluvia durante el año y por consiguiente de mayor humedad en el mantillo. El segundo grupo de datos incluye aquellas muestras colectadas entre 127 y 400 días después del inicio del experimento, es decir del 16 de noviembre de 1977 al 16 de agosto de 1978, siendo éste el período (excepto los meses de julio y agosto de 1978 en que se inició el siguiente período de lluvias) que corresponde en su mayor parte a la sequía y durante la cual la descomposición de materia orgánica disminuye notablemente debido a la desecación del mantillo que reduce la actividad de los organismos del suelo.

De las 2 porciones de datos así establecidos para las 3 mallas de cada especie, se obtuvieron los ajustes de regresión y por lo tanto las tasas de descomposición foliar durante cada uno de estos períodos. Para el primer grupo de datos, los ajustes de regresión resultaron ser altamente significativos ($P < 0.001$ en todos los casos, particularmente con los datos analizados en porcentaje y no en logaritmo) por lo que en el análisis comparativo entre especies y entre mallas de cada especie se utilizaron los coeficientes de regresión (b) de cada ecuación, que expresa la tasa de descomposición o velocidad de pérdida en porcentaje de materia orgánica en la época de lluvias.

Por otro lado, del examen de los coeficientes de correlación (r) obtenidos del segundo grupo de datos se encontró para la mayoría de las especies analizadas por malla, que la cantidad promedio de materia orgánica

no cambia con el tiempo es decir que se mantiene constante. Esto significa que las hojas perduran sin descomponerse hasta la siguiente temporada de lluvias, aunque es posible que una pequeña fracción de los residuos vegetales en las bolsas se deteriore por la acción de factores físicos (e.g. de secación e insolación) y que algunos de los miembros de la fauna del suelo aunque numericamente escasos, se mantengan en actividad durante este período de sequía, ocasionando ligeros cambios en el peso de las muestras que de ninguna manera son equiparables a aquellas pérdidas registradas en la época de lluvias, pero que puede contribuir significativamente al proceso de descomposición (Madge, 1969). En el análisis comparativo de este segundo grupo de datos, se utilizaron de cada especie los valores promedio del porcentaje de materia orgánica.

Para establecer la comparación de los coeficientes de regresión de cada uno de los 3 tratamientos por separado (malla 1, malla 2 y malla 3) entre las 5 especies de cada sitio, se aplicó un análisis de covarianza (ANCOVA) precedido de una prueba de comparación de rango múltiple de Newman-Keuls (SNK) (Zar, 1974). Esta prueba también se usó para comparar entre sí los coeficientes de regresión obtenidos de los 3 tratamientos de malla dentro de cada especie y entre los 3 tratamientos de las especies presentes en ambos sitios.

Con el análisis de varianza ("ANOVA one way") y la prueba de rango múltiple de Newman-Keuls (SNK) (Zar, 1974), se efectuaron las comparaciones entre los valores promedio del porcentaje de materia orgánica contenida en los 3 tratamientos de malla usados con cada especie, así como para establecer si existen diferencias entre las especies en cada uno de los 3 tratamientos.

por separado y entre las especies que comparten ambos sitios.

Con el objeto de comparar la cantidad promedio de mantillo en pie entre cada una de las colectas de los 2 sitios experimentales, así como para comparar entre la cantidad total de hojarasca producida en cada colecta de los sitios, se aplicó una prueba pareada de t (Zar, 1974).

VI RESULTADOS Y DISCUSION

1. Experimento de descomposición de materia orgánica en bolsas de malla.

Al cabo de un mes de haber iniciado el experimento, las bolsas de malla se encontraban invadidas de micelio de diferentes especies de hongos y se habían incorporado en la fina capa de mantillo. Las tasas de pérdida de peso más grandes ocurrieron en los primeros 96 días, encontrándose que todas las especies excepto *Astronium graveolens* y *Coccoloba liebmanii* ya habían perdido el 50% o más de su cantidad de materia orgánica original. Esta pérdida acelerada de materia orgánica está fuertemente correlacionada con el patrón de distribución de la lluvia en el año. En la figura 7 se presenta la distribución estacional de la lluvia reportada por la Estación Meteorológica de la Estación de Biología "Chamela", de julio de 1977 a julio de 1978 (año de estudio). El inicio del experimento coincide con el inicio del período de lluvias que se concentra durante los meses de julio a noviembre, y precisamente en ese período la tasa de descomposición de las muestras fue mayor. Esto indica que la lluvia inicia y/o acelera la descomposición de materia orgánica en el suelo de las comunidades estudiadas, de manera directa por lixiviación e indirectamente estimulando la actividad y desarrollo de la microflora y fauna descomponedora.

Durante el período de lluvias de 1978 (septiembre) fueron colectados una gran cantidad de cuerpos fructíferos de hongos asociados con la descomposición de materia orgánica. De esta colecta destacaron por su abundancia especies de los órdenes Agaricales y Aphyllorphorales (Tabla 5).

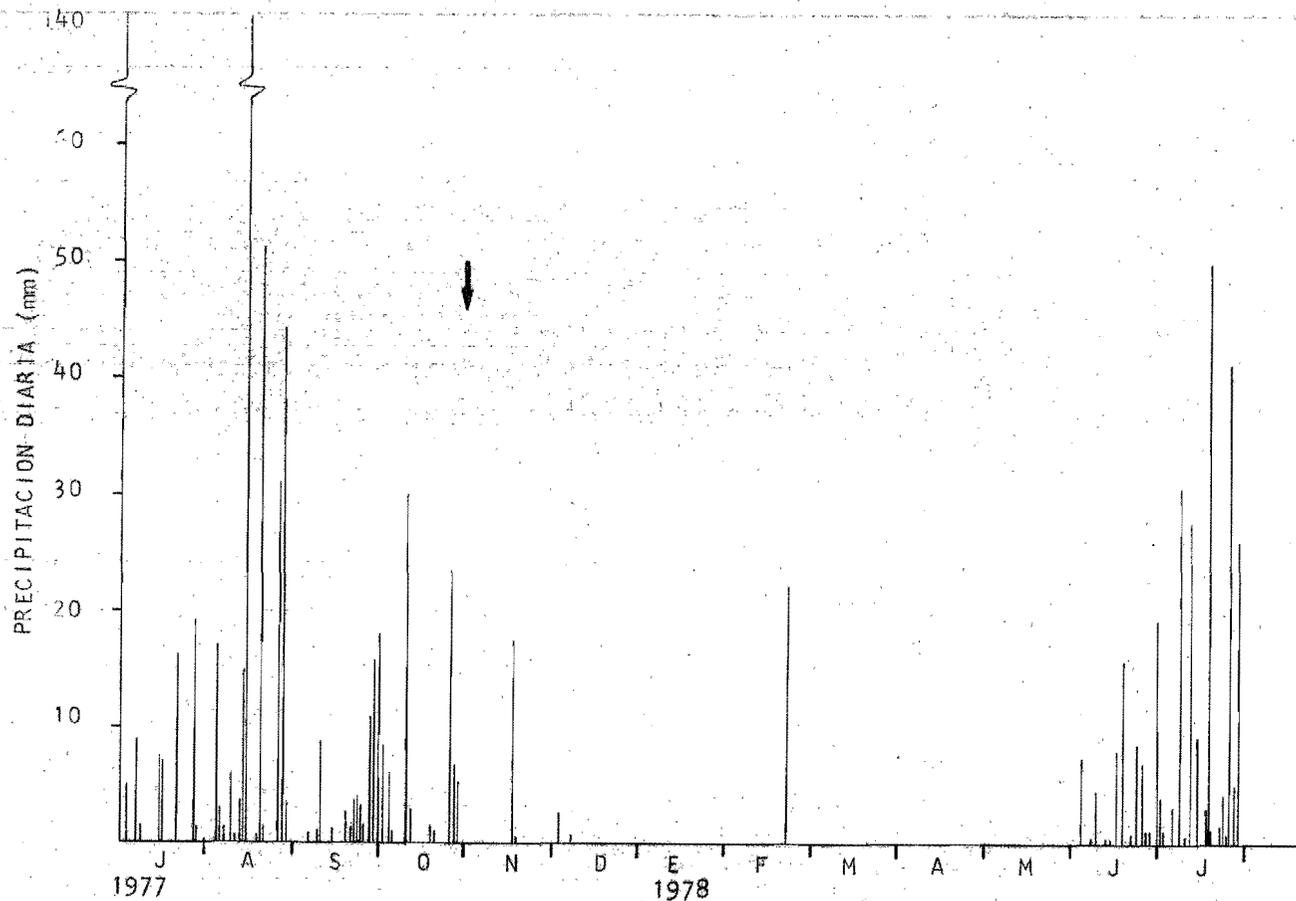


FIGURA 7

Marcha de la precipitación diaria registrada por la estación meteorológica de la Estación de Biología "Chamela", durante el año en que se llevó a cabo el estudio. La flecha indica el término del período de pérdida acelerada de materia orgánica foliar.

TABLA 5

Lista de las especies de hongos colectados en los sitios experimentales de la Estación de Biología "Chamela" en septiembre de 1978.

Clase Holobasidiomycetes

Orden Agaricales

Agaricus sp
Clitocybe sp
C. aff. decubata Fr. ex Sow.
Gymnopilus sp
G. aff. spectabilis Fr. ex Sing.
Lepiota aff. clypeolaria (Bull. ex Fr.) Kumm.
Marasmius spp
M. androsaceus (L. ex Fr.) Fr.
M. aff. androsaceus (L. ex Fr.) Fr.
M. oreades (Bolt. ex Fr.) Fr.
Omphalia spp
O. aff. fibula Bull.
Panus badius (Berk.) Sing.

Orden Aphylliphorales

Amauroderma sp
Clavaria sp
Polyporus sp
P. hydnoides Swartz ex Fr.
Polystictus perennis L. ex Fr.

Clase Euascomycetes

Phillipsia aff. chardoniana Seaver
Phylacia poculiformis (Mont.) Mont.

Aparte de las 20 especies colectadas, se han registrado para la Estación otras 55 especies colectadas en la época de mayor humedad ambiental (Apéndice 1).

Durante el período de sequía las bolsas de malla quedaron cubiertas por la gran cantidad de hojas recién caídas, aunque en algunos casos quedaron descubiertas. Esto sugiere que algunas de las bolsas estuvieron expuestas a la desecación más que otras, lo que refleja una alta variabilidad ambiental. Al finalizar el período experimental de 400 días, solamente las hojas de *C. liebmanii*, *A. graveolens* y *Jacquinia pungens* podían reconocerse fácilmente. En el caso de las 2 primeras especies, las hojas se encontraban muy fragmentadas y deterioradas y en la última, aún cuando estaban en su mayoría enteras, eran frágiles y extremadamente delgadas. El resto de las especies se habían descompuesto a tal grado que no era posible identificarlas aún cuando persistían en muchos casos las nervaduras, raquis y peciolo.

El proceso de descomposición se ha descrito (Jenny *et al.*, 1949) como una curva exponencial negativa ($y = a \cdot e^{-bx}$) lo que significa que los puntos experimentales deben ajustarse a una línea recta en una gráfica semi-log (x , $\log y$) y encontrar por regresión lineal el valor de la pendiente que en este caso expresará la tasa de descomposición en el tiempo. De las regresiones así obtenidas para las especies de este estudio, se encontró un rango de tasas de descomposición desde 2.24% mensual para *C. liebmanii*, hasta 4.69% mensual para *Cordia elaeagnoides*; éstas son tasas de pérdida de materia orgánica muy bajas para muestras de hojas en un sis

tema tropical. Esto se explica por la estacionalidad climática bien definida en la región de estudio, en la que el proceso de descomposición como ha sido mencionado, se lleva a cabo prácticamente durante los primeros meses del corto período de lluvias y luego disminuye o cesa con el inicio de la época seca. En consecuencia, se produce una acelerada pérdida en la cantidad de materia orgánica que después se mantiene alrededor de un valor constante, por lo que estas dos fases de descomposición deben considerarse por separado al hacer la estimación de la velocidad de descomposición. Por esta razón se analizaron los datos de cada especie en 2 grupos por separado como ha sido previamente indicado en el punto 7.

1.1 Comparación de las tasas de descomposición durante la época de lluvias.

Con respecto a la comparación entre los coeficiente de regresión de los 3 tratamientos usados (malla 1, 2 y 3) con cada especie, no se obtuvieron diferencias significativas por el efecto de tamaño de apertura. Esto sugiere que la malla 1 no excluye la entrada de microartrópodos (p.e. ácaros y colémbolos) que son los responsables de la trituración de los residuos vegetales a través de la cual se logra un incremento en su relación superficie/volumen. Este incremento favorece la invasión y desarrollo de la microflora del suelo que acelera la descomposición de materia orgánica. Edwards (1974), Jensen (1974) y Madge (1969) puntualizan que sin el concurso de la actividad mecánica de estos animales, la actividad de la microflora no es significativa ya que la hojarasca debe reducirse a fragmentos muy pequeños en los cuales se intensifica el crecimiento fungal.

De estos resultados puede presumirse también que la macrofauna del suelo no juega en estas comunidades un papel relevante en la descomposición de la materia orgánica, ya que sería de esperar entonces, una pérdida de peso de material mucho mayor dentro de las bolsas de malla 3 (a la que únicamente la macrofauna tiene acceso) que las pérdidas que se presentan en el material de los bolsas de malla 1 y 2.

Conviene indicar que aunque no existen diferencias significativas entre las tasas de descomposición de las muestras de hojas para una especie dentro de las 3 mallas, se observa una tendencia al aumento en la tasa de pérdida de materia orgánica a medida que se incrementa la apertura de malla (Apéndice 2, figuras 1 a 10 excepto figura 7). Esto se puede deber al movimiento hacia adentro y hacia afuera de las bolsas de una mayor diversidad de tamaños de la fauna del suelo, que produce remoción del material desde su interior.

En la tabla 6 se presentan los resultados de la prueba de comparación múltiple SNK entre los coeficientes de regresión de las 5 especies en el sitio de terreno plano (selva mediana subcaducifolia), en el período inicial de 96 días del experimento. Se establecieron comparaciones entre las especies para un mismo tratamiento, es decir entre todas las especies para la malla 1, la malla 2 y la malla 3. Los coeficientes de regresión expresan el porcentaje de pérdida diaria de materia orgánica con respecto al total inicial. Las especies aparecen en orden decreciente de sus tasas de pérdida de materia orgánica.

