

25 Holo

UNAM

TESIS

CAIDA DE HOJARASCA EN UNA SELVA HUMEDA TROPICAL
DE LOS TUXTLAS, VERACRUZ.

Francisco Javier Álvarez Sánchez

TESIS PROFESIONAL

BIOLOGIA

1982



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

I N D I C E

	Págs.
Agradecimientos.....	i
Resumen.....	iii
I. INTRODUCCION.....	1
II. ANTECEDENTES.....	3
III. DESCRIPCION DE LA ZONA DE ESTUDIO.....	7
1. Clima.....	9
2. Vegetación.....	11
3. El área de estudio.....	14
IV. METODOLOGIA.....	17
1. De campo.....	17
2. De laboratorio.....	21
3. Análisis estadístico.....	24
V. RESULTADOS.....	26
1. Comportamiento general de la comunidad.....	26
2. Comportamiento de cuatro especies arbóreas.....	34
VI. DISCUSION.....	40
VII. CONCLUSIONES.....	50
1. Comparaciones con otros trabajos.....	50
2. Consideraciones acerca de la Productividad Primaria Neta.....	54
3. Apreciaciones finales.....	55
VIII. Bibliografía.....	57
Apéndice 1.....	62

Resumen

Se cuantificó la caída de material vegetal (hojarasca) durante un ciclo anual, en una selva alta perennifolia del Estado de Veracruz para lo cual se utilizaron 100 trampas distribuidas homogéneamente en una superficie de 10,000 m².

La caída de hojarasca ocurre durante todo el año, con variaciones estacionales. Está relacionada claramente con la precipitación (estación seca y de lluvias).

La caída total fué de 7.26 t/ha/año. La caída de hojas fué de 5.46 t/ha/año; la de ramas de 1.6; la de flores de 0.08 y la de frutos de 0.08 t/ha/año. No se reporta el peso correspondiente a los fragmentos no identificados (menores de 3 mm de diámetro).

Se reportan los datos de caída de hojas para cuatro especies con alto valor de importancia en la selva. Su tendencia coincide con la curva de caída total. Las cuatro especies suman el 38% de la caída total de hojas.

La variabilidad entre los meses es significativa y el tamaño de muestra empleado fué suficiente (95% de confiabilidad).

Se aplicó una comparación múltiple de medias que demostró que, las medias de caída de hojas en los meses de estudio no pueden considerarse estadísticamente diferentes (excepto para el mes de abril).

Dada la variabilidad de las condiciones climáticas y del comportamiento de las especies, un estudio concluyente debe llevarse a cabo durante varios ciclos anuales (3 a 5).

I. INTRODUCCION

La caída de restos vegetales (hojas, flores, frutos, ramas, etc.) al suelo es un proceso muy importante en la dinámica de la comunidad.

Responde a los cambios fenológicos de las especies y es función directa de la productividad y la principal fuente de aporte de nutrientes al sistema. La caída de hojarasca y la lixiviación de las hojas establecen las condicionantes del ciclo de nutrientes, lo cual puede ser uno de los factores de selección natural más importante para las especies que forman parte de la comunidad (Monk, 1966).

Recientemente se ha puesto especial interés en el análisis cuantitativo de la fenología de distintas comunidades, así como su correlación con cambios ambientales (suelo, clima, etc.).

La caída de hojarasca incluye, partes vegetales correspondientes a distintas fases o fenofases (hojas, flores, frutos, ramas, etc.) lo cual, permite, con algunas restricciones determinar los períodos durante los que ocurren, así como en algunos casos poderlos cuantificar. Estos estudios enmarcados en la estructura y composición de la vegetación en los sitios de trabajo aportan gran cantidad de información acerca de la productividad: producción y biomasa. También forma parte del estudio de ciclo de nutrientes junto con estudios de descomposición de partes vegetales y contenido de nutrientes.

Sólo a partir de atributos fenológicos puede llegarse a un entendimiento específico de la época de crecimiento, de la relación que existe entre las distintas fenofases con el clima y la

conurrencia de fenofases de las especies presentes.

La selva húmeda tropical es un ecosistema altamente productivo, eficiente y estable, aunque paralelamente, es uno de los ecosistemas más delicados y frágiles para ser manipulados y está desapareciendo como resultado de su mal manejo y de su transformación progresiva (Toledo, 1976). Gómez-Pompa, Vázquez-Yanes y Guevara (1972) afirman que el uso intensivo con fines agrícolas que se hace de éste ecosistema provoca resultados desastrosos, llegando incluso a convertirse en un recurso no renovable.

Por ello es necesario conocer la capacidad de regeneración de los ecosistemas tropicales para lo cual se requiere aumentar el conocimiento de la dinámica de la comunidad, profundizar en estudios autoecológicos, así como evaluar el manejo que se está haciendo de éstos ecosistemas.

Los objetivos de éste trabajo son:

- 1) Cuantificar la caída de hojarasca en una comunidad de selva alta perennifolia a lo largo de un ciclo anual.
- 2) Determinar sus variaciones estacionales.
- 3) Analizar estadísticamente el muestreo y su representatividad.
- 4) Ejemplificar los patrones específicos de caída de hojas, usando cuatro especies con alto valor de importancia en la selva.

II. ANTECEDENTES

Una característica básica de la dinámica de los ecosistemas es el flujo de energía. Este flujo se inicia con la fijación de la luz del sol por las plantas, proceso que en sí mismo requiere de un gasto energético. La cuantificación de este mecanismo en comunidades naturales es uno de los problemas hacia el cual se han orientado recientemente los ecólogos (Rosenzweig, 1968).

La Producción Primaria Bruta (PPB) es la formación de materia orgánica por una comunidad vegetal en un intervalo de tiempo dado e incluye tanto la cantidad gastada en la respiración, como la utilizada para la formación de tejidos y de sustancias de reserva durante éste lapso (Producción Primaria Neta -PPN-). (Westlake, 1963; UNESCO, 1979).

$$PPB = PPN + \text{Respiración autótrofos}$$

La producción está condicionada por factores del medio: temperatura, lluvia y evapotranspiración, humedad, propiedades físico-químicas del suelo y edad de las poblaciones (Rosenzweig, 1968; UNESCO, 1979).

En comunidades tropicales se han hecho pocas estimaciones de la PPN, UNESCO (1979) reporta resultados correspondientes a 14 comunidades que van desde 9 hasta 32 t/ha/año. Jordan (1971) proporciona datos de PPK para 39 ecosistemas en el mundo.

La PPN está relacionada con el incremento de la materia vegetal por lo que puede estimarse adecuadamente midiendo el aumento de peso en el tiempo.

El nuevo tejido formado puede tener dos destinos en la planta:

- i) Acumularse en el organismo, lo que se traduce en un incremento en biomasa.
- ii) Constituir tejido de renovación de estructuras que se pierden por muerte, como es el caso de la formación y caída de hojas.

En estados maduros de vegetación no hay incremento en la Productividad Neta del Ecosistema ($PNE=0$). Por ello, con frecuencia se utiliza la caída de hojarasca como una estimación de la PPN.

Generalmente, la producción de hojarasca en los bosques cambia con la latitud: a mayor latitud disminuye la producción (Bray y Gorham en Correa, 1981). Jordan (1971) confirmó esta observación a la vez que, demostró que la producción de estructuras maderables era constante a lo largo del gradiente de energía solar que decrece hacia las zonas polares.

Se han hecho muchos trabajos de caída de hojarasca, no únicamente en comunidades tropicales, sino en todo el mundo. La UNESCO (1979) proporciona datos para 48 comunidades, de las cuales 11 son selvas.

En México, han efectuado trabajos de productividad y caída de hojarasca Jiménez y Martínez (1979), Almeida (1981), Correa (1981), Cervantes (1981), López (1981), Martínez y Sarukhán (1981), Pérez, Sarukhán, Rincón, Chávez, Martínez y Cervantes (1981), Vizcaíno, Corona y Sarukhán (1981) y Carrillo (1982).

Se debe tomar en cuenta que, en comunidades perennifolias sólo cae parte de la cantidad total de hojas presentes en la vegetación; para captar las correspondientes a un ciclo es

necesario conocer la duración del período de vida de las hojas. En cambio, en comunidades caducifolias la estimación de la productividad adquiere valores más exactos ya que todas las hojas de las especies caen durante la misma época.

Monk (1966) considera que las especies perennifolias reducen la pérdida de minerales del sistema a través de la caída de hojas: por medio de una caída gradual de material foliar, con su subsecuente descomposición, la comunidad puede disponer de pequeñas cantidades de nutrientes a lo largo del año. Por ello, la caída de hojas no sólo es importante por su relación con los procesos de producción, sino también porque es la mayor vía de circulación de nutrientes y además permite conocer una parte muy importante del ciclo de materia orgánica en el ecosistema (Devineau, 1976).

En la gran mayoría de los trabajos de caída de hojarasca se subestima la importancia de la metodología utilizada. Es un hecho que ninguno de los autores consultados, durante el desarrollo de ésta tesis, disciernen estadísticamente sobre el número de trampas y la distribución utilizadas para la cuantificación de la caída de hojarasca, ni tampoco sobre la representatividad que le dan a la comunidad los datos de peso seco obtenidos.

Este sin duda es uno de los grandes y más importantes vacíos por lo que se refiere a estudios de caída de hojarasca y que, en la medida que se resuelva y justifique, permitirá hacer comparaciones entre ecosistemas sujetos a condiciones ambientales similares.

Este trabajo forma parte de los estudios que sobre dinámica de la selva húmeda tropical se realizan en el Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México bajo el programa de Regeneración de los Ecosistemas Tropicales.

III. DESCRIPCION DE LA ZONA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en los terrenos de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" del Instituto de Biología de la UNAM localizada entre los $95^{\circ}04'$ y $95^{\circ}09'$ de longitud oeste y los $18^{\circ}34'$ y $18^{\circ}36'$ de latitud norte (Lot-Helgueras, 1976). La estación se ubica en la vertiente del Golfo de México, al sureste del Estado de Veracruz, en la región montañosa conocida como "Los Tuxtlas" aproximadamente a 33.5 km de Catemaco en el camino que va hasta Montepío (Figura 1, a).

La altitud en los terrenos de la estación varía entre los 150 y los 530 m.s.n.m. (Lot-Helgueras, 1976).

La geología muestra una mezcla de materiales ígneos y sedimentarios, constituidos los primeros por basaltos y andesitas y por calizas, arcillas y areniscas los segundos.

Por lo que se refiere a suelos, sólo se tienen datos de algunos perfiles elaborados en forma preliminar. Puede decirse que existen regosoles, suelos lateríticos, litosoles y andosoles tropicales (Lot-Helgueras, 1976).

Topográficamente, la región es muy accidentada. Algunas de las elevaciones importantes son: la Sierra de Santa Martha con una altura de 1 650 m, el volcán de San Martín con 1 700 m y, dentro de los terrenos de la estación, el Cerro del Vigía con 530 m.

Las cuencas de los ríos Papaloapan y Coatzacoalcos forman extensas zonas aluviales donde se localiza la región volcánica de Los Tuxtlas.

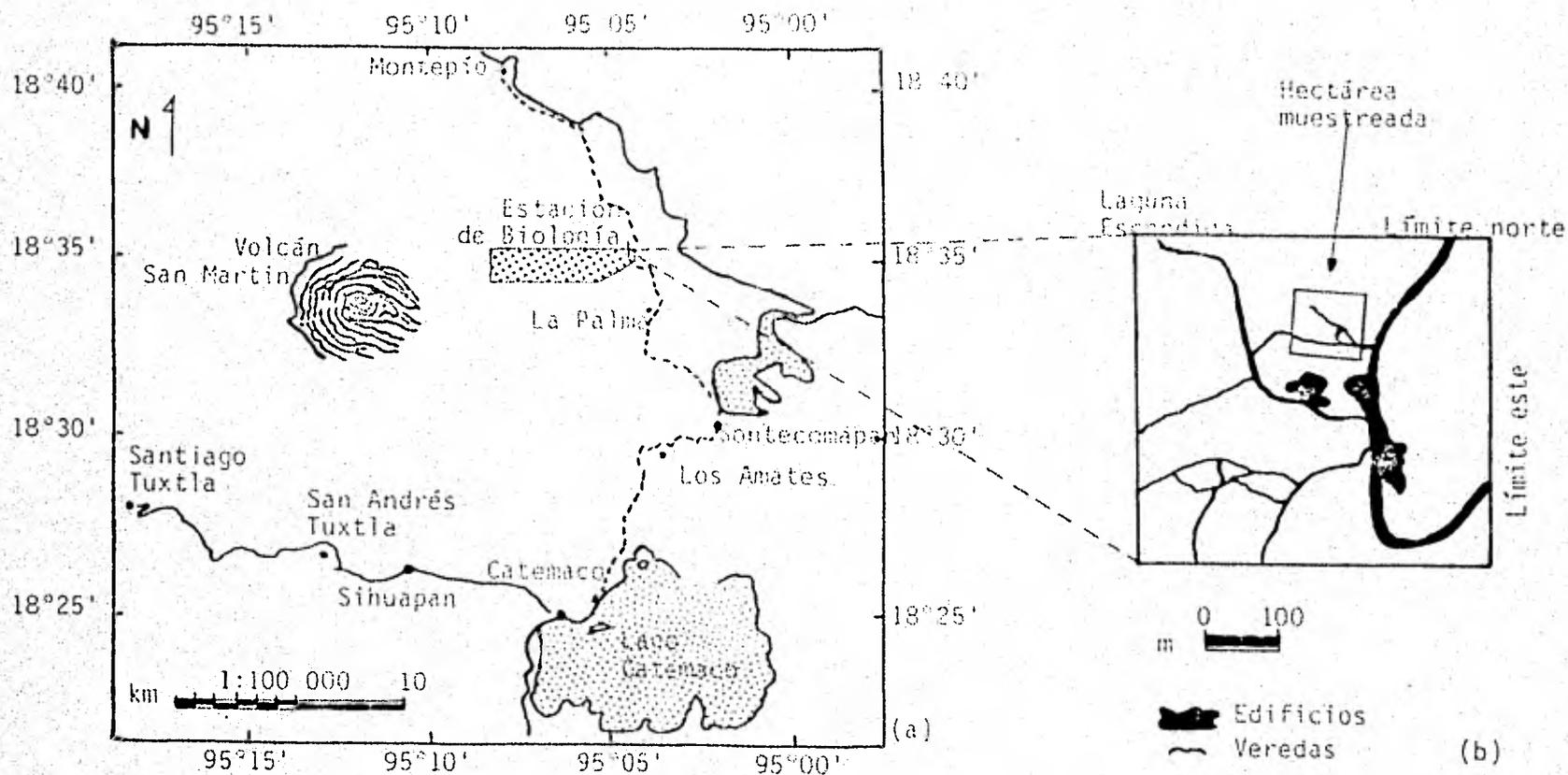


Figura 1. (a). Localización de la Estación de Biología "Los Tuxtlas".
 (tomada de Lot, 1976). (b) Ubicación de la hectárea muestreada.

