

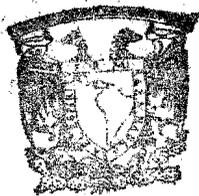


UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Carlos Jáquez
México, 1988

ESTIMACION DE LA CAIDA Y DESCOMPOSICION DE LA HOJARASCA Y SU RELACION CON LA DINAMICA DE UNA SELVA MEXICANA.



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN CIENCIAS (BIOLOGIA)

P R E S E N T A :

FRANCISCO JAVIER ALVAREZ SANCHEZ

Con gratitud

A MI ESPOSA CAROLINA

Con cariño

A MI HIJA MAYRA

INDICE

página

Agradecimientos	1
Resumen	ii
I. INTRODUCCION.	1
1. Productividad.	1
1.1. Factores que determinan la productividad.	1
1.2. Estimación de la productividad.	2
1.3. Productividad y perturbación.	3
1.4. Caída de hojarasca.	4
2. Flujo de Nutrientes.	5
2.1. Descomposición de hojarasca.	5
3. Finalidad del Estudio.	9
4. Otros estudios realizados en México.	9
4.1. Caída de hojarasca.	9
4.2. Descomposición y flujo de nutrientes.	10
II. ZONA DE ESTUDIO.	11
1. Geología y suelos.	11
2. Circulación atmosférica.	11
3. Clima.	14
3.1. Temperatura.	14
3.2. Precipitación.	14
4. Vegetación.	19
III. METODOLOGIA.	23
1. Muestreo de la Caída de Hojarasca.	23
2. Experimentos de Descomposición.	23
2.1. Descomposición en el suelo.	23
2.2. Descomposición de la hojarasca retenida por palmas.	24
2.3. Análisis de resultados.	27
IV. RESULTADOS.	29
1. Caída de Hojarasca.	29
1.1. Contribución de las especies.	36
2. Descomposición de Hojarasca.	51
2.1. Coeficiente de descomposición.	51
2.2. Experimento en condiciones de planos y pendientes.	51
2.2.1. Ajuste de modelos.	51
2.3. Experimento en condiciones de selva y claros Descomposición sobre palmas.	56
2.3.1. Ajuste de modelos.	59
3. Relación con el comportamiento fenológico de las especies.	59
V. DISCUSION Y CONCLUSIONES.	66
1. Producción de Hojarasca.	66
1.1. Problemas metodológicos relacionados con el muestreo.	66

1.2. Variabilidad espacio-temporal de la caída de hojarasca.	67
1.2.1. Caída de hojarasca.	67
1.2.2. Patrones en los comportamientos de caída de hojas.	69
1.2.3. Estructuras reproductivas.	73
1.2.4. Ramas y fragmentos no identificados.	74
1.3. Intercepción de hojarasca por la vegetación en pie.	75
1.4. Comparación de los resultados con otras áreas de estudio en los Tuxtías.	76
2. Estimación de la Productividad Primaria Neta (PPN).	77
3. Descomposición de Hojarasca.	80
3.1. El coeficiente de descomposición (K).	80
3.2. Problemas metodológicos en el estudio de la descomposición.	80
3.3. Variabilidad espacio-temporal entre especies en la descomposición.	82
3.4. Factores ambientales que regulan la descomposición.	84
3.4.1. El papel de la fauna desintegradora.	85
3.5. Factores intrínsecos que regulan el proceso de descomposición.	86
VI. IMPORTANCIA DE LA DESCOMPOSICION EN EL ECOSISTEMA.	88
1. Disponibilidad de nutrientes.	89
1.1. Depositación diferencial en el suelo.	89
2. Modelos de disponibilidad.	90
VII. BIBLIOGRAFIA.	96
APENDICE 1. Estimación de la Productividad Primaria Neta en selvas tropicales.	

AGRADECIMIENTOS.

Deseo expresar mi más amplio reconocimiento y gratitud a las siguientes personas, sin cuya asesoría, ayuda y colaboración definitivamente no hubiera podido terminar este trabajo.

El Dr. Sergio Guevara dirigió y asesoró esta tesis. Sus ideas, observaciones, comentarios y sugerencias resultaron muy valiosos y guiaron sin lugar a dudas una gran proporción de la investigación.

Al jurado dictaminador quiero agradecer no solamente su excelente y minuciosa revisión, sino también el que se hayan tomado la molestia de haber hecho este trabajo en poco tiempo, a solicitud de quien esto escribe. Así, los doctores Carlos Vázquez-Yañez, Manuel Maass, Exequiel Ezcurra, Patricia Moreno-Casasola, Ana Luisa Anaya, Emmanuel Rincón y Sergio Guevara realizaron comentarios y sugerencias en extremo útiles para la terminación de esta tesis.

Asimismo, quiero reconocer y manifestar el importante papel que desempeñaron Rosalba Becerra, Graciela Sánchez, José Antonio González-Iturbe e Irene Sánchez-Gallén, quienes han trabajado eficazmente en proyectos estrechamente ligados al que aquí se desarrolla. Ellos aportaron información gracias a la cual se enriqueció la tesis y, además, laboraron intensamente en el campo en muchas ocasiones.

El poder haber dedicado todo el tiempo para la realización de la tesis, fue gracias al apoyo de la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la UNAM, a través del Programa para la Superación del Personal Académico (PSPA).

A Silvia Castillo quiero agradecer su ayuda en la depuración de la información en la computadora, la alimentación de la base de datos y la elaboración de consultas a la misma, así como por la creación de gráficas.

Mi agradecimiento al Centro Científico de IBM el cual hizo posible la utilización del equipo de cómputo así como de los programas y paquetes estadísticos. En particular, Olga Álvarez creó la base de datos y el sistema de consultas con el que pudo analizarse la información. Por otra parte, Emilio Gutiérrez creó los programas que se usaron en los análisis estadísticos, mientras que Armando Aretia hizo el programa que se utilizó para probar la confiabilidad del ajuste en los modelos de descomposición. Su ayuda y asesoría fueron muy valiosas para mí.

Julia Carabias en varias ocasiones comentó constructivamente nuestro trabajo, y debo darle las gracias por el acceso a la información que forma parte de su proyecto.

Completar el trabajo de campo fue gracias al apoyo, además de los ya mencionados, de Jorge Meave y Horacio Paz.

Debo reiterar mi gratitud a Graciela Sánchez, quien además hizo posible la culminación del análisis de las muestras en el laboratorio.

Por su parte, Silvia Iriarte-Vivar e Irene Sánchez-Gallén ocuparon mucho de su tiempo para lograr el manuscrito final.

Finalmente, agradezco a la Sra. Carmen Victorio quien mecanografió las tablas y figuras.

RESUMEN.

El presente trabajo se enmarca en el estudio cuantitativo de la fenología y en la determinación de sus causas más probables, y fué llevado a cabo en una selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Los objetivos fueron:

1. Cuantificar la caída de hojarasca de las especies, así como su variación espacial y temporal.
2. Determinar la velocidad de descomposición de la hojarasca en el suelo para estimar su contribución al flujo de nutrientes.
3. Estimar la productividad de la selva y relacionar las variaciones en la caída de hojarasca con la fenología de las especies.

Para tal efecto, se muestreó mensualmente durante tres años la caída de hojarasca en una hectárea de selva. Se determinó un peso seco total que varió entre 8.12 y 12.5 t há⁻¹año⁻¹, lo cual da una estimación de 14.5 t há⁻¹año⁻¹ de productividad primaria neta para esta selva.

La fracción más importante fué la foliar con un promedio de 50 % con respecto al total anual, siguiéndole las ramas, los frutos y las flores. Cinco fueron las especies más importantes, que sumaron casi la mitad del peso seco de las hojas: Nectandra ambigens, Pseudolmedia oxyphyllaria, Ficus insipida, Poulsenia armata y Vatairea lundellii.

La caída de hojarasca ocurrió durante todo el año, con un máximo en la temporada de sequía. Un segundo pico se presentó en la época de nortes, debido al efecto mecánico que ejercen los vientos. Se distinguieron asimismo, tres formas en las cuales se distribuye espacialmente la hojarasca: local, moderada y amplia.

Estadísticamente, fué significativamente diferente la caída entre los meses y entre las trampas.

Finalmente, los patrones de caída por especie se agruparon siguiendo la clasificación de grupos ecológicos para la selva: pioneras (un pico máximo), nómadas (dos picos) y tolerantes.

Por lo que se refiere a la descomposición, se llevaron a cabo dos experimentos: uno contrastando variaciones topográficas (en planos y pendientes), y otro considerando el mosaico de la vegetación (en selva madura y claros). Se consideraron las especies más importantes desde el punto de vista de su caída de hojarasca, evaluándose la proporción de pérdida de peso seco a lo largo del tiempo usando un diseño factorial.

La descomposición fué significativamente diferente entre las especies y entre los ciclos considerados (lluvias y secas), pero no resultó diferente entre los sitios (con características topográficas y de vegetación específicas). Resalta el hecho de que F. insipida y P. armata se desintegraron un 60 % más rápidamente con respecto a N. ambigens y P. oxyphyllaria. En todos los casos, los datos se ajustaron a tres modelos matemáticos, derivados del exponencial negativo.

Por otra parte, se determinó también la descomposición sobre las palmas (Astrocaryum mexicanum), quienes interceptan cantidades

significativas de hojarasca antes de que llegue al suelo. En promedio, la descomposición sobre las palmas fué 30 % más lenta con respecto a la que ocurre en el suelo de la selva.

Así, se proponen finalmente tres modelos de disponibilidad potencial de nutrientes en la selva, los cuales ponen en evidencia la heterogeneidad con la cual se depositan y liberan los recursos en la selva. Estos modelos surgen de la integración de la información relacionada con: fenología de las especies, caída y descomposición de hojarasca, contenido y flujo de nutrientes.

Lo anterior se discute en función de los factores que regulan la producción y descomposición de hojarasca, de los problemas metodológicos involucrados y del papel que juegan éstos procesos en la regeneración de la selva húmeda tropical.

I. INTRODUCCION.

1. Productividad.

El funcionamiento y estructura de un ecosistema está ligado estrechamente a la energía aprovechable y a su flujo a través de los componentes del mismo. La fuente principal de energía es el sol, el proceso de aprovechamiento la fotosíntesis y el flujo ocurre por el consumo, la descomposición, la evapotranspiración, etc.

La cantidad total de materia orgánica fijada por el proceso fotosintético constituye la producción primaria bruta (PPB). La producción primaria neta (PPN) es la suma de la materia orgánica fijada (biomasa), del reemplazamiento de plantas o partes de ellas muertas, de la cantidad de biomasa consumida por los saprobios y por los herbívoros y no incluye como la PPB la utilizada para la respiración (Medina & Klinge, 1983; Jordan, 1983; Reiners, 1983).

Así, la PPN estima la materia orgánica acumulada en forma de tejidos y sustancias de reserva y la PPB añade a lo anterior el gasto respiratorio de esa biomasa. Ambas se consideran productividad cuando se refieren al tiempo (unidad de biomasa/unidad de área o volumen/unidad de tiempo; Westlake, 1983). Dado que la producción ocurre en la temporada de crecimiento, y que ésta varía entre los distintos sistemas, resulta mejor uniformizar la comparación en términos de la temporada de crecimiento.

1.1. Factores que determinan la productividad.

Mooney & Gulmon (1983) señalan que los componentes básicos de la productividad son el índice de área foliar, la tasa fotosintética neta, la proporción tallo-raíz y la duración de la vida de la hoja. Estos autores señalan que la variación de estos componentes, y por lo tanto también de la productividad, está determinada por los recursos (nutrientes, agua y luz) disponibles en el sitio, resultando en este contexto muy importantes el efecto del dosel en las tasas de extinción de la luz y el cambio en las condiciones climáticas. Baste decir que de ello pueden resultar cambios importantes en la eficiencia fotosintética de las hojas, así como una variación de las tasas respiratorias de los distintos tejidos vegetales (Jarvis & Leverenz, 1983).

Lo interesante en términos de disponibilidad, es que los recursos no son constantes y con ello puede variar la respuesta fotosintética de la planta. Se piensa que, en términos generales, las especies que colonizan áreas perturbadas usan los flujos de nutrientes mediante una tasa fotosintética alta, y la alta disponibilidad de recursos permite que respondan con un crecimiento acelerado a través de un patrón de acumulación de nutrientes determinado fundamentalmente por la secuencia de sus eventos fenológicos (Mooney & Gulmon, *op.cit.*; Chapin, 1983) canalizando así más recursos a estructuras reproductivas; esto no ocurre con plantas perennes más características de la vegetación "madura" quienes dependen en mayor proporción de patrones estacionales de disponibilidad de recursos en el suelo.

1.2. Estimación de la productividad.

Se han desarrollado varias metodologías para cuantificar la biomasa y la productividad. La más confiable consiste en el corte de todas las estructuras vegetales en un sistema dado, lo cual se traduce desde luego en una práctica destructiva. Por sus posibilidades de implementación en el campo, se usa sobre todo en comunidades poco estratificadas.

Sin embargo, desde un punto de vista forestal también se han desarrollado relaciones alométricas basadas en el diámetro de los árboles y su altura (Art & Marks, 1971).

Para la estimación de la PPB, es necesario medir la respiración en las plantas. En el campo se han utilizado frecuentemente los métodos de absorción de CO₂. Un segundo enfoque a este respecto se basa en el análisis de intercambio de CO₂ por las partes de la planta durante la estación de crecimiento, por lo cual se requiere de una estimación adecuada de la biomasa de los componentes del ecosistema (Woods & Gallegos, 1970).

Saeki (1960, en Medina & Klinge, 1983) desarrolló un modelo basado en las curvas de fotosíntesis y de la extinción logarítmica de la luz con respecto a la altura de los estratos de un bosque, método que está basado en las propiedades fotosintéticas y de transmisión de las hojas a diferentes alturas en la vegetación.

Se han desarrollado también, sobretodo en sistemas forestales, estimaciones que tienen como fundamento técnicas micrometeorológicas a través de la medición de flujos de CO₂ y características como viento, humedad y temperatura (Lieth, 1975).

Wanner (1970) y Singh & Gupta (1977), por otra parte, proponen determinar la respiración del suelo para obtener una estimación indirecta de la producción primaria, debiéndose mencionar el hecho de que existirían fuentes de error como la absorción de sustancias orgánicas por raíces y micorrizas, la caída de grandes fragmentos leñosos y la pérdida de compuestos orgánicos a través de la lixiviación.

Dada la complejidad de la mayoría de estas técnicas, la cuantificación de la productividad se ha centrado en la medición de la PPN.

La productividad primaria varía dependiendo de las condiciones particulares de un ecosistema, siendo los principales factores que la modifican: cambios de temperatura y radiación fotosintéticamente activa, concentración de CO₂, fertilidad del suelo, disponibilidad de agua, diferencias bioquímicas en el metabolismo, los consumidores primarios, así como la edad de las poblaciones (Golley, 1979; Jordan, 1983; Jarvis & Leverenz, 1983); en las dos últimas referencias pueden consultarse consecuencias claras y concretas acerca de la influencia de estos factores en la productividad.

Dado que regiones con climas similares podrían considerarse como áreas con recursos semejantes, aunque la respuesta de las especies a éstos últimos fuera distinta, es posible hipotetizar que existe una convergencia en la productividad en zonas apartadas (Mooney & Gulmon, 1983), pero debe tenerse mucho cuidado en la comparación de los valores de productividad en distintos ecosiste-

mas, y más aún si las metodologías utilizadas han sido distintas.