Se observa que tanto *Caesalpinia eriostachys* como *Cordia elaeagnoides*.

TABLA 6

Comparación de los coeficientes de regresión (porcentaje de pérdida de materia orgánica por día) entre especies en la malla 1, 2 y 3; del sitio de terreno plano, del período inicial de 96 días del experimento. Las líneas bajo las especies indican valores que no difieren estadísticamente ($P > 0.05$).

- A *Caesalpinia eriostachys*
- B *Cordia elaeagnoides*
- C *Podopterus cordifolius*
- D *Platymiscium lasiocarpum*
- E *Astronium graveolens*

MALLA	ESPECIE				
1	A	B	C	D	E
	-0.792	-0.688	-0.561	-0.506	-0.373
2	A	B	D	C	E
	-0.762	-0.732	-0.667	-0.661	-0.436
3	B	C	A	E	D
	-0.896	-0.677	-0.655	-0.576	-0.511

presentan siempre la tasa de descomposición mayor en los 3 tratamientos de malla, excepto en la malla 3 de *Caesalpinia eriostachys* en la que la pérdida de materia orgánica es menor que el valor encontrado para *Podyterus cordifolius*. *A. graveolens* es la especie con los valores de pérdida de materia orgánica menor aún cuando el valor encontrado para *Platymiscium lasiocarpum* en el tratamiento 3 es más bajo. Es claro el contraste que existe entre el valor de *A. graveolens* con el de *C. eriostachys* y el de *Cordia elaeagnoides* así como el caso extremo que se establece entre esta última especie y *Platymiscium lasiocarpum* cuando se comparan sus tasas de pérdida bajo el tratamiento 3.

Puede observarse que es orden decreciente de valores en la tasa de descomposición de estas 5 especies mantiene la misma tendencia en cuanto al lugar que ocupa cada una bajo los 3 tratamientos, por lo que las especies A y B de esta selva parecen formar el grupo de especies de descomposición rápida en comparación con la especie E que pertenecerá al grupo de especies de descomposición lenta, existiendo la situación intermedia representada por las especies C y D.

Las diferencias encontradas en la velocidad de descomposición pueden deberse tanto a las variaciones en la estructura y composición química de las hojas que las hacen más o menos susceptibles al ataque de los organismos descomponedores (King y Heath, 1967; Edwards, 1974); como a diferencias en textura foliar que hace a unas de las especies más resistentes a cambios en humedad y temperatura que otras. Por ejemplo, los folíolos de *A. graveolens* difieren de la textura de *C. elaeagnoides* cuyas hojas se fracturan muy fácilmente al secarse.

En la tabla 7 se presentan los resultados de la comparación múltiple SNK entre los coeficientes de regresión de las 5 especies estudiadas en el sitio de terreno inclinado (selva baja caducifolia), en el período inicial de 96 días del experimento. Las especies aparecen en orden decreciente de sus coeficientes de regresión (tasas de descomposición).

En este sitio, *Caesalpinia eriostachys* y *Cordia elaeagnoides* representan también al grupo de las especies con una mayor pérdida de peso durante sus primeros estadios de permanencia en el suelo de la selva, mientras que *J. pungens* y *Coccoloba Liebmannii* al grupo de especies de descomposición lenta; siendo *A. paniculata* la especie de descomposición intermedia.

En el caso de la comparación entre las especies del tratamiento de malla 1, no existen diferencias significativas entre sus coeficientes de regresión, pero es evidente que *C. eriostachys* se descompone a una velocidad superior a *C. Liebmannii* siendo ésta la especie que muestra siempre (malla 1, 2 y 3), la tasa de descomposición más baja. El que esta última especie junto con *J. pungens* presenten las tasas de descomposición más bajas en relación al resto de las especies de este sitio, puede deberse a las siguientes causas:

a) A que efectivamente la tasa de descomposición de los residuos vegetales de una especie depende del momento durante el año en que llegan al suelo. Los individuos de estas 2 especies tiran las hojas al inicio de la época de lluvias a diferencia de las demás especies que las pierden durante el período seco del año. Así que al inicio del experimento, se incluyeron hojas recién caídas y hojas un poco más viejas que habían

TABLA 7

Comparación de los coeficientes de regresión (porcentaje de pérdida de materia orgánica por día) entre las especies en la malla 1, 2 y 3; del sitio de terreno inclinado, del período inicial de 96 días del experimento. Las líneas continuas bajo las especies indican valores que no difieren estadísticamente ($P > 0.05$).

- A *Caesalpinia eriostachys*
- B *Cordia elaeagnoides*
- C *Jacquinia pungens*
- D *Apoplansia paniculata*
- E *Coccoloba liebmanii*

MALLA	ESPECIE				
1	A -0.756	B -0.647	C -0.600	D -0.582	E -0.406
2	B -0.959	A -0.794	D -0.632	C -0.597	E -0.435
3	A -0.831	B -0.802	D -0.718	C -0.588	E -0.414

permanecido en el suelo parte del período de sequía y que por lo tanto estuvieron expuestas a la intemperización por un mayor tiempo. Estas hojas con la influencia de las primeras lluvias y en consecuencia de la actividad de los organismos descomponedores, empiezan a perder peso a mayor velocidad que aquellas más "jóvenes".

b) La composición química de las hojas se cuenta entre los factores que afectan a las tasas de descomposición y de acuerdo con los resultados obtenidos, es posible que entre estas especies existan tales diferencias. Asimismo las características estructurales y de textura foliar difieren entre las especies de este sitio, siendo éstas entre otras, las causas de la resistencia diferencial a la descomposición.

Ya que las hojas de *C. eriostachys* (en ambos sitios) y de *A. paniculata* (en el sitio de terreno inclinado) se colectaron directamente de los árboles, éstas presumiblemente contienen compuestos que se lixivian más fácilmente o bien contienen material de más fácil descomposición que aquellas hojas que caen naturalmente de los árboles. Por consiguiente, no debe excluirse la posibilidad de que esta condición inicial de las hojas sea una causa más de la rápida descomposición encontrada en estas especies, principalmente en *C. eriostachys*.

1.2 Comparación de los porcentajes promedio de materia orgánica remanente durante el período de sequía.

En la talba 8 se presenta la comparación entre el porcentaje prome-

TABLA 8

Comparación entre el porcentaje promedio de materia orgánica en las mallas 1, 2 y 3 de cada especie del sitio de terreno plano, del período final de 127 a 400 días del experimento. Las líneas continuas bajo los tratamientos indican valores que no difieren estadísticamente ($P > 0.05$).

- A *Caesalpinia eriostachys*
- B *Cordia alliodora*
- C *Podopterus cordifolius*
- D *Platimiscium lasiocarpum*
- E *Astronium graveolens*.

ESPECIE	MALLA		
A	1	2	3
	21.97	23.20	15.57
B	1	2	3
	37.33	26.37	17.47
C	1	2	3
	45.17	32.12	26.00
D	1	2	3
	45.62	42.92	37.30
E	1	2	3
	58.55	54.41	43.86

dio de materia orgánica para el período 127 a 400 días del experimento, en las bolsas de malla 1, 2 y 3 de cada especie del sitio de selva mediana subcaducifolia. En las figuras 1 a 5 del Apéndice 2, estos valores promedio se indican con una raya vertical en las líneas de regresión para este mismo período (época de sequía).

Se encontró que en general existe una gran diferencia entre los porcentajes promedio de materia orgánica en los 3 tratamientos de cada especie; siendo la malla 1, la que contiene los más altos porcentajes. Las diferencias encontradas entre las mallas de una especie, resultan de la dinámica de descomposición que antecede a este período; es decir, aún cuando no existen diferencias significativas entre las tasas de pérdida de materia orgánica durante los primeros meses de permanencia en el suelo de la selva, la cantidad neta que se pierde (por descomposición y/o arrastre físico) es mayor a medida que el tamaño de apertura de malla aumenta. Esto significa que al término del período de pérdida acelerada en la época de lluvias, las diferencias entre los 3 tratamientos se acentúan dando como resultado un orden decreciente en el porcentaje promedio de materia orgánica contenida en las bolsas de malla 1, 2 y 3 respectivamente.

Sin embargo, puede sugerirse que la apertura de malla no es la causa de la diferencia en el efecto de los factores físicos y biológicos sobre la pérdida de materia orgánica, ya que se encontró que en *P. lasiocarpum*, el porcentaje promedio de materia orgánica no difiere significativamente con el tipo de malla usado; es decir, que la descomposición de las hojas de esta especie se efectúa con igual intensidad en los distintos tratamientos de malla. Esto implica que la descomposición entre mallas

no difiere a pesar de la entrada de un mayor número de organismos de la fauna del suelo al interior de las mallas 2 y 3 y que por lo tanto, los macroartrópodos no juegan un papel relevante en la descomposición de esta especie. Por otro lado, no se descarta la posibilidad de un efecto producido por las comparaciones múltiples en este resultado.

En la tabla 9 se presentan los resultados de la comparación entre el porcentaje promedio de materia orgánica remanente en los bolsos de malla 1, 2 y 3 de cada especie del sitio de selva baja caducifolia durante el período de sequía.

En este sitio, la malla 1 en general difiere significativamente ($P < 0.05$) de las mallas 2 y 3 en las que el porcentaje promedio de materia orgánica es menor, no existiendo diferencias significativas entre estas dos últimas. Esto indica, como en el otro sitio, que las pérdidas diarias acumuladas al final del período de lluvias son mayores para las mallas 2 y 3 que para el tratamiento 1. Se tiene también la situación en la que no existen diferencias significativas entre mallas (*C. liebmanii*) por lo que se considera para este caso, un efecto de la especie *per se* (a tributos físicos y químicos de las hojas) más que un efecto dependiente del tamaño de malla empleado.

Con respecto a los coeficientes de correlación (r) de los ajustes de regresión que se hicieron con los datos de las especies del sitio de terreno plano, contenidas en las mallas 1 y 2 para el período de 127 a 400 días del experimento, se obtuvo que para 6 de estas líneas el valor

TABLA 9

Comparación entre el porcentaje promedio de materia orgánica en las mallas 1, 2 y 3 de cada especie del sitio de terreno inclinado, del periodo final de 127 a 400 días del experimento. Las líneas continuas bajo los tratamientos indican valores que no difieren estadísticamente ($P > 0.05$).

- A *Caesalpinia eriostachys*
- B *Cordia elaeagnoides*
- C *Jacquinia purgens*
- D *Apoplanesia paniculata*
- E *Coccoloba liebmanii*

ESPECIE	MALLA		
	1	2	3
A	25.00	15.53	17.40
B	40.26	19.79	14.76
C	41.51	30.31	33.19
D	38.14	28.65	19.39
E	54.39	51.91	51.44

de (r) que difiere estadísticamente de cero. Esto significa que la descomposición continúa durante este período pero a tasas de pérdida muy reducidas ($0.102 \geq b \geq 0.038$, donde b = porcentaje de pérdida de materia orgánica por día; ver en las figuras 1, 3, 4 y 5 del Apéndice 2).

Para la malla 3 en cambio, el coeficiente de correlación no difiere significativamente de cero ($r \leq 0.26$; $n_i = 23$; $P > 0.05$) lo cual indica que la descomposición de materia orgánica ha cesado. Esto sugiere que la humedad de las bolsas con malla 1 y 2 puede persistir por un mayor tiempo que en la malla 3, permitiendo así que individuos de la fauna descomponedora se mantengan por actividad dentro de las bolsas por un mayor tiempo.

En el sitio de selva baja caducifolia por el contrario, los coeficientes de correlación (r) que difieren estadísticamente de cero ($r < 0.80$; $n_i = 23$; $P < 0.05$) fueron los asociados con el tratamiento 3, aún cuando los valores de las pendiente son realmente bajos (figuras 9 y 10 del Apéndice 2). Esto indica que una cierta fracción de la materia orgánica en el material de la malla 3, se descompone durante este período principalmente por una mayor desecación de las muestras. Durante la estación seca, la ausencia de un dosel de follaje (en esta selva del 75 al 100% de las especies pierden las hojas en la época seca) hace que el mantillo y en consecuencia las muestras permanezcan expuestas a una elevada insolación.

En la tabla 10 se presenta la comparación del porcentaje promedio de materia orgánica entre las 5 especies en la malla 1, en la malla 2 y en la malla 3 del sitio de terreno plano (selva mediana subcaducifolia).

TABLA 10

Comparación del porcentaje promedio de materia orgánica entre las especies en la malla 1, 2 y 3 del sitio de terreno plano, del período final de 127 a 400 días del experimento. Las líneas bajo las especies indican valores que no difieren estadísticamente ($P > 0.05$).

- A *Caesalpinia eriostachys*
- B *Cordia elaeagnoides*
- C *Podopterus cordifolius*
- D *Platymiscium lasiocarpum*
- E *Astronium graveolens*

MALLA	ESPECIE				
1	E 57.55	D 45.62	C 45.17	B 37.33	A 21.98
2	E 57.22	D 42.92	C 32.11	B 27.30	A 23.20
3	E 44.57	D 37.35	C 26.00	B 18.00	A 15.57

Las líneas punteadas separan a las especies que parecen pertenecer al grupo de baja descomposición (especie E), intermedia descomposición (especies D y C) y alta descomposición (especies A y B); esta misma agrupación fue reconocida con los resultados de las muestras en la época de lluvias.

Los porcentajes promedio de materia orgánica en *Caesalpinia eriostachys* y *Cordia allagoides* difieren notablemente del valor encontrado en *A. graveolens*, en la que el porcentaje de materia orgánica es comparativamente 3 veces mayor en los distintos tratamientos. Estos resultados evidentemente son consecuencia de las diferencias encontradas en la velocidad de descomposición entre las especies durante la época de lluvias, pero también indican que el período de pérdida acelerada de materia orgánica termina para todas las especies con el inicio de la época de sequía; de lo contrario, si se hubiera prolongado el tiempo de descomposición para unas especies más que para otras, no existiría una correlación entre el orden que guardan las especies de este sitio de acuerdo a sus porcentajes promedio de materia orgánica y el que mantienen con respecto a sus tasas de descomposición.