1. Clima

Con base en el análisis climático efectuado por Soto (1976) para la región de Los Tuxtlas y en la información obtenida (18 años) de la Estación Meteorológica de Coyame que se localiza aproximadamente 25 km al sur de la estación, puede decirse que el clima es cálido-húmedo del tipo Af(m)w'(i')g conforme a la clasificación climática de Köeppen modificada por García (1964).

La temperatura media anual es superior a los 22°C, registrándose la máxima en junio (27.1°) y la mínima en enero (21.1°C).

La precipitación total anual es de alrededor de 4 700 mm siendo los meses más secos abril y mayo, y julio el más lluvioso.

Existe una "canícula" en el mes de agosto y puede decirse además que es poca la oscilación térmica (del orden de los 6°C) y que la marcha anual de temperatura es de tipo Ganges (García, 1964). Figura 2.

Soto (1976) proporciona más detalles climáticos de la región de Los Tuxtlas.

La Estación de Biología únicamente cuenta con información de la precipitación. Dada la importancia que la lluvia tiene en la caída de hojarasca, se presentan los datos de precipitación obtenidos en la estación para el período que abarcó este trabajo (Figura 3). Con relación a la precipitación promedio mensual, se nota que el año de estudio (junio de 1981 a mayo de 1982) fué particularmente seco.

Por lo que respecta a los vientos, la zona de trabajo está influenciada por los vientos alisios cuya dirección es, en promedio, del Este en abril y mayo, y del Norte en el resto de año

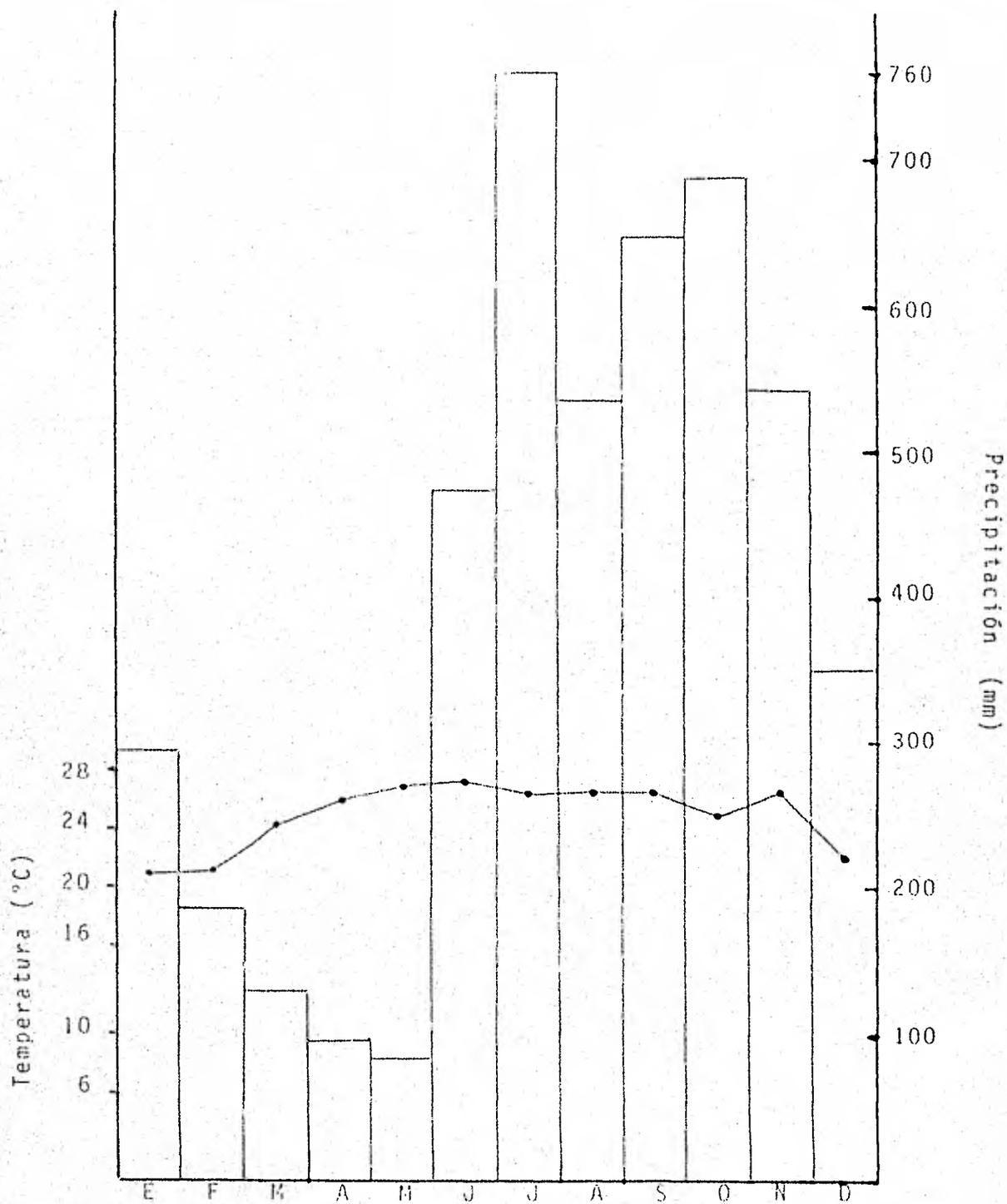


Figura 2. Precipitación (barras) y temperatura media mensuales reportadas por la Estación Climatológica de Coyame, Veracruz.

(Soto, 1976).

En invierno son frecuentes las perturbaciones conocidas como "nortes" que ocasionan una disminución en la temperatura y un cierto aumento en la precipitación (Soto, 1976). Son vientos fuertes ocasionados por el desplazamiento de masas de aire polar continental del norte, adquieren humedad cuando pasan por el Golfo de México parte de la cual se precipita en la zona aportando hasta casi un 15% de la precipitación anual promedio (tomado de Martínez, 1980).

Martínez (1980) y Mendoza (1981) señalan que los "nortes" son agentes importantes de perturbación en la selva ya que forman huecos al provocar la caída de ramas o de árboles completos. Estos huecos varían según la magnitud del árbol que cae y presentan un microclima distinto al de las zonas con dosel cerrado. Estas alteraciones traen consigo un cambio en las características estructurales, florísticas y ecológicas en la selva.

Los ciclones tropicales en ocasiones también llegan a afectar la zona siendo su principal influencia el aumento de precipitación en el mes de septiembre y un poco menos en octubre.

2. Vegetación

La vegetación se clasifica como Selva Alta Perennifolia (Mirando y Hernández, 1963) con áreas secundarias (acahuales) que son resultado de su perturbación.

Piñero, Sarukhán y Martínez (1977), Carabias (1979) y Martínez (1980) coinciden en que existen en la vegetación tres estratos arbóreos:

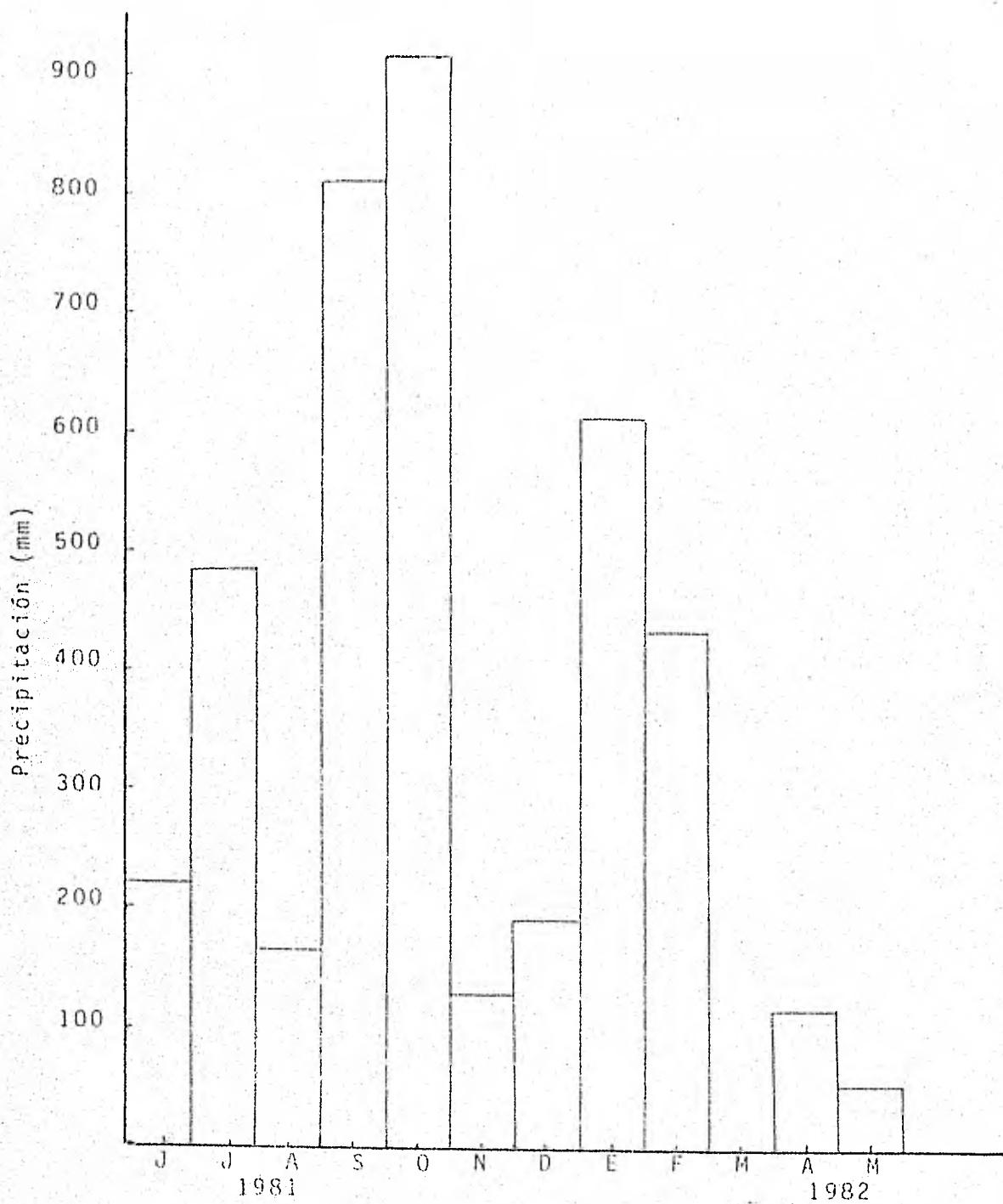


Figura 3. Precipitación reportada por la Estación de Biología "Los Tuxtlas" para el año de estudio.

- 1) Entre 0 y 10 m caracterizado por la palma Astrocarium mexicanum que es muy abundante, y por otras especies como Faramea occidentalis y Trophis racemosa.

En dos sitios de estudio de Martínez (1980), Astrocarium mexicanum representa el 22% y el 11% del número total de individuos respectivamente y el 80% con respecto al índice de dominancia total de uno de los sitios.

- 2) El estrato medio, entre 10 y 20 m, se caracteriza por la presencia de Pseudolmedia oxyphyllaria, Quararibea funebris, Croton glabellus y Stemmadenia donnell-smithii.

- 3) El estrato superior que va desde 20 hasta 35 m; está ocupado por especies como Nectandra ambigens, Poulsenia armata, Omphalea cardiophylla, Dussia mexicana, Pithecellobium arboreum y Brosimum alicastrum.

En resumen, Carabias (1979) menciona como especies típicas de la selva alta perennifolia de la región de Los Tuxtlas: Astrocarium mexicanum, Trophis racemosa, Cymbopetalum baillo-nii, Pseudolmedia oxyphyllaria, Guarea bijuga, Nectandra ambigens, Dendropanax arboreus, Stemmadenia donnell-smithii y Poulsenia armata.

Un aspecto importante en la estructura de la selva son los cambios ocurridos en el dosel. Martínez (1980) menciona que es aplicable a esta selva la frecuencia de un árbol caído por hectárea en un año. Esto implica que alrededor del 1% de los árboles del estrato superior con diámetro promedio de la copa de 14 m caen anualmente.

3. El Área de Estudio

El estudio se realizó dentro de los terrenos de la estación en un área de 100 X 100 m.

La selección del área se hizo considerando la coincidencia con estudios de estructura, fenología y banco de semillas (Carabias, 1979, 1981; Guevara, Moreno-Casasola, Carabias y Castillo, 1982).

Esta hectárea está situada en una parte de selva poco perturbada que se localiza al norte de los edificios de la estación y al oeste del camino Catemaco-Montepío (Figura 1, b).

Por lo que respecta al relieve hay zonas planas, con pendiente pronunciada (mayores de 12°), con pendiente ligera (entre 5° y 8°) y pequeñas cuencas originadas por dos arroyos que corren a través de ella (Figura 4).

En ésta hectárea la vegetación se distribuye, según Carabias (1979), en cuatro estratos:

En el estrato I, con un rango de 0 a 5.50 m, se encuentran 96 especies de las cuales la mayoría son individuos juveniles de especies arbóreas características de otros estratos. Las especies que tienen los valores máximos del índice de dominancia son: Astrocarium mexicanum, Chamaedorea tepejilote, y Chamaedorea oblongata.

El 91% del total de los individuos de la comunidad se encuentra en este estrato con un área basal de 7.98% con respecto al total y una cobertura de 33.3% (22 037.70 m² en una ha).