1.3. Productividad y Perturbación.

El incremento en biomasa durante los procesos sucesionales (sobretudo en la fase de ingreso de las especies leñosas) es resultado de la acumulación de elementos en la vegetación, principalmente foliar en los primeros estadios y de biomasa leñosa en las últimas etapas (Sprugel, 1985), comportamiento más claro en los ecosistemas tropicales lo que llevó a pensar que son estos más productivos con respecto a los sistemas templados. A este respecto, puede afirmarse que la PPN aumenta hacia el ecuador, excediendo la PPN promedio anual de las selvas tropicales por un factor de 1.7 a la de los bosques templados (Vizcalno, 1983).

Sin embargo, Jordan (1983), basándose en el trabajo de Jordan & Murphy (1978), demostró que no existe diferencia significativa en la producción de tejidos leñosos entre las selvas tropicales y los bosques templados, no ocurriendo así por lo que se refiere a la biomasa foliar.

La cuantificación de la productividad permite ampliar el espectro de caracterización de los ecosistemas, contribuyendo a la comparación entre la funcionalidad de los mismos. Además, puede complementarse su estudio con información climática, edáfica y vegetacional para caracterizar a la comunidad en términos de los patrones de producción de las distintas formas de vida si es posible, o para relacionar la productividad con aspectos como dominancia y el estado sucesional de las comunidades.

Ya que la PPN está relacionada con el incremento de la biomasa vegetal, puede obtenerse una estimación adecuada midiendo el aumento de ésta en el tiempo. Parte de este material, forma el tejido de estructuras que se pierden por mortalidad natural, como es el caso de las hojas. Por esta razón, en estados estables y maduros de la vegetación se utiliza a la caída de hojarasca (litter) como un estimador de la PPN, dado que no existe un incremento en la productividad neta del ecosistema (PPNE) (Golley, 1979; Medina & Klinge, 1983). Esta última, consiste en la suma de la productividad secundaria (biomasa animal) y de la energía que no utilizan los heterótrofos; en otras palabras, es el cambio neto en la biomasa total del ecosistema, resumiéndose en ella todo el flujo carbón/energía (Sprugel, *op. cit.*). Además, sería necesario considerar las pérdidas foliares por herbivoría, los árboles muertos en pie y, sobretudo, la biomasa hipógea.

En general, se puede pensar que la PPNE es mayor a cero sobretudo en las primeras etapas de la sucesión. En estos casos la respiración de los heterótrofos es menor a la PPN y la perturbación ha ocasionado, por un lado, una disminución en la acumulación de materia orgánica y por el otro ha provocado que disminuya la formación del suelo aumentando al mismo tiempo (teóricamente) la velocidad de descomposición dadas las condiciones ambientales contrastantes (Reiners, 1983; Sprugel, 1985). Al final de la regeneración, se completan la formación de las capas del suelo y la acumulación de la materia orgánica, y al disminuir la descomposición, la PPNE

es igual a cero, pero debe tomarse muy en cuenta que debe para ello promediarse sobre varios ciclos de perturbación.

Es decir, la descomposición se equilibra con la caída de hojarasca, de tal modo que el balance entre estos dos procesos está determinado por la cantidad de materia orgánica acumulada en el suelo. El problema en este caso es que no se conocen las cantidades de la hojarasca involucradas en la tasa de renovación de las raíces (Jarvis & Leverenz, 1983).

Lo anterior se traduce en que la intensidad y la frecuencia de la perturbación pueden cambiar la calidad del sitio y con ello alterar la PPNE. Lo único que puede decirse es que para persistir en un régimen de perturbación, las especies deben adaptarse a completar sus ciclos de vida bajo dicho régimen, apoyadas en los atributos de su historia de vida (Reiners, 1983).

De cualquier manera, resulta difícil predecir y precisar el sentido en el que cambiará la estructura del ecosistema luego de una perturbación. Por ejemplo, la influencia de tormentas o fuego actúan de distinta manera, ocasionando en un caso que se depositen grandes cantidades de materia orgánica en el suelo o, como en el caso del fuego, que se acelere la mineralización o se pierda materia orgánica del sistema (Vitousek, 1985).

1.4. Caída de hojarasca.

La producción de hojarasca es uno de los procesos más importantes en el ecosistema ya que representa la mayor vía de flujo de nutrientes y puede analizarse su relación además con la descomposición y fenología de las especies (Proctor, 1983). Combinada con datos de PPN, produce también información acerca de la distribución de la biomasa en los diferentes ecosistemas (Meentemeyer, Box & Thompson, 1982).

Bray & Gorham (1964) resumieron por primera vez los datos de producción de hojarasca en distintos ecosistemas en el mundo, y en base a ellos se determinó a la PPN como el triple de aquella, pero en realidad Jordan (1983b) demostró que para las selvas tropicales la PPN es 1.3 veces la caída de hojarasca. No obstante, debe considerarse que la colecta de hojarasca utilizando trampas subestima la producción real debido a la descomposición y a la exportación de materia orgánica del sistema.

La caída de hojarasca aumenta hacia el ecuador como consecuencia del aumento de la productividad primaria, al aumento en temperatura y por el periodo de crecimiento anual. Longman & Jenik (1974) y Lugo, González-Liboy, Cintron & Dugger (1978) señalan otros factores que afectan la caída de hojarasca: la falta de oxígeno, la fertilidad del suelo y su humedad, la precipitación, el efecto mecánico de los vientos y la competencia entre hojas jóvenes y seniles por nutrientes. De hecho, Meentemeyer, *et al.* (1982) demostraron que la evapotranspiración está fuertemente correlacionada con la producción de hojarasca, aunque Jordan (1971) y Jordan & Murphy (1978) afirmaron que es la luz y temperatura durante la estación de crecimiento la causa principal del incremento en la caída de hojarasca. Desde luego, es muy posible que este proceso sea afectado por una mezcla compleja de las variables mencionadas.

2. Flujo de Nutrientes.

Los nutrientes fluyen y circulan a través de los grandes compartimientos del ecosistema (orgánico, matriz del suelo y atmósfera; Bormann & Likens, 1970) impulsados directa e indirectamente por la energía solar, en conjunción con procesos como la descomposición, lixiviación, intemperismo y la absorción. Aunque la dinámica específica en el suelo difiere para cada uno de los nutrientes en particular, las principales actividades biológicas involucradas son la mineralización y la inmovilización (Coleman, Reid & Cole, 1983).

Resulta difícil medir las relaciones de ingreso y salida de nutrientes ya sea entre compartimientos, o bien del ecosistema ya que, además, ello está estrechamente relacionado con el ciclo del agua. En el caso de las selvas tropicales y de la mayoría de los ecosistemas terrestres para medir este movimiento, se cuantifican directamente la lluvia efectiva (es decir, la precipitación que ha pasado a través del dosel y de los estratos de la vegetación) y el flujo caulinar (esto es, el que escurre a través de los troncos) (Parker, 1983); estos se suman y se restan a la evapotranspiración estimada, y la resultante es el agua de escurrimiento. Finalmente, la tasa de pérdida de nutrientes se calcula multiplicando la tasa de escurrimiento por la concentración del elemento en esa agua (Bormann & Likens, *op. cit.*). De esta manera, la concentración de elementos en el flujo de agua puede indicar propiedades del ecosistema en cuanto a saturación o capacidad de intercambio de nutrientes en el suelo.

Jordan, Klinge & Sasscer (1972) elaboraron un modelo de flujo de aquellos elementos que no se presentan en forma gaseosa en el ecosistema (Figura 1). Del ingreso a través de la lluvia, el 16 % de los nutrientes es interceptado por el dosel y el 84 % se desplaza directamente al suelo. En general, el gran volumen de N y P en las selvas tropicales está en el suelo, raíces y la hojarasca, mientras que la gran proporción de los cationes como Ca, K, Na y Mg están en la biomasa en pie (Salati & Vose, 1984). En general, las vías de flujo de los nutrientes pueden ilustrarse como el modelo que se muestra en la figura 2.

2.1. Descomposición de la Hojarasca.

La hojarasca puede abastecer anualmente más cantidad de nutrientes al suelo que la lluvia efectiva, liberándose en el primer caso más lentamente, mientras que en la lluvia efectiva casi todos están disueltos y disponibles para la planta.

El análisis de las concentraciones foliares de nutrientes constituyen una vía alternativa para caracterizar el flujo y disponibilidad de nutrientes en los ecosistemas. En las plantas perennes la translocación de nutrientes de la hoja a los tallos antes de la abscisión permite reutilizar los nutrientes para construir hojas u otras partes de la planta. De hecho, puede cuantificarse la eficiencia de la vegetación en el uso del nutriente como la inversa de la concentración del mismo en la hojarasca (Vitousek, 1982, 1984).

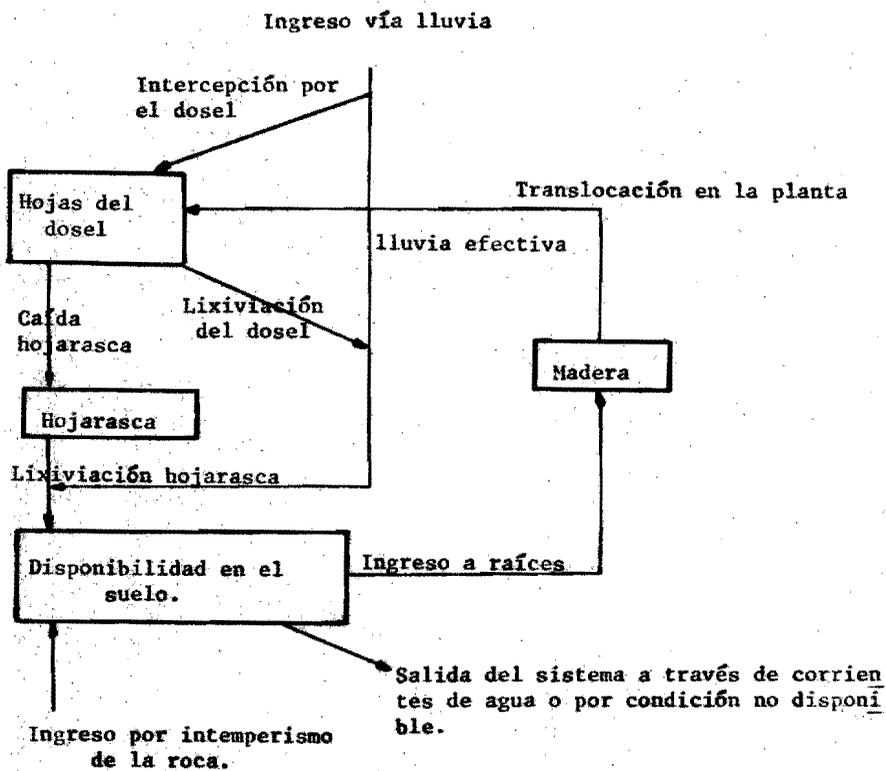


Figura 1. Diagrama del ciclo de elementos que no se presentan en forma gaseosa (Tomado de Jordan, Kline y Sasscer, 1972).

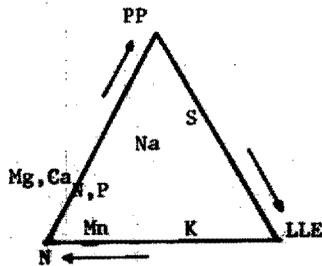
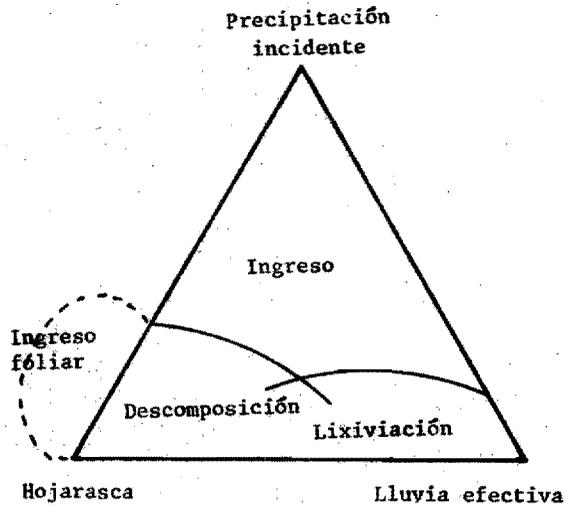


Figura 2. Diagrama de las vías de ingreso de nutrientes al suelo de la selva. Cada lado del triángulo es un eje que corresponde a cada una de las vías señaladas, en las cuales el ingreso de los nutrientes está en porcentajes con respecto al ingreso total en lluvia incidente (no interceptada por la vegetación), lluvia efectiva (interceptada por la vegetación) y caída de hojarasca (tomada parcialmente por Parker, 1983).

Las tasas de ciclaje de los nutrientes son más altas en los trópicos que en las regiones frías o secas, debido a la rapidez con que están disponibles los nutrientes en el suelo como consecuencia de las altas velocidades de descomposición (Kiffer, Puig & Kilbertus, 1981). Estas últimas se deben a la elevada precipitación y a la alta temperatura constante la cual facilita la lixiviación y que genera las condiciones microambientales propicias para el establecimiento de la fauna desintegradora.

El proceso de descomposición implica el procesamiento de los detritos orgánicos a través de los organismos saprobios (Singh & Gupta, 1977) y puede dividirse en las siguientes fases (Madge, 1965; Anderson & Swift, 1983):

- a. Trituración. Implica la reducción del tamaño de las partículas. No existe pérdida de material.
- b. Lixiviación. Proceso físico-químico por el cual el material soluble es removido, ocasionando pérdida de peso y alteraciones químicas en el material vegetal.
- c. Catabolismo. Hay un cambio de estado a formas inorgánicas, interviniendo la comunidad desintegradora. Hay pérdida de material debido a la transformación a formas volátiles o solubles.

Estas fases ocurren simultáneamente, reguladas por cuatro variables: i) la calidad del recurso (dureza, contenido de nutrientes y compuestos como la lignina y la celulosa, grosor, tamaño, etc.); ii) los factores ambientales, principalmente la humedad y la temperatura (esencial para los procesos químicos como para la regulación de las poblaciones de microorganismos); iii) los organismos desintegradores, que incluyen desde bacterias, protozoarios, hongos y algas, hasta nemátodos y artrópodos; iv) factores del suelo que afecten la actividad de los microorganismos (como su estructura, textura, humedad, aereación y características físico-químicas como la temperatura, el pH y la luz) (Jensen, 1974; Dickinson, 1974; Anderson & Swift, 1983).

Existen métodos directos e indirectos para estudiar el fenómeno de la descomposición. Los métodos indirectos (Jenny, Gessel & Bingham, 1949; Singh & Gupta, 1977; Anderson & Swift, op.cit.) incluyen:

1. Por medio del coeficiente de descomposición anual (K) el cual se obtiene relacionando la acumulación de hojarasca en el suelo con la caída de la misma.
2. Restando la cantidad final de hojarasca a una inicial, añadiendo a ello los ingresos de materia muerta durante la estación (método de cosecha).
3. Comparando el peso a tiempos distintos de dos zonas del suelo de las cuales fue removido el material muerto (método de muestras pareadas).
4. Midiendo la respiración del suelo, la cual incluye la respiración de los heterótrofos más la de las raíces.