Resultados semejantes se derivan del análisis comparativo del porcentaje promedio de materia orgánica entre las especies del sitio de terreno inclinado (tabla 11). Igualmente se indican los casos que en esta comunidad (líneas punteadas) representan la situación extrema de especies con altos y bajos valores en sus tasas de pérdida de materia orgánica, que conducen a la persistencia diferencial de materia orgánica entre especies en la época de sequía. Los argumentos en que se basan las razones que explican estas diferencias, ya han sido expuestos con anterioridad.

TABLA 11

Comparación del porcentaje promedio de materia orgánica entre las especies en la malla 1, 2 y 3 del sitio de terreno inclinado, del período final de 127 a 400 días del experimento. Las líneas bajo las especies indican valores que no difieren estadísticamente ($P > 0.05$)

- A *Caesalpinia eriostachys*
- B *Cordia elaeagnoides*
- C *Jacquinia pungens*
- D *Apoplansia paniculata*
- E *Coccoloba liebmanii*

MALLA	ESPECIES				
1	E 54.37	C 41.67	B 39.82	D 38.14	A 25.57
2	E 52.54	C 31.05	D 28.32	B 19.49	A 15.53
3	E 51.44	C 33.18	D 19.58	B 17.40	A 14.76

3.1 Comparación de especies entre sitios.

Con respecto al análisis comparativo entre sitios, se encontró que no existen diferencias significativas ni entre las tasas de descomposición durante las lluvias, ni entre el porcentaje promedio de materia orgánica que persiste en la época seca de *Cordia elaeagnoides* y *Caesalpinia eriostachys* en cada sitio. La única excepción la constituye la comparación entre la malla 2 de *C. eriostachys*, encontrándose que la cantidad promedio de materia orgánica que persiste en el sitio de terreno inclinado es menor que el valor obtenido en el sitio de terreno plano (15.53% y 23.20 respectivamente) no obstante, se presume que el proceso de descomposición de estas especies es semejante en ambos sitios, por lo que la velocidad de pérdida de materia orgánica y consecuentemente la liberación de nutrientes minerales es equiparable en condiciones microambientales diferentes.

Algunas interpretaciones de los resultados anteriores son posibles: si *C. eriostachys* y *C. elaeagnoides* son las especies dominantes de estos sitios, la demanda de nutrientes que se circunscribe al corto período de lluvias (época también de crecimiento y formación de renuevos vegetativos) será en consecuencia mayor a las demandas ejercidas por aquellas especies raras o de menor dominancia (las que además, en este trabajo, parecen pertenecer al grupo de especies de lenta descomposición) lo que hace posible suponer que la rapidez de descomposición de sus residuos vegetales significa asegurar la disponibilidad de nutrientes. En relación

a este argumento se ha reportado que de la velocidad de descomposición depende la rapidez a la cual los nutrientes en los detritus se hacen disponibles a las plantas en la solución del suelo (Mason, 1977; Swift *et al.*, 1979). No obstante, esta rapidez de liberación de nutrientes no garantiza el que dichos nutrientes sean removidos del suelo únicamente por las plantas que los han producido, ya que es factible suponer que en condiciones de competencia interespecífica alta, éstos pueden ser utilizados por cualquier otra planta con su sistema radical extendido en sitios de acceso a los elementos esenciales para el crecimiento y que son comunes a 2 o más plantas de diferente especie. Con respecto a este punto, habría que explorar ecofisiológicamente hasta que grado los nutrientes se mueven en circuitos o celdas cerradas entre el suelo y la planta, y si los procesos metabólicos de ésta se encuentran ligados a la velocidad en que los nutrientes se van haciendo disponibles en la solución del suelo. Surgen entonces las siguientes consideraciones: en sistemas estacionales como los estudiados, no existe en el suelo una poza permanente de nutrientes ya que éstos se agotan cada año, y por lo tanto, su reabastecimiento se realiza a través de la caída de hojarasca también cada año, que en estas comunidades es sincrónica para todas o la mayoría de las especies al inicio de la época seca (diciembre). Sin embargo, bajo estas condiciones, los nutrientes permanecen retenidos en forma de compuestos orgánicos complejos (inaccesibles a las raíces de las plantas) hasta que se inicia la descomposición de los residuos vegetales en la temporada de lluvias (junio-noviembre), por lo que el acceso a los nutrientes se restringe prácticamente a este período que es precisamente la época que favorece e intensifica la descomposición.

La restricción en el período de acceso a los nutrientes hace pensar

que la captación de éstos por las plantas, que permite aprovechar el recurso que se hace presente espacial y temporalmente de igual forma para todos, debe diferir entre especies. Sería necesario analizar si la disponibilidad de los nutrientes en condiciones naturales se "ajusta" a los requerimientos de los individuos; es decir, si existe un mecanismo de carácter adaptativo respecto a la forma en que cada especie remueve nutrientes bajo condiciones estacionales y en suelos como éstos, pobres en nutrientes. En relación a esto se especula que pudieran existir bajo la copa o parte aéreas de cada individuo condiciones específicas que favorecieran la descomposición de la hojarasca que producen anualmente; por ejemplo, afectando la actividad de los microorganismos que contribuyen a la descomposición o modificando (como consecuencia de las características de su hojarasca) otros factores como pH y concentración de gases que a su vez determinan la tasa de descomposición y la remoción de nutrientes por la raíces de cada individuo de manera específica. Las experiencias de Wiegert y Murphy (1970) en un estudio realizado en una selva alta perennifolia en Puerto Rico, son una evidencia que sostiene este argumento, ya que encuentran que existe una relación entre la tasa de descomposición y las especies arbóreas bajo las cuales se está llevando a cabo la descomposición.

Por otro lado, se ha sugerido la existencia de micorrizas específicamente asociadas a las raíces de cada árbol y que generalmente se establecen en suelos pobres en nutrientes actuando como "puente" entre la planta y la solución del suelo o capa de mantillo, como un mecanismo de retención de nutrientes, pero también como un mecanismo efectivo de entrada de nutrientes a la planta por traslocación a través de las hifas fungales

(Harley, 1972; Mosse *et al.*, 1976; citados en Swift *et al.*, 1979). Esto viene a fortalecer el argumento de la relación planta y la toma de nutrientes de manera específica.

Aunque la descomposición y la producción primaria bajo cualquier régimen climático son procesos concomitantes, el balance entre la producción y la tasa de descomposición es decir, entre la toma de nutrientes por las plantas y su liberación a partir de los residuos vegetales que éstas tiran al suelo, determina la cantidad de materia orgánica que se acumula en este último (Olson, 1963) pero también significa un importante regulador de la producción primaria de una comunidad. Esto es, el mantenimiento de la producción primaria depende del abastecimiento anual de la poza de nutrientes del suelo que se reduce durante la época de crecimiento de las plantas, y especialmente en comunidades estacionales como las de Chamela, debe existir una compensación entre la salida anual de nutrientes de la solución del suelo y la renovación de éstos hacia la siguiente temporada de crecimiento y producción. Hay que añadir que existe un mecanismo alternativo de retención de nutrientes que se logra a través de la reabsorción que las plantas efectúan antes de la abscisión foliar; así que estos nutrientes son almacenados en las yemas y otras estructuras de reserva (p.e. raíces y troncos) a partir de los cuales pueden ser reutilizados en el siguiente período de producción. De esta manera se aseguran nutrientes a pesar de que éstos se pierdan durante los procesos del suelo. Aún cuando las especies estudiadas no presentan troncos pigmentados que realizan fotosíntesis removiendo nutrientes de los sitios de reserva en la planta, existen muchas otras especies de las familias Burseraceae y Euphorbiaceae que son muy frecuentes

en estas comunidades, por lo que resultaría muy interesante analizar también dentro del marco de reciclaje de nutrientes en el subsistema plantas, la abundancia de estas especies en relación a sitios con escasos de nutrientes en el suelo.

2. Distribución estacional de la caída de hojarasca.

El total acumulativo de biomasa foliar y no foliar colectada mensual y bimensualmente en las trampas de hojarasca a través de un año en los 2 sitios experimentales se indica en la figura 8.

La caída de hojarasca es continua durante el año de análisis que va de marzo de 1978 a febrero de 1979, pero se observa una tasa acumulativa-comparativamente mayor de enero a mayo en el sitio de terreno plano y de diciembre a mayo en el sitio de terreno inclinado, que son los meses que comprenden el período de sequía. De junio a noviembre, la tasa acumulativa disminuye ya que además de ser el período de producción de hojas, son los meses durante los cuales llueve y existe suficiente humedad ambiental (en el mes de septiembre por ejemplo, el valor de la relación evaporación total menos precipitación promedio es de -25; ver figura 4(b)) para que se realice la fotosíntesis, se pierda agua por evapotranspiración y se mantengan en pie las hojas.

Las variaciones durante el año en la tasa acumulativa de hojarasca son mayores en el sitio de terreno inclinado que aquellas variaciones observadas en el sitio de terreno plano, donde las condiciones de humedad

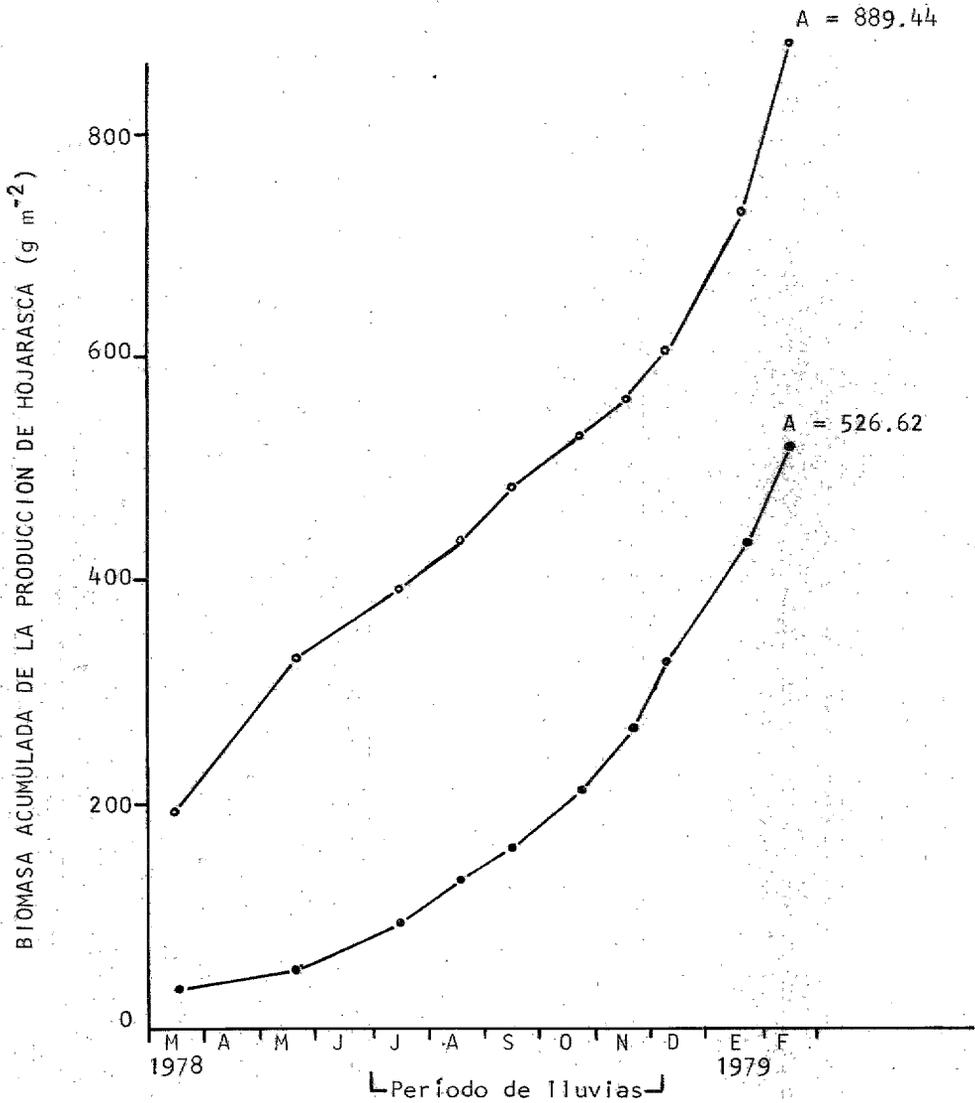


FIGURA 8

Distribución estacional de la caída de hojarasca en los sitios experimentales de la Estación de Biología "Chamela", (○-○) Selva mediana subcaducifolia, (●-●) Selva baja caducifolia. A = producción anual de hojarasca (gr de peso seco m⁻²)

disponible en el suelo (si se considera ésta como uno de los principales factores que limitan la caída de hojas) prevalecen por un mayor tiempo después de las lluvias (cabe recordar que se sustenta una comunidad de características intermedias entre la selva baja caducifolia y la selva mediana subcaducifolia); y a que los cambios en humedad en el sitio de terreno inclinado deben ser mayores. Por ejemplo, su suelo de textura gruesa drena rápidamente el agua durante los meses de lluvia y su escaso contenido de materia orgánica en el suelo disminuye la capacidad para retener humedad.

La caída de hojarasca total que cae anualmente es mayor en la selva mediana subcaducifolia (sitio de terreno plano) que en la selva baja caducifolia (sitio de terreno inclinado) siendo estos valores 889.44 y 526.62 gr de peso seco m^2 año⁻¹ respectivamente, y se comprobó que existen diferencias significativas ($P < 0.001$; prueba pareada de t) entre valores pareados de la cantidad total de hojarasca (en gr de peso seco m^{-2}) registrada durante cada colecta en los dos sitios experimentales (es decir: $d_j = X_{1j} - X_{2j}$), por lo que la comunidad en el sitio de terreno plano es más productiva en terminos de producción anual de hojarasca, que la comunidad presente en el sitio de terreno inclinado.