El estrato II, que va de 5.51 a 10.50 m de altura, contiene 32 especies. Las más importantes son individuos juveniles de

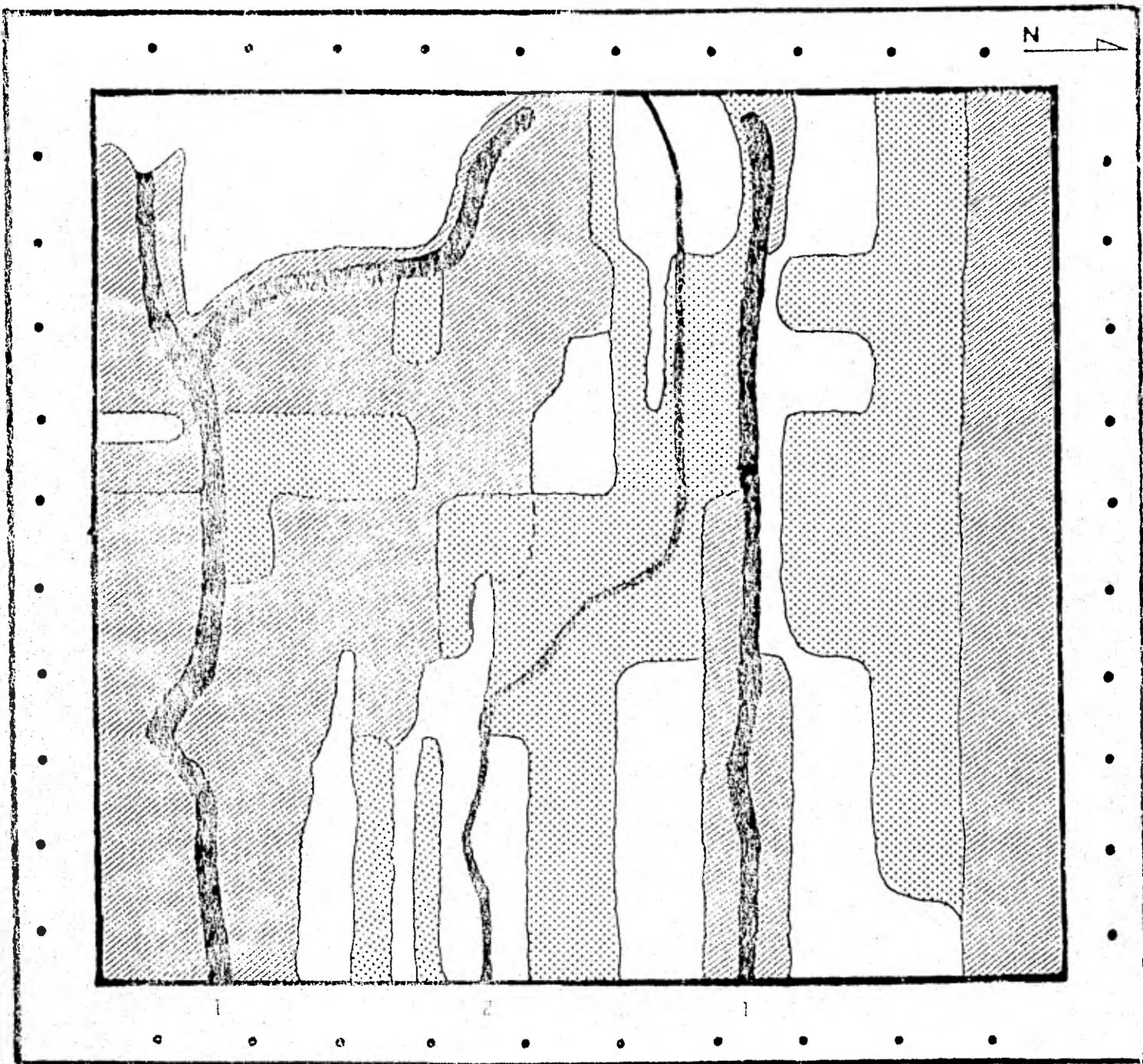


Figura 4. Relieve en la hectárea (cuadro interior).
 1: arroyos; 2: vereda. / / / / / zonas planas; zonas con
 pendiente ligera; - - - - - la línea punteada indica un cam-
 bio en la orientación de la pendiente. / / / / / Zonas
 con pendiente pronunciada.

Trophis racemosa, Annona glabra, Cymbopetalum baillonii, Pseudolmedia oxyphyllaria y Guarea bijuga.

El área basal cubierta por los individuos en este estrato representa un 5.30% del total y la cobertura un 10.5% (6 930.35 m² en una ha).

El estrato III, que va de 10.51 a 20.50 m, presenta un total de 23 especies. Son importantes Dendropanax arboreus, Nectandra ambigens, Cymbopetalum baillonii, Crataeva tapia y Poulsenia armata.

El área basal respresenta el 16.74% del total y la cobertura el 19.30% del total (12 763.50 m² en una ha).

En el estrato IV, que comprende de los 20.51 a los 35 m, se presentan 12 especies de las cuales las que tienen los mayores valores de importancia son: Nectandra ambigens, Dendropanax arboreus, Ficus tecolutensis y Stemmadenia donnell-smithii.

El área basal en este caso corresponde al 69.98% y la cobertura a 37.0% (24 518.95 m² en una ha).

La cobertura total en este muestreo fué de 66 249.95 m² en una hectárea (662.5%).

En el apéndice 1 se presenta la lista completa de las especies de cada uno de los estratos.

Por último, en sitios perturbados pueden encontrarse individuos de Cepropia obtusifolia y Acalypha skutchii que son especies secundarias.

IV. METODOLOGIA

1. De campo

Se utilizaron 100 redes colectoras de tela de nylon Nylal No. 6066 (con abertura de 280 micras) de 50 cm de diámetro por 51 cm de profundidad. El área total cubierta por las redes es de 19.635 m².

Estas redes de forma cónica se sostuvieron con un armazón de aluminio que consta de un anillo y tres patas cilíndricas de modo que quedaron a una altura aproximada de 0.95 m sobre el suelo (Figura 5, a).

Todas las trampas fueron marcadas y numeradas y se distribuyeron sistemáticamente cada 10 m en el área elegida para el estudio. Westlake (1963) menciona que este tipo de estudios generalmente se hacen sobre una hectárea.

Las trampas se instalaron el mes de mayo de 1981 fecha a partir de la cual se inició el muestreo. El período que se reporta en este trabajo concluyó en mayo de 1982.

Se realizaron 10 colectas (Tabla 1) y en cada una de ellas las redes, previamente etiquetadas con una tarjeta fueron sustituidas por otras vacías.

Para facilitar el recorrido durante el cambio de las redes y con el fin de evitar una perturbación mayor en la vegetación, las trampas fueron numeradas siguiendo un orden inverso para cada línea con respecto a las líneas contiguas (Figura 6). El recorrido es entonces en sentido E-W y W-E en una forma alternada.

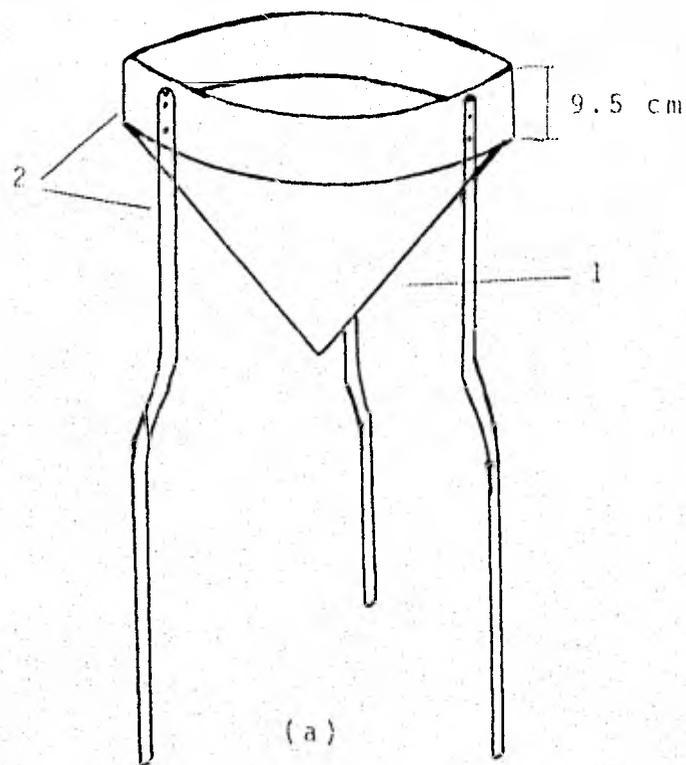


Figura 5.(a). Esquema de una de las trampas utilizadas. (b) trampa modificada. 1: Red. 2: base de aluminio.

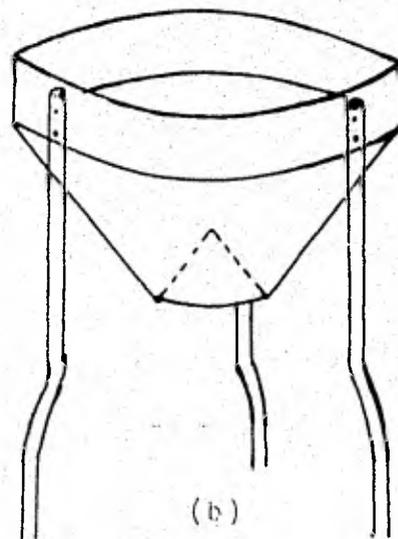


Tabla 1. Fechas en que fueron realizadas las colectas.

	Mes	Día	Intervalo(días)
	Junio	26	45
	Julio	28	31
	Agosto	28	31
1981	Septiembre	24	26
	Noviembre	10	44
	Diciembre	11	30
	Febrero	2	52
	Marzo	9	34
1982	Abril	16	37
	Mayo	11	24

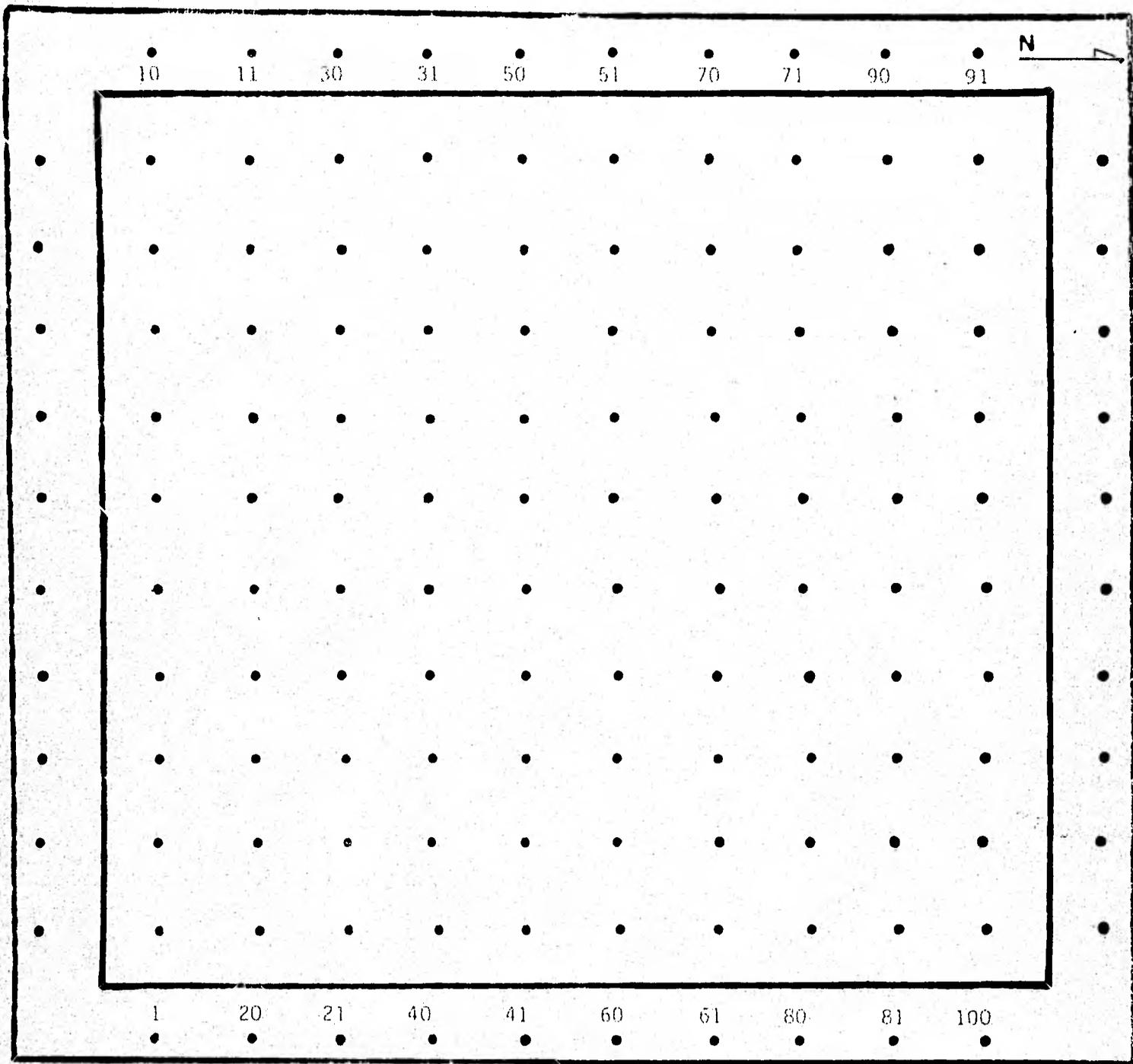


Figura 6. Ubicación de las trampas dentro de la hectárea. Los números anotados corresponden a las trampas que se encuentran al final de cada fila.

La trampa número 1 se colocó en el extremo SE de la hectárea. Grupos de 10 trampas sucesivas en numeración se guardaban al mismo tiempo en bolsas grandes de tela plástica de mosquitero con el fin de mantenerlas aireadas y para facilitar su transporte. Posteriormente, se trasladaron al laboratorio para su análisis.

Por otro lado, se describió la cobertura vegetal sobre las trampas (Figura 7).

A lo largo del muestreo se observaron los siguientes problemas:

a) Uno de los principales es el de la acumulación de agua que se presentaba en las trampas. Este, junto con la compactación que sufría el material debido a la terminación cónica de la red, obligó a invertir la punta de las redes (Figura 5. b) para dar una mayor superficie y solventar en parte ambos problemas.

b) Otro aspecto importante es que existe predación de las hojas dentro de las trampas debido principalmente a ortópteros. Por ello, las redes se sacudían en el momento de cambiarse para retirar la mayor cantidad posible de fauna.

2. De Laboratorio

Las trampas se dejaban secar parcialmente al aire por un lapso de aproximadamente cuatro días antes de proceder a la separación de la hojarasca capturada.