Por otro lado, los métodos directos incluyen el uso de mallas metálicas y bolsas de malla plástica con hojarasca que se colocan en el suelo (Singh & Gupta, op.cit.). Las últimas son las que se

usan más comúnmente ya que pueden manejarse de una forma más práctica y permiten llevar a cabo el estudio con ciertas especies o bajo determinadas condiciones deseadas por el investigador. Generalmente se comparan las pérdidas de peso de la hojarasca (inicial-final) y a menudo se utilizan diferentes medidas en abertura de la malla con el fin de excluir ciertos grupos de desintegradores, determinando con ello el papel que desempeñan en la descomposición (Crossley & Hoglund, 1962).

3. Finalidad del Estudio.

Esta investigación forma parte del proyecto de 'Regeneración de Selvas' que se lleva a cabo en el Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias, UNAM. Este proyecto tiene como finalidad identificar y caracterizar los mecanismos y procesos de regeneración natural de la selva, para lo cual las diversas investigaciones se agrupan en tres rubros:

1. Estudio de la composición y estructura de la vegetación en selva, sitios perturbados y campos agrícolas y ganaderos (Carabias, 1979; Purata, 1986; Bongers, F., J. Popma, J. Meave & J. Carabias, datos no publicados).
2. Estudio de la fenología de especies componentes de los distintos tipos de comunidad, y análisis de las causas de ese comportamiento (Ros, 1983; Alvarez, 1982, 1984; Alvarez & Guevara, 1985; Carabias & Guevara, 1985; Becerra, 1986; Meave, 1987).
3. Estudio de la composición del banco de semillas y lluvia de semillas en esas comunidades (Salmerón, 1984; Guevara, 1986; Guevara, Purata & Van der Maarel, 1986).

El presente trabajo se enmarca en el estudio cuantitativo de la fenología y en la determinación de sus causas más probables. Los objetivos particulares son:

1. Estimar la producción de hojarasca de las especies arbóreas de un área de selva alta perennifolia, así como su variación espacial y temporal.
2. Determinar la velocidad de descomposición en el suelo para estimar su contribución al flujo de nutrientes.
3. Estimar la productividad de la selva y relacionar las variaciones en la producción de hojarasca, con la liberación de nutrientes.

4. Otros estudios realizados en México.

4.1. Caída de Hojarasca.

En nuestro país, se han llevado a cabo estudios de producción de hojarasca y de materia orgánica en la selva alta perennifolia de Veracruz (Alvarez, 1982, 1984; Alvarez & Guevara, 1985). En comunidades de selva baja y mediana caducifolia en Jalisco (Vizcaino, 1983; Martínez, 1984), en bosques mesófilos de Michoacán (Carreón, 1983) y Tamaulipas (Bracho & Puig, 1987), en un bosque

caducifolio de Veracruz (Correa, 1981), en pastizales templados y tropicales de Durango (Carrillo, 1982) y de la región de la costa del Golfo de México (Almeida, 1981), respectivamente, en un manglar de Veracruz (López, 1981) y por último, en un agroecosistema cafetalero del mismo estado (Jiménez & Martínez, 1979).

Estos se enmarcan, en su mayoría, como parte de investigaciones más amplias acerca de la PPN y su relación con la composición y estructura de la comunidad, como parte del entendimiento del balance energético y los ciclos de nutrientes o, por último, como parte inicial de estudios sobre descomposición de la materia orgánica.

El proyecto de caída de hojarasca en la selva de Los Tuxtlas inició con el objetivo de comprobar cuantitativamente el comportamiento fenológico de las especies en la selva.

4.2. Descomposición y Contenido de Nutrientes.

Son pocos los trabajos que se han realizado en México acerca de la descomposición de la materia orgánica. Ellos son: Martínez (1984) y en selvas estacionales de Jalisco, Alvarez (1984) y Becerra (1986) en una selva alta perennifolia de Veracruz, Becerra (1984) y Ezcurra & Becerra (1987) en un bosque mesófilo de Tamaulipas.

Asimismo, los grupos de trabajo de la Facultad de Ciencias y del Instituto de Ecología están realizando estudios en los cuales se busca vertir la información básica requerida para conocer los lineamientos generales del ciclo de nutrientes, cuantificando la producción de hojarasca como vía principal de ingreso de los mismos al suelo del ecosistema (Gaytan, 1987). En el caso de una comunidad de Bosque Mesófilo en Tamaulipas y la selva tropical de Veracruz, las líneas de investigación han tendido hacia el conocimiento de la concentración y flujo de nutrientes para entender la relación que existe con la estructura y fenología de la comunidad, mientras que en las selvas estacionales de la costa de Jalisco un grupo de investigadores del Instituto de Biología tiene también como objetivo a largo plazo el entendimiento de la estructura y función del ecosistema y cómo es que cambian bajo diferentes grados de perturbación.

II. ZONA DE ESTUDIO.

Este trabajo se desarrolló en los terrenos de la Estación de Biología Tropical " Los Tuxtlas " del Instituto de Biología UNAM, en el Área destinada a los proyectos de investigación (Estrada, Coates-Estrada & Martínez-Ramos, 1985).

La estación se localiza a $95^{\circ}04'$ - $95^{\circ}09'$ de longitud y a $18^{\circ}34'$ - $18^{\circ}36'$ de latitud norte, al sureste del estado de Veracruz (Figura 3). Cubre una superficie de 700 has., con un rango altitudinal que va de 150 a 530 msnm (Estrada, *et al. op. cit.*).

1. Geología y Suelos.

La poca información existente de carácter geológico corresponde a la región de Los Tuxtlas, en general.

Ríos Macbeth (1952, en Ibarra, 1985) dice que el macizo montañoso de esta región puede considerarse diorita, con extrusiones más recientes andesíticas y basálticas, cubiertas casi en su totalidad por depósitos piroclásticos y derrames de lavas, en los cuales aparecen esporádicamente sedimentos marinos del Terciario. Según dicho autor, la formación más antigua es del Oligoceno, y está constituida principalmente por arcillas, tobáceas y areniscas, así como otras rocas sedimentarias como las calizas (Flores, 1971).

Andrie (1964, en Ibarra, *op. cit.*) concluyó que la sierra de Los Tuxtlas estuvo compuesta originalmente de andesitas y, más recientemente, por derrames basálticos y tobas del Pleistoceno.

Pocos y superficiales son los estudios que se han realizado con respecto al suelo en la región de Los Tuxtlas, por lo que deben considerarse con mucha reserva los datos que en la mayoría de las ocasiones incluso no coinciden. Se puede concluirse que es un suelo laterítico de textura migajón-arcillosa, de color moreno-rojizo y con un pH ligeramente ácido (Sousa, 1968; Rico, 1972, en Estrada, *et al.*, 1985). Sin embargo, Chizón (1984), señala que el tipo de suelo más abundante es un regosol eútrico, el cual tiene en general un horizonte orgánico de 5 cm., con una gran acumulación de materia orgánica en las capas más superficiales que, debido a la pendiente y edad geológica, no han desarrollado todos los horizontes estando mejor representado el A, y en ocasiones el B.

2. Circulación atmosférica.

Como sucede en la mayor parte del país, la zona de estudio está dominada por los vientos alisios que en verano son intensos influyendo desde el nivel del mar hasta las altas montañas (Figura 4). Estos vientos provienen de la celda anticiclónica Bermuda-Azores y provocan grandes aportes de humedad (García, 1964).

Los ciclones tropicales son perturbaciones atmosféricas cuyo efecto resulta importante en la zona, ya que su influencia provoca el aumento en la precipitación principalmente en los meses de septiembre y octubre (Soto, 1976).

Es importante señalar la presencia en otoño de una vaguada polar en la circulación aérea superior que bloquea la entrada de

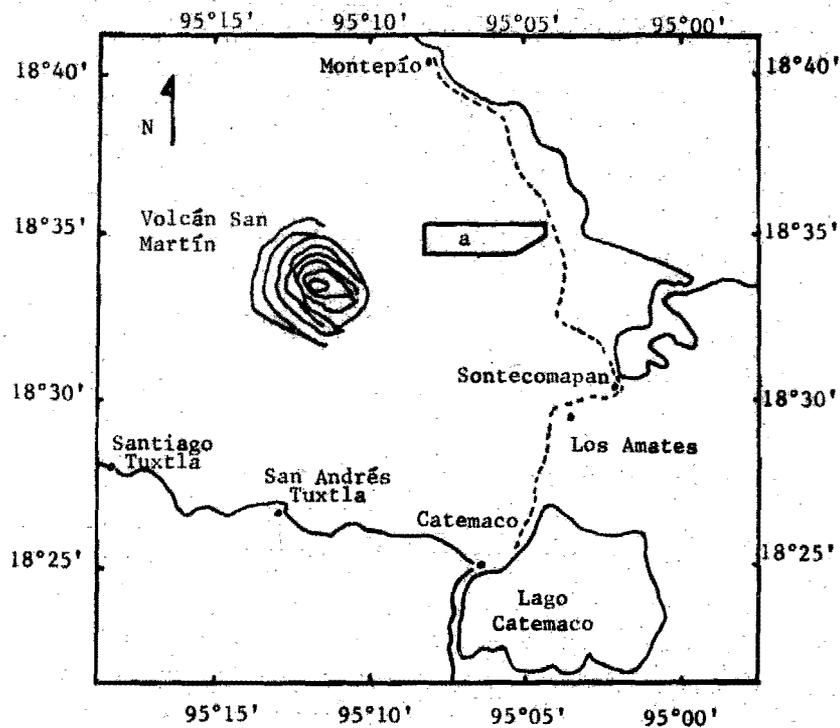


Figura 3. Localización de la Estación de Biología "Los Tuxtlas" (a).
 (Tomada de Lot-Helgueras, 1976).

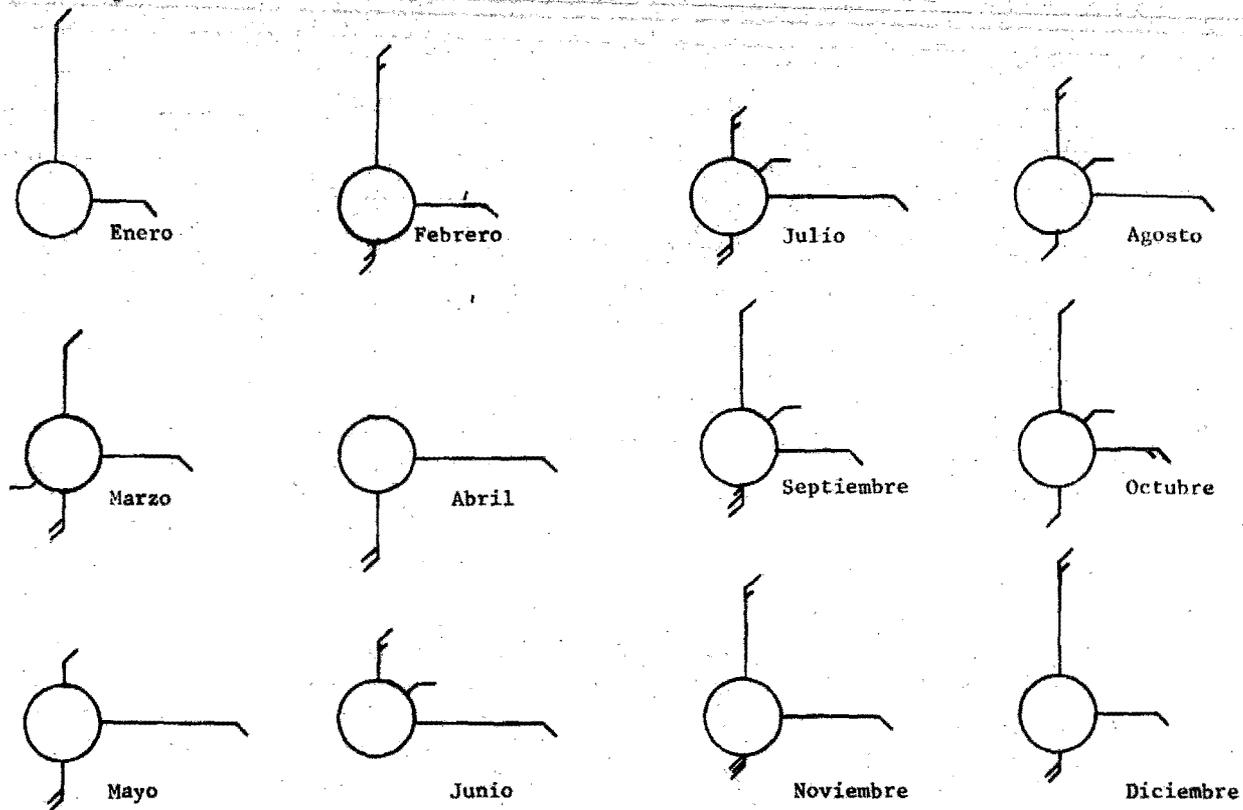


Figura 4. Rosas de los vientos correspondientes a la Estación de Coyame (escala 1:2). Las líneas en el sentido de los puntos cardinales indican la frecuencia, y las pequeñas la intensidad.

los alisios al continente, lo cual se manifiesta en una disminución en la precipitación (canícula) en el mes de agosto (Figura 5). Los pocos datos de precipitación disponibles para la estación de Biología en particular no indican la presencia de esta sequía intraestival (Figura 6).

En invierno los alisios restringen su influencia hasta 2 000 m de altura, arriba de los cuales la circulación es del oeste (García, op.cit.). En esta época, son frecuentes masas de aire frío y húmedo provenientes del norte de Estados Unidos y sur de Canadá ("nortes"), que aportan cerca del 15 % de la precipitación promedio anual, produciendo además descensos en la temperatura de hasta 10 °C en algunos días invernales (Estrada, et al., 1985).

3. Clima.

Para su descripción, se utilizaron los datos de dos estaciones cercanas al área de estudio: Coyame y Sontecomapan, con 27 y 7 años de observación, respectivamente. La primera se encuentra a 18°26' de latitud y 95°00' de longitud, a una altitud de 340 msnm; la segunda está a 18°30' de latitud y 95°02' de longitud, a 90 msnm.

3.1. Temperatura

La isoterma de 24° rodea a la región entre los 100 y 200 m, es decir, hacia la base de la sierra, mientras que la de 22° se encuentra hacia las partes más altas, aproximadamente a los 700 m (Alvarez, J., C. Tovar & I. Sánchez-Gallén, datos no publicados).

Las temperaturas medias, máximas y mínimas (anuales) se presentan en la Tabla 1. Asimismo, las temperaturas medias calculadas resultaron ser más altas, y en el caso de la estación de Coyame, el 80 % de los años de observación estuvo por debajo de los 24.8 °C (Figura 5), aunque son relativamente más bajas en Coyame debido a las condiciones frescas que le proporcionan la elevada precipitación y su localización en el parteaguas de la sierra.

Las temperaturas mínimas ocurrieron en el periodo entre diciembre y febrero (Figura 5), dependiendo en gran parte por la exposición de la zona a los "nortes".

Por otra lado, la oscilación térmica anual es de 6.7 °C en Sontecomapan y de 5.2 °C en Coyame. La poca oscilación indica que, según las gráficas de temperaturas relativas (García, 1964; Figura 7), la segunda mitad del año es más fría, excepto los meses de noviembre y diciembre en Sontecomapan.