3. Mantillo en pie

El incremento en la cantidad de mantillo en pie que se registró al inicio de las cosechas de marzo a mayo de 1978 (de 978 a 1550 gr de peso seco m^2 , en el sitio de terreno plano; y de 818 a 1448 gr de peso seco m^2 , en el sitio de terreno inclinado) se debe a que durante estos meses la

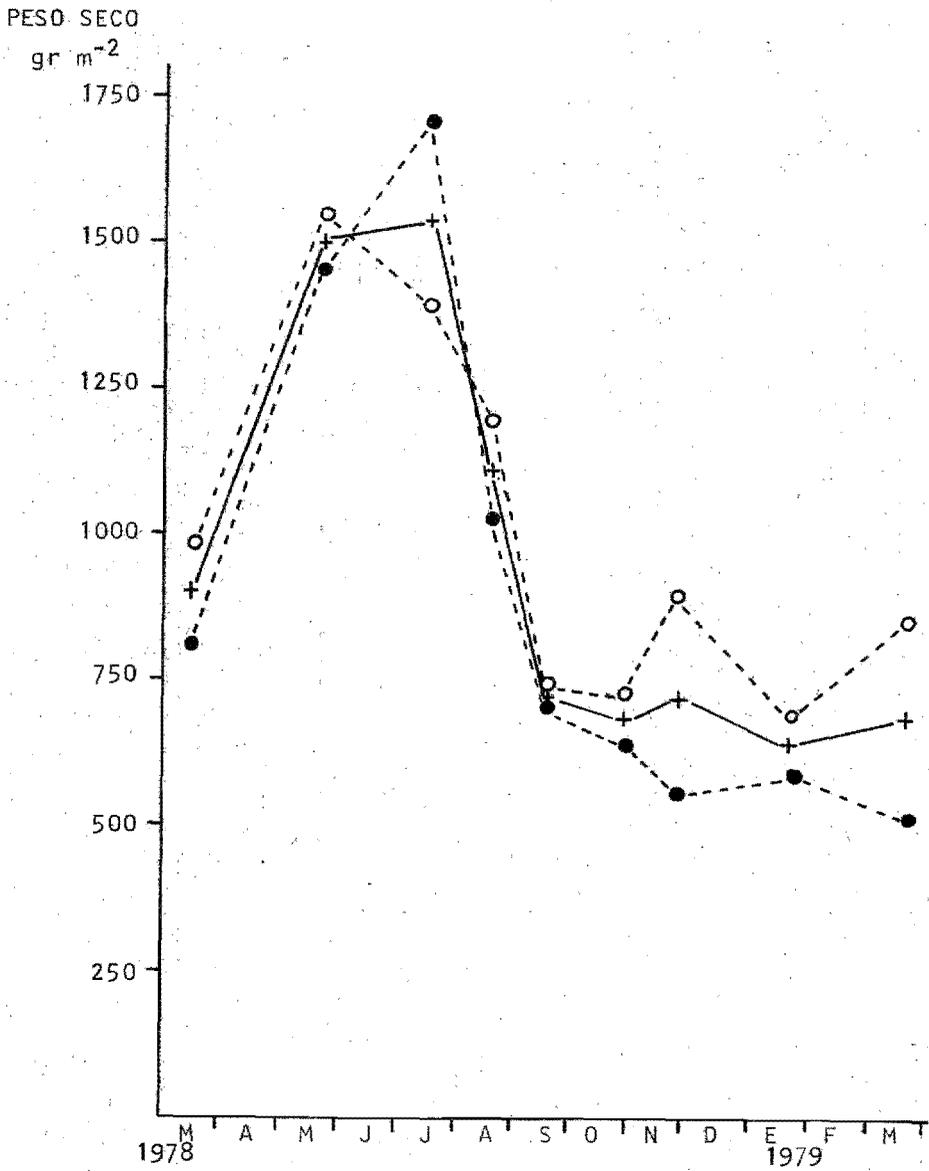


FIGURA 9

Cantidad de mantillo en pie (gr de peso seco m⁻²)
 (○---○) Selva mediana subcaducifolia, (●---●) Selva
 baja caducifolia, (+---+) datos promedio de ambos sitios.

mayoría de los individuos de las especies de estas comunidades tiran las hojas en relación al período de sequía (figura 9). Se observa además que en el sitio de terreno inclinado esta pérdida foliar continúa hasta julio en el que la cantidad de mantillo en pie alcanza un valor máximo de 1765 gr de peso seco m^{-2} . De enero a junio (período de sequía) la hojarasca se acumula en el suelo de ambos sitios pero se descompone rápidamente en la época de lluvias, que va de julio a noviembre, debido a que se mejoran las condiciones de humedad del mantillo que dispara el crecimiento poblacional de la microflora y fauna del suelo (Toft y Levins, 1978). Durante la época de lluvias, la cantidad de mantillo en pie disminuye como consecuencia del inicio y aceleración del proceso de descomposición, pero el mantillo sigue alimentado por la caída de hojas que persiste en ambos sitios aún cuando llegan al suelo tanto sólo ca 42 gr de peso seco m^2 . La disminución de peso seco de las muestras de mantillo en pie que ocurre en el período de lluvias, se registró igualmente en las muestras de hojas del experimento de descomposición con las especies por separado.

Este patrón de caída de hojarasca encontrado en Chamela, fue igualmente encontrado por (Madge, 1965) en una selva estacional en Nigeria y por Edwards (1977) en un estudio realizado en una selva montana en Nueva Guinea, en las que encuentran el valor más alto en la cantidad de mantillo en pie en etapas tempranas de la estación lluviosa, manteniéndose bajo durante el período de lluvias más intensas e incrementándose nuevamente hacia mediados de la siguiente estación seca.

Debido a que el comportamiento de las curvas en la figura 9 muestra

la misma tendencia durante los cambios estacionales, se probó estadísticamente si existen diferencias entre la cantidad de mantillo en pie a lo largo de las cosechas en los sitios de estudio. El valor de $P(t) = 0.93$ obtenido, permite afirmar que las diferencias no son significativas por lo que ha sido obtenida una sólo curva que describe en promedio las variaciones del mantillo en pie a lo largo del tiempo (línea continua en la figura 9). Esta similitud sugiere que aún cuando la cantidad total de hojarasca que llega al suelo anualmente es diferente en los sitios experimentales (existe una relación aproximada de 1.6 a 1 entre el sitio de terreno plano y el inclinado), la cantidad promedio de mantillo en pie que permanece en el suelo en cualquier momento es semejante y que la cantidad promedio que se pierde por descomposición es mayor en la selva mediana subcaducifolia que en la selva baja caducifolia. De esta manera, se iguala la cantidad de mantillo en pie a pesar de que la entrada anual de hojarasca al suelo de la selva baja caducifolia sea menor.

4. Constante anual de descomposición.

La cantidad promedio de mantillo en pie en el sitio de terreno plano fue de 1020.01 gr de peso seco m^{-2} y su producción de hojarasca en un año fue de 889.44 gr de peso seco $m^{-2} \text{ año}^{-1}$. En el sitio de terreno inclinado se encontró que la cantidad promedio de mantillo en pie en el mismo año de estudio fue de 903.86 gr de peso seco m^{-2} y su producción de hojarasca de 526.62 gr de peso seco $m^{-2} \text{ año}^{-1}$.

Con estos datos es posible determinar la constante anual de descom-

posición del mantillo (k) para cada sitio experimental, que se obtiene dividiendo el peso seco total de la caída anual de hojarasca (A) entre el peso seco promedio de mantillo en pie de un año (L). Este valor proporciona información acerca de la tasa de recambio del mantillo en el suelo.

En la tabla 12 se presentan los valores de producción anual de hojarasca, mantillo en pie, k y tiempo promedio de descomposición (que es L/A o el recíproco de k) obtenidos para las comunidades que se han estudiado y se establece una comparación con los valores reportados por otros autores en diferentes comunidades arbóreas tropicales del mundo.

John (1973) señala que las tasas promedio de descomposición difieren de un componente del mantillo a otro, siendo más lentas para elementos leñosos con alto contenido de lignina que para las hojas de textura membranosa. El mismo autor determinó experimentalmente, en condiciones naturales, que las hojas en una comunidad húmeda subcaducifolia en Ghana, pueden tener un tiempo promedio de descomposición de 0.25 años mientras que los residuos vegetales leñosos (p.e. ramas pequeñas) bajo las mismas condiciones ambientales tardan hasta 9.2 años en descomponerse.

Lo anterior permite suponer que la situación en mezcla (como es la condición del mantillo en el suelo, que incluye una buena cantidad de elementos de descomposición lenta) hace que el proceso de descomposición disminuye, en comparación con los valores de pérdida de peso encontrados cuando se trabaja con los distintos componentes del mantillo por separado. Así, los valores tan altos de k reportados por Madge (1965) y Hopkins (1966) y que se presentan en la tabla 12, representan el porcentaje de pér

TABLA-12

Comparación de la producción anual de hojarasca, mantillo en pie, k y tiempo promedio de descomposición en diferentes comunidades tropicales. Adaptada de Golley *et al.*, (1975).

LUGAR	TIPO DE VEGETACION	ALTURA (msnm)	PP (mm)	A	L	k	$T\bar{x}$	AUTOR
Panamá	Tropical moist forest	250	2000	11350	6200	1.83	6	Golley <i>et al.</i> (1975)
Panamá	Premontane wet forest	250	2000	10480	4820	2.17	5	Golley <i>et al.</i> (1975)
Colombia	Premontane wet forest	1630	2800	10110	16480	0.61	16	Jenny <i>et al.</i> (1949)
Colombia	Tropical rain forest	130	9123	8520	5040	1.69	6	Jenny <i>et al.</i> (1949)
Ghana	Moist semideciduous forest	150	1650	10536	2264	4.65	2	Nye (1961)
Nigeria	Moist semideciduous forest	100-150	1232	5600	2450	2.28	4	Madge (1965)
Nigeria	Moist semideciduous forest	-	1232	4625	1715	2.69	4	Hopkins (1966)
Nigeria	Moist evergreen forest	-	2072	7170	3040	2.35	4	Hopkins (1966)
México	Selva baja caducifolia	90	613	5260	9039	0.58	17	Presente estudio
México	Selva mediana subcaducifolia	60	613	8894	10200	0.87	11	Presente estudio

A = Producción anual de hojarasca ($\text{Kg Ha}^{-1} \text{año}^{-1}$)

L = Mantillo en pie (Kg Ha^{-1})

k = constante anual de descomposición (A/L)

$T\bar{x}$ = tiempo promedio de descomposición (meses).

dida anual únicamente de hojas, por lo que en estos casos, el valor de k fue calculado considerando la caída anual de hojas y la cantidad promedio de hojas presentes en el mantillo, sin incluir el peso de otros residuos vegetales.

Los valores encontrados para Chamela (0.87 y 0.58 en el sitio de terreno plano y en el sitio de terreno inclinado respectivamente) indican que el porcentaje de hojas en el mantillo puede ser de los valores más bajos como los encontrados en otras comunidades tropicales (p.e. ca 50% del total de los componentes del mantillo) y que residuos vegetales leñosos entre otros componentes no foliares, pueden constituir un alto porcentaje. Estas proporciones aún no se han determinado en la hojarasca que se produce anualmente en los sitios de estudio, pero durante las colectas del mantillo en pie fue posible observar una gran cantidad de ramas y hojas de epífitas y otras especies arbóreas de textura coriácea que tienen una velocidad de descomposición lenta. Por otro lado, la constitución química de la hojarasca y las condiciones de humedad en el suelo (con su influencia correspondiente en los organismos descomponedores) se cuentan también entre los factores que retardan la pérdida de peso en el mantillo. Con respecto a este último punto, debe considerarse que la cantidad de lluvia que cae anualmente en la región de Chamela es apenas la mitad del total que se registra anualmente en las comunidades estacionales del Oeste de África, comunidades con las que se ha establecido la comparación de los valores de k (tabla 12) y es de esperar entonces, que en estos sitios donde existe una mayor disponibilidad de agua en el suelo, la tasa de descomposición del mantillo sea mayor (T.

Kira, comunicación personal).

Sin embargo y a pesar de la gran variación en la relación caída anual de hojarasca y mantillo en pie para las diferentes comunidades tropicales que se han presentado, los datos indican claramente que el recambio de mantillo generalmente ocurre en un lapso cercano a un año.

VII CONCLUSIONES

1. Se encontró que la descomposición de materia orgánica foliar del mantillo en pie se realiza principalmente durante el período de lluvias en que las condiciones de humedad en el suelo se incrementan; pero que la descomposición disminuye notablemente con el inicio de la época seca del año, aún cuando comienzan a tener una mayor relevancia los agentes de orden físico. Con la hojarasca que llega al suelo en la época seca y su consiguiente descomposición en la época de lluvias, se asegura el abastecimiento de nutrientes minerales para el crecimiento de las plantas, que se circunscribe al corto período de lluvias. En consecuencia, no existe en el suelo una poza permanente de nutrientes por lo que debe existir un balance entre el abastecimiento anual de nutrientes y la cantidad total de los mismos que se retiran durante el crecimiento; balance a través del cual se logra el mantenimiento de la producción primaria.

2. La tasa de descomposición de materia orgánica foliar varía entre las especies estudiadas, encontrándose que bajo condiciones favorables de humedad y temperatura existen especies con pérdidas aceleradas de materia orgánica (p.e. *Cordia alliodora* que presenta en el sitio de terreno plano pérdidas mensuales hasta del 26.6% y *Caesalpinia eriostachys* en el sitio de terreno inclinado, pérdidas mensuales del 24.9%) y especies que en el mismo período de tiempo, pierden materia orgánica a una tasa mucho menor (p.e. *Astronium graveolens* en el sitio de terreno plano pierde mensualmente 13.1% y *Coccoloba liebmanii* en el sitio de terreno inclinado presenta una pérdida mensual del 13.0%).

3. No se registraron diferencias significativas entre los 3 tratamientos de apertura de malla usados. Se presume que la malla 1 (fina) no restringe la entrada de elementos de la mesofauna del suelo (microartrópodos) ya que sin su participación en la degradación de la materia orgánica, que consiste en incrementar la relación superficie/volumen de los residuos vegetales con su actividad mecánica, no se estimula la actividad y desarrollo de la microflora del suelo. Por consiguiente, de no haber tenido acceso al interior de esta malla, sería de esperar que el material vegetal que contenía permaneciera prácticamente intacto.

4. Parece ser que diferencias en la tasa de abscisión foliar entre las especies estudiadas y por lo tanto diferencias en el tiempo durante el año en que las hojas llegan al suelo, determina entre otros factores, la velocidad de su proceso de descomposición natural.

5. Para las especies que son comunes en los 2 sitios de estudio se encontró que bajo un mismo macroambiente, las características de suelo y de vegetación no influyen en la tasa de descomposición de sus residuos foliares.