El material de cada trampa se separó en hojas, ramas (y/o pedazos de tronco), flores, frutos y fragmentos no identificados (material irreconocible cuyo tamaño es menor a 3 mm). La

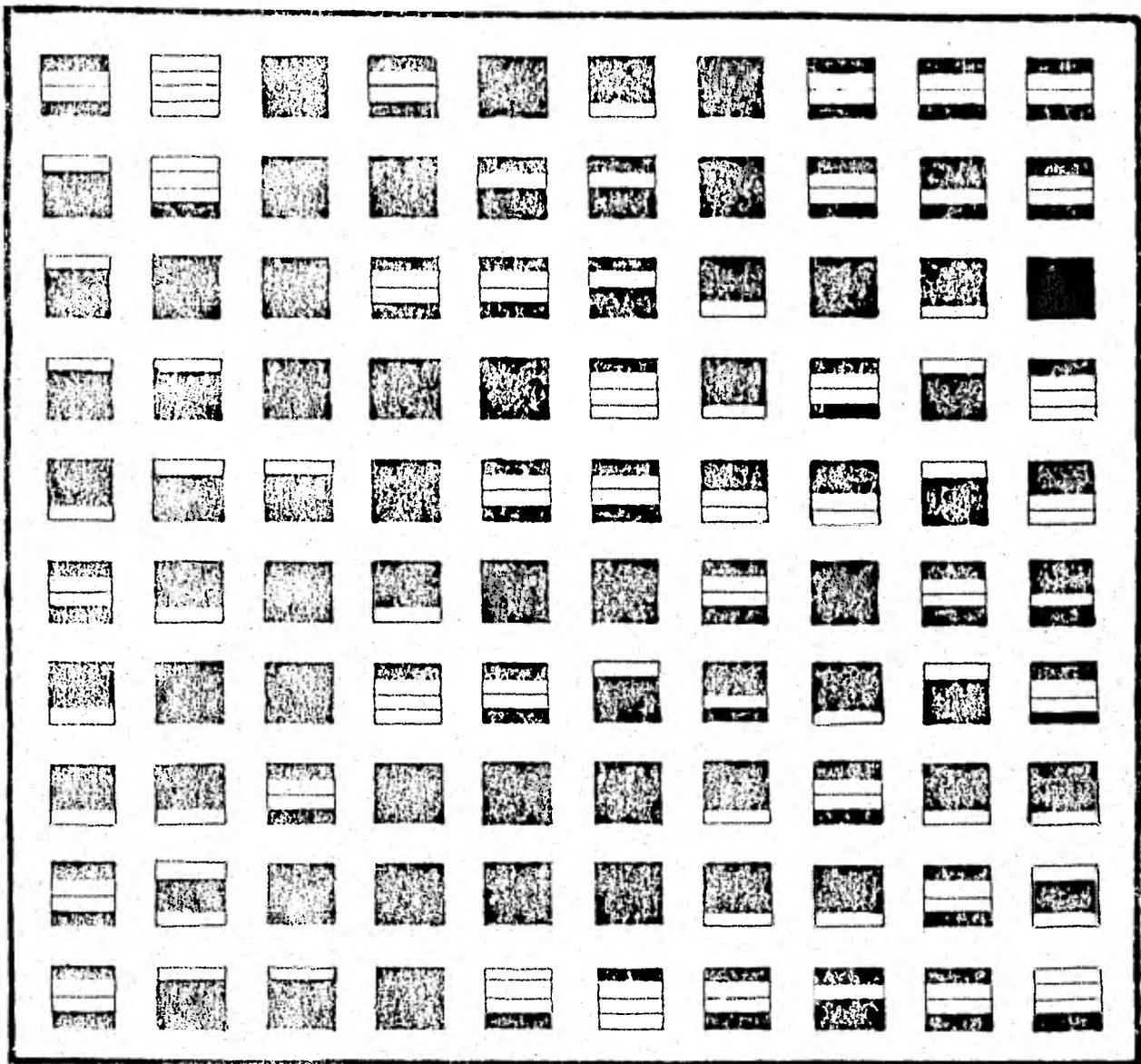


Figura 7. Cobertura vegetal sobre las trampas. Cada subdivisión en los cuadros representan un estrato y, las divisiones en negro, estratos ocupados. En cada uno de los cuadros la división inferior corresponde al estrato I y la división superior al estrato IV.

clasificación para hojas, flores y frutos se realizó por especie.

Cada una de éstas fracciones fué guardada en una bolsa de papel de estraza (13 X 25 cm) en las que se indicaron los siguientes datos: número de la trampa, número de la colecta, categoría de separación y número de la especie a la que pertenecían las estructuras reconocidas. Para ésto se contó con la ayuda de un muestrario de hojas, flores y frutos obtenido a partir de la misma hojarasca capturada y guardado y etiquetado en bolsas de papel celofán (7.5 X 18 cm). De ésta manera, a cada "morfoespecie" reconocida para cada una de las estructuras se les asignó un número.

Es interesante hacer notar dos aspectos que ponen de manifiesto el microambiente existente en las trampas:

i) Tanto en el campo como en el laboratorio se observó la asociación de arácnidos, himenópteros, ortópteros, dípteros y algunos lepidópteros que algunas veces llegaban a encontrarse vivos al momento de la separación del material en el laboratorio. También se hallaron con frecuencia tanto pupas entre las hojas, como fragmentos de animales de los grupos anteriormente mencionados. En éstos últimos casos se dejaban entre los fragmentos no identificados.

ii) En ocasiones, debido a las condiciones de temperatura y humedad que se presentaban en las trampas, germinaron algunas semillas, de modo que no era raro observar plántulas.

Después de separadas, las muestras se secaron en un horno por 48 horas a 100°C. Esta temperatura se determinó con la es-

tabilización del peso seco de muestras de la colecta de junio tomadas al azar. Westlake (1963) afirma que en éste tipo de trabajos se utilizan generalmente las temperatura entre 104° y 105°C. Devineau (1976) y Puig (1979) utilizaron éstos rangos de temperatura.

En seguida, se determinó el peso seco (gramos \pm 0.00005) utilizando una balanza analítica.

Finalmente, las bolsas de papel con el material se almacenaron en cajas de cartón de 27 x 40 x 32 cm para trabajos posteriores.

Para cada trampa se diseñó una forma de registro de los datos de peso seco para hoja, flor y fruto donde se registraron tanto el número de las especies encontradas y su respectivo peso seco, como el tratamiento a que fueron sometidas. En el caso de las ramas, se utilizó una forma general para todas las trampas.

3. Análisis estadístico

Para realizar un análisis preliminar del comportamiento de los datos (variabilidad, tamaño de muestra, etc) se escogió solamente la fracción correspondiente a hojas debido a que constituyen un alto porcentaje con respecto a la producción total de hojarasca (Figura 8).

Se determinó el Coeficiente de Variación ($C = S/\bar{x}$) para cada colecta y el tamaño de muestra obtenido a partir de C : $n=(2C)^2/(d')^2$ (Yamane, 1967) para expresar los resultados en términos relativos y facilitar las comparaciones.

Se aplicó también un análisis de varianza de los pesos

secos a lo largo de las colectas (Sokal y Rohlf, 1969).

Finalmente, se llevó a cabo una comparación múltiple de medias mediante la prueba de Tukey (Steel y Torrie, 1980).

Este último procedimiento se aplica a comparaciones de pares de medias. Se utiliza cuando los tamaños de muestra son iguales y requiere sólo de un valor crítico (w) para juzgar la significancia de las diferencias.

La prueba consiste en asociar el término (w) a cada una de las medias de tal manera que éstas no se considerarán diferentes a cualquier otra que se encuentre dentro del intervalo $\bar{x}_j + w$.

El valor crítico se calcula de la siguiente manera:

$$w = q_{\alpha}(p, fe) S_{\bar{x}}$$

donde:

p = número de tratamientos = número de medias a probar.

f = grados de libertad del error.

q_{α} = puntos del porcentaje superior del rango studentizado.

Se obtiene de tablas.

V. RESULTADOS

1. Comportamiento General de la Comunidad

La temperatura y la precipitación son factores importantes en la regulación de la estructura y del funcionamiento de un ecosistema. Ambos son factores primordiales en la tasa de producción de materia orgánica (Jiménez y Martínez, 1979). Devineau (1976) subraya que la periodicidad de la defoliación depende de la acción combinada de la propia fisiología de las especies y de factores del medio, teniendo la lluvia una alta relevancia en las zonas tropicales.

Estas variaciones estacionales reflejan una periodicidad en los recursos como el agua, la luz y el fotoperíodo (UNESCO, 1979), lo cual determina los cambios fenológicos.

Hopkins (1966), Cornforth (1970), John (1973), UNESCO (1979) y Birk y Simpson (1980) afirman que la caída máxima de hojarasca en distintas comunidades de selva alta perennifolia se presenta en los meses con menor precipitación.

La caída de hojarasca en la selva de Los Tuxtlas ocurre durante todo el año aunque la producción es estacional asociada también a la temporada seca (Figura 8).

La producción total fué de 7.26 t/ha/año correspondiendo 5.46 a las hojas (75.21%), 1.64 a las ramas (22.54%), 0.083 a las flores (1.14%) y 0.081 a los frutos (1.11%) (Tabla 2).

No se incluyen en esta tesis los datos correspondientes a la producción de los fragmentos no identificados. Debe mencionarse que en el mes de junio de 1981 estos fragmentos alcanzaron un peso de 0.240 t/ha (23.22% del total del mes), mientras

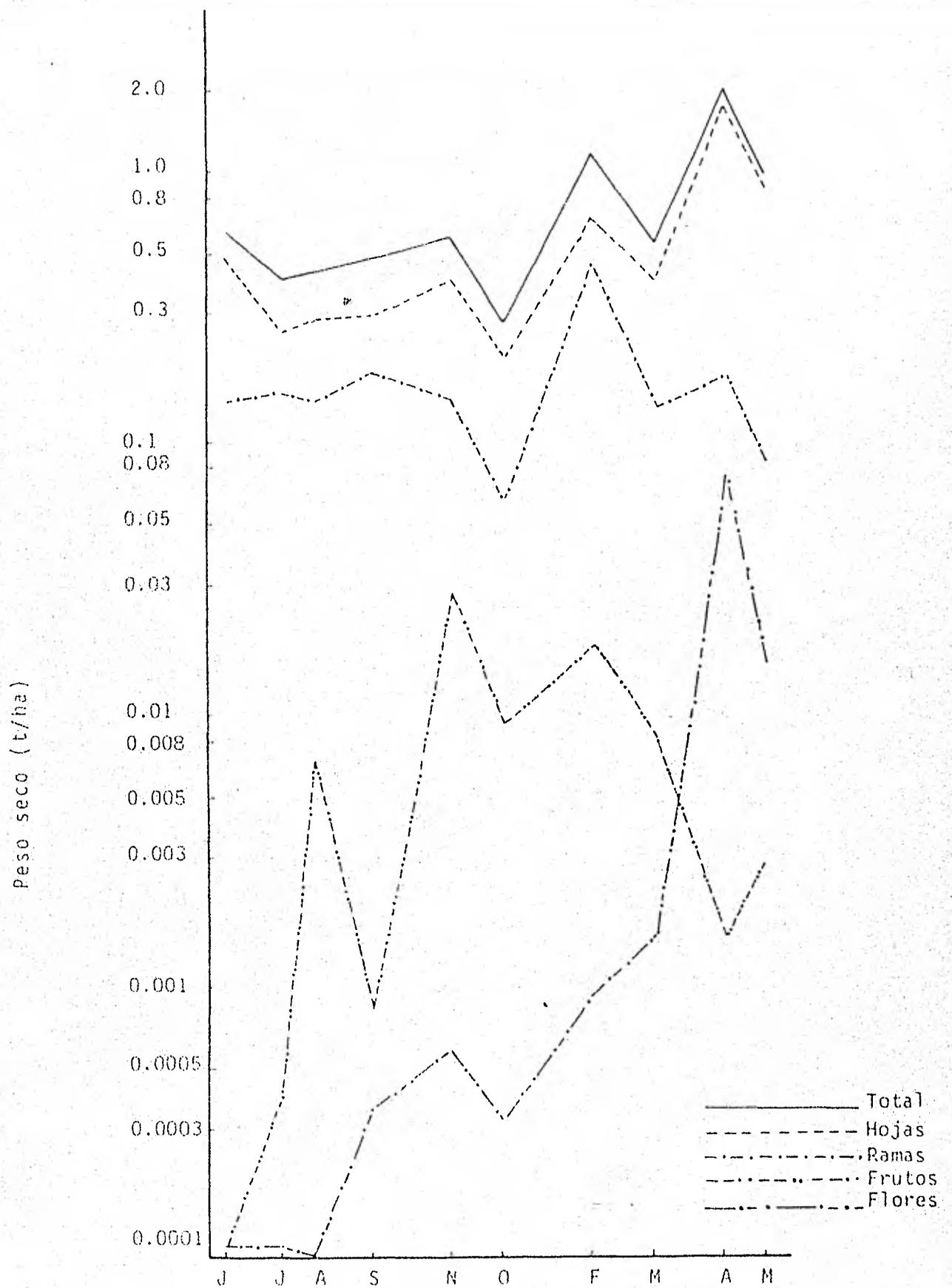


Figura 8. Caída total y por fracción reconocida. La escala en las ordenadas es logarítmica.

	JUNIO	JULIO	AGOSTO	SEPTIEMBRE	NOVIEMBRE	DICIEMBRE	FEBRERO	MARZO	ABRIL	MAYO	TOTAL	
HOJAS	Pt	0.465663	0.250380	0.275039	0.299774	0.393110	0.200029	0.665677	0.295201	1.703944	0.831719	5.460536
	%c	76.46	62.33	64.92	61.71	70.06	74.05	58.97	72.84	87.83	89.65	
	%t	8.53	4.58	5.04	5.31	7.12	3.66	12.19	7.05	31.21	15.23	
RAMAS	Pt	0.143373	0.147132	0.141907	0.178655	0.139496	0.060497	0.442550	0.133936	0.170896	0.077751	1.636196
	%c	23.54	36.66	33.50	38.04	24.86	22.40	39.20	25.33	8.81	8.38	
	%t	8.75	8.99	8.67	10.92	8.53	3.70	27.05	8.19	10.44	4.75	
FLORES	Pt	0.000106	0.000110	0.000061	0.000347	0.000577	0.000316	0.000905	0.001503	0.063730	0.015379	0.083038
	%c	0.017	0.028	0.014	0.074	0.103	0.12	0.08	0.28	3.28	1.66	
	%t	0.13	0.13	0.07	0.42	0.70	0.38	1.10	1.81	79.28	18.52	
FRUTOS	Pt	0	0.003750	0.006640	0.000813	0.027933	0.009291	0.019750	0.008168	0.001530	0.002840	0.080719
	%c	0	0.93	1.57	0.173	4.98	3.44	1.75	1.54	0.08	0.31	
	%t	0	4.64	8.23	1.01	34.61	11.51	24.47	10.12	1.90	3.52	
TOTAL	0.609142	0.401373	0.423649	0.469589	0.561117	0.270135	1.128883	0.528812	1.940100	0.927690	7.260490	

Tabla 2. Caída de hojarasca de junio de 1981 a mayo de 1982.

Pt: peso total (t/ha); % c: porcentaje con respecto al total de la colecta; % t: porcentaje con respecto al total.

que en el mes de julio del mismo año el peso seco obtenido fué de 0.123 t/ha (23.50% de la producción en el mes). De este modo, al incluir los fragmentos no identificados, la producción de hojas en junio de 1981 fué del 54.93%, la de ramas de 16.34% y la de flores de 0.013%. Por lo que respecta al mes de julio de 1981, 47.72% del total del aporte de hojarasca correspondió a las hojas, 28.04% a las ramas, 0.021% a las flores y 0.72% a los frutos. Datos de cuarenta trabajos recopilados por la UNESCO (1979) indican que la media de caída de hojas forma 54% del total.