3.2. Precipitación.

La época de lluvias ocurre en el verano en la estación de Los Tuxtles (Figuras 5 y 6), aunque el régimen es intermedio en las estaciones de Coyame y Sontecomapan.

A continuación, se presenta un resumen de las principales peculiaridades con respecto a la lluvia en la región (Alvarez, Tovar & Sánchez-Gallén, datos no publicados):

- a. La isoyeta de 2 000 mm corre por la base de la sierra, subiendo a 3 500 mm alrededor de los 8 000 msnm.
- b. En Sontecomapan, hay un promedio de 166 días con

Tabla 1. Temperaturas medias, máximas y mínimas promedio en las estaciones climatológicas de Sontecomapan y Coyame (tomada de Alvarez, Tovar y Sánchez, datos no publicados).

	E S T A C I O N	
	Sontecomapan	Coyame
T media	24.3	24.2
D.E. ¹	0.26	1.05
T máxima	33.8	33.2
D.E.	0.49	0.93
T mínima	16.6	17.4
D.E.	1.19	0.90

¹Desviación estándar.

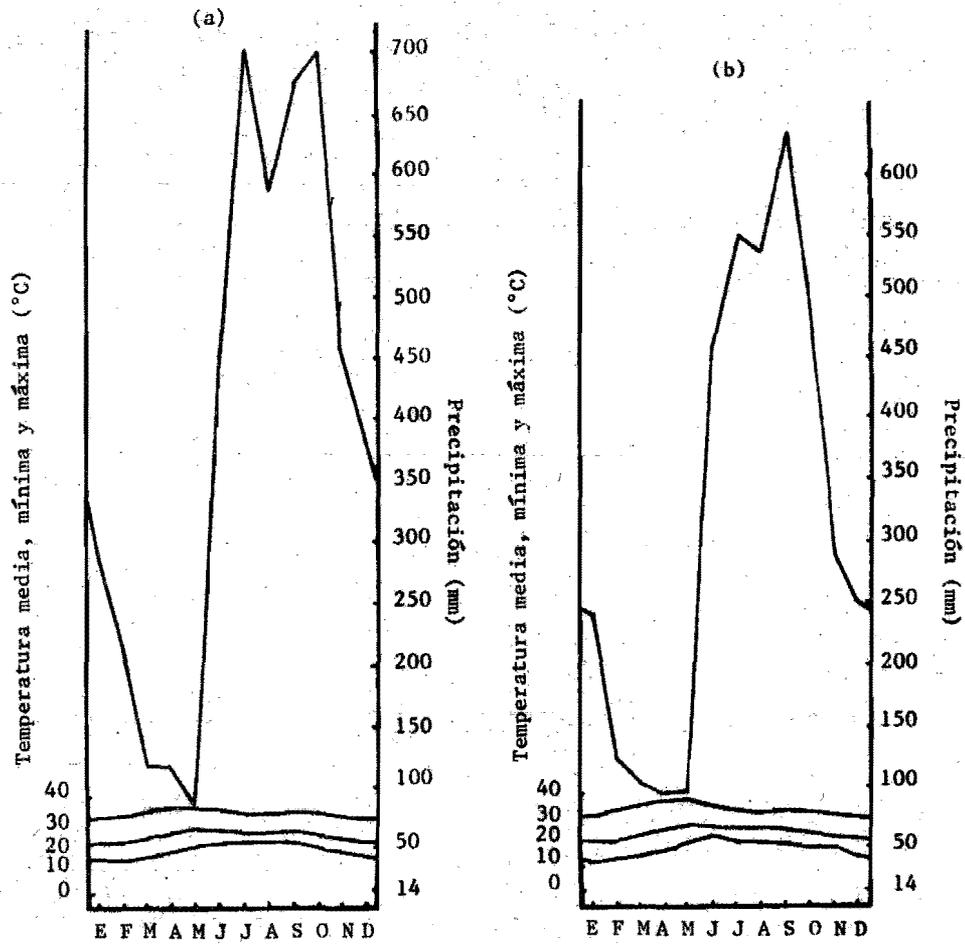


Figura 5. Climogramas correspondientes a las estaciones de Coyame (a) y Sontecomapan (b).

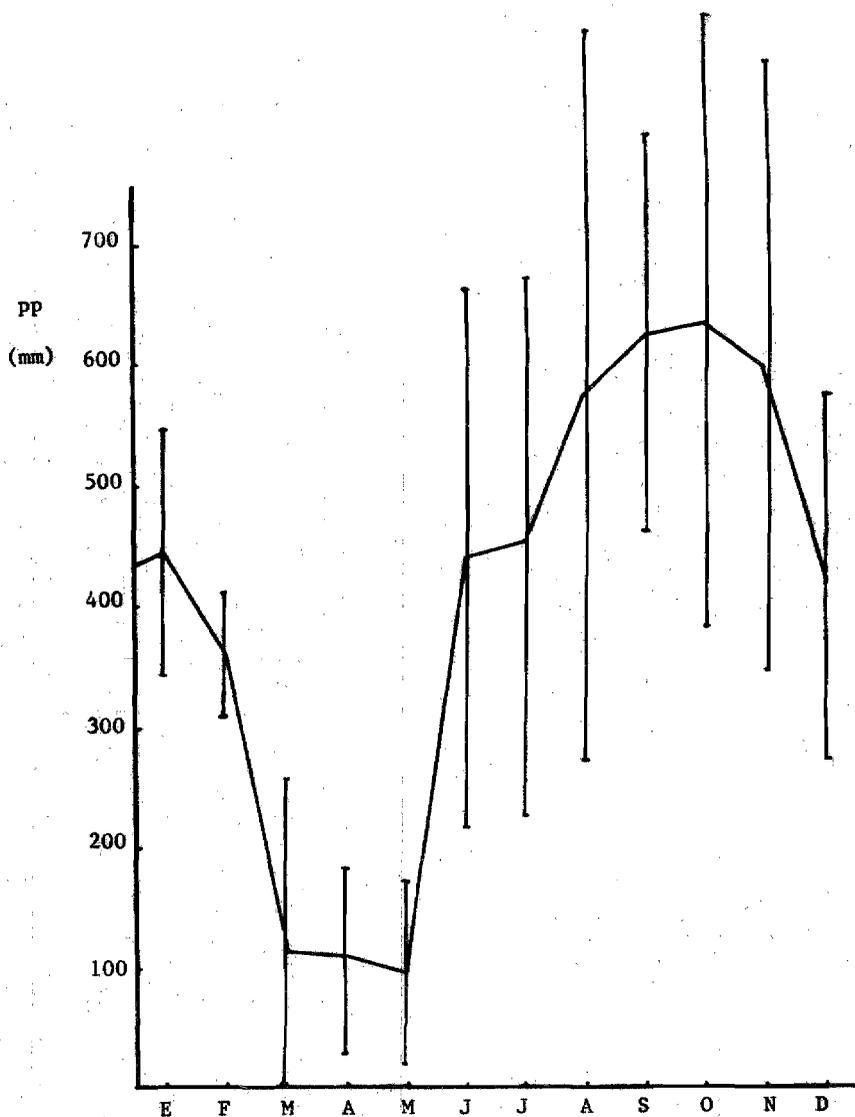


Figura 6. Precipitación media (+ desviación estándar) en la Estación de Biología "Los Tuxtles", para 10 años de observación (tomada de Estrada, et. al. 1985).

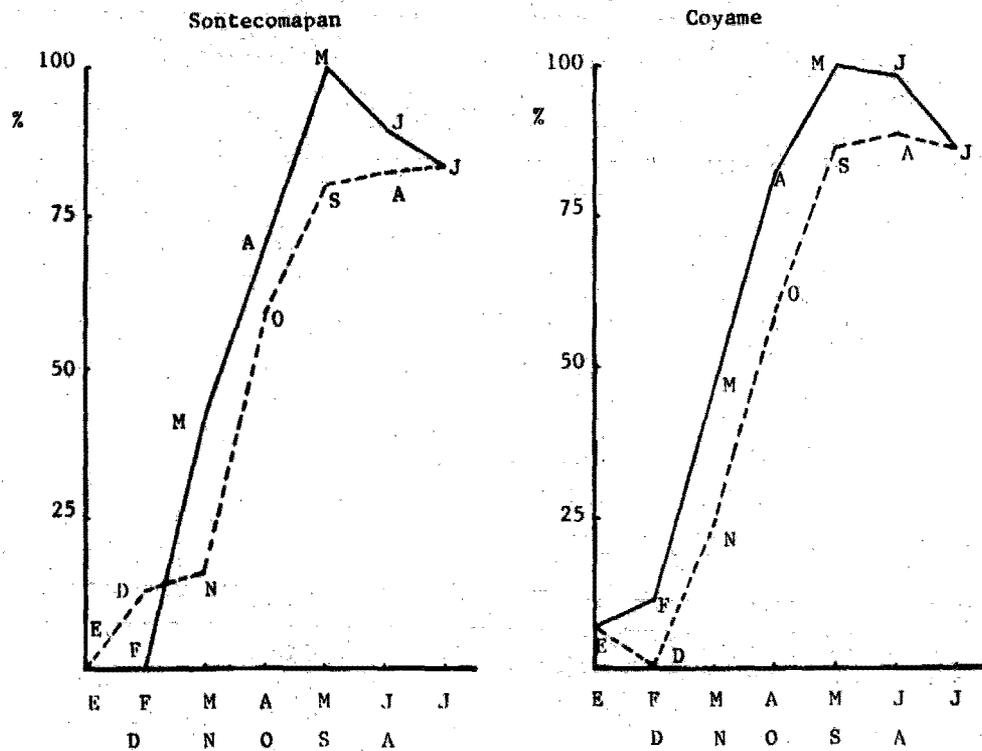


Figura 7. Temperaturas relativas.



lluvia apreciable (> 0.1 mm), mientras que en Coyame es de 186 días.

- c. Las desviaciones relativas de Ecart y el coeficiente pluviométrico relativo, calculados según García (1964) demostraron una deficiencia de agua de diciembre a mayo, extendiéndose desde noviembre en Sontecomapan (Tabla 2).
- d. Las curvas de precipitación acumulada señalan que el 50% de la precipitación se alcanza hacia la mitad del mes de julio, lo cual quiere decir que el 50 % restante se acumula en cinco meses debido a la época de lluvias y la influencia de los ciclones tropicales y los "nortes" (Figura 8).
- e. La precipitación media anual es de 3 859 mm según la estación de Sontecomapan, de 4 756 para Coyame y de 4 707 para la estación de Biología.

Es así, que el clima de la región es cálido-húmedo del tipo Af(i')w", y particularmente para la estación es Af(m)w"(i')g según la clasificación de climas de Köppen modificada por García (1964). Está caracterizando por una precipitación promedio anual de 4 700 mm presentando un mínimo en abril y mayo, y un máximo en julio con una canícula en el mes de agosto. La temperatura máxima se registra en junio (27.1°C) y la mínima en enero (21.1°C).

4. Vegetación.

La vegetación del lugar se describe como selva alta perennifolia (Miranda y Hernández, 1963).

Fisiológicamente, puede decirse que los árboles dominantes en la selva alcanzan alturas hasta de 30 y 40 m, siendo muy evidente la abundancia de palmas (hasta 300 individuos por ha, Estrada, *et al.*, 1985) principalmente de la especie *Astrocaryum mexicanum*.

Los bejucos son también importantes desde el punto de vista estructural, ya que uno de cada tres troncos leñosos (DAP > 1.0 cm) corresponde a una liana, siendo las familias con más especies Bignoniaceae, Sapindaceae, Asclepiadaceae, Menispermaceae y Leguminosae (Estrada *et al.*, *op. cit.*).

Existen asimismo plantas epifitas principalmente de la familia Araceae y árboles estranguladores sobre todo de los géneros *Ficus*, *Clusia* y *Oreopanax*. Por lo que se refiere al estrato herbáceo, la especie más común es *Aphelandra aurantiaca*.

La riqueza florística de la selva de la estación, es evidente al consultar el trabajo de Ibarra (1985). En él se expone una lista de 436 especies, pertenecientes a 97 familias de angiospermas. El arreglo estructural de estos elementos ha sido señalado por Carabias (1979), Martínez-Ramos (1980) y Torquebiau (1980), de cuyos trabajos se pueden identificar tres estratos arbóreos:

1. El inferior (de 0 a 10 m) dominado por *A. mexicanum*, *Faramea occidentalis* y *Psychotria* spp.
2. El medio (de 10.5 a 20 m), con *Pseudolmedia oxypyllaria*, *Quararibea funebris*, *Croton nitens*, *Guarea glabra* y *Stemmadenia donnell-smithii*

Tabla 2. Desviaciones relativas de Ecart (DRE)¹, Coeficiente pluviométrico relativo (CPR)² y porcentaje de precipitación con respecto a la anual.

	C O Y A M E			S O N T E C O M A P A N		
	DRE	CPR	%	DRE	CPR	%
Enero	-25	0.71	6.0	-22	0.73	6.24
Febrero	-31	0.60	4.57	-44	0.42	3.23
Marzo	-60	0.29	2.49	-58	0.32	2.66
Abril	-57	0.31	2.48	-57	0.31	2.45
Mayo	-67	0.21	1.82	-60	0.29	2.49
Junio	13	1.16	9.46	36	1.44	11.79
Julio	62	1.73	14.68	57	1.67	14.19
Agosto	38	1.45	12.29	54	1.64	13.85
Septiembre	58	1.71	14.02	84	2.02	16.55
Octubre	62	1.73	14.67	42	1.49	12.65
Noviembre	14	1.17	9.57	-7	0.91	7.46
Diciembre	-5	0.94	7.96	-21	0.75	6.44

¹
$$\frac{(\text{Precipitación media mensual} \times 1000)}{\text{precipitación total anual}} - \frac{(1000)}{365} \times \text{número de días del mes}$$

²
$$\frac{(\text{Precipitación media mensual} \times 1000)}{\text{precipitación total anual}} \times \frac{(1000)}{365} \times \text{no. de días del mes}$$

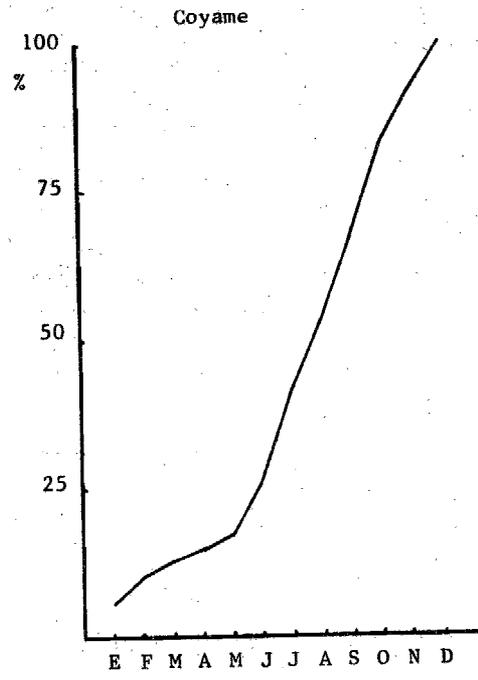
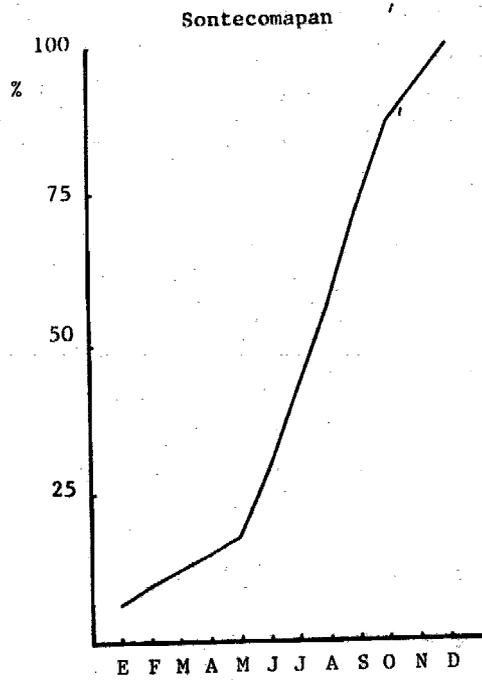


Figura 8. Precipitación acumulada.

como constituyentes.