6. Se sugiere que en el sitio de terreno plano probablemente existe un mayor número de especies de rápida descomposición que en el sitio de terreno inclinado, ya que aún cuando el primero es más productivo en términos de producción anual de hojarasca que el segundo, la cantidad promedio de mantillo en pie en cualquier momento del año es semejante en ambos sitios. También es posible que esta similitud en la cantidad prome-

dio de mantillo en pie entre los sitios, se debe a que las condiciones para la descomposición de hojarasca en el sitio de terreno plano sean más favorables que en el sitio de terreno inclinado, lo que vendría a producir un efecto compensatorio en el primer sitio a una mayor entrada anual de hojarasca.

7. Parece existir una relación directa entre la "dominancia" de las especies (p.e. de acuerdo a su Índice de Dominancia (I.D. que es un índice combinado que evalúa la importancia de las especies de una comunidad en función de su área basal, frecuencia y densidad) o de acuerdo con su contribución con biomasa foliar) y la velocidad de descomposición de las hojas de las especies analizadas en los sitios experimentales.

8. El valor de la constante anual de descomposición k en estas comunidades estacionales es menor que los valores reportados para otras comunidades tropicales climáticamente semejantes a éstas. Una mayor cantidad de residuos vegetales leñosos, posiblemente existente en el mantillo de las comunidades de Chamela, puede significar un retraso en la descomposición de materia orgánica en el suelo; aunque también es cierto que la cantidad de lluvia que cae anualmente en esta región es la mitad de la que se reporta en estudios realizados en otras comunidades estacionales del mundo.

VIII APENDICES

Apéndice 1

Lista de las especies de hongos colectados en la Estación de Biología "Chamela", Jal. y que se encuentran depositados en el MEXU.

Reino Fungi

División Eumycota

Subdivisión Ascomycotina

Clase Auascomycetes

Subclase Discomycetidae

Paxina aff. *acetabulum* (L. ex St. Am)Kunt.
Plectantia sp

Subclase Pyrenomycetidae

Cordyceps aff. *stylophora* Berk. ex Fr.
Xilaria spp
X. cubensis (Mont.)Sacc.

Clase Holobasidiomycetes

Orden Agaricales

Agaricus aff. *campestris* L. ex Fr.
Agrocybe aff. *arvalis* Fr.
A. praecox Fr. ex Pers.
Chlorophyllum molybdites Meyer ex Fr.
Clitocybe gibba (Pers. ex Fr.)Kumm.
Conocybe aff. *lactea* (Lange)Métrod.
Coprinus sp
Gymnopilus sp
Hemimycena sp
Hoebenuehelia sp
Lepiota sp
L. aff. lilacea Bres.
L. aff. morganii Peck.
L. aff. sericata Kunh ex Romagn
Lyophyllum sp
Marasmiellus guzmanii Sing.
Marasmius aff. *coharens* (A. & S. ex Fr.)Cooke & Bres.
M. aff. ramealis Bull. ex Fr.

Mycaena sp
Omphalia aff. *bresadolae* Maire.
Panus crinitus (L. ex Fr.) Singer
P. nudis
Pholiota
Pluteus cervinus (Schaeff. ex Fr.) Kumm.
P. semibulbosus Leach.
Psathyrella sp
Psilocybe aff. *aerugineomaculans* Hohnel.
Rhodophyllus sp
Xeromphalina sp

Orden Aphyllophorales

Clavulina sp
Clavulinopsis sp
Coriolus sp
C. versicolor (L. ex Fr.) Qué1.
Cotylidia sp
Favolus sp
Fomes sp
Hexagonia sp
Lenzites saepiaria (Wulf. ex Fr.) Fr.
Polyporus aff. *hydroides* Swartz ex Fr.
P. aff. pergamenus Fr.
P. tricholoma Mont.
Pterula sp
Ramaria spp
R. stricta (Fr.) Qué1.

Subclase Gasteromycetidae

Orden Lycoperdales

Geastrum spp
G. mirabilis Mont.
Lycoperdon aff. *candidum* Pers.

Orden Phallales

Mutinus caninus (Huds. ex Pers.) Fr.

Apéndice 2

Las figuras que constituyen esta sección presentan las curvas que describen el proceso de descomposición de cada una de las especies estudiadas en los sitios experimentales de la Estación. Las figuras 1 a 5 corresponden a las especies del sitio de terreno plano o de selva mediana subcaducifolia y las figuras 6 a 10 a las especies del sitio de terreno inclinado o de selva baja caducifolia.

En todas las figuras aparecen indicadas además del sitio experimental y la especie correspondiente, las ecuaciones de regresión obtenidas para cada una de las mallas usadas. Los números 1, 2 y 3 y los signos o, o y + representan el tamaño de apertura de malla empleado: malla fina, malla mediana y malla gruesa respectivamente; y en relación a estos tratamientos existen 2 ecuaciones de regresión por cada uno: la primera, que incluye la porción de datos del período de 96 días iniciales del experimento (primer grupo de ecuaciones) y la segunda, la porción de datos del período final de 127 a 400 días del experimento (segundo grupo de ecuaciones). Estos 2 conjuntos de ecuaciones describen el comportamiento de las 2 curvas de descomposición por cada malla de cada especie. La ecuación de regresión es la siguiente:

$$y = h_0 - b x$$

donde

y = porcentaje remanente de materia orgánica

h_0 = porcentaje inicial de materia orgánica

b = porcentaje de pérdida de materia orgánica por día (pendiente)

x = tiempo (días).

En algunos de los ajustes de regresión para la segunda parte del período experimental, se indica con un asterisco aquellas líneas en las que el coeficientes de correlación (r) difiere estadísticamente de cero ($P < 0.05$), por lo que sus pendientes son mayores que cero. Se indica con una raya vertical, en todas las líneas de regresión del período de 127 a 400 días del experimento (época de sequía), el valor promedio del porcentaje de materia orgánica.

NOTA: Los ajustes de regresión por malla de cada especie, se hicieron con 16 valores que corresponden a la primera porción de datos del experimento (período inicial de 96 días), mientras que fueron utilizados 24 datos para obtener los ajustes de regresión para el período final de 127 a 400 días del experimento. (Cada punto en las gráficas es un promedio de 4 valores).

SITIO DE TERRENO PLANO
Selva mediana subcaducifolia

Cordia allagropoides

○ 1	$y = 91.10 - 0.688 x$	$y = 50.30 + 0.050 x$
● 2	$y = 96.44 - 0.732 x$	$y = 34.92 - 0.032 x$
+ 3	$y = 102.99 - 0.896 x$	$y = 21.78 - 0.016 x$
		* = r ≠ 0

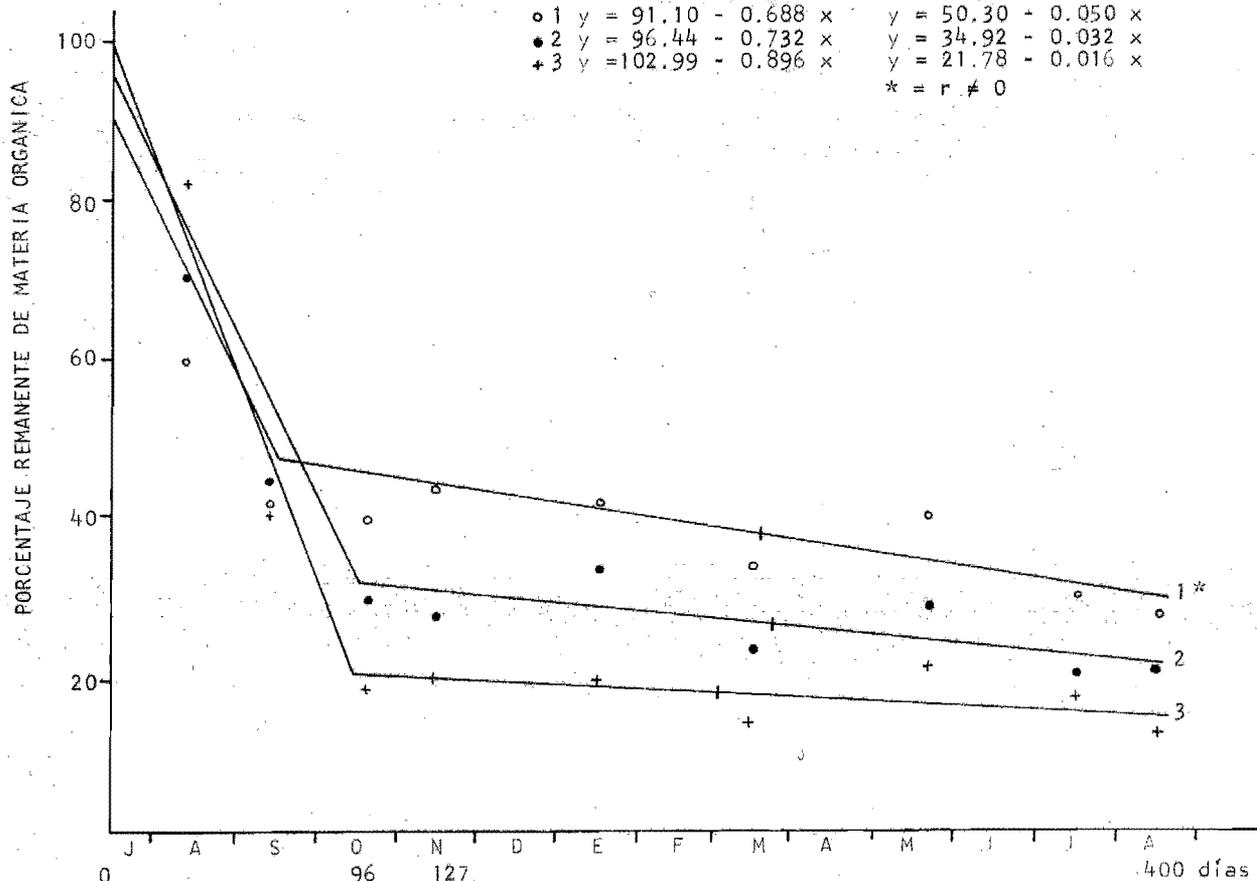


FIGURA 1

SITIO DE TERRENO PLANO
Selva mediana subcaducifolia

Caesalpinia eriostachys

○	1	y = 90.17 - 0.792 x	y = 30.28 - 0.031 x
●	2	y = 88.92 - 0.762 x	y = 31.74 - 0.034 x
+	3	y = 84.64 - 0.655 x	y = 21.67 - 0.023 x