Se observaron dos aumentos de producción de hojarasca: uno en febrero (1.13 t/ha) y otro mayor en abril (1.94 t/ha). La caída mínima de hojarasca ocurrió en diciembre y fué de 0.27 t/ha.

El comportamiento de caída de hojarasca está asociado a la disminución en precipitación que se presenta en los meses de marzo, abril y mayo (Figura 9), así como a un aumento progresivo de las temperaturas medias en los mismos meses.

La mayor caída de hojas (1.70 t/ha) también se registró en el mes de abril. La mínima se presentó en diciembre (0.20 t/ha).

La caída de hojas se debe al desarrollo de un proceso de senescencia (Longman y Jenik, 1974) y a la formación de una zona de abscisión (Hopkins, 1966), procesos que pueden ser disparados por el inicio de la época seca. Devineau (1976) menciona que factores como el fotoperíodo y el termoperíodo pueden intervenir antes de la senescencia.

La fuerte disminución en la precipitación que se presenta

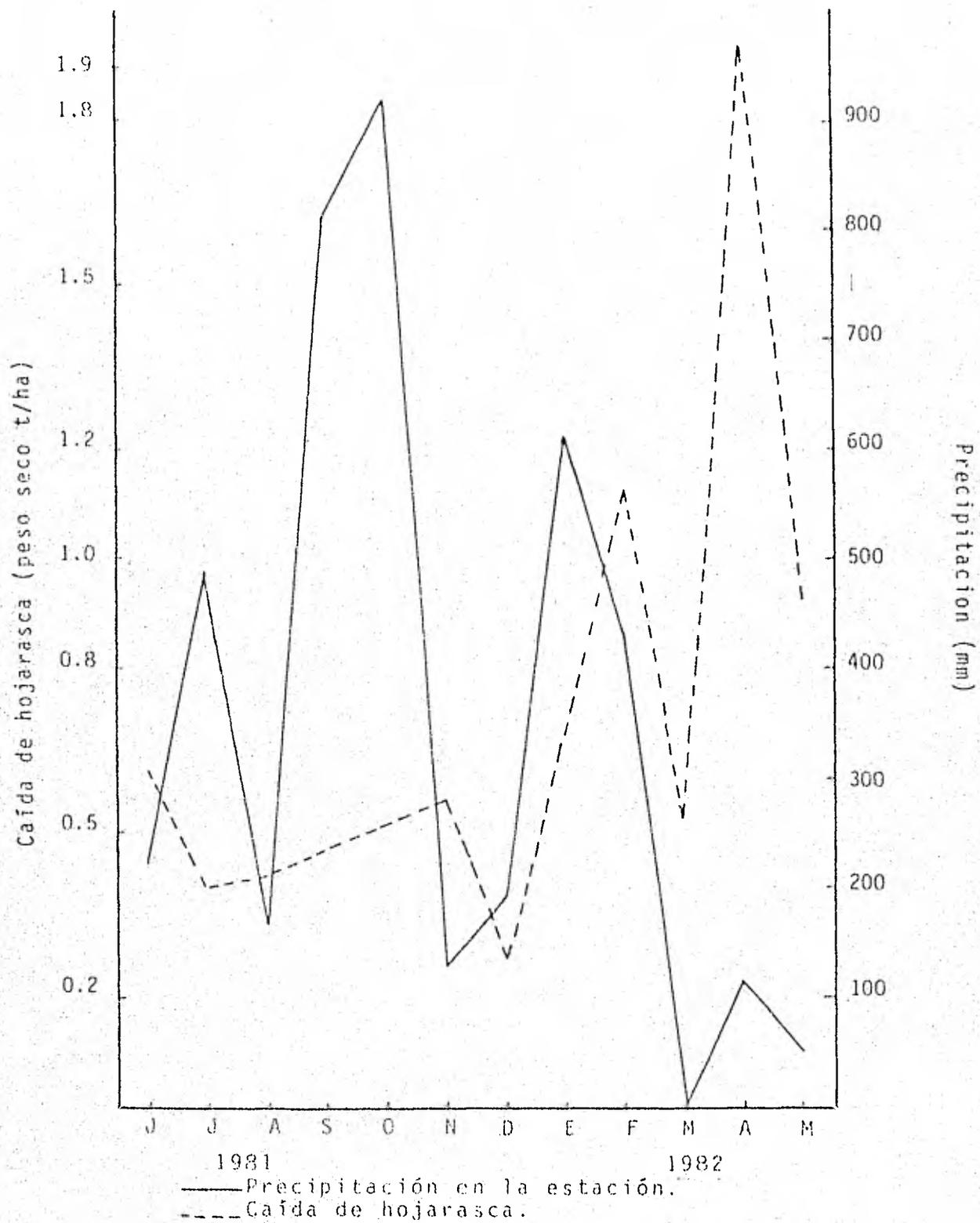


Figura 9.

en el período marzo-abril representa una "stress" de agua para las plantas. Esto provoca, junto con los cambios de la temperatura que son importantes en la fisiología de los árboles, la caída de las hojas. Por lo tanto, la caída de hojas representa para las plantas un medio de reducción de superficie que les permite disminuir las pérdidas de agua por la transpiración (Longman y Jenik, 1974; Devineau, 1976).

Según Longman y Jenik (1974) otras causas que pueden influenciar la caída de hojas son:

- i La longitud del día.
- ii Bajas intensidades de luz
- iii La edad de las hojas
- iv La competencia con hojas jóvenes
- v La deficiencia mineral
- vi Daños mecánicos

Por otra parte, Madge (en Hopkins, 1966) sugiere que en una selva de Nigeria pueden ser responsables en la caída de hojas las fluctuaciones en temperatura que son más grandes en la temporada seca.

La predación también podría ser un factor que provoca la caída de las hojas dado el daño mecánico y energético que ocasiona a la planta.

La interacción de éstos factores determinará entonces la caída de hojarasca a lo largo del año.

Por lo que respecta a las flores, la máxima producción ocurrió también en el mes de abril (0.64 t/ha) mientras que la

mínima se presentó en agosto (0.0001 t/ha). El comportamiento está asociado aparentemente también a la disminución en precipitación.

En zonas tropicales la floración de muchos árboles está correlacionada con el estado de producción de hojas en el árbol. Por ejemplo, la floración en Erythrina indica en Malasia se presenta en un bosque maduro poco perturbado antes de la nueva producción de hojas; en Cratogeomys formosum y Cassia fistula la floración tiene lugar simultáneamente con el crecimiento de nuevos renuevos (Kosłowski, 1971).

La máxima caída de frutos se observó entre mediados y finales de la época de lluvias. La producción máxima fue de 0.028 t/ha en el mes de noviembre. En junio no se encontró en las trampas ningún fruto.

Parece que la tendencia consiste en proveer a las semillas de un medio con suficiente agua que pueda asegurar la germinación y el crecimiento de las plántulas.

El proceso de abscisión de flores y frutos es muy similar al de las hojas (Kosłowski, 1971). Las flores pueden caer como tales, en partes o como inflorescencias y la capa de abscisión no se observa bien diferenciada.

Kosłowski (1971) afirma que la abscisión de los frutos no sólo ocurre cuando están maduros sino también poco después de la polinización.

La mayor cantidad de peso seco en ramas se obtuvo en el mes de febrero y correspondió a un total de 0.44 t/ha. Igual que para las otras fracciones, la mínima caída ocurrió en di-

ciembre con un valor de 0.060 t/ha.

Pudiera ser que la alta producción de hojarasca que se registró en febrero se explicase al menos en parte porque no fué posible acudir a muestrear en enero, por lo que, el peso obtenido para el mes de febrero representa la acumulación de siete semanas. La misma situación se presentó en octubre. Además, la presencia de los "nortes" durante ésta época del año pudo desprender algunas estructuras principalmente ramas y hojas.

Otro aspecto importante que debe tomarse en cuenta es que las hojas de las palmas, principalmente de Astrocarium mexicanum forman una cobertura importante en el estrato inferior de la selva. Se ha observado que entre sus hojas quedan atrapadas durante su caída muchas hojas y ramas.

Por otra parte, es frecuente en la selva la caída de fragmentos grandes de ramas que, o bien caen en las trampas, ó se rompen y sólo algunos pedazos son capturados por éstas o su tamaño es tan grande que el área de la trampa resulta insuficiente para capturarla. Cuando una hoja de Astrocarium mexicanum muere no se desprende completamente y queda sostenida por algún tiempo por el peciolo, así que lo que muchas veces se captura en las trampas son fragmentos de la hoja de la palma que se está descomponiendo mientras permanece atorada en la vegetación o en una trampa.

No obstante que la caída de hojas, flores, frutos y ramas constituye el proceso de caída de hojarasca, la dinámica de cada una de éstas estructuras está relacionada con distintos aspectos de la dinámica del ecosistema:

a) La formación de hojas se relaciona sobre todo con el aspecto energético del crecimiento ya que las nuevas hojas proporcionan tejido fotosintético a partir del cual surgirán compuestos energéticos utilizables en procesos de crecimiento y reproducción. También es tejido disponible para consumidores secundarios.

b) La producción de flores y frutos está asociada a procesos de reproducción y sobrevivencia, e interacciones planta-animal como la dispersión y la polinización.

Los frutos también son fuente alimenticia animal y además son inicio de una parte importante dentro de la dinámica de los ecosistemas: la formación de semillas y plántulas.

2. Comportamiento de Cuatro Especies Arbóreas

Se reconocieron 140 morfoespecies según las capturas de las hojas en las trampas.

Se seleccionaron para su presentación en éste trabajo los resultados de cuatro especies importantes en la estructura de la selva: Nectandra ambigens (Lauraceae), Pseudolmedia oxyphyllaria, Ficus tecolutensis y Poulsenia armata (Moraceae).

Figuras 10 y 11. Estas especies conforman el 38.25% de la caída de hojas anual.

En la Tabla 3 se presentan los porcentajes mensuales de caída de hojas para las cuatro especies. Los valores totales, máximos y mínimos en peso seco obtenidos para cada una de éstas especies se muestran en la Tabla 4.

La tendencia general de la caída de las hojas en éstas especies es similar al patrón de caída de hojas para toda la comu

nidad. Es decir, la máxima caída de hojas se presenta en la época de secas.

Con respecto a su valor anual, Nectandra ambigens tira el 30.93% de las hojas en mayo y un mínimo de 2.60% en diciembre. Frecuentemente las hojas de ésta especie están fuertemente predadas. Longman y Jenik (1974) mencionan que la presencia de "pestes" puede influenciar también la caída de hojas; una hipótesis es que existe influencia en el comportamiento fisiológico de los individuos de ésta especie originada por el proceso de herbivoría que sufren las hojas.

La máxima caída de hojas en Pseudolmedia oxyphyllaria, Ficus tecolutensis y Poulsenia armata es de 37.04%, 33.04% y 25.85% respectivamente y ocurre en abril. La mínima se presentó en el mes de agosto para Pseudolmedia oxyphyllaria (2.48%) y Poulsenia armata (2.29%). En Ficus tecolutensis ocurrió en el mes de junio (2.42%).

Aunque los porcentajes máximos y mínimos para las cuatro especies son muy similares, la cantidad aportada y los picos de producción de Poulsenia en noviembre y de Ficus en febrero muestran diferencias importantes que están en función de la morfología, fisiología, distribución, cobertura y abundancia de las especies o individuos.

Esto demuestra que la caída de hojarasca está configurada por un comportamiento variable a nivel específico (los picos máximos de producción ocurren en meses distintos) y seguramente también a nivel individual. Estas discontinuidades sugieren la influencia de factores genéticos (UNESCO, 1979).

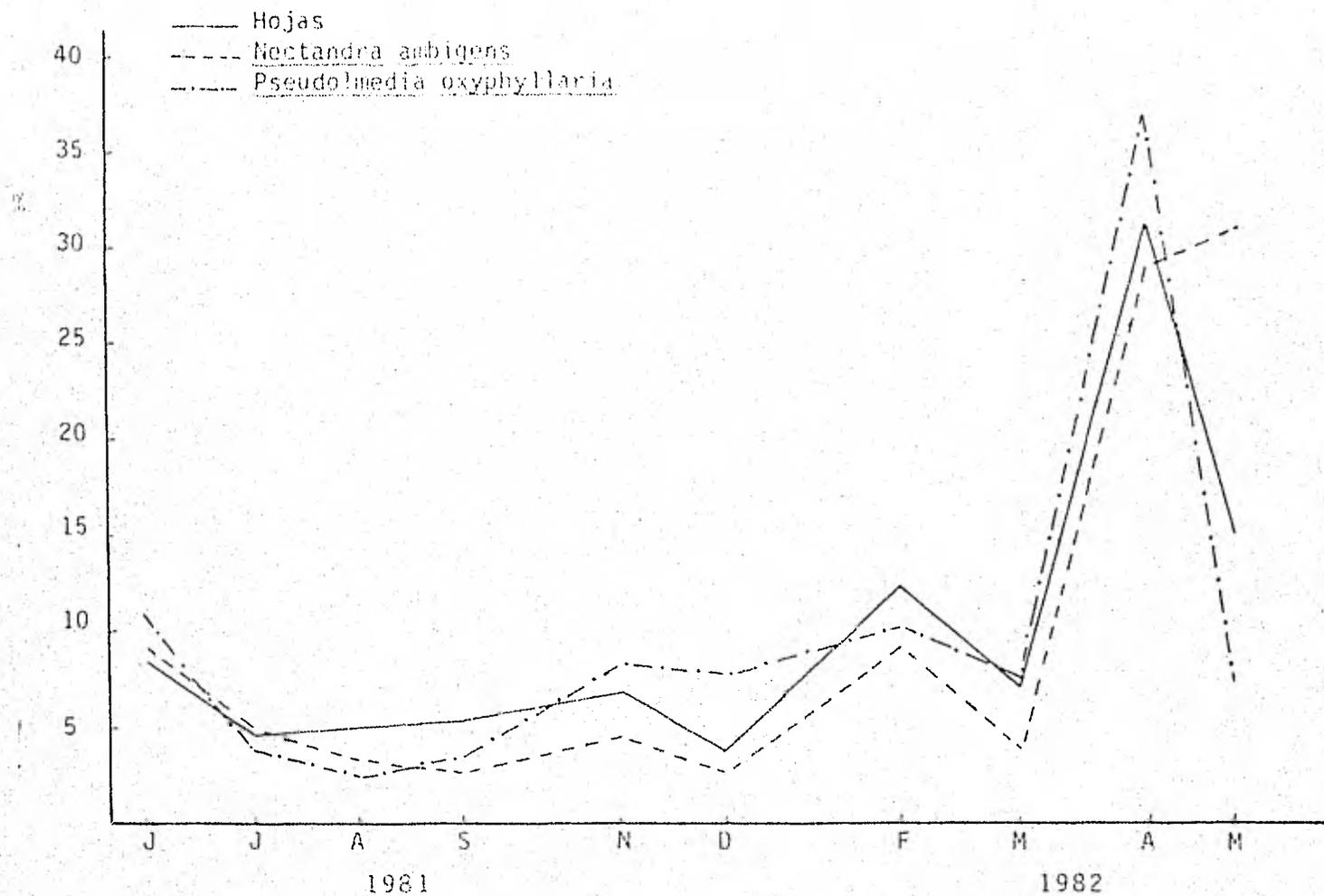


Figura 10. Porcentaje de caída de hojas y en dos de las especies seleccionadas. El total para cada una de ellas es el 100%.