3. El estrato superior (> 20 m) formado por especies como Nectandra ambigua, Poulsenia armata, Dussia mexicana, Pterocarpus rohrii, Omphalea oleifera, Ampelocera hottlei y Pithecellobium arboreum. Los árboles emergentes son sobretodo del género Ficus.

Por el contrario, Bongers, F., J. Popma, J. Meave & J. Carabias (datos no publicados) consideran que el único estrato que se puede delimitar a nivel de una hectárea de selva, está formado por las palmas y arbustos.

La dinámica de regeneración de la selva húmeda tropical se desarrolla a través de un complejo mosaico de distintas fases sucesionales. Estos han sido creados estos principalmente por la caída de árboles y grandes fragmentos de ramas, fenómeno producido sobre todo durante la época de los nortes. De esta manera, existe una proporción de 0.4 de superficie ocupada por claros en 1.8 has. (Martínez-Ramos, 1985).

Se han hecho a este respecto dos estimaciones de la tasa de recambio de la comunidad (turnover rate), siendo de 97 años según Torquebiau (1980), mientras que Martínez-Ramos (op. cit.) la calculó en 24 (10 000 años ha⁻¹ de superficie cubierta por claros). Esta dinámica espacio temporal, está constituida por la recolonización diferencial de árboles pioneros, nómadas y tolerantes, definidos según los atributos que caracterizan su ciclo de vida (Martínez-Ramos, op. cit.).

III. METODOLOGIA.

1. Caída de Hojarasca.

Para esta parte del estudio se emplearon 100 redes con forma cónica que se sostuvieron con un armazón de aluminio, colocándose sistemáticamente en forma de retículo cada 10 m en la hectárea donde se llevó a cabo esta investigación (Alvarez, 1984). Las redes son de nylon Nylal (con una abertura de la malla de 280 micras), diseñada cada una de ellas de modo que sus dimensiones fueran de 50 cm de diámetro por 51 cm de profundidad. De esta forma, el área total cubierta por las trampas fue de 19.64 m².

A partir de mayo de 1981, fecha en la cual se colocaron por primera vez las trampas, se realizaron 27 colectas (con un intervalo entre las mismas de 40 días en promedio) hasta mayo de 1984.

Las redes se reemplazaron en los periodos mencionados por otras vacías, transportándose el material colectado al laboratorio para su separación. Se separaron por trampa y por colecta los siguientes componentes: hojas, ramas, flores, frutos y fragmentos no identificados (< 3 mm); la primera de estas fracciones fue separada por especie, o por morfoespecie numerada si es que no fue posible identificar la especie a que pertenecerían.

Cada uno de estos componentes fue guardado por separado en bolsas de papel, hasta obtener su peso seco luego de 48 horas en un horno a 100 °C.

2. Descomposición de Hojarasca.

2.1. Descomposición en el suelo.

El flujo de materia orgánica y nutrientes al suelo de la selva esta determinado en su mayor parte por la producción de hojarasca, a la cual contribuyen diferencialmente las especies. Por lo anterior, fueron escogidas para este experimento cinco especies que no sólo resultaban ser de las más importantes en cuanto a su contribución en la producción de hojarasca (Alvarez, 1984; Alvarez y Guevara, 1985), sino también porque presentaron distintos comportamientos espacio-temporales de producción de hojarasca.

Las especies a las cuales se hace referencia son: Nectandra ambigens, Pseudolmedia oxyphyllaria, Dussia mexicana, Ficus insipida y Poulsenia armata. Las tres primeras producen hojarasca durante todo el año con un máximo en la temporada seca, mientras que las dos últimas tienen un segundo pico de caída durante las lluvias. Los patrones espaciales de depositación de la hojarasca en el suelo son de tipo local en el caso de Ficus y Poulsenia, y amplia en la hectárea estudiada para las demás especies mencionadas anteriormente.

En octubre de 1985 se recogieron del suelo de la selva 2 000 hojas de cada una de las especies mencionadas, seleccionando en el procedimiento sólo aquellas que hubieran caído recientemente. Luego de secarse al aire durante 2 días, se elaboraron muestras de 20 hojas para cada una de las especies, excepto en el caso de P. armata en cuyo caso fueron de 10.

Posteriormente, las muestras fueron pesadas y colocadas por separado en bolsas de malla de plástico de 20 x 20 cm, con una abertura de 2.5 mm. Una vez marcadas adecuadamente, se colocaron todas en el suelo de la selva en el mismo mes de octubre del año mencionado siguiendo el esquema de un diseño factorial en el que se consideraron cuatro sitios, dos en selva madura y dos más en claros.

Considerando las respectivas repeticiones, se usaron en total 480 bolsas, correspondiendo 96 a cada una de las especies, tomando en cuenta 24 bolsas por especie, por sitio, para ser retiradas mensualmente en promedio en el transcurso de un año.

Para evitar la pérdida del material, las bolsas equivalentes a las que se retirarían cada período (por sitio), fueron unidas a través de un cordón de plástico, por lo que con sólo desamarrarse y jalar se obtenían las bolsas indicadas sin causar mayor alteración. Las 12 líneas de cada sitio estaban distribuidas paralelamente una a otra, separadas entre ellas por el espacio equivalente al tamaño de una bolsa (Figura 9).

Con las mismas características la segunda parte del experimento se inició en el mes de mayo de 1986 ya que, como demostró Becerra (1986), existen diferencias en la descomposición de la hojarasca dependiendo de la época del año en la cual el material es depositado en el suelo; es decir, durante la época de lluvias y sujeto a descomposición en la época seca en su mayor parte (como es el caso de la primera fase del experimento), o bien, colectado en la temporada seca y sujeto a descomposición desde el inicio de las lluvias. Se considera con esto que es la humedad el factor principal que desencadena el proceso de descomposición.

El intervalo entre una colecta y otra fue en promedio de 40 días, cubriéndose el primer ciclo (primera fase) con 11 colectas, mientras que en el segundo ciclo (segunda fase) fueron 8 (Tabla 3).

El material remanente en las bolsas fue llevado al laboratorio, separándose de él la tierra y las raíces adheridas a la bolsa. Luego, el material fue secado durante 48 horas en un horno a 100 °C, obteniendo por último el peso seco. Con el peso inicial de las hojas en la bolsa, y con el peso cuantificado una vez retiradas las hojas del suelo de la selva, se obtuvo la proporción de peso remanente (ppr) para todas y cada una de las muestras.

Un experimento similar fue realizado en la selva madura en condiciones topográficas de plano y pendiente (30%), sólo que en éste caso se trabajó con las hojas de *N. ambigua*, *P. oxyphyllaria*, *E. insipida* y *P. armata*, únicamente. El estudio comenzó en octubre de 1984 en su primera fase, dando inicio a la segunda en mayo de 1985 (Becerra, 1986).

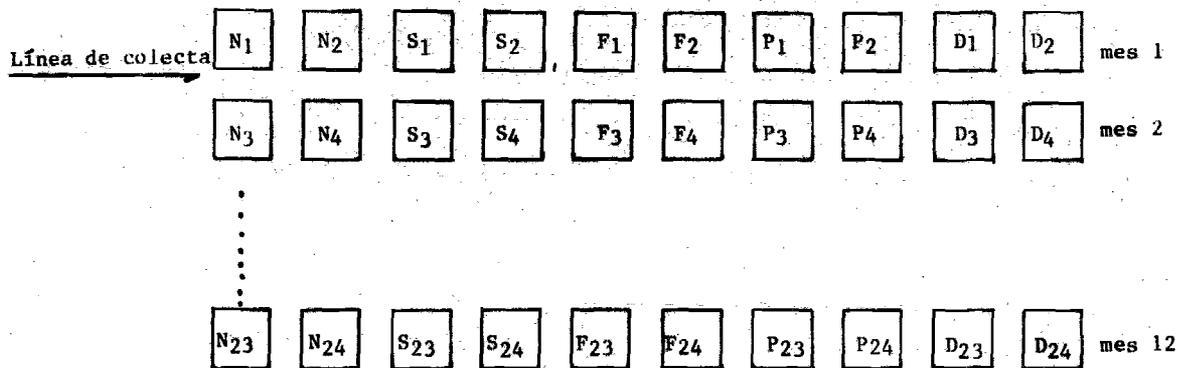
2.2. Descomposición de la hojarasca retenida por palmas.

Alvarez (1984) estimó la hojarasca interceptada por la vegetación de estratos inferiores antes de llegar al suelo. Esto hizo pensar que sobre las palmas, principal constituyente del estrato señalado, se lleva a cabo un proceso de descomposición similar al que se desarrolla en el suelo.

Con el fin de obtener resultados preliminares que permitieran

Ciclo octubre 1985

Selva 1



Ciclo mayo 1986

(secas)

Selva 2: números 25-48

Claro 1: números 49-72

Claro 2: números 73-96

selva 1: 97-120

→ 121-144

→ 145-168

→ 169-192

N: Nectandra ambigens S: Pseudolmedia oxyphyllaria F: Ficus insipida
 P: Poulsenia armata D: Dussia mexicana.

Figura 9. Representación esquemática de la distribución de las bolsas de descomposición en el sitio de estudio.

Tabla 3. Fechas e intervalos entre colectas en los experimentos de descomposición. Con la línea discontinua se señala el inicio del segundo ciclo.

	MES	DIA	INTERVALO (DIAS)	DIAS ACUMULADOS	
				CICLO 1 (secas)	CICLO 2 (lluvias)
1985	Noviembre	15	32	32	
	Diciembre	12	27	59	
	Enero	16	35	94	
	Febrero	11	26	120	
	Marzo	14	37	151	
	Abril	20	37	188	

1986	Julio	6	52	259	52
	Agosto	6	31	290	77
	Septiembre	3	28	318	105
	Octubre	7	34	352	139
	Noviembre	5	29	381	168
	Diciembre	3	28		196
1987	Marzo	11	98		294
	Mayo	17	67		361

visualizar más claramente este proceso, se llevó a cabo un experimento ocupando 10 individuos de *Astrocaryum mexicanum*, en cada uno de los cuales se colocó una bolsa igual a las de descomposición en el suelo que contenía 20 hojas de *Ficus insipida*. Debe señalarse, por otra parte, que esta especie fue seleccionada por la rápida desintegración de sus hojas (Becerra, 1974) y por otro lado, que el experimento incluyó también dos fases: la del ciclo correspondiente a las lluvias (primer ciclo) y a la temporada seca (segundo ciclo). En este caso, se obtuvo asimismo el peso seco evaluando con ello la proporción de peso remanente (ppr).

2.3. Análisis de resultados.

Con el fin de formalizar y hacer algunas predicciones acerca del desenvolvimiento del proceso de la descomposición, se aplicaron tres modelos matemáticos a los resultados generados.

El primero de ellos es el más simple, y es además el que fue propuesto en primera instancia, y por lo mismo también ha resultado ser el más aplicado. Se trata del modelo exponencial negativo simple (Jenny, Gessel y Bingham, 1949; Olson, 1963):

$$X_t = X_0 \cdot e^{-kt}$$

donde:

- X_t = materia orgánica al tiempo t
- X_0 = cantidad inicial de materia orgánica
- K = tasa de descomposición

Su problema principal es que supone que la tasa de descomposición k , es constante. Sin embargo, se ha argumentado que ésta realmente decrece con el tiempo ya que la composición de los distintos materiales de la hojarasca no es homogénea.

Bunnell y Tait (1974, en Becerra, 1984) propusieron el modelo exponencial negativo doble, que asume que la materia está constituida por dos grandes tipos de fracciones: una lábil y otra resistente. Así:

$$X_t = X \cdot p \cdot e^{-k_1 t} + X \cdot (1 - p) \cdot e^{-k_2 t}$$

donde:

- p = fracción de la materia orgánica constituida por materiales lábiles
- $1 - p$ = la constituida por materiales resistentes
- K_1 = tasa de descomposición material lábil
- K_2 = tasa de descomposición material recalcitrante

El último modelo, de reciente proposición asume también que k no es constante, y fue derivado del modelo exponencial negativo simple (Ezcurra y Becerra, 1987):

$$X_t = \frac{X_0}{(1 + bct)^{1/b}}$$

donde:

c = tasa inicial de descomposición
b = coeficiente de forma de la función

En este modelo, el coeficiente de descomposición:

$$k = c \left(\frac{X}{X_0} \right)^b$$

IV. RESULTADOS.

El proyecto de investigación cuyos resultados se agrupan y redondean en esta tesis, empezó a generar datos desde 1981. De él se han originado otros estudios colaterales, y a través de resultados parciales el autor de este trabajo ha escrito sus dos tesis anteriores.

Dado la importancia que reviste la presentación, integración, interpretación y análisis de todos los datos, se presenta en primera instancia en este capítulo un resumen de los resultados de los primeros ciclos de caída de hojarasca que incluye la variación espacial y temporal para cada componente y por especie, analizando la significancia del muestreo. Se continúa después con la presentación extensa de un tercer período anual.

Del mismo modo se procede en cuanto a los experimentos de descomposición de hojarasca. Un primer trabajo consistió en cuantificar el coeficiente de descomposición (K), mismo que se calculó para toda la hojarasca considerando también su acumulación en el suelo. Finalmente, la presentación general del experimento llevado a cabo en sitios con variación topográfica (Becerra, 1986), precede a los resultados del experimento efectuado en claros y selva madura.

1. Caída de Hojarasca.

Los primeros resultados demostraron una continuidad a través del año en el aporte de hojarasca al suelo, alcanzando ello su más alta proporción en la temporada seca del año (Figura 10). En promedio para los ciclos 1981-1983, 62.8 % correspondió a las hojas, 24.3 a las ramas, 8.8 a los fragmentos no identificados, 3.7 a los frutos y 0.8 % a las flores (Figura 11).

La distribución temporal de la caída de estructuras reproductivas presentó un máximo para las flores en abril-mayo, y en el período entre octubre y noviembre para los frutos. Por lo que respecta a las ramas, los valores máximos ocurrieron durante los meses de los "nortes", mientras que para los fragmentos no identificados fueron en junio y agosto (Figura 10).

Los valores mínimos cuantificados se registraron en la temporada de lluvias para la hojarasca, hojas y la fracción floral, mientras que para las ramas y los fragmentos no identificados ocurrieron en diciembre del primer ciclo, y en mayo y abril del segundo ciclo (Figura 10).