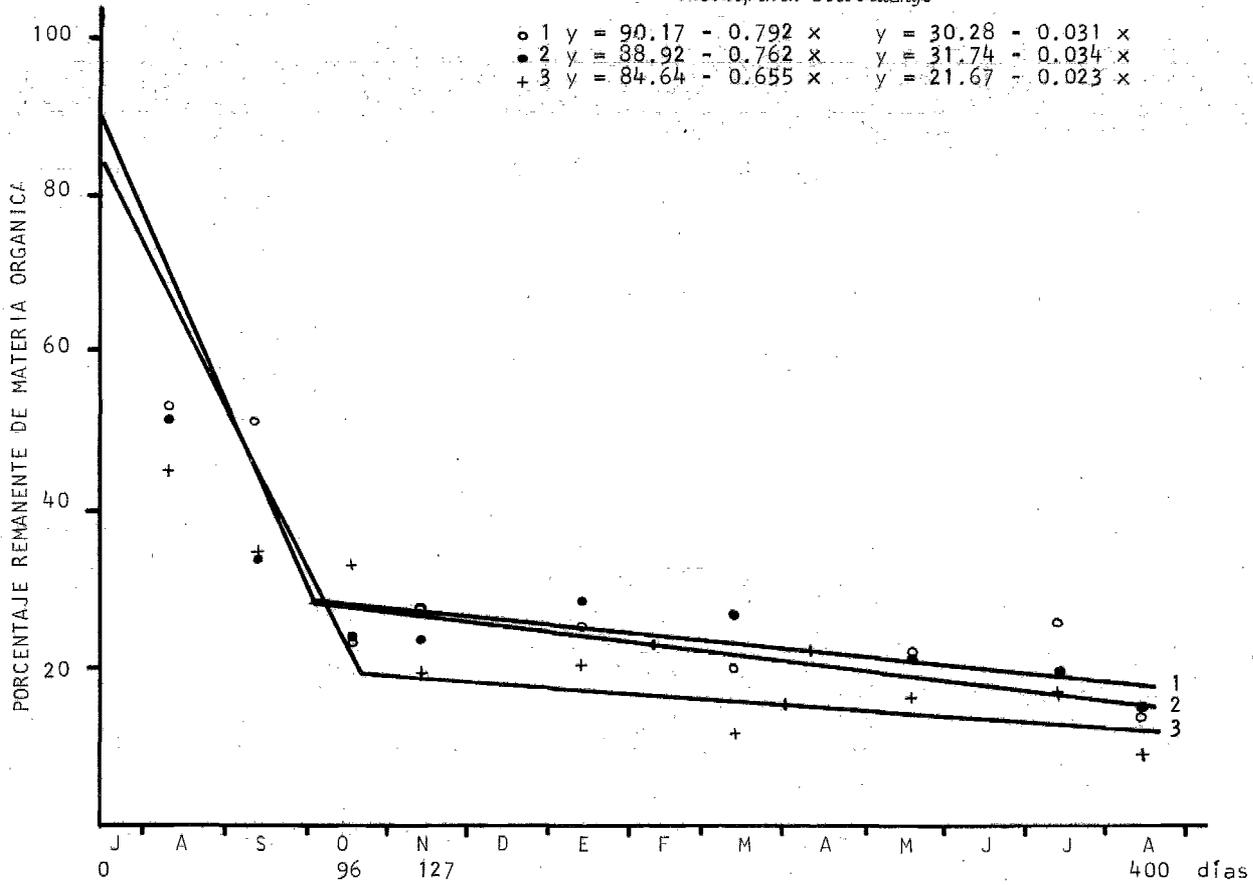


FIGURA 2

SITIO DE TERRENO PLANO
 Selva mediana subcaducifolia
Podopterus cordifolius

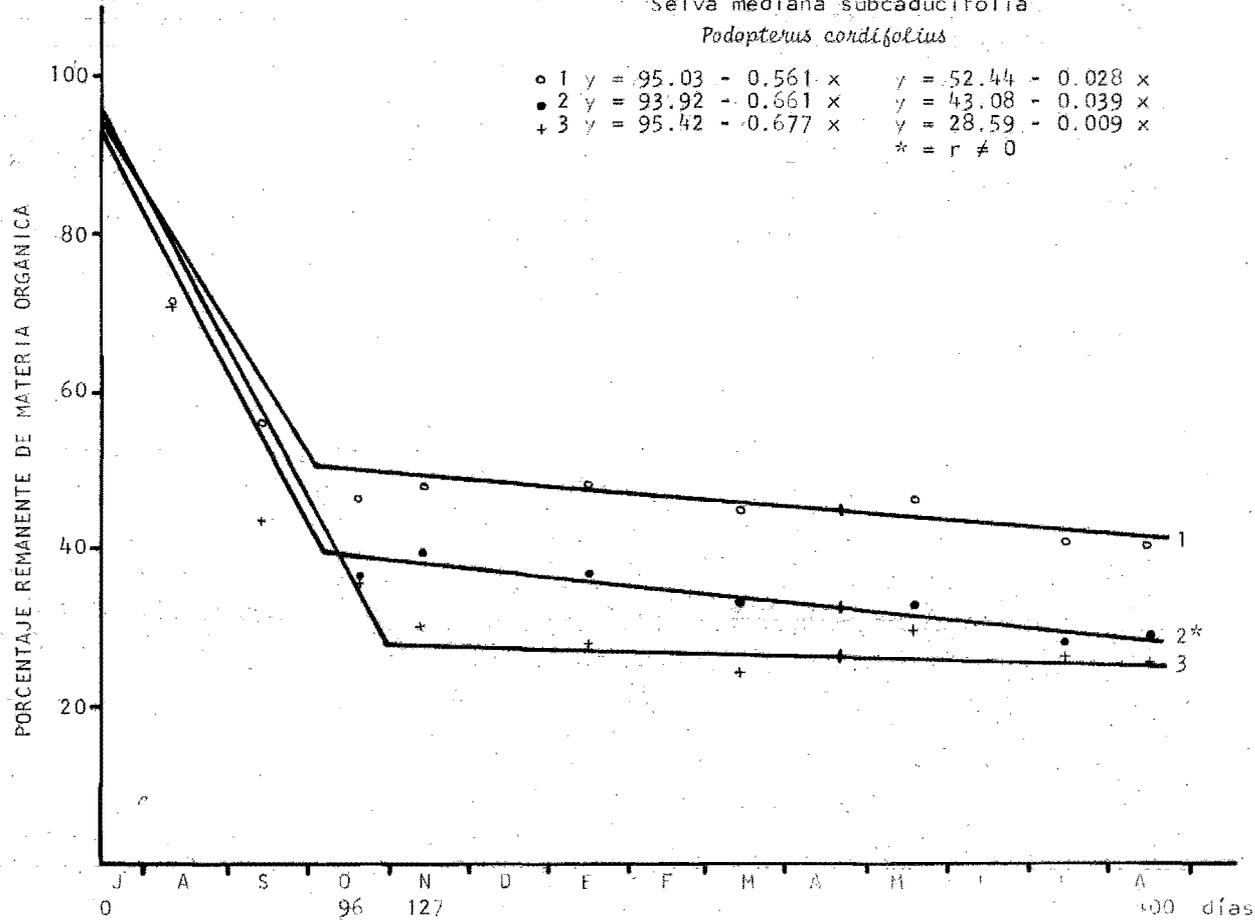


FIGURA 3

SITIO DE TERRENO PLANO
Selva mediana subcaducifolia

Astronium graveolens

\circ 1 $y = 95.30 - 0.373 x$ $y = 73.37 - 0.059 x$
 \bullet 2 $y = 99.52 - 0.436 x$ $y = 84.31 - 0.102 x$
 $+$ 3 $y = 93.65 - 0.576 x$ $y = 59.30 - 0.055 x$
 * = $r \neq 0$

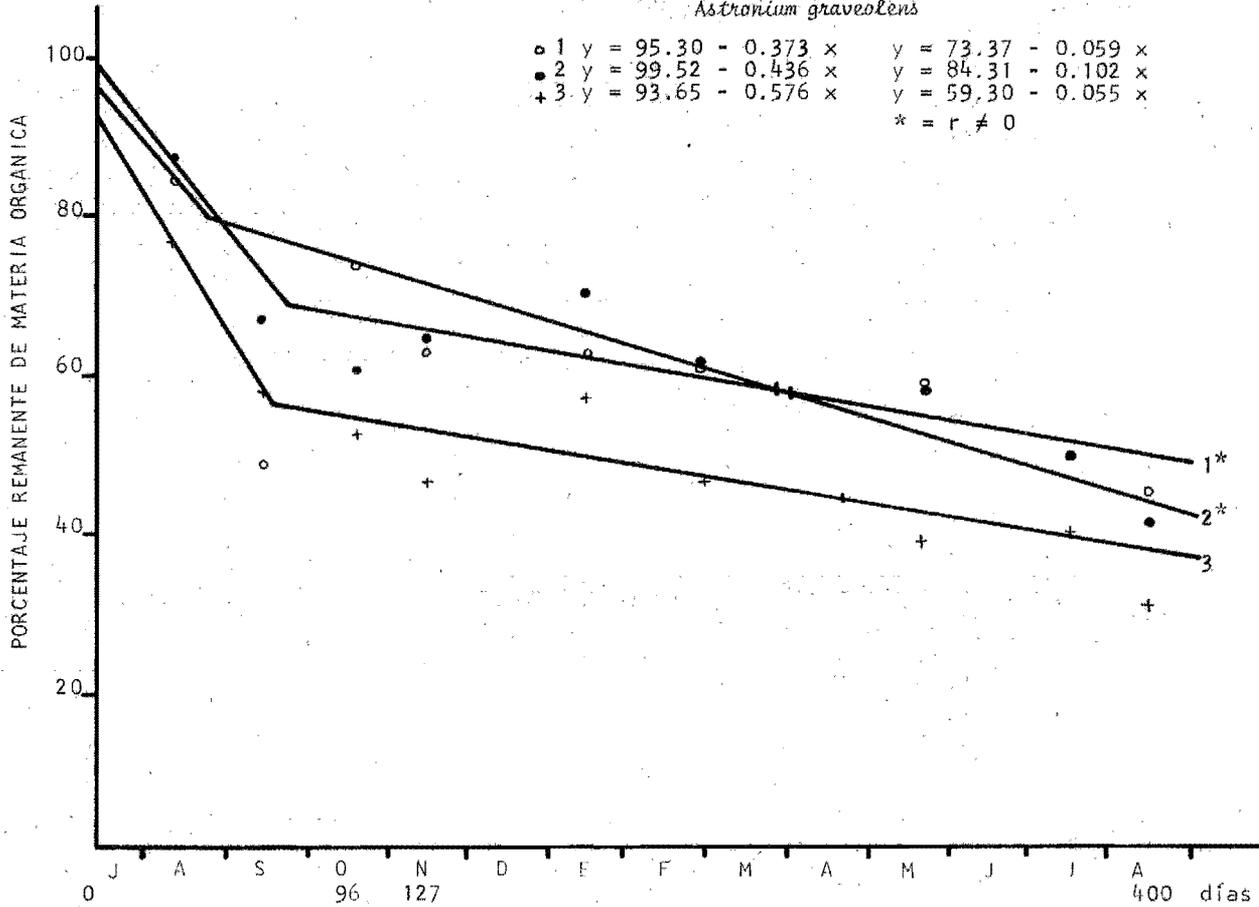


FIGURA 4

SITIO DE TERRENO PLANO
Selva mediana subcaducifolia

Platymiscium lasiocarpum

○ 1	$y = 97.28 - 0.506 x$	$y = 56.15 - 0.038 x$
● 2	$y = 102.66 - 0.667 x$	$y = 67.44 - 0.087 x$
+ 3	$y = 93.34 - 0.511 x$	$y = 48.09 - 0.039 x$
		* = $r \neq 0$

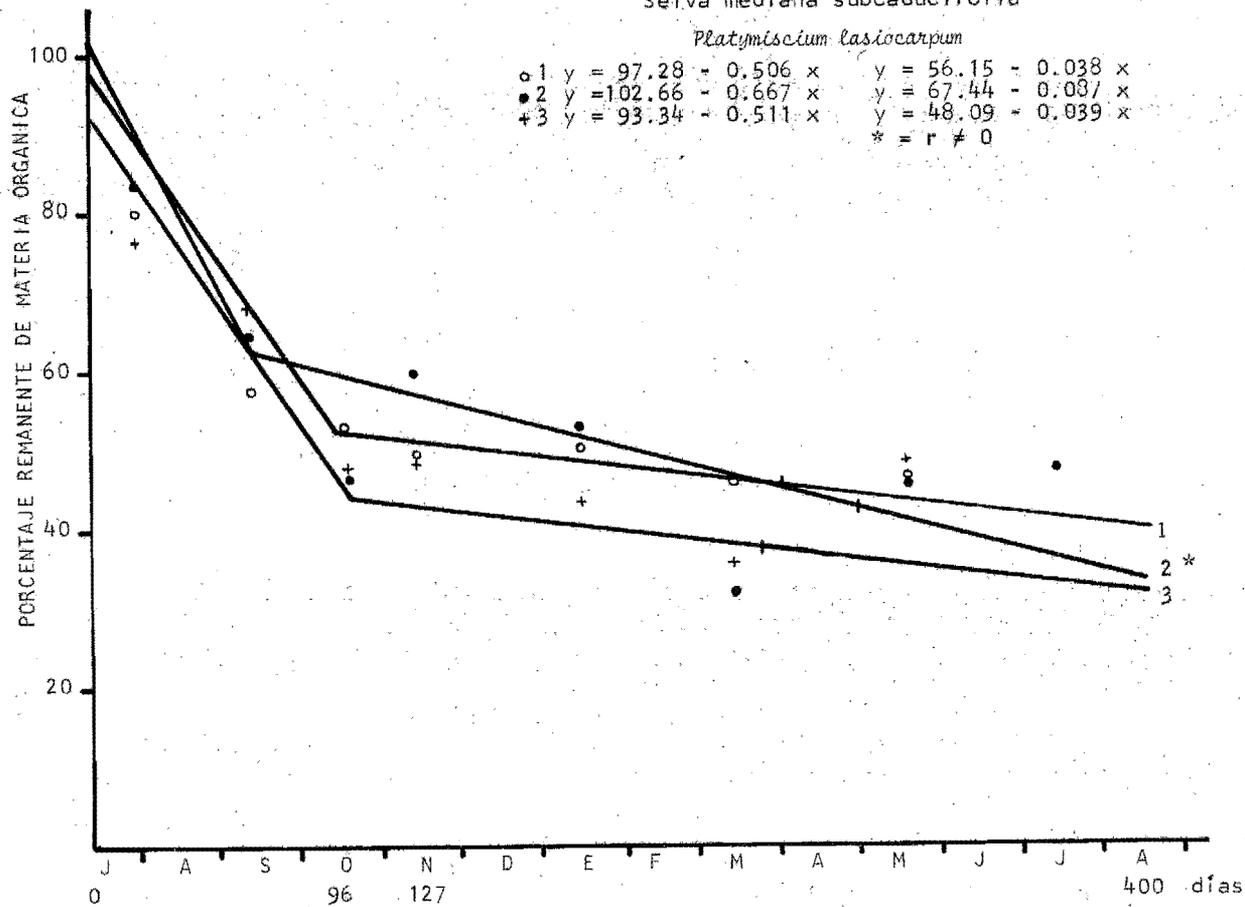


FIGURA 5

SITIO DE TERRENO INCLINADO

Selva Baja caducifolia

Cordia allagoides

○ 1	$y = 98.41 - 0.647 x$	$y = 44.53 - 0.017 x$
● 2	$y = 93.24 - 0.959 x$	$y = 37.25 - 0.064 x$
+ 3	$y = 93.44 - 0.802 x$	$y = 16.04 - 0.005 x$
		* = $r \neq 0$

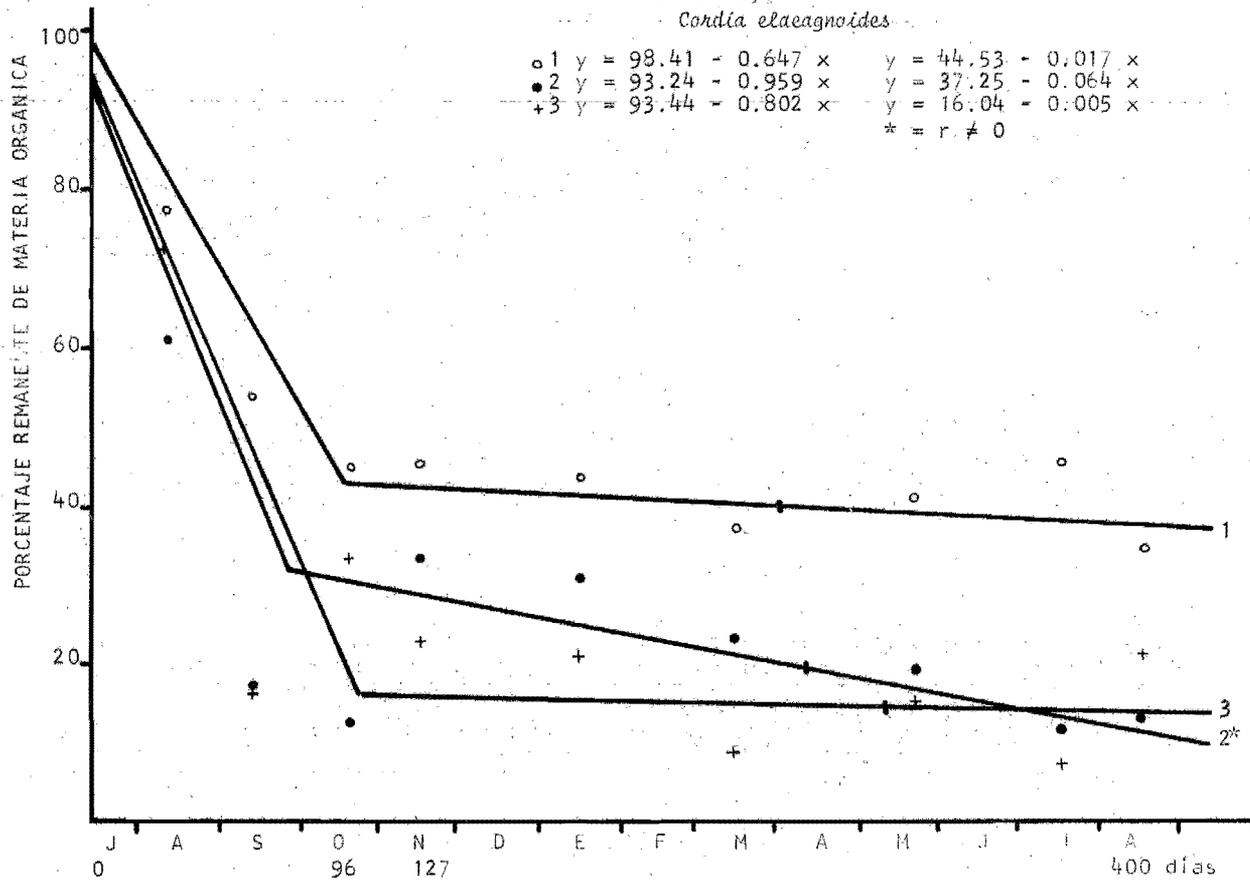


FIGURA 6

SITIO DE TERRENO INCLINADO
Selva baja caducifolia

Caesalpinia eriostachys

○ 1 $y = 92.46 - 0.756 x$ $y = 29.19 - 0.014 x$
 ● 2 $y = 87.86 - 0.794 x$ $y = 26.06 - 0.038 x$
 + 3 $y = 84.54 - 0.831 x$ $y = 27.16 - 0.036 x$