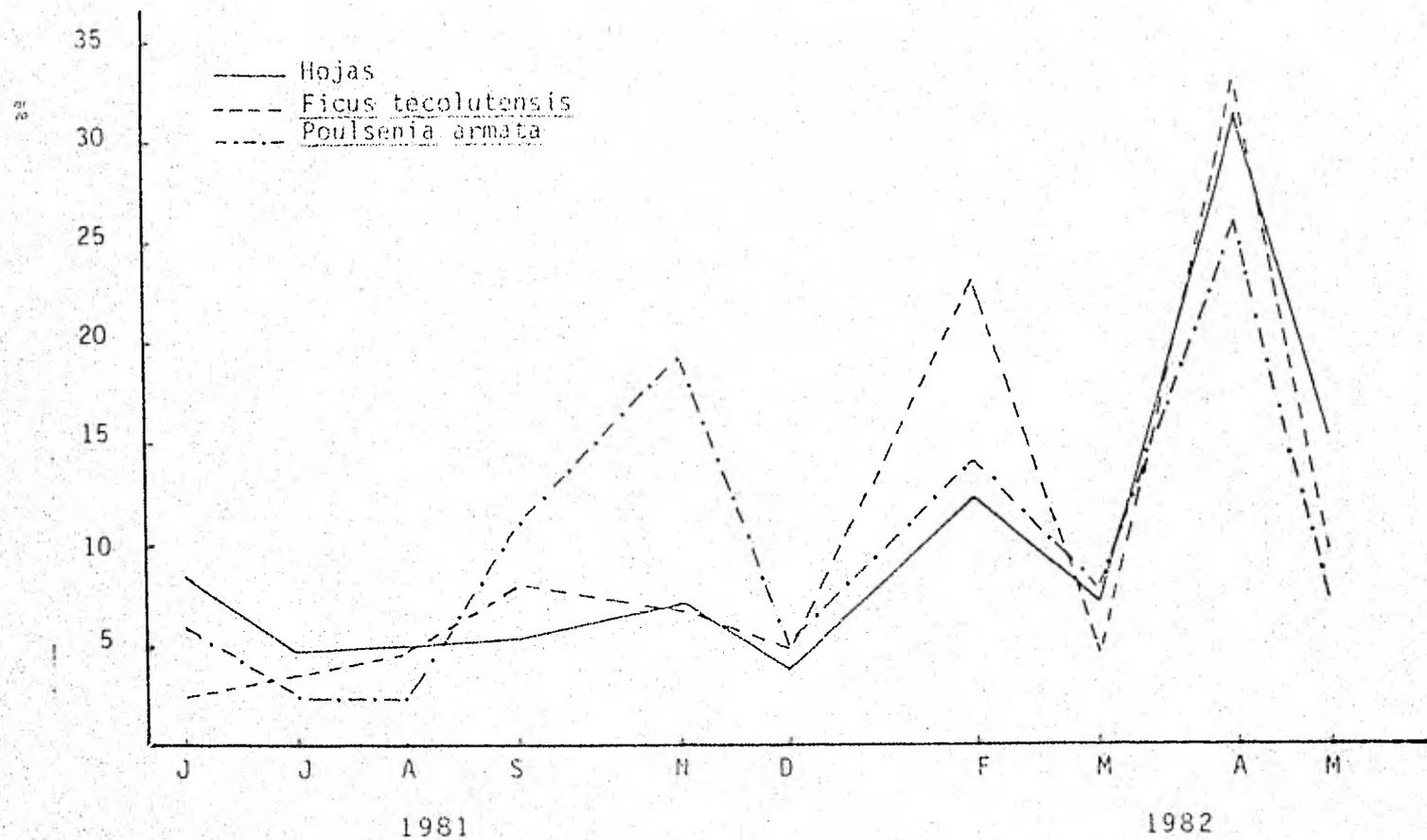


Figura 11. Porcentaje de caída de hojas y en dos de las especies seleccionadas. El total para cada una de ellas es el 100%.

	<u>N. ambigens</u>	<u>P. oxyphyllaria</u>	<u>F. tecolutensis</u>	<u>P. armata</u>
Junio	9.23	10.86	2.42	5.84
Julio	4.89	3.93	3.52	2.43
Agosto	3.22	2.48	4.58	2.29
Septiembre	2.62	3.53	8.03	10.81
Noviembre	4.42	8.17	6.56	19.12
Diciembre	2.60	7.76	4.82	4.97
Febrero	9.29	11.26	22.94	13.91
Marzo	3.83	7.58	4.47	7.80
Abril	28.97	37.04	33.04	25.85
Mayo	30.93	7.38	9.64	6.97

Tabla 3. Porcentaje de caída de hojas en Nectandra ambigens, Pseudolmedia oxyphyllaria, Ficus tecolutensis y Poulsenia armata.

Especie	gr peso seco/19.635 m ²			
	Máximo	Mínimo	Total anual	%
<u>Nectandria ambigens</u>	776.0926	65.2694	2 509.5050	23.41
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	263.4995	17.6513	711.3849	6.64
<u>Ficus tecolutensis</u>	125.2801	9.1920	379.2146	3.54
<u>Poulsenia armata</u>	129.6277	11.4980	501.3844	4.68
TOTAL			4 101.4889	38.25

Tabla 4. Caída de hojas para las cuatro especies seleccionadas. Máximo, mínimo, total y porcentaje con respecto al total anual de caída de hojas.

VI. DISCUSION

Generalmente lo primero que se observa cuando se tiene una distribución de datos alrededor de una media (\bar{x}) es la desviación que guardan con respecto a este estimador.

Dado que la desviación proporcionada por la varianza está en términos absolutos (Yamane, 1967) y con el fin de hacer una comparación para los datos obtenidos en cada mes, se utilizó el coeficiente de variación (C).

En Tabla 5 se muestran las medias, desviaciones estándar y coeficientes de variación para cada colecta. En general se observa que la desviación es mayor al 50% con respecto a la media para todos los meses, excepto para agosto (43%) y para abril (35%). (Figura 12). Esto expresa la gran variabilidad temporal que se asocia al proceso de caída de hojas y que se origina, no sólo por las condiciones ambientales y las diferentes respuestas, que dan a estas los organismos, sino también a la alta diversidad en la distribución de los estratos de la vegetación sobre las trampas.

El máximo valor de C, se registró para el mes de septiembre (64%) y el menor, para abril (25%). Es significativo el hecho de que éste último se asocie a la época de secas.

A raíz de estos resultados surge la pregunta de si el número de trampas utilizadas fué suficiente tanto para cubrir esa variación, como para hacer válida la extrapolación de la caída de hojas en la selva.

El tamaño de muestra está asociado a la precisión, término que está definido por la confiabilidad y el error estándar. (Yamane, 1967).

	\bar{x}	S	C	3 S	2 S	$S\bar{x}$
Junio	9.9125	4.7899	0.5195	90.95	53.98	0.4789
Julio	4.9293	3.0729	0.6234	116.58	77.72	0.3072
Agosto	5.3470	2.3087	0.4318	55.93	37.29	0.2308
Septiembre	5.6897	3.6623	0.6437	124.30	82.87	0.3662
Noviembre	7.7187	4.6573	0.6034	109.23	72.82	0.4557
Diciembre	3.9276	2.0080	0.5113	78.36	52.24	0.2008
Febrero	13.7034	8.6093	0.6283	118.43	78.95	0.8609
Marzo	7.5885	4.5583	0.6007	108.25	72.17	0.4558
Abril	33.5430	11.8830	0.3540	37.59	25.06	1.1883
Mayo	16.3308	9.8083	0.6067	110.43	73.62	0.9903

Tabla 5. Medias de peso seco por trampa (\bar{x}), desviación estándar (S), Coeficiente de variación (C), tamaño de muestra con tres desviaciones estándar (3 S) y dos desviaciones estándar (2 S) y error estándar ($S\bar{x}$).

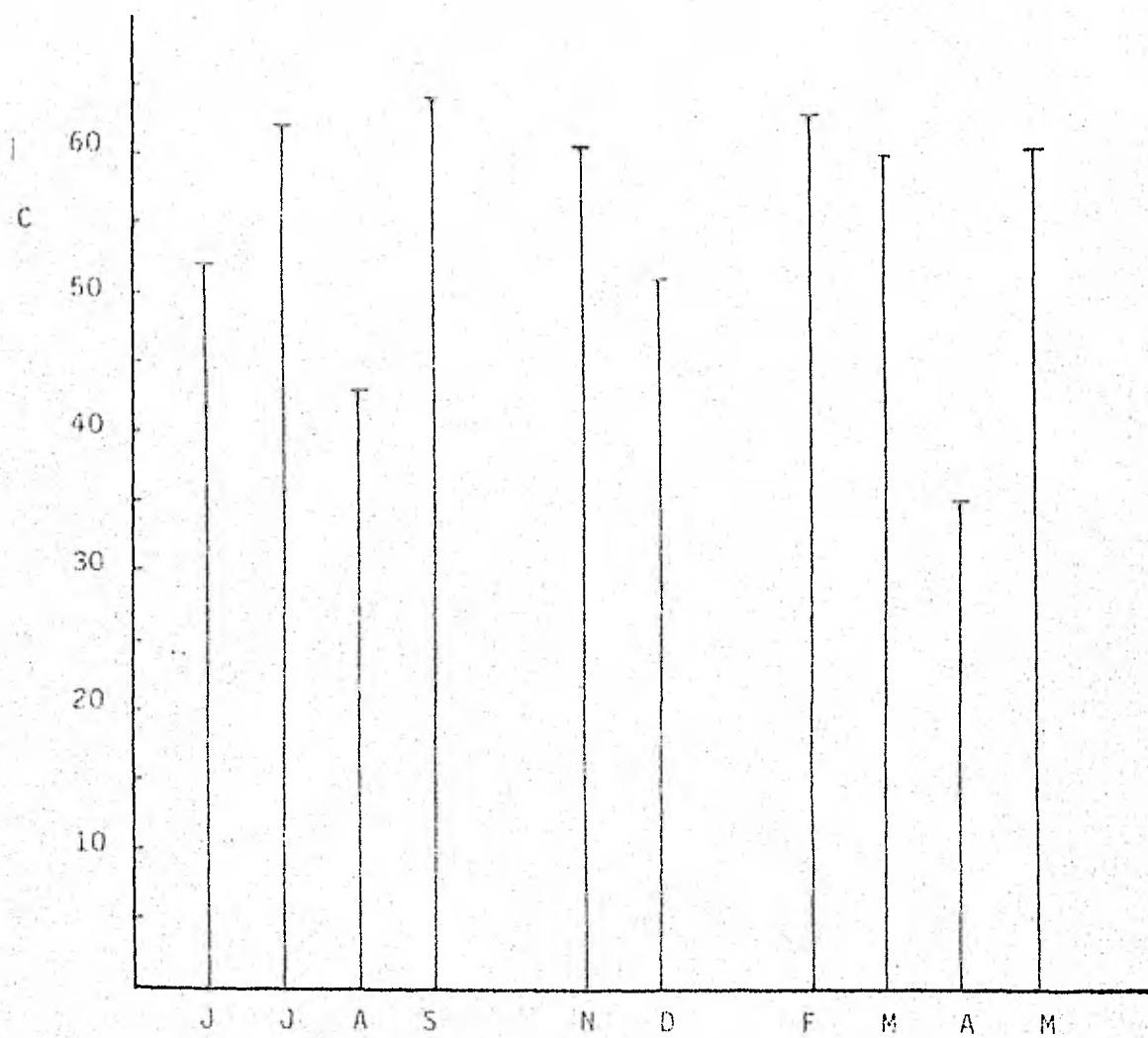


Figura 12. Valores de los coeficientes de variación (%) para cada colecta

La precisión es la variación máxima entre el estimador (en este caso la media \bar{x}) y el parámetro de la población, cuando se muestrea repetidamente. Así, esta precisión estará dada por una confiabilidad (que corresponde a coeficientes de confiabilidad de 90%, 95% o 99%) y el error estándar.

La relación básica es entonces:

Precisión = confiabilidad x error estándar

$$d = Z \cdot S \bar{x}$$

Como $S \bar{x} = \frac{S}{\sqrt{n}}$ entonces

$$d = Z \cdot Sx = Z \frac{S}{\sqrt{n}}$$

donde n es el tamaño de la muestra (Yamane, 1967).

A medida que n tome valores mayores, d se hace pequeña y por lo tanto la precisión del estimador aumenta, lo que significa que conforme se aumente el tamaño de muestra el estimador estará más cerca del parámetro de la población que se está estimando.

Se requiere que para efectos de la comparación mensual que la precisión se exprese en términos porcentuales con respecto a la media y no como un valor absoluto. El utilizar el coeficiente de variación permite que la relación precisión, confiabilidad y error estándar se exprese en términos relativos.

Ahora el tamaño de muestra es (Yamane, 1967)

$$n = \frac{(Z C)^2}{(d')^2}$$

donde:

n = tamaño de muestra

Z = confiabilidad

$$d' = \frac{Z \cdot C}{\sqrt{n}}$$

Para términos prácticos se acepta que $Z = 2$ para el 95% de la confiabilidad (representa dos desviaciones estándar de la media) y que $Z = 3$ para una confiabilidad del 99.7% (tres desviaciones de la media, es decir, prácticamente cierto).

En la Tabla 5 se presentan los resultados de tamaño de muestra, por colecta, para ambas confiabilidades. Para el 95% de confiabilidad en todos los meses se hubieran requerido menos trampas que en las que en realidad se utilizaron, lo que no significa que se haya sobreestimado la caída. Simplemente quiere decir, que no hubieran sido necesarias las 100 trampas. Con respecto al 99.7% de confiabilidad, el tamaño mínimo de muestra para septiembre fué de 124 trampas; para julio, noviembre, febrero, marzo y mayo fué prácticamente de 100 y menor a 100 en el resto de las colectas.