También fue mayor el número de especies que se colectaron en las trampas en la época seca del año, registrándose 98 en el mes de abril de los primeros dos ciclos, fluctuando alrededor de 68 como valor más bajo en junio. Asimismo, el número promedio de especies por trampa aumentó de 7 en promedio durante los meses con alta precipitación, hasta más de 15 en los correspondientes a la temporada seca.

La caída total de hojarasca para el ciclo comprendido entre julio de 1983 y mayo de 1984 fué de 12.5 t ha⁻¹ año⁻¹, de las cuales 9.81 correspondieron a las hojas, 2.03 a las ramas, 0.03 a las

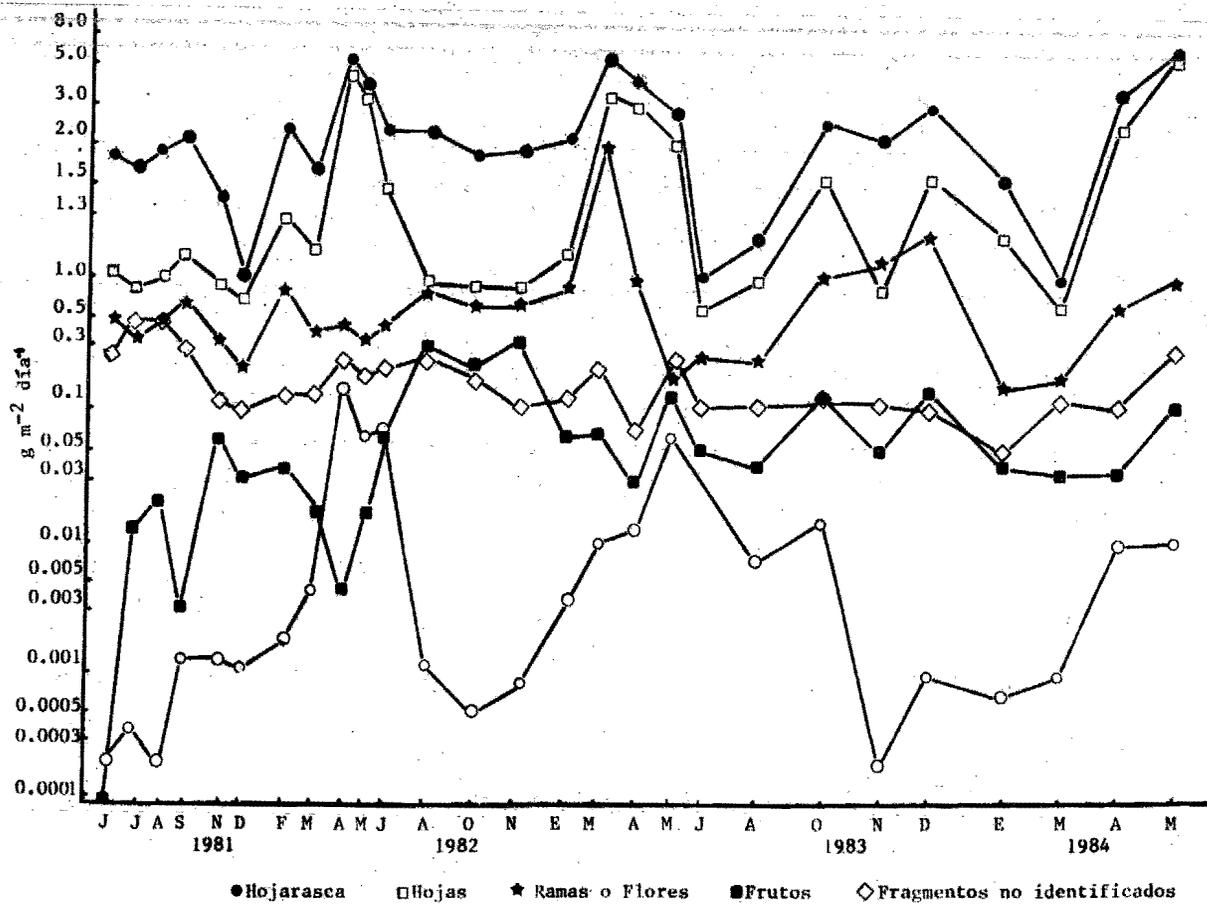


Figura 10. Caída de hojarasca y de las fracciones reconocidas. La escala en las ordenadas es logarítmica.

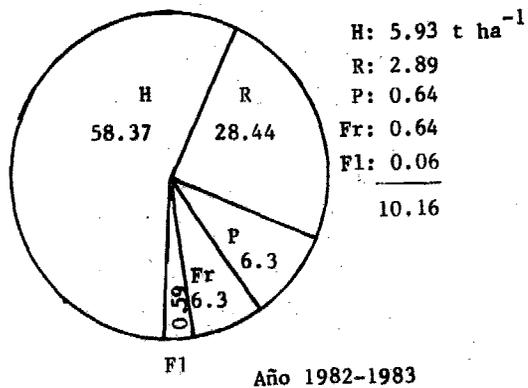
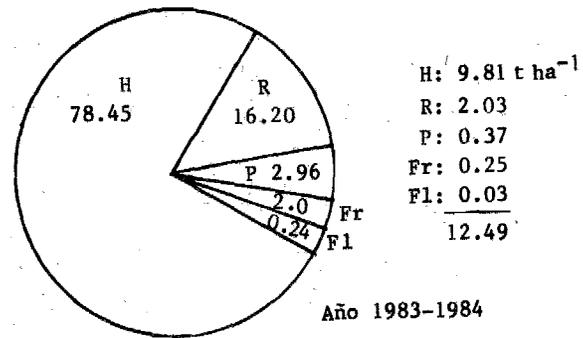
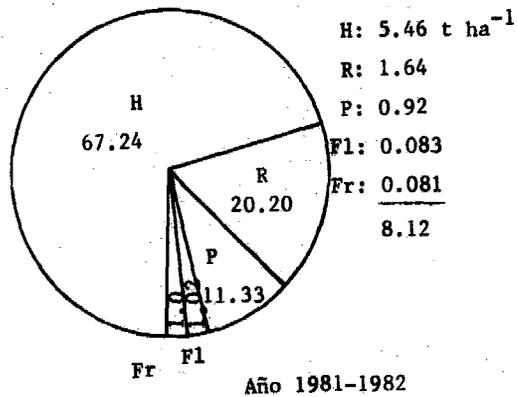


Figura 11. Proporción (%) de cada una de las estructuras con respecto a la caída global para cada ciclo. H: hojas; R: ramas; Fl: flores; Fr: frutos; P: fragmentos no identificados.

flores y 0.25 a los frutos (Figura 11). Por otra parte, el peso seco para los fragmentos no identificados fué de 0.37 t há⁻¹año⁻¹.

También en este ciclo la mayor caída se presentó en la época seca del año con 3.17 g m⁻² día⁻¹ como promedio para el mes de abril, y con un valor máximo de 6.64 g m⁻² día⁻¹ para el mes de mayo. Los valores más bajos se registraron al final de la época de nortes con 0.92 g m⁻² día⁻¹ en el mes de marzo (la colecta se efectuó el día primero); además, ocurrió otro valor alto con respecto al resto del año en el mes de diciembre de 1983 con 1.1 g m⁻² día⁻¹ (Figura 10).

La caída de hojas siguió el mismo patrón al cual se ha hecho referencia, con un pico máximo que comenzó en abril (2.33 g m⁻² día⁻¹) y que culminó en mayo con 5.31 g m⁻² día⁻¹. Asimismo, se presentó un segundo máximo en diciembre (1.51) y el valor más bajo sucedió en el mes de marzo (0.65) (Figura 10).

Por lo que respecta a las ramas el valor máximo se presentó en diciembre (1.21 g m⁻² día⁻¹), aunque en realidad este pico se vislumbró desde noviembre al registrarse un valor de 1.03. Por el contrario, los datos más bajos se observaron en enero a (0.17 g m⁻² día⁻¹) y en marzo (0.19).

La caída de flores fué la que sufrió mayores variaciones a lo largo del año, delineándose dos picos máximos: uno en agosto (0.029 g m⁻² día⁻¹), mientras que el segundo abarcó desde abril hasta el mes de mayo (0.01 g m⁻² día⁻¹). El dato más bajo correspondió a noviembre con un valor de 0.0002 g m⁻² día⁻¹ (Figura 10).

Fuertes variaciones se presentaron también en la producción de frutos. En éste caso, se observaron tres picos en los meses de octubre y diciembre de 1983 y en mayo de 1984 correspondiéndoles, respectivamente, 0.14, 0.18 y 0.11 g m⁻² día⁻¹; el valor mínimo, fué en realidad semejante para el resto de los meses, oscilando entre 0.06 y 0.04 g m⁻² día⁻¹. Por último, los fragmentos no identificados tuvieron su valor máximo en mayo (3.11 g m⁻² día⁻¹) y el mínimo en el mes de marzo (0.49) (Figura 10).

En las figuras 12 y 13 se muestran la distribución espacial de la hojarasca, las hojas y las ramas, respectivamente, considerando al ciclo 1981-1982 como ejemplo y obtenidas usando algoritmos de interpolación lineal (Abdow y Wong, 1982). Baste recalcar sólo tres aspectos:

- i. Las hojas son las que determinan el patrón general.
- ii. Los sitios de mayor acumulación no son los mismos entre años.
- iii. Las zonas de mayor acumulación de hojarasca coinciden con las zonas de las ramas.

Algo importante a mencionar es que no se comprobó que existiera variación significativa interanual en la caída de las estructuras reconocidas. Sin embargo, como muestran los resultados de los análisis de varianza de la tabla 5, si hubo variación significativa intraanual agrupándose, en general, la hojarasca que cayó durante el periodo abril a mayo, y por separado la de los meses correspondientes a las estaciones de lluvias y nortes (Tabla 6).

Esta variación planteó la interrogante de la suficiencia del muestreo, por lo que se obtuvo el tamaño de muestra teórico (tram-

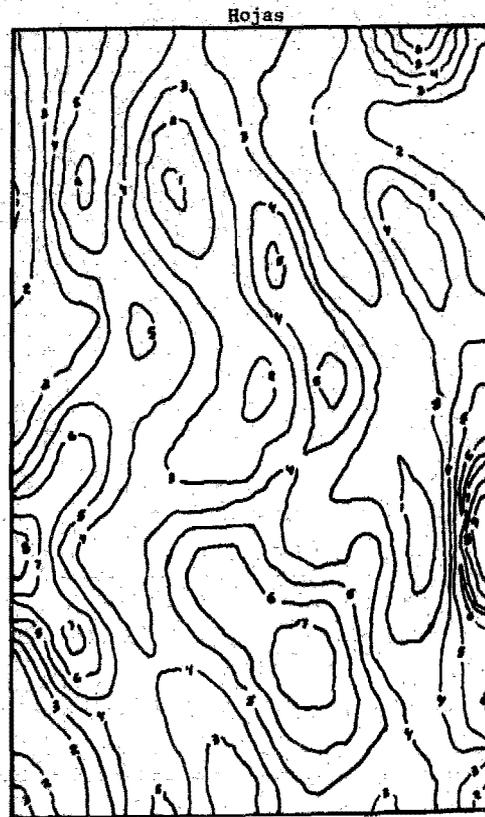
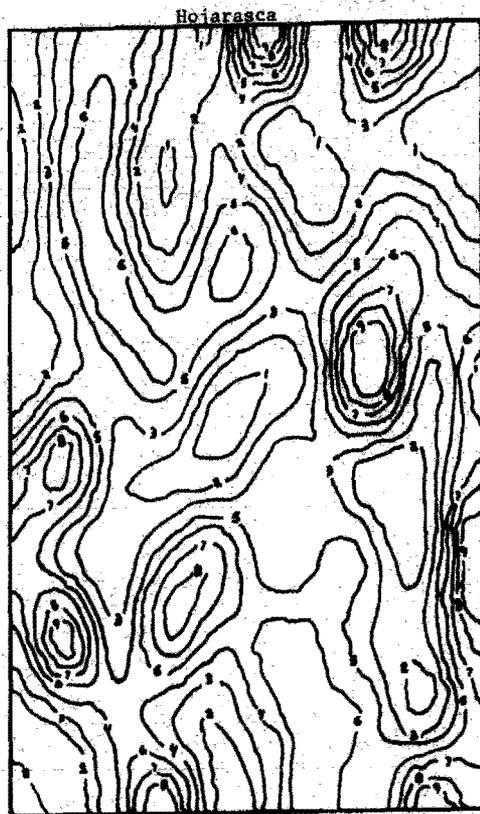


Figura 12. Isolíneas de caída de hojarasca y de hojas en el año 1981-1982.
Los valores de la escala pueden consultarse en la tabla 4.

Tabla 4. Valores ($\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$) para las isolíneas de caída de hojarasca, hojas y ramas para el ciclo 1981-1982.

ESCALA	HOJARASCA	HOJAS	RAMAS
1	98.81	79.78	20.62
2	119.85	94.54	37.38
3	140.89	109.30	54.14
4	161.93	124.07	70.90
5	182.97	138.83	87.66
6	204.01	153.59	104.42
7	225.06	168.36	121.17
8	246.10	183.12	137.93
9	267.14	197.88	154.69

TABLA 5. Resultados del análisis de varianza del peso total de hojarasca a lo largo de las colectas en los tres ciclos de muestreo.

AÑO 1	F	g.l. ¹
Colecta	71.39**	(9,891)
Trampa	1.96**	(99,891)
AÑO 2		
Colecta	5.53**	(7,693)
Trampa	1.08*(N.S)	(99,693)
AÑO 3		
Colecta	100.55**	(8,792)
Trampa	1.93**	(99,792)

** $p < 0.0001$

¹grados de libertad

pas) en función del n real, el coeficiente de variación, y una confiabilidad del 95 % (Yamane, 1967). Los resultados se presentan en la tabla 7 y puede decirse que el número teórico de trampas necesarias prácticamente fue de 100, con un valor mínimo de 72 para marzo de 1982, y un máximo de 107 correspondientes a junio del mismo periodo. Sin embargo, lo anterior debe considerarse cuidadosamente, ya que es un dato que únicamente considera al total de la hojarasca.

1.1. Contribución de las especies.

Analizando la contribución por especie, 30 % de todas las identificadas (37) sumaron en promedio el 90 % de la caída total de hojas en ambos ciclos. De ellas, solamente cinco sumaron casi la mitad de la producción foliar, siendo la lauracea Nectandra ambigens la más importante, seguida de Pseudolmedia oxyphyllaria (Moraceae), Vatairea lundelli (Leguminosae), Poulsenia armata (Moraceae) y Ficus insipida (Moraceae) (Tablas 8 y 9).

En la tabla 10 se muestran las especies más importantes en cuanto a su aporte de hojarasca al suelo durante el ciclo 1983-1984. De las 114 especies encontradas en el muestreo con las trampas, 45 (39.47 %) sumaron el 47 % de la caída total de hojas. Nuevamente, las cinco especies mencionadas anteriormente fueron las más importantes sumando un 26 % de la caída foliar total.