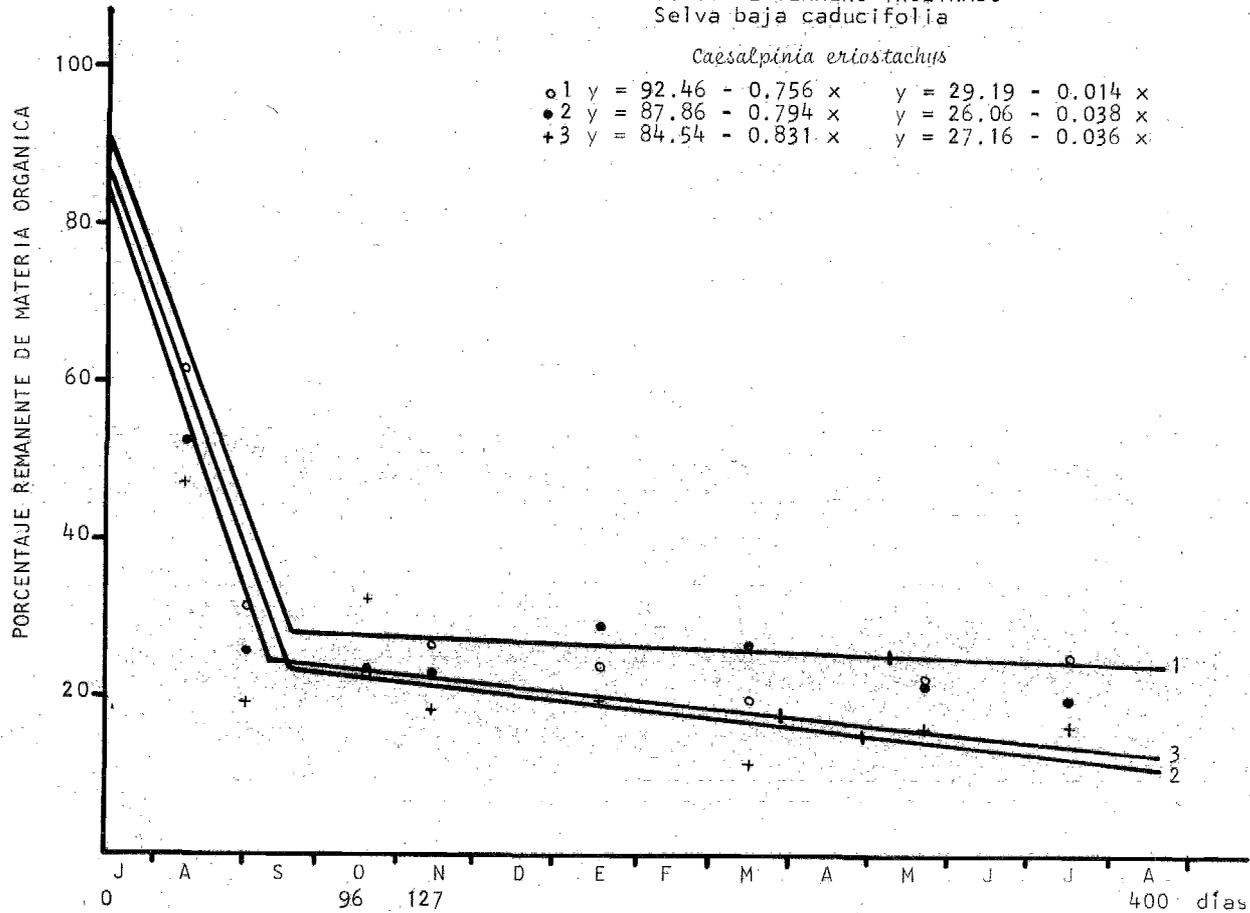


FIGURA 7

SITIO DE TERRENO INCLINADO
Selva baja caducifolia

Apoplanesia paniculata

○ 1	y = 89.20 - 0.582 x	y = 44.16 - 0.021 x
● 2	y = 85.64 - 0.632 x	y = 39.25 - 0.038 x
+ 3	y = 83.49 - 0.718 x	y = 23.46 - 0.014 x

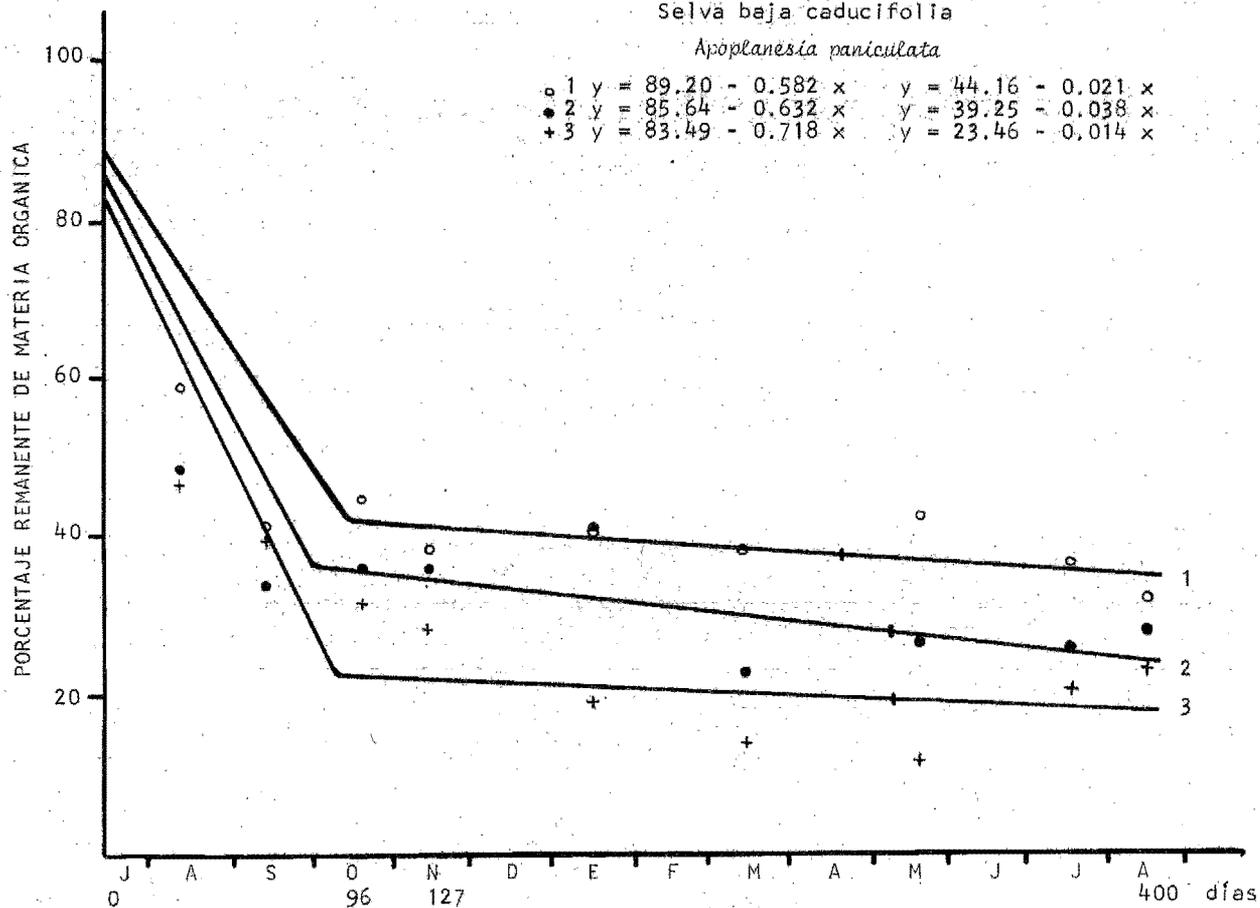


FIGURA 8

SITIO DE TERRENO INCLINADO

Selva baja caducifolia

Coccoloba Liebmanii

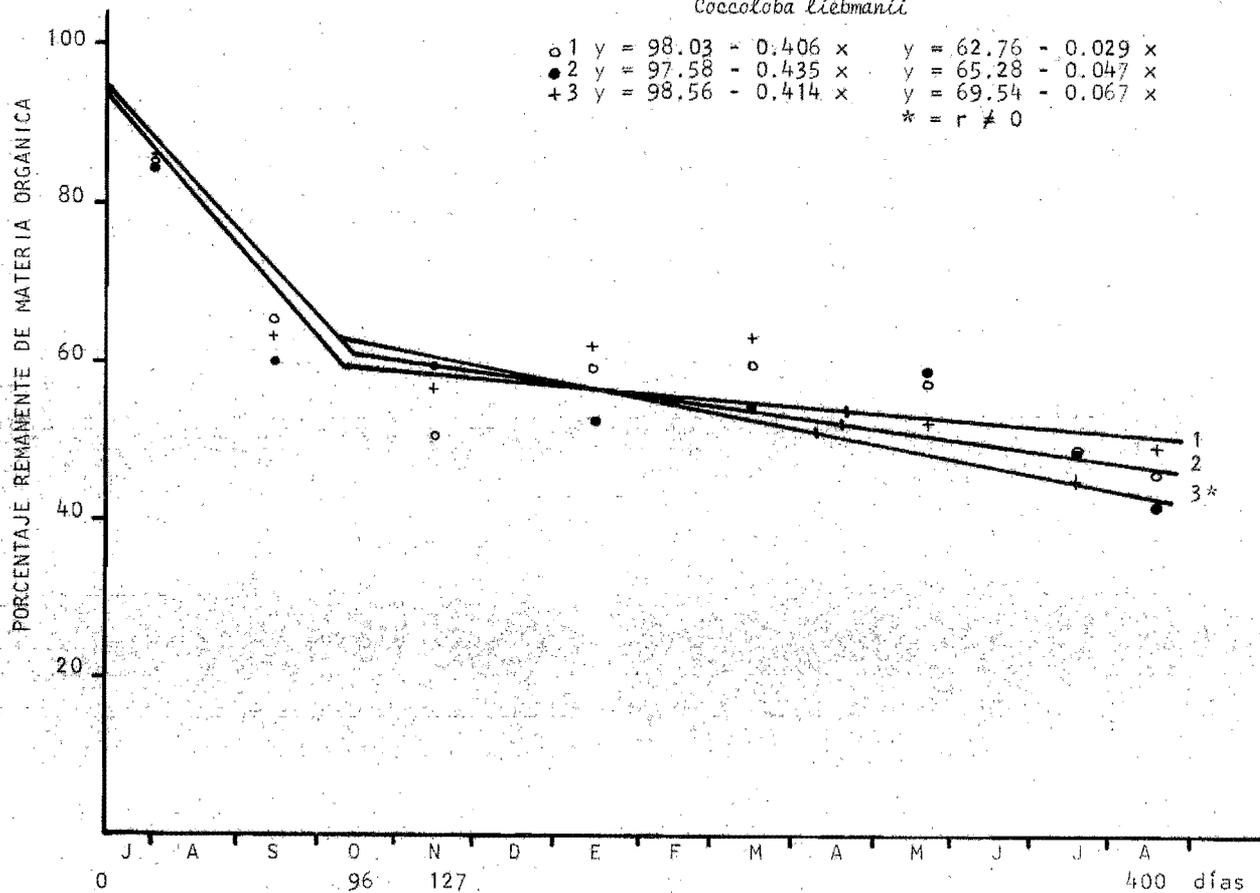
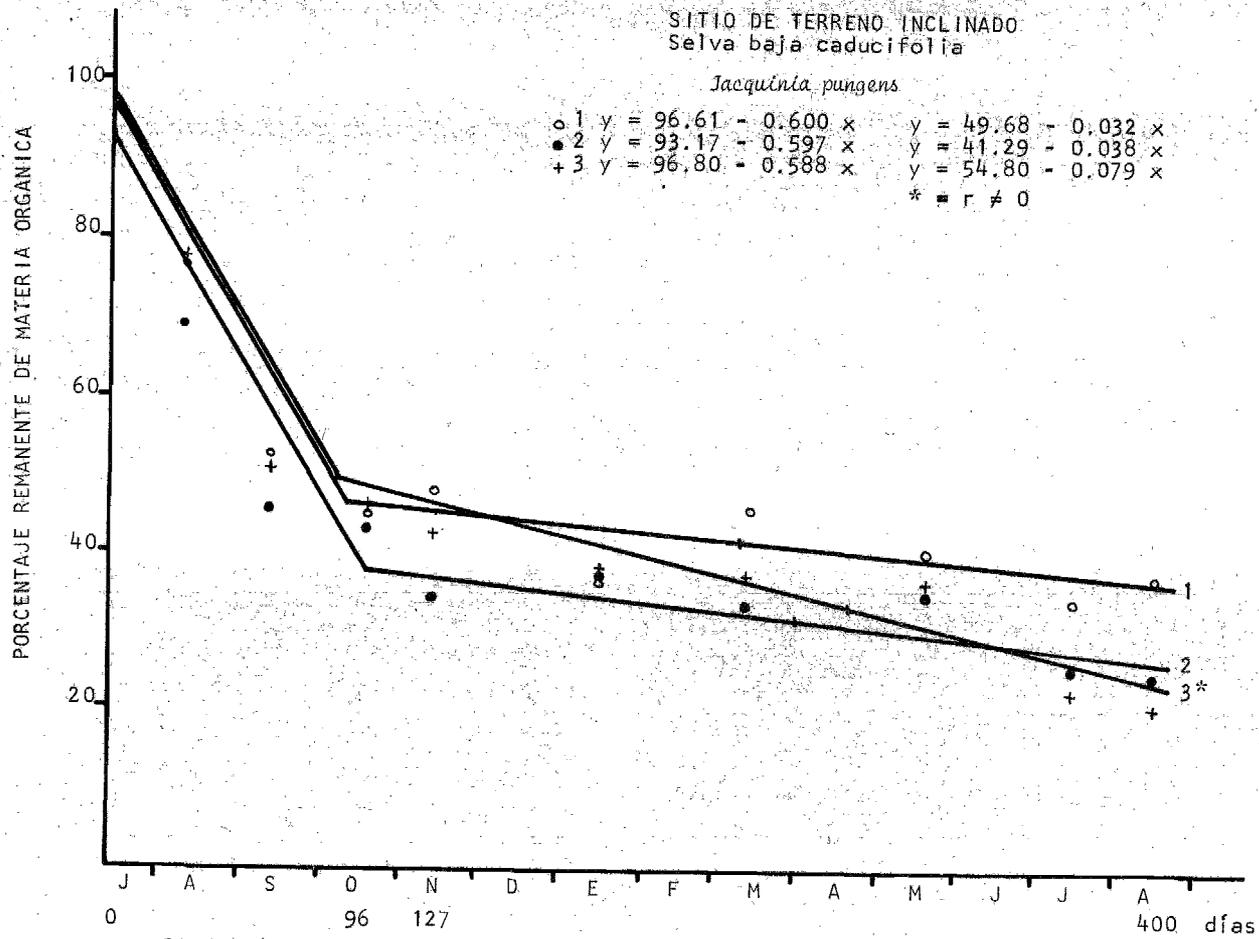