Casi con certeza, ó por lo menos con una alta confiabilidad (95%) puede decirse que el tamaño de muestra (es decir, 100 trampas) resultó suficiente para cubrir las eventualidades que se presentaron a lo largo del muestreo.

Es interesante hacer notar que Hozumi (en UNESCO, 1979) en una selva alta perennifolia de Camboya determinó que requería de 300 trampas de 1 m^2 para obtener una estimación con el 95% de confianza para la caída de las hojas.

Por otro lado, todos estos resultados indican el diferente comportamiento que tiene la media de caída de hojas a lo largo del tiempo. Es decir, las medias tienen una distribución y también se les puede asignar una varianza. La varianza de las medias (su error estándar) está dada por:

$$S_{\bar{x}} = \frac{s}{\sqrt{n}}$$

Los valores de desviación de la media para cada colecta se presentan también en la Tabla 5 y en la Figura 13 pueden verse los rangos respectivos ($\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$).

La interpretación de estos datos sólo puede hacerse cualitativamente y únicamente podría decirse que el rango en que se distribuyen las medias es muy próximo para los meses de junio, julio, agosto, septiembre, noviembre, diciembre y marzo. Las medias de febrero y mayo están cerca de este comportamiento y la de abril es totalmente diferente.

Estas observaciones son más bien subjetivas y por ello se planteó una comparación múltiple de medias utilizando la prueba de Tukey como se ve más adelante.

Sin embargo, es necesario analizar previamente los resultados por medio de un análisis de varianza. Como se observa en la Tabla 6 el análisis de varianza (Sokal y Rohlf, 1969) demuestra al 95% y 99% de confiabilidad, que la variabilidad asociada a los meses es significativa.

Resultan muy interesantes los datos proporcionados por la prueba de Tukey. En este análisis, $P = 10$, $f = 990$ y por lo tanto $q = 4.47$.

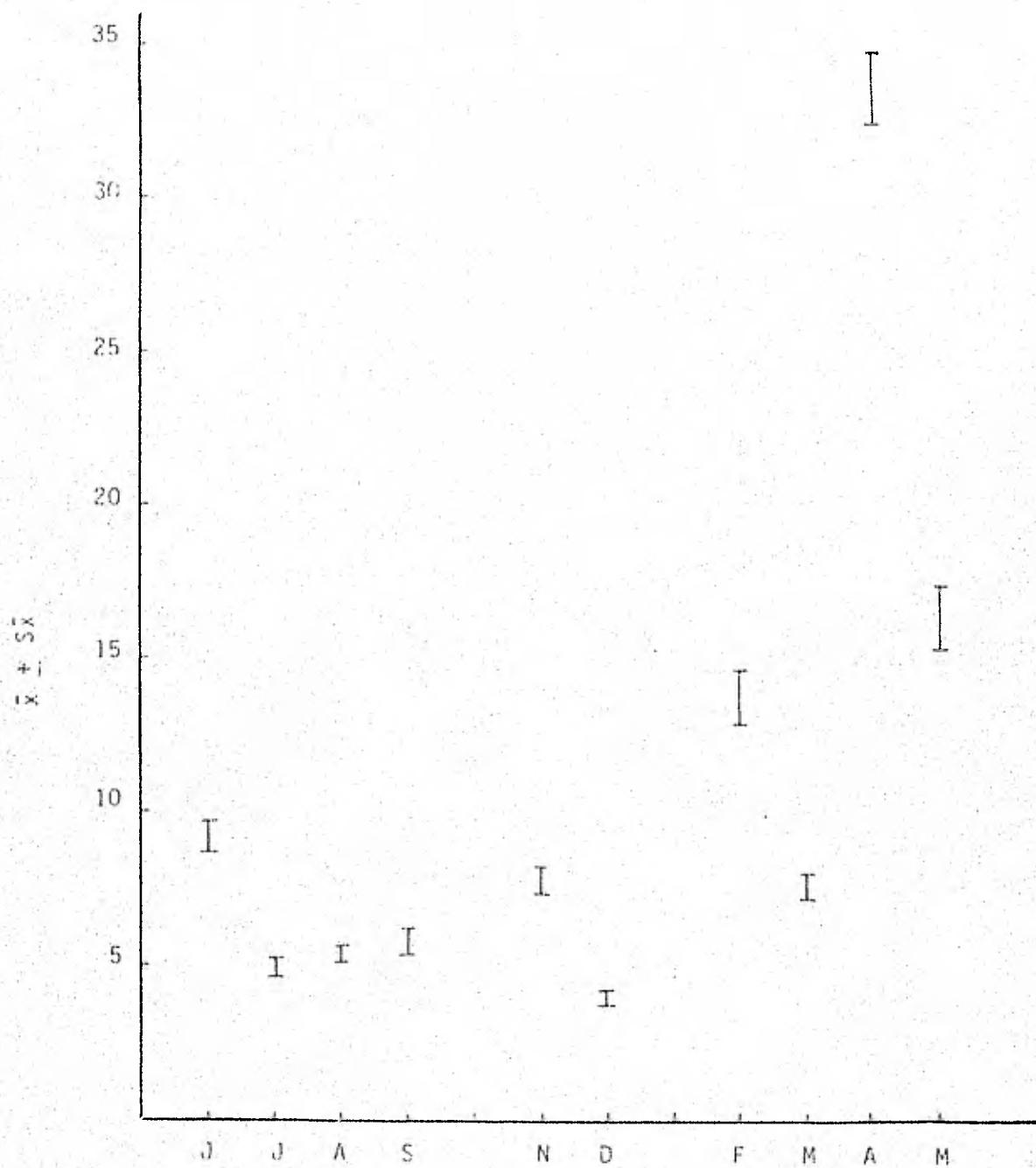


Figura 13. Distribución de las medias.

Luego,

$$S\bar{x} = \sqrt{\text{C.M. Error}} = \sqrt{37.22} = 6.1008$$

y entonces

$$w = 4.47 (6.1008) = 27.27$$

A cada "media muestral" se le suma el término (w) y si éste resultado abarca una o más de las otras medias, se dice que estadísticamente no son diferentes (Steel y Torrie, 1980).

Los resultados se presentan en la Tabla 7 y puede concluirse lo siguiente:

1) Todas las medias, excepto la de abril, no son estadísticamente diferentes.

2) Dentro de ellas existen dos grupos: uno formado por los meses de diciembre, julio, agosto y septiembre, y otro formado por marzo, noviembre, junio, febrero y mayo. Nótese que las medias están arregladas de menor a mayor.

Dentro de ambos grupos no se observa una coincidencia por lo que se refiere a la época del año (lluvias, secas o "nortes") a la que pertenecen los meses, ni en cuanto a sus respectivos valores de temperatura ó precipitación.

3) El que las medias resulten estadísticamente no diferentes significa que aparentemente hubiera bastado muestrear en cualquiera de los meses para obtener una estimación similar del aporte de caída de hojas en todo el año (excepto para el mes de abril).

4) En el mes de abril, la caída de hojas y los parámetros asociados a ella tienen un comportamiento especial.

Fuente de Variación	g.l.	S.C.	C.M.	F
Total corregido	999	107,729.87		
Meses	9	70,882.34	7.875.82	211.60**
Error	990	36,847.53	37.22	

Tabla 6. Análisis de varianza del peso seco de las hojas.
 G.L.= grados de libertad; S.C.= suma de cuadrados; C.M.= cuadrado medio; F= prueba de F, significativa al 95% y 99% de confiabilidad.

Mes	
Diciembre	3.9276+w = 31.1976
Julio	4.9293+w = 32.1993
Agosto	5.3470+w = 32.6170
Septiembre	5.6897+w = 32.9597
Marzo	7.5885+w = 34.8585
Noviembre	7.7187+w = 34.9887
Junio	9.2195+w = 36.4895
Febrero	13.7034+w = 40.9734
Mayo	16.3308+w = 43.6008
Abril	33.5430

Tabla 7. Comparación múltiple de medias (método de Tukey).
 Las líneas unen a las medias que no pueden considerarse diferentes.

Debe tenerse presente que todas estas consideraciones son válidas únicamente para los datos del año muestreado y se espera que existan ciertas variaciones en años futuros.

Es posible que en las especies de la selva se encuentren patrones de comportamiento con respecto a la caída de hojas a lo largo del año. Estos comportamientos sumados podrían producir una distribución complicada de la caída de las hojas a lo largo del año.

VII. CONCLUSIONES

1. Comparaciones con otros trabajos

A pesar de la cantidad de trabajo que se han hecho sobre caída de hojarasca en comunidades tropicales, no en todas se considera al mismo tiempo la caída de hojas y la caída total de hojarasca resultando además muy difícil encontrar datos para la caída de flores y frutos.

Los máximos valores reportados corresponden a Kira et al. (en John, 1973) que cuantificaron una caída de hojarasca de 28.3 t/ha/año en una selva alta perennifolia de Tailandia, y a Bartholomew (en John, 1973) quien reportó en una selva húmeda siempre verde de Zaire una producción de hojarasca de 31.5 t/ha/año.

Según la recopilación de la UNESCO (1979) la media de caída de hojarasca en comunidades tropicales es de 7-8 t/ha/año; de la caída total el 54% es aporte de material foliar..

El problema más serio al que se enfrentan los científicos en la investigación sobre la caída de hojarasca y la productividad, es el de decidir sobre el tamaño de área en que se va a efectuar la evaluación de la caída y, lo que es más difícil aún, determinar el número y el tamaño de las trampas a utilizar.

De hecho, en ninguno de los trabajos consultados se justifica la metodología por parte del autor. Esto aunado a los diferentes procedimientos utilizados en cuanto al tratamiento de las muestras en el laboratorio, a la diferente respuesta de las especies a las condiciones particulares del ecosistema en que viven y a sus diferentes hábitos de crecimiento (Lieth, 1973), ocasiona que sea muy difícil la comparación e interpretación de

los diferentes estudios.

En la Tabla 8 se presentan los datos de caída de hojarasca y/o caída de hojas reportados en algunas zonas tropicales.

Hopkins (1966) en su trabajo en la selva alta perennifolia de Nigeria, utilizó 10 trampas de 0.5 x 0.5 m. Muestreó mensualmente y reportó una caída total de hojarasca de 7.2 t/ha/año en la selva de Omo y de 4.6 en la reserva Olokemeji. No menciona el tamaño de área en el que distribuyó las trampas.

Por su parte, Jordan (1971) en una selva alta perennifolia de Dacryodes excelsa en Puerto Rico, realizó también un muestreo mensual ocupando 45 redes colectoras de 1 m² distribuidas en 120 ha. Encontró que la caída de hojas era de 5.47 t/ha/año.

En cambio, Cornforth (1970) en una selva tropical de Mora excelsa en Trinidad observó que la caída de estructuras foliares fué de alrededor de 7 t/ha/año. El utilizó cuatro trampas de 1.22 x 1.22 x 0.45 m que distribuyó en 2.5 km² y que recogió cada 23 días.

Puig (1979) en una comunidad de selva alta perennifolia en Guyana trabajó con cuatro parcelas de 2 500 m² en las que colocó 60 trampas de 1 m². En este caso, el muestreo fué quincenal. Los resultados que obtuvo fueron los siguientes: 8.7 t/ha/año de caída de hojaras, 5.8 t/ha/año de caída de hojas, 1.9 de ramas y 0.95 para flores y frutos.

El problema de muestreo no se reduce únicamente a los ecosistemas tropicales. Devineau (1976) utilizó 10 colectores de 1 m² en una hectárea en un bosque semidecíduo. John (1973) también en un bosque húmedo semidecíduo realizó el muestreo con 20

Lugar	Caída de Hojarasca	Caída de Hojas	Autor
Trinidad		6.8 a 7	Cornforth (1970)
Olokemeji, Nigeria	4.6	4.5	Hopkins (1966)
Omo, Nigeria	7.2	4.7	Hopkins (1966)
Puerto Rico		5.47	Jordan (1971)
Guyana	8.7	5.8	Puig (1979)
Banco, Costa de Marfil	11.9	8.2	Huttel y Bernhard-Reversat (en UNESCO, 1979)
Yapo, Costa de Marfil	9.6	7.1	Huttel y Bernhard-Reversat (en UNESCO, 1979)
Colombia	8.5		Jenny <u>et al.</u> (en UNESCO, 1979)
Darien, Panamá	11.3		Golley <u>et al.</u> (en UNESCO, 1979)
Los Tuxtlas, México	7.6	5.5	Este trabajo

Tabla 8. Comparación de caída de hojarasca y hojas (t/ha/año) en diferentes comunidades de selva alta perennifolia.

trampas de 1 m² colocadas en ocho parcelas de 0.25 ha.

Carlisle, Brown y White (1966) en su trabajo en un bosque de Quercus petraea emplearon 20 trampas de 20 cm de diámetro esparcidas en un área de 225 m².

En un bosque caducifolio de Veracruz, México. Correa (1981) colocó 50 colectores de 65 cm en un cuadro de 30 m². Por su parte, Vizcaino, Corona y Sarukhán (1981) utilizaron 98 trampas que colocaron en 1.5 ha de una comunidad de selva baja caducifolia de Jalisco, México.

Es interés de este trabajo resaltar la importancia que tiene muestrear adecuadamente la caída de hojarasca y justifica la utilización de la metodología que permite hacer válida la interpretación de los datos.

Aunque se comprobó con un alto grado de confiabilidad (97.5%) que el número de trampas empleadas fué suficiente, con los resultados obtenidos no es posible hacer una generalización de la fenodinámica de la caída de hojarasca en la selva pero sí puede afirmarse que es un fenómeno que está cambiando con el tiempo y que, al menos en el caso del presente estudio, las trampas cubrieron las eventualidades del muestreo. Se espera en un futuro una modificación en las condiciones climáticas y en el comportamiento de las especies por lo que se requiere de más años de estudio.

En general, no existe un tamaño y un número de muestras fijo y las variaciones estacionales a que está sujeta la selva sugieren que el muestreo debe ser lo más continuo que sea posible (UNESCO, 1979).

Por lo que toca a la separación del material, Jordan (1971) considera que es importante cuantificar la producción de hojas y madera por separado, ya que las hojas constituyen un almacenamiento de energía a corto plazo dado que pueden descomponerse más rápidamente que las ramas y los troncos. Estos últimos forman un almacén de energía a largo plazo debido a la resistencia que tienen sus tejidos a la descomposición. El visualizar éste proceso, aporta datos que pueden permitir el establecimiento de prácticas de maximización de la producción de madera, o bien de la producción de tejidos comestibles.