Estas especies que contribuyeron con una mayor cantidad de hojarasca al suelo, presentaron también los valores más altos de área basal, cobertura y volumen de la copa (Bongers, Popma, Meave y Carabias, datos no publicados). Las correlaciones usando el índice de Pearson con estos parámetros estructurales fueron:

	Año 1	Año 2
Área basal	0.94	0.93
P	0.0001	0.0001
Cobertura	0.51	0.53
p	0.003	0.002
Volumen de la copa	0.84	0.84
p	0.0001	0.0001

En esta selva veracruzana, casi todas las especies tuvieron una correlación más alta entre su caída de hojas y la precipitación (valores de $r > 0.68$ y $p < 0.01$), siendo la única excepción Spondias mombin, cuya correlación con respecto a la temperatura en los dos primeros ciclos fueron $r = 0.81$ y 0.91 ($p < 0.01$). Todas las correlaciones múltiples caída-temperatura+precipitación, resultaron más altas (valores de $r > 0.71$ y $p < 0.08$).

A nivel de especie se detectaron tres formas en las cuales se deposita la hojarasca en el suelo de la selva:

- i. Distribución local, cuando está agregada sólo en pocos sitios. Es el caso, por ejemplo, de Cynometra retusa (Figura 13), Coccoloba hondurensis y Ficus insipida.

Tabla 6. Resultados de la aplicación de la prueba de Tukey, en las medias mensuales de caída de hojarasca ($g\ trampa^{-1}$).

Ciclo: junio 1981 - mayo 1982

$w = 2.73$

Diciembre	3.93	
Julio	4.93	
Agosto	5.35	
Septiembre	5.69	
Marzo	7.59	
Noviembre	7.72	
Junio	9.72	
Febrero	13.70	
Mayo	16.33	
Abril	33.54	

Ciclo: junio 1982 - mayo 1983

$w = 2.84$

Junio	7.23	
Noviembre	9.05	
Agosto	9.35	
Octubre	10.49	
Enero	12.98	
Mayo	18.51	
Marzo	22.81	
Abril	26.67	

Ciclo: junio 1983 - mayo 1984

$w = 5.10$

Marzo	6.30	
Agosto	8.22	
Julio	9.32	
Enero	12.70	
Noviembre	13.20	
Diciembre	17.85	
Octubre	19.22	
Abril	21.07	
Mayo	44.85	

Tabla 7. Tamaño de muestra esperado con 95% (2s) de confiabilidad. C: Coeficiente de variación.

AÑO	MES	C	2s
1981	Junio	0.4832	93.39
	Julio	0.6234	77.72
	Agosto	0.4318	93.22
	Septiembre	0.6437	82.87
	Noviembre	0.6034	72.82
	Diciembre	0.5113	104.57
1982	Febrero	0.6283	78.95
	Marzo	0.6007	72.17
	Abril	0.3540	100.25
	Mayo	0.6007	73.62
	Junio	0.4634	107.37
	Agosto	0.4686	97.59
	Octubre	0.5109	104.41
	Noviembre	0.7100	100.82
1983	Enero	0.3396	92.26
	Marzo	0.3364	90.53
	Abril	0.3697	91.12
	Mayo	0.4821	103.30

Tabla 8. Porcentaje de biomasa foliar de las especies más importantes en el año 1981-1982.

	%	% ACUMULADO	kg ha ⁻¹
<u>Nectandra ambigens</u>	28.18	28.18	1,274.40
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	8.04	36.22	363.60
<u>Vatairea lundellii</u>	6.92	43.13	312.88
<u>Poulsenia armata</u>	5.95	49.08	268.93
<u>Ficus insipida</u>	4.29	53.37	194.00
<u>Dussia mexicana</u>	3.93	57.30	177.75
<u>Dendropanax arboreus</u>	3.05	60.35	137.78
<u>Cordia megalantha</u>	2.54	62.89	115.05
<u>Fornsteronia viridescens</u>	2.01	64.91	91.12
<u>Coccoloba hondurensis</u>	2.00	66.90	90.35
<u>Spondias radikoferi</u>	1.86	68.77	84.35
<u>Psychotria simiarum</u>	1.79	70.55	80.75
<u>Lonchocarpus guatemalensis</u>	1.70	72.26	77.03
<u>Guarea glabra</u>	1.61	73.87	72.95
<u>Tetracera volubilis</u>	1.59	75.46	72.04
<u>Ampelocera hottlei</u>	1.28	76.74	57.72
<u>Trichillia breviflora</u>	1.19	77.93	53.95
<u>Ficus perforata</u>	1.19	79.12	53.90
<u>Abuta panamensis</u>	0.93	80.05	41.91
<u>Oreopanax obtusifolius</u>	0.88	80.93	39.82
Palmas	0.77	81.70	34.65
<u>Ficus colubrinae</u>	0.69	82.39	31.16
<u>Dialium guianense</u>	0.69	83.07	31.06
Araceae 1	0.67	83.74	30.19
<u>Salacia megistophylla</u>	0.62	84.36	28.13
<u>Bursera simaruba</u>	0.61	84.98	27.78
<u>Ficus obtusifolia</u>	0.61	85.59	27.56
No identificada 46	0.54	86.13	24.60
<u>Cynometra retusa</u>	0.53	86.66	24.09
<u>Piper hispidum</u>	0.50	87.16	22.69
<u>Trichospermum mexicanum</u>	0.50	87.66	22.67
<u>Eupatorium sp.</u>	0.50	88.17	22.65
No identificada 173	0.44	88.61	20.11
<u>Cymbopetalum baillonii</u>	0.42	89.03	19.20
<u>Mechaerium floribundum</u>	0.42	89.45	18.89
<u>Aspidosperma megalocarpon</u>	0.40	89.05	17.99
<u>Couepia poliantra</u>	0.40	90.25*	17.87

*el porcentaje restante corresponde a las demás especies colectadas.

Tabla 9. Porcentaje de biomasa foliar de las especies más importantes en el año 1982-1983.

	%	%ACUMULADO	Kg ha ⁻¹
<u>Nectandra ambigens</u>	28.63	28.63	1,345.72
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	10.37	39.00	489.13
<u>Vatairea lundelli</u>	6.88	45.88	323.48
<u>Poulsenia armata</u>	5.54	51.42	260.63
<u>Ficus insipida</u>	3.13	54.55	147.07
<u>Coccoloba hondurensis</u>	2.46	57.01	115.78
<u>Dendropanax arboreus</u>	2.37	59.38	111.42
<u>Dussia mexicana</u>	2.32	61.70	109.22
<u>Cordia megalantha</u>	2.30	64.00	108.17
<u>Fornsteronia viridescens</u>	1.99	65.99	93.68
<u>Spondias radlkoferi</u>	1.87	67.86	87.84
<u>Lonchocarpus guatemalensis</u>	1.81	69.67	85.06
<u>Guarea glabra</u>	1.62	71.29	76.32
<u>Ficus perforata</u>	1.55	72.84	72.78
<u>Ampelocera hottlei</u>	1.46	74.30	68.60
<u>Tetracera volubilis</u>	1.44	75.74	67.72
<u>Psychotria simiarum</u>	1.23	76.97	57.65
<u>Oreopanax obtusifolius</u>	1.14	78.11	53.37
<u>Trichilla breviflora</u>	0.95	79.05	44.71
Palmas	0.91	79.97	43.01
<u>Salacia megistophylla</u>	0.77	80.74	36.15
<u>Cymbopetalum baillonii</u>	0.77	81.51	36.05
<u>Ficus obtusifolia</u>	0.77	82.28	36.05
<u>Bursera simaruba</u>	0.74	83.02	34.71
<u>Hiraea obovata</u>	0.69	83.71	32.38
<u>Nectandra sp. 2</u>	0.65	84.36	30.73
No identificadas 46	0.64	85.00	30.26
<u>Abuta panamensis</u>	0.63	85.63	29.75
<u>Ficus colubrinae</u>	0.61	86.24	28.62
<u>Cynometra retusa</u>	0.56	86.80	26.33
Araceae 1	0.53	87.33	25.10
<u>Brosimum alicastrum</u>	0.53	87.86	24.88
<u>Eupatorium sp.</u>	0.46	88.32	21.57
<u>Dialium guianense</u>	0.44	88.76	20.48
<u>Allophylus campostachis</u>	0.43	89.19	20.11
<u>Piper hispidum</u>	0.42	89.61	19.58
<u>Parathesis sp.</u>	0.41	90.02*	19.35

*El porcentaje restante corresponde a las demás especies colectadas.

Tabla 10. Porcentaje de biomasa foliar de las especies más importantes en el año 1983-1984.

	%	% acumulado	Peso (kg ha ⁻¹)
<u>Nectandra ambigens</u>	12.34	12.34	1 117.56
<u>Poulsenia armata</u>	3.99	16.33	360.85
<u>Vatairea lundelli</u>	3.47	19.80	314.13
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	3.38	23.18	306.27
<u>Ficus insipida</u>	2.79	25.97	252.24
<u>Fornsteronia viridescens</u>	1.74	27.71	157.31
<u>Dendropanax arboreus</u>	1.58	29.29	143.34
<u>Dussia mexicana</u>	1.45	30.74	130.86
<u>Lonchocarpus guatemalensis</u>	1.16	31.90	104.60
<u>Spondias radlkoferi</u>	1.14	33.04	103.07
<u>Cordia megalantha</u>	1.06	34.10	95.57
<u>Ficus perforata</u>	0.99	35.09	89.88
<u>Trichillia breviflora</u>	0.97	36.06	88.10
<u>Tetracera volubilis</u>	0.75	36.81	67.49
<u>Guarea glabra</u>	0.67	37.48	60.52
<u>Coccoloba hondurensis</u>	0.61	38.09	54.83
Araceae 1	0.60	38.69	54.31
<u>Psychotria simiarum</u>	0.53	39.22	48.28
<u>Oreopanax obtusifolius</u>	0.49	39.71	44.70
Palmas	0.49	40.20	44.23
<u>Ampelocera hottlei</u>	0.46	40.66	41.20
<u>Salacia megistophylla</u>	0.44	41.10	39.70
<u>Dialium guianensis</u>	0.43	41.53	39.16
No identificada 46	0.42	41.95	37.92
<u>Ficus colubrinae</u>	0.41	42.36	36.83
<u>Piper hispidum</u>	0.39	42.75	35.72
<u>Bursera simaruba</u>	0.32	43.07	28.72
<u>Ficus obtusifolia</u>	0.32	43.39	28.60
<u>Cynometra retusa</u>	0.30	43.69	26.76
<u>Nectandra sp.</u>	0.28	43.97	25.46
Araceae 2	0.28	44.25	25.30
<u>Abuta panamensis</u>	0.26	44.51	24.04
<u>Lasistema agregata</u>	0.26	44.77	23.16
<u>Gympetallum baillonii</u>	0.25	45.02	22.82
<u>Aspidosperma megalocarpon</u>	0.24	45.26	21.75
<u>Neea psychotrioides</u>	0.23	45.49	20.74
<u>Stemmadenia donnell-smithii</u>	0.21	45.70	19.25
<u>Mecaerium floribundum</u>	0.21	45.91	19.08
<u>Couepia poliantra</u>	0.19	46.10	17.27
<u>Trichospermum mexicanum</u>	0.18	46.28	16.56
<u>Hiraea fagifolia</u>	0.18	46.46*	15.86

*El porcentaje restante corresponde a las demás especies colectadas.

- ii. Distribución moderada, es decir, sin cubrir por completo la hectárea, como Dendropanax arboreus (Figura 14), Guarea glabra, Cymbopetalum baillonii y las lianas y bejucos.
- iii. Distribución completa en la hectárea, que es el caso de Nectandra ambigens (Figura 14) y Pseudolmedia oxyphyllaria.

Por lo que se refiere al análisis de producción temporal de hojarasca de las especies, está claro que el discernimiento de "patrones" o comportamientos debe hacerse considerando el mayor tiempo posible (es decir, se requieren más ciclos de muestreo). El análisis de la cantidad y distribución de la caída de hojas durante tres períodos anuales, demostró un comportamiento repetitivo en las especies asociado a las estaciones del año. Estos fueron:

- a. Especies que nunca tuvieron cantidades superiores a $0.05 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$. Su época de mayor producción empezó hacia el final de la estación seca y terminó al inicio o mediados de la estación lluviosa. La especie típica es Trichospermum mexicanum (Figura 15; tabla 12).
- b. Especies cuya producción fue de 0.0001 a $0.02 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$, notándose que el pico en el último año fue mayor y ocurrió al final de la temporada seca e inicio de las lluvias (excepto en Stemadennia donnel-smithii donde fue sólo en la sequía). Especie típica es Trophis mexicana (Figura 15; tabla 12).
- c. En este grupo se encuentran las especies más importantes desde el punto de vista de su caída de hojarasca. Los límites en el peso seco sumado variaron entre 0.0005 y hasta $1, 2$ o $3 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$. Pueden separarse dos variantes (Tabla 12):
 - i. En todos los casos ocurrió el máximo de caída de hojas al final de la sequía, como en Nectandra ambigens (Figura 16).
 - ii. Las excepciones fueron Ficus insipida, Poulsenia armata y Spondias radlkoferi, con picos de caída altos adicionales en lluvias y nortes en los dos primeros casos (Figura 16) y sólo en lluvias y nortes para la tercera (Figura 17).
- d. Especies que presentaron los valores más altos de caída de hojas en abril-mayo, aunque el comportamiento fue más irregular con respecto a los otros grupos. El rango de caída de hojarasca estuvo marcado por 0.01 y $0.04 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$, disminuyendo claramente del primero al tercer ciclo. Un buen ejemplo es Orthion oblanceolatum (Figura 17; tabla 12).
- e. Un grupo importante es el de las lianas y bejucos, con su valor máximo de peso seco en el lapso abril-mayo y con otro más pequeño entre octubre y diciembre. El rango de $\text{g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ estuvo entre 0.04 y 0.1 . En la figura 18 se ejemplifica con Tetracera volubilis.