FIGURA 9



IX LITERATURA CITADA

- ACEVEDO, F.A. Estudio geológico sobre algunas nuestras de materiales de la Estación "Chamela". (Datos no publicados).
- ALEXANDER, M. 1961. Introduction to soil microbiology. 2nd. Ed. John Wiley & Sons. New York.
- ANDERSON, J.M. 1975. Succession, diversity and trophic relationships of some soil animals in decomposing leaf litter. *J. Anim. Ecol.* 44(2): 475-495.
- ATTIWIL, P.M. 1968. The loss of elements from decomposing litter. *Ecology* 49(1):142-145.
- BOCOCK, K.L. 1964. Changes in the amounts of dry matter, nitrogen, carbon and energy in decomposing woodland leaf litter in relation to the activities of the soil fauna. *J. Ecol.* 57:273-284.
- & O.J.W. Gilbert. 1957. The disappearance of leaf litter under different woodland conditions. *Plant and soil* 9(2): 179-185.
- BORMANN, F.H. & G.E. LIKENS. 1967. Nutrient cycling. *Science* 155:424-429.
- BRAY, J.R. & E. GORHAM. 1964. Litter production in forest of the world. *Adv. Ecol. Res.* 2:101-157.
- BURGES, A. 1971. El sistema del suelo. In *Biología del suelo*. A. BURGES y F. RAW (Eds.). Ed. Omega, Barcelona.
- CARTA CLIMÁTICA, CETENAL. 1970. Tomatlán 13 Q-V. Secretaría de la Presidencia, México.
- CARTA TOPOGRÁFICA, CETENA. 1973. Bahía Chamela E-13-A-29. Secretaría de la Presidencia, México.
- CISNEROS, I.R. 1975. Estudio de dos perfiles de suelo en la Estación Experimental de Chamela, Jalisco. Seminario de investigación: Química Avanzada de Suelo II. Fac. de Ciencias, UNAM, México. (Manuscrito).
- CROSSLEY, D.A. Jr. & M.P. HOGLUND. 1962. A litter-bag method for the study of microarthropods inhabiting leaf litter. *Ecology* 43(3):571-573.

- DAUBENMIRE, R. 1968. Plant communities. Harper & Row Publ. New York.
- DE LA CRUZ ACOSTA, A. 1964. A preliminary study of organic detritus in a tropical forest ecosystem. *Rev. Biol. Trop.* 12(2):175-185.
- DEVINEAU, J.L. 1976. Données préliminaires sur la litière et la chute des feuilles dans quelques formations forestières semi-décidues de moyenne Côte-d'Ivoire. *Oecol. Plant* 11(4):375-395.
- EDWARDS, C.A. 1974. Microarthropods. In *Biology of plant litter decomposition*. C.H. DICKINSON & G.J.F. PUGH (Eds.) Vol. II. Academic Press, London.
- Reichle, D.E. & D.A. Crossley Jr. 1970. The role of soil invertebrates in turnover of organic matter and nutrients. In *Analysis of temperate forest ecosystems*. D.E. Reichle (Ed.). Springer-Verlag, New York.
- EDWARDS, P.J. 1977. Studies in mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. II The production and disappearance of litter. *J. Ecol.* 65:971-992.
- GARCIA, E. 1964. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, UNAM, México.
- GARG, R.K. & L.N. VYAS. 1975. Litter production in deciduous forest near Udaipur (South Rajasthan), India. In *Tropical ecological systems. Trends in terrestrial and aquatic research*. F.B. GOLLEY & E. Medina (Eds.). Springer-Verlag, New York.
- GOLLEY, F.B., MCGINNIS, J.T., CLEMENTS, R.G., CHILD, G.L. & M.J. DEUVER. 1975. Mineral cycling in a tropical moist forest ecosystem. Univ. of Georgia Press. Athens.
- GOSZ, J.R., LIKENS, G.E. & F.H. BORMANN. 1973. Nutrient release from decomposing leaf litter and branch litter in the Hubbard Brook Forest, New Hampshire. *Ecol. Monographs* 43:173-191.
- HOLMES, R.T., LIKENS, G.E. & F.H. BORMANN. 1978. The flow of energy in a forest ecosystem. *Sci. Am.* March:93-101.

- HEATH, G.W., EDWARDS, C.A. & M.K. ARNOLD. 1964. Some methods for assessing the activity of soil animals in the breakdown of leaves. *Pedobiologia*, Bd. 4, 5:80-87.
- HPKINS, B. 1966. Vegetation of the Olokemeji forest reserve, Nigeria. IV. The litter and soil with special reference to litter seasonal change. *J. Ecol.* 54:687-703.
- JENNY, H., GESSEL, S.P. & F.T. BURGHAM. 1949. Comparative study of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil. Sci.* 68:417-432.
- JENSEN, V. 1974. Decomposition of angiosperm tree leaf litter. In *Biology of plant litter decomposition*. C.H. DICKINSON & G.J.F. PUGH (Eds.) Vol. I. Academic Press, London.
- JOHN, D.M. 1973. Accumulation and decay of litter and net production of forest in tropical West Africa. *Oikos* 24:430-435.
- JOHNSON, F.L. & P.G. RISSER. 1974. Biomass, annual net primary production and dynamics of six mineral elements in a post oak-blackjack oak forest. *Ecology* 55:1246-1258.
- KING, N.G.C. & H. HEATH. 1967. The chemical analysis of small samples of leaf material and the relationships between the disappearance and composition of leaves. *Pedobiologia* 7:192-197.
- KOWAL, N.E. 1969. Effect of leaching on Pine litter decomposition rate. *Ecology* 50(4):739-740.
- KREBS, C. 1972. *Ecology*. Harper & Row, New York.
- KUSTER, E. 1971. Los Actinomicetes. In *Biología del suelo*. A. BURGÉS y F. RAW (Eds.). Ed. Omega, Barcelona.
- LEADLEY, A.A. 1978. *Ecology of soil organisms*. Heinemann Educational Books, London.
- MADGE, D.S. 1965. Leaf litter disappearance in a tropical forest. *Pedobiologia* 5:273-288.
- 1966. How leaf litter disappears. *New Scientist* 32:113-115.

- 1969. Litter disappearance in forest and savanna. *Pedobiologia* 9:288-299.
- MALAISSÉ, F., FRESON, R., GOFFINET, G. & M. MALLAISSÉ-MUSSET. 1975. Litter fall and litter breakdown in Miombo. In *Tropical ecological systems. Trends in terrestrial and aquatic research*. F.B. GOLLEY & E. MEDINA (Eds.). Springer-Verlag, New York.
- MARTINEZ, M. 1979. Catálogo de nombres vulgares y científicos de plantas mexicanas. Fondo de Cultura Económica, México.
- MASON, C.F. 1977. *Decomposition*. Edward Arnold, London.
- MIRANDA, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 28: 29-179.
- NEWBOULD, P.J. 1967. Methods for estimating the primary production of forest. IBP. Handbook No. 2.
- NYE, P.H. 1961. Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest. *Plant and soil* 13:336-346.
- OGAWA, H., YODA, K. & T. KIRA. 1961. A preliminary survey on the vegetation of Thailand. *Nature and Life in Southeast Asia* 1:21-157.
- OLSON, J.S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44(1):322-331.
- OVINGTON, J.D. 1961. Quantitative ecology and the woodland ecosystem concept. *Adv. Ecol. Res.* 1:103-203.
- PENNINGTON, T.D. & J. Sarukhán. 1968. *Arboles tropicales de México*. INIF/FAO, México.
- PEREZ-JIMENEZ, A. Estudios botánicos en Chamela. (En preparación).
- PUGH, G.J.F. 1974. Terrestrial Fungi. In *Biology of plant litter decomposition*. C.H. DICKINSON & G.J.F. PUGH (Eds.). Vol. II. Academic Press, London.
- REINERS, W.A. & N.M. REINERS. 1970. Energy and nutrient dynamics in forest floors in three Minnesota forest. *J. Ecol.* 58:497-519.

- RICKLEFT, R. 1973. Ecology. Chiron Press, Newton Mass.
- RZEDOWSKY, J. 1978. Vegetación de México. LIMUSA, México.
- STANDLEY, P.C. & J.A. STEYMARK. 1946. Flora of Guatemala. Fieldiana: Botany 24 (V). Chicago Nat. Hist. Mus., Chicago.
- & L.O. WILLIAMS. 1966. Flora of Guatemala. Fieldiana: Botany 24 (VIII). Chicago Nat. Hist. Mus., Chicago.
- SATCHELL, J.E. 1971. Lumbricidos. In *Biología del suelo*. A. BURGÉS y F. RAW (Eds.). Ed. Omega, Barcelona.
- 1971. Litter-Interface of animate/inanimate matter. In *Biology of plant litter decomposition*. C.H. DICKINSON & G.J.F. PUGH (Eds.). Vol. I. Academic Press, London.
- SHANKS, R.E. & J.S. OLSON. 1961. First-year breakdown of litter in southern Appalachian forest. *Science* 134:194-195.
- STOUT, J.D. 1974. Protozoa. In *Biology of plant litter decomposition*. C.H. DICKINSON & G.J.F. PUGH (Eds.). Vol. II. Academic Press, London.
- & O.W. HEAL. 1971. Protozoos, In *Biología del suelo*. A. BURGÉS y F. RAW (Eds.). Ed. Omega, Barcelona.
- SWIFT, M.J., HEAL, O.W. & J.M. ANDERSON. 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems, *Studies in Ecology*, Vol. 5. Univ. of California Press, USA.
- TANNER, E.V.J. 1977. Mineral cycling in a montane rain forest in Jamaica. Ph. D. Thesis. Univ. of Cambridge.
- THOMAS, W.A. 1970. Weight and Calcium losses from decomposing tree leaves on land and in water. *J. Appl. Ecol.* 7:237-241.
- TOFT, C.A. & S.C. LEVINGS. 1977. Tendencias estacionales relacionadas con las poblaciones de artrópodos de la hojarasca. IV Simposio Internacional de Ecología Tropical, Panamá, Panamá.
- TRUDGILL, S.T. 1977. Soil and vegetation systems. Contemporary problems in geography. Clarendon Press, Oxford.

- VIZCAINO, M. y J. SARUKHAN. 1978. Patrones temporales y espaciales de producción de hojarasca en una selva baja caducifolia en la costa de Jalisco, México. IV Simposio Internacional de Ecología Tropical, Panamá, Panamá.
- Patrones temporales y espaciales de producción de hojarasca en una selva baja caducifolia en la costa de Jalisco, México. Tesis de Maestría (en preparación).
- WHITTAKER, R.H. 1975. *Communities and Ecosystems*. 2nd. Ed. MacMillan Publ. Co., New York.
- WILLIAMS, S.T. & T.R.G. GRAY. 1974. Decomposition of litter on the soil surface. In *Biology of plant litter decomposition*. C.H. DICKINSON & G.J.F. PUGH (Eds.). Vol. II. Academic Press, London.
- WIEGERT, R.G. & P. MURPHY. 1970. Effects of season, species and location on the disappearance rate of leaf litter in a Puerto Rican rain forest. In *A study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico*. H.T. ODUM & R.F. PIGEON (Eds.). U.S. Atomic Energy Commission.
- WITKAMP, M. 1966. Decomposition of leaf litter in relation to environment, microflora and respiration microbial. *Ecology* 47(2):194-201.
- & B.S. AUSMUS. 1976. Process in decomposition and nutrient transfer in forest systems. In *The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes*. J.M. ANDERSON & A. MACFADYEN (Eds.). Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- & VAN DER DRIFT. 1961. Breakdown of forest litter in relation to environmental factors. *Plant and soil* 15(4):295-311.
- & J. OLSON. 1963. Breakdown of confined and non-confined oak litter. *Oikos* 14:138-143.
- WOODWELL, G.H. 1970. The energy cycle of the biosphere. In *The Biosphere*, P. MORRISON (Ed.). W.H. Freeman, San Francisco.
- & R.H. WHITTAKER. 1968. Primary Production in terrestrial ecosystems. *Amer. Zool.* 8:19-30.
- ZAR, J.H. 1974. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, London.