2. Consideraciones Acerca de la Productividad Primaria Neta (PPN).

Como ya se mencionó en algún momento, la caída de hojarasca en muchas ocasiones se ha utilizado para evaluar la PPN.

Resulta más sencillo medir la porción de la vegetación en forma de partes muertas, como en la caída de hojarasca, que si bien no constituye una verdadera evaluación de la PPN, sí da una buena indicación de la dinámica de la producción en el ecosistema, considerando que la productividad es uno de los factores que regulan el crecimiento de una comunidad (Westlake, 1963). Sin embargo, para Bray y Gorham (en UNESCO, 1979) la caída de hojas utilizada para estimar la productividad conduciría a subestimar la producción. Los errores provienen de la no estimación de la muerte de las plantas por daño físico o enfermedad y de la herbivoría a la que están sujetas cuando permanecen aún vivas. Por ésta última causa, se cree que el error en la estimación para el caso de las selvas es de alrededor del 1.5% (Jordán, 1971).

Además, muchas veces en estudios de productividad se subestima la producción de la biomasa hipógea, debido principalmente a que se trata de uno de los parámetros más difíciles de medir. Klinge y Rodríguez (1973) demostraron que en una pluviselva de Brasil la producción de raíces es de 225 t/ha. Jordan y Escalante (1980) reportan que la tasa promedio de acumulación de biomasa hipógea en una selva húmeda del Amazonas es de 1.17 t/ha/año. Estos datos resaltan la importancia del papel que desempeñan las raíces en la PPN y que por lo tanto, como lo ha establecido la UNESCO (1979), constituye una de las investigaciones prioritarias en el campo de la productividad.

Para complementar el análisis de productividad en la selva de Los Tuxtlas, se evaluará la producción de "necromasa" en el ecosistema, dado que el área que cubre cada trampa es insuficiente para capturar la caída de grandes ramas, fenómeno que se presenta con cierta frecuencia en la selva y que constituye un aporte importante en la productividad.

3. Apreciaciones Finales

La caída de hojarasca se relaciona en los ecosistemas con características del ciclo de nutrientes (Bormann y Likens, 1967) y por lo tanto permite conocer parte del ciclo de la materia orgánica en la comunidad (Devineau, 1976).

Estas importantes afirmaciones son confirmadas por Gorham (en Peet, 1981) quien dice: "Cuando la biomasa ha alcanzado un nivel estable y los nutrientes no están siendo incorporados en nueva biomasa, la producción estaría menos limitada por los nutrientes".

Se está desarrollando un proyecto colateral a este, que permitirá conocer la evolución de la hojarasca en el suelo y la capacidad de intercepción de la misma por la palma Astrocarium mexicanum, ya que se ha observado que ésta especie es un importante capturador natural de la hojarasca.

Dado que el ciclo de nutrientes requiere de un conocimiento de los nutrientes almacenados en la vegetación (Longman y Jenik, 1974) y de la velocidad a la cual fluyen en el ecosistema, se iniciarán también estudios del contenido de nutrientes de las hojas así como de su velocidad de descomposición de tal manera que puedan integrarse datos que permitan un entendimiento global de uno de los procesos más importantes en la dinámica de los ecosistemas: el ciclo de nutrientes.

VIII. BIBLIOGRAFIA

- ALMEIDA, M.R. 1981. Productividad primaria de tres praderas de especies tropicales: pará (Brachiaria mutica), grama amarga (Paspalum conjugatum) y pangola (Digitaria decumbens) Bol. Soc. Bot. México. No. 41: 3-13.
- BIRK, E.M. and R.W. SIMPSON. 1980. Steady state and the continuous input model of litter accumulation and decomposition in australian Eucalypt forest. Ecology 61 (3): 481-485.
- BORMANN, F.H. and G.E. LIKENS. 1967. Nutrient cycling. Science 155 (3761): 424-429.
- CARABIAS, M.J. 1979. Análisis de la Vegetación de la Selva Alta Perennifolia y Comunidades derivadas de esta en una zona Cálido-Húmeda de México. Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis Profesional. Fac. Ciencias. Univ. Nal. Autón. Méx. México, D.F. 68 pp.
- CARABIAS, M.J. 1981. Comportamiento fenológico de especies de Selva Alta Perennifolia. En: Res. VIII Con. Mexicano Bot. Morelia, Michoacán, México. pp. 311.
- CARLISLE, A., A.H.F. BROWN and E.J. WHITE. 1966. Litter fall, leaf production and the effects of defoliation by Tortrix viridana in a sessile oak (Quercus petraea) woodland. J. Ecol. 54: 65-76.
- CARRILLO, A. 1982. Producción primaria neta aérea del estrato herbáceo y efecto del ganado sobre su composición florística en la Reserva de la Biosfera "La Michilia", Dgo. Tesis Profesional. Fac. Ciencias. Univ. Nal. Autón. Méx. México, D.F., 187 pp.
- CERVANTES, L.M. 1981. Cambios estructurales en el desarrollo y productividad de una comunidad de Selva Baja Caducifolia. En: Res. VIII Con. Mexicano Bot. Morelia, Michoacán, México. pp. 305.
- CORNFORTH, I.S. 1970. Leaf-fall in a tropical rain forest. J. appl. Ecol. 7: 603-608.

- CORREA, C. 1981. Cuantificación de la producción de hojarasca en un Bosque Caducifolio de Xalapa, Veracruz, México. Tesis Profesional. Fac. Ciencias. Univ. Nat. Autón. Méx. México, D.F. 42 pp.
- DEVINEAU, J.L. 1976. Données préliminaires sur la litière et la chute de feuilles dans quelques formations forestières semi-décidues de moyenne Côte-d'Ivoire. Oecol. Plant. 11(4): 375-395.
- GARCIA, E. 1964. Modificaciones al sistema de clasificación de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). OFFSET LA-Rios. México, D.F. 71 pp.
- GOMEZ-POMPA, A., C. VAZQUEZ-YANES y S. GUEVARA. 1972. The tropical rain forest: A nonrenewable resource. Science 177: 762-765.
- GUEVARA, S., P. MORENO-CASASOLA, J. CARABIAS y S. CASTILLO. 1982. Availability of propagules in two communities. Ecología de Poblaciones de Plantas. 23 al 26 de agosto. Oaxtepec, Morelos, México.
- HOPKINS, B. 1966. Vegetation of the Olokemeji Forest Reserve, Nigeria. IV. The litter and soil with special reference to their seasonal changes. J. Ecol. 54: 687-703.
- JIMENEZ, A.E. y P. MARTINEZ. 1979. Estudios ecológicos del Agro sistema cafetalero: II. Producción de materia orgánica en diferentes tipos de estructura. Biótica 4 (3): 109-126.
- JOHN, D.M. 1973. Accumulation and decay of litter and net production of forest in tropical West Africa. Oikos 24: 430-435.
- JORDAN, C.F. 1971. Productivity of a tropical forest and its relation to a world pattern of energy storage. J. Ecol. 59: 127-142.
- JORDAN, C.F., and G. ESCALANTE. 1980. Root productivity in an Amazonian rain forest. Ecology 61 (1): 14-28
- KLINGE, H. and W.A. RODRIGUES. 1973. Biomass estimation in a central Amazonian rain forest. Act. Cient. Venez. 24: 225-237.

- KOZLOWSKI, T.T. 1971. Growth and development of trees. Vol. II. Academic Press. New York, USA. 514 pp.
- LIETH, H. 1973. Phenology in productivity studies. In: Reichle, D.E. Analysis of temperate forest ecosystems. Ed. Springer Verlag. New York, USA. Vol. I: 29-46.
- LONGMAN, K.A. and J. JENIK, 1974. Tropical forest and its environment. Longman. London. Great Britain. 196 pp.
- LOPEZ, J. 1981. Manglares: productividad de hojarasca de Avicennia germinans en un ciclo anual. En: Res. VIII Con. Mexicano Bot. Morelia, Michoacán, México. pp. 309.
- LOT-HELGUERAS, A. 1976. "La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, pasado, presente y futuro". En: Gómez-Pompa, A., C. Vázquez-Yanes, S. del Amo y A. Butanda. Regeneración de Selvas. INIREB. Xalapa, Ver. CECSA. México. pp. 31-69.
- MARTINEZ, M. 1980. Aspectos sinecológicos del Proceso de Renovación natural de una Selva Alta Perennifolia. Tesis Profesional. Fac. Ciencias. Univ. Nal. Autón. Méx. México, D.F. 181 pp.
- MARTINEZ, A. y J. SARUKHAN. 1981. Estudios sobre productividad primaria y ciclos de nutrientes en una selva estacional: II. Descomposición temporal de la hojarasca. En: Res. VIII Con. Mexicano Bot. Morelia, Michoacán, México. pp. 307.
- MENDOZA, A.E. 1981. Modificaciones del equilibrio foliar y sus efectos en el comportamiento reproductivo y vegetativo en Astrocaryum mexicanum. Tesis Profesional. Fac. Ciencias. Univ. Nal. Autón. México. México, D.F. 144 pp.
- MIRANDA, F. y E. HERNANDEZ. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Bol. Soc. Bot. México 28: 29-72.
- MONK, C.D. 1966. An ecological significance of evergreenness. Ecol. 47: 504-505.
- PEET, R.K. 1981. Changes in biomass and production during secondary forest succession. In: West, D.C., H.H. Shugart and D.B. Botkin (Eds.). Forest Succession: Concepts and Application. Springer-Verlag. New York. pp. 324-338.

- PÉREZ, A., J. SARUKHAN, E. RINCON, O. CHAVEZ, A. MARTINEZ y L. CERVANTES. 1981. Estudios sobre productividad primaria y ciclos de nutrientes en una selva estacional: III. Estructura y cuantificación de la biomasa en pie. En: Res. VIII Con. Mexicano Bot. Morelia, Michoacán, México. pp. 308.
- PIÑERO, D., J. SARUKHAN Y E. GONZALEZ. 1977. Estudios demográficos de plantas. Astrocaryum mexicanum Lieb. I. Estructura de las poblaciones. Bol. Soc. Bot. México. No. 37.
- PUIG, H. 1979. Production de litiere en forêt Guyanaise: résultats préliminaires. Ext. Bull. Soc. D'Hist. Nat. Toulouse. T. 115 Fasc 3-4 pp.
- ROSENZWEIG, M.L. 1968. Net primary productivity of terrestrial communities: prediction from climatological data. Am. Nat. 102: 67-74.
- SOKAL, R.R. and F.J. ROHLF. 1969. Biometry. W.H. Freeman & Co. San Francisco, USA.
- SOTO, M. 1976. Algunos aspectos climáticos de la región de Los Tuxtlas, Ver. En: Gómez-Pompa, A., C. Vázquez-Yanes, S. del Amo y A. Butanda. Regeneración de Selvas. INIREB. Xalapa, Ver. CECSA. México. pp. 70-110.
- STEEL, R.G.D. and J.H. TORRIE. 1980. Principles and procedures of statistics. A biometrical approach. 2th. Ed. Mc. Graw-Hill. Kogakusha, Ltd. Tokyo, Japan. 633 pp.
- TOLEDO, V.M. 1976. El ejido y la selva tropical húmeda: una contradicción ecológica y social. En: Gómez-Pompa, A., C. Vázquez-Yanes, S. del Amo y A. Butanda. Regeneración de Selvas. INIREB. Xalapa, Ver. CECSA. México. pp. 641-671.
- UNESCO. 1979. Production primaire brute et nette, parametres de croissance. Dans: Recherches sur les Ressources Naturelles: Ecosystemes forestiers tropicaux. UNESCO. PNE. FAO. France. pp. 252-290.
- VIZCAINO, M., J. CORONA y J. SARUKHAN. 1981. Estudios de productividad de una selva estacional en las costas de Jalisco, México: I. Patrones temporales y espaciales de producción de hojarasca. En: Res. VIII Con. Mexicano Bot. Morelia, Michoacán, México. pp. 306.

- WESTLAKE, D.F. 1963. Comparisons of plant productivity. Biol. Rev. 38: 385-425.
- YAMANE, T. 1967. Elementary sampling theory. Prentice-Hall, Inc.

APENDICE I

Especies típicas en los estratos.

ESTRATO I

<u>Acalypha skutchii</u>	<u>Piper hispidum</u>
<u>Annona glabra</u>	<u>Piper nigrum</u>
<u>Annona globiflora</u>	<u>Piper sanctum</u>
<u>Astrocaryum mexicanum</u>	<u>Psychotria limonensis</u>
<u>Bactris trichophylla</u>	<u>Psychotria patens</u>
<u>Chlorophora tinctoria</u>	<u>Psychotria sp.</u>
<u>Coccoloba barbadensis</u>	<u>Poulsenia armata</u>
<u>Commelina sp.</u>	<u>Pouteria campechiana</u>
<u>Croton nitens</u>	<u>Pseudolmedia oxypyllaria</u>
<u>Cupania dentata</u>	<u>Reinhardtia gracilis</u>
<u>Cymbopetalum baillonii</u>	<u>Rheedia edulis</u>
<u>Chamaedorea oblongata</u>	<u>Robinsonella mirandae</u>
<u>Chamaedorea tepalote</u>	<u>Salacia megistophylla</u>
<u>Dussia mexicana</u>	<u>Syparuna nicaraquensis</u>
<u>Erythroxylum lucidum</u>	<u>Trophis racemosa</u>
<u>Inga pruriens</u>	<u>Urera sp.</u>
<u>Inga spuria</u>	<u>Vochysia guatemalensis</u>
<u>Inga sp.</u>	<u>Myriocarpa longipes</u>
<u>Faramea occidentalis</u>	<u>Parathesis melanosticta</u>
<u>Guarea glabra</u>	
<u>Garcia parviflora</u>	

ESTRATO II

<u>Ampelocera hottlei</u>	<u>Guarea bijuga</u>
<u>Bernoullia flammea</u>	<u>Ilex condensata</u>
<u>Brosimum alicastrum</u>	<u>Ocotea sp.</u>
<u>Calophyllum brasiliense</u>	<u>Platymiscium petenera</u>
<u>Cymbopetalum sp.</u>	<u>Physalis sp.</u>
<u>Erythrina folkersii</u>	<u>Spondias mombin</u>
<u>Ficus sapiens</u>	

ESTRATO III

<u>Crataeva tapia</u>	<u>Cymbopetalum sp.</u>
<u>Cymbopetalum baillonii</u>	<u>Lonchocarpus guatemalensis</u>

ESTRATO IV

<u>Cynometra retusa</u>	<u>Stemmadenia donnell-smithii</u>
<u>Dendropanax arboreus</u>	<u>Pterocarpus hayesii</u>
<u>Ficus tecolulensis</u>	<u>Cecropia obtusifolia</u>
<u>Nectandra ambigens</u>	