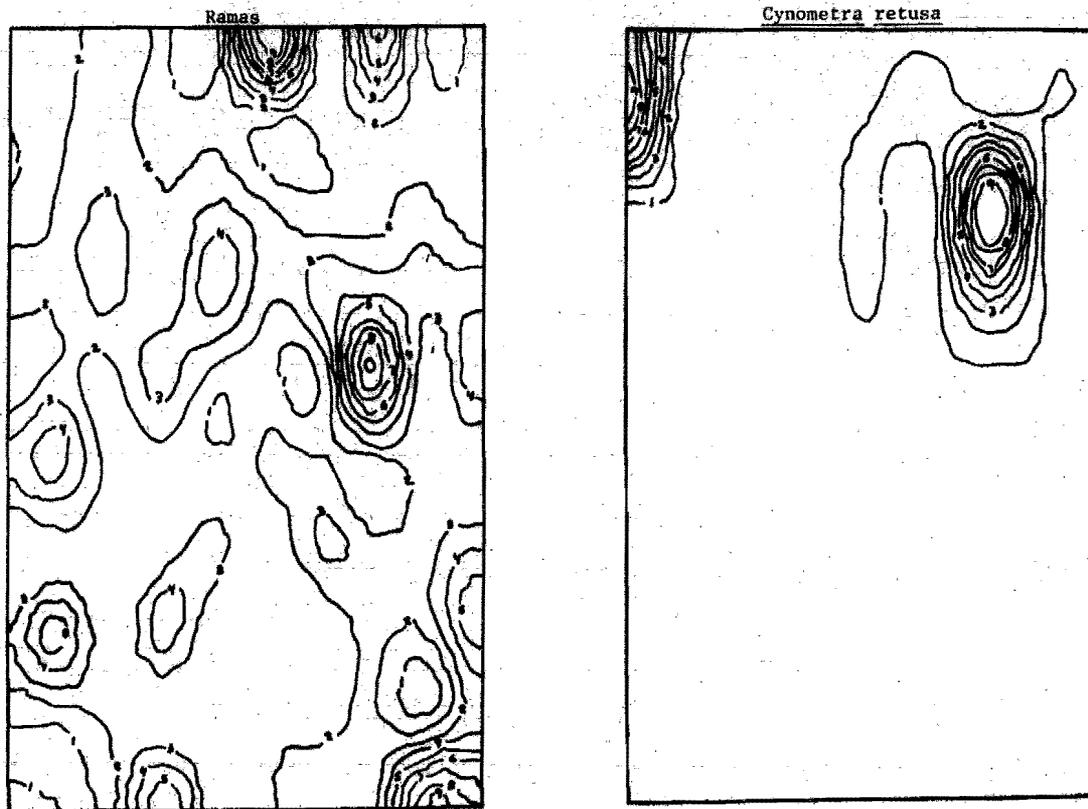
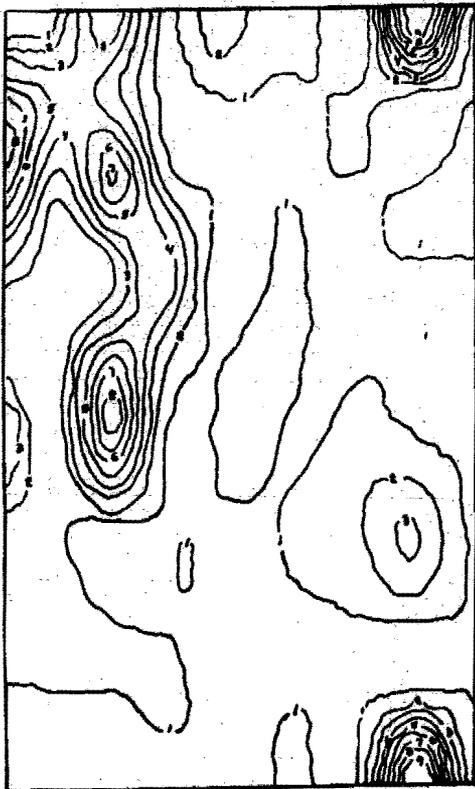


Figura 13. Isolíneas de caída de ramas y hojas en *Cynometra retusa* durante el año 1981-1982. Los valores de la escala pueden consultarse en las tablas 4 y 11, respectivamente.



Dendropanax arboreus



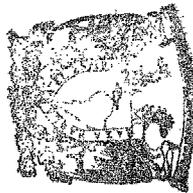
Nectandra ambigens

Figura 14. Isolíneas de caída de hojas en Dendropanax arboreus y Nectandra ambigens durante el año 1981-1982. Los valores de la escala pueden consultarse en la tabla 11.

TABLA II. Valores ($\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$) para las isolíneas de la caída de hojas (ciclo 1981-1982).

ESCALA	<u>Cynometra retusa</u>	<u>Dendropanax arboreus</u>	<u>Nectandra ambigens.</u>
1	1.49	3.05	9.52
2	2.87	5.99	10.79
3	4.25	8.94	28.06
4	5.63	11.88	37.37
5	7.01	14.82	46.60
6	8.39	17.76	55.87
7	9.77	20.70	65.14
8	11.15	23.64	74.41
9	12.53	26.58	83.68

BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA



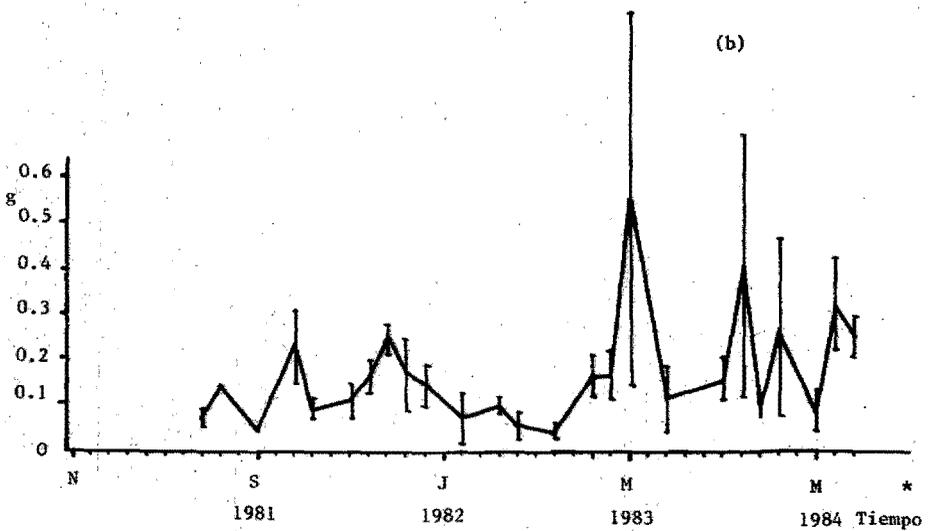
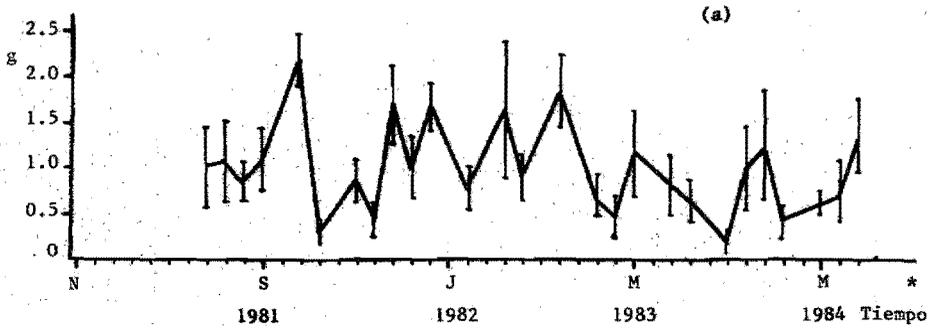


Figura 15. Promedio de caída de Hojas ($\text{g m}^{-2} \pm$ error estándar) en Trichospernum mexicanum (a) y Trqphis mexicana (b).

Tabla 12. Especies agrupadas de acuerdo a los comportamientos de caída de hojarasca (ver texto).

Pioneras tempranas

Piper hispidum
Trichospermum mexicanum
Cecropia obtusifolia

Pioneras tardías

Trophis mexicana
Stemmadenia donnel-smithii
Croton schiedeanus

Nómadas (con máximos en la sequía)

Cymbopetalum baillonii
Lonchocarpus guatemalensis
Cordia megalantha
Pleorantodendron lindenii
Nectandra ambigens
Pseudolmedia oxypyllaria
Cynometra retusa

Mortonioidendron guatemalensis
Robinsonella mirandae
Guarea glabra
Guarea grandifolia
Ampelocera hottlei
Dussia mexicana
Brosimum alicastrum

Nómadas (con máximos en lluvias y en sequía)

Poulsenia armata
Ficus insipida
Bursera simaruba

Tolerantes

Guamia sp.
Rheedia edulis
Neea psychotrioides

Psychotria chiapensis
Orthion oblanceolatum
Swartzia guatemalensis

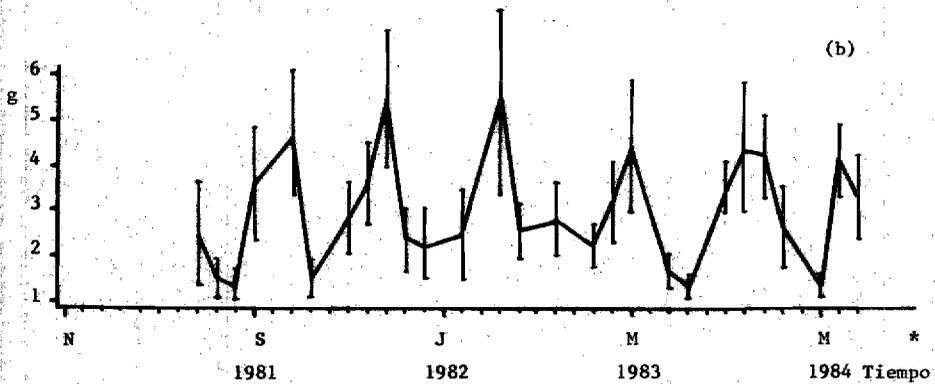
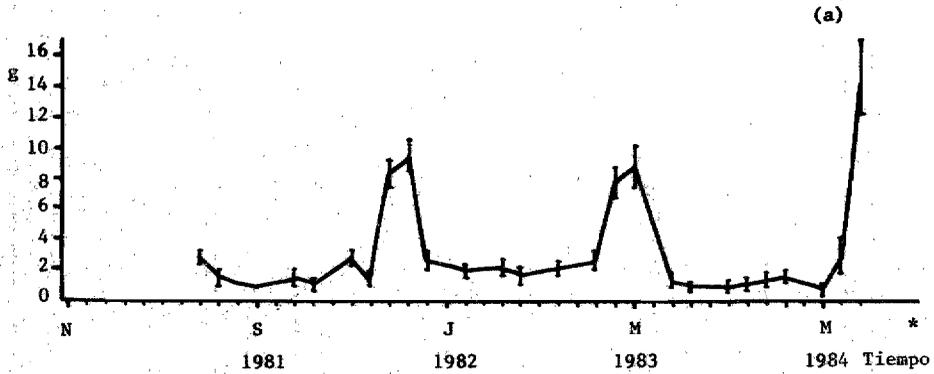


Figura 16. Promedio de caída de hojas (g m^{-2} + error estándar) en Nectandra ambigens (a) y Poulsenia armata (b).

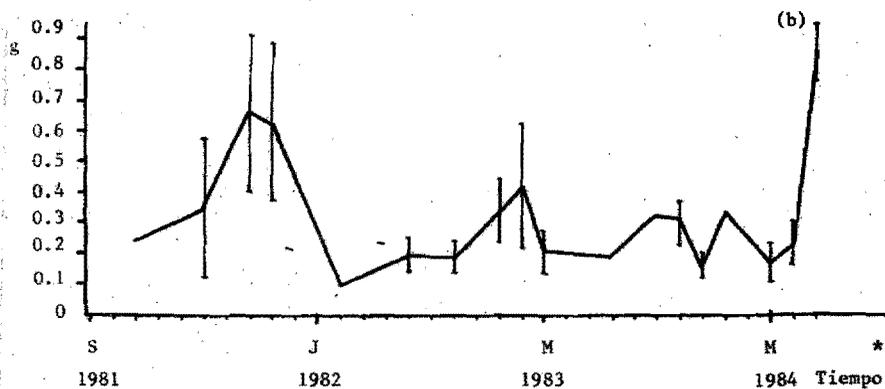
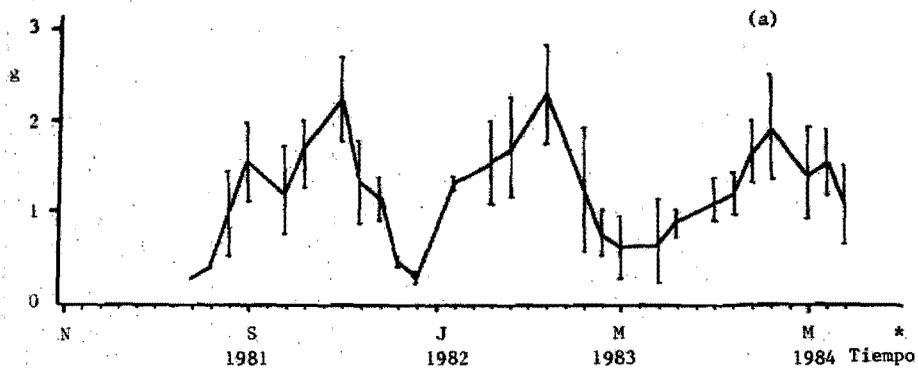


Figura 17. Promedio de caída de hojas ($\text{g m}^{-2} \pm$ error estándar) en *Spondias mombin* (a) y *Orthion oblanceolatum* (b).

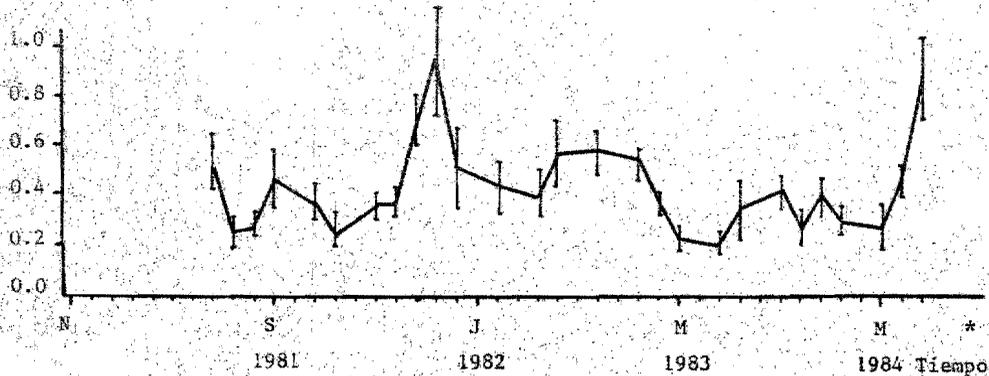


Figura 18. Promedio de caída de hojas ($\text{g m}^{-2} \pm$ error estándar) en Tetracera volubilis.

2. Descomposición de hojarasca.

De la misma manera que con respecto a la producción de hojarasca, se incluyen en este trabajo datos parciales obtenidos por este autor con anterioridad (Alvarez, 1984) y por Becerra (1986), los cuales forman parte del proyecto global de investigación.

2.1. Coeficiente de descomposición.

La acumulación de hojarasca (cuantificada en 4 cuadros de 10 x 10 m) fue más alta en el suelo de la selva durante los periodos de sequía, mientras que los valores mínimos se presentaron en la época lluviosa (Figura 19).

El coeficiente de descomposición mensual (K^*), resultado de dividir la caída entre el mantillo en pie en el periodo (Bernhard, 1970) fue mayor como se esperaba en los meses más lluviosos, octubre y noviembre, con $K^* = 0.86 \text{ mes}^{-1}$ y $K^* = 0.68 \text{ mes}^{-1}$, respectivamente (Figura 19).

2.2. Experimento en condiciones de planos y pendientes.

En la tabla 13 se muestran los porcentajes de pérdida para cada una de las especies a intervalos de 3, 6, 9 y 12 meses. La pérdida de peso fue más alta en los tres primeros meses, variando de 30 a 45 % en *Nectandra ambigens*, hasta 88 y 95 % en *Ficus insipida*.

Mientras que *F. insipida* y *Poulsenia armata* desaparecieron por completo a los seis meses, en ese lapso en cambio las otras especies sólo disminuyeron el peso de sus hojas un 55 % en promedio. Por otro lado, en el segundo ciclo la descomposición fue en promedio 30 % más rápida, correspondiendo el porcentaje más bajo a *Poulsenia* (22 %), y el más alto a *Pseudolmedia oxyphyllaria*. Comparando entre especies, la descomposición de las hojas de *Ficus* fue 37 % más rápida con respecto a las de *Nectandra*.

El análisis de varianza demostró que existió una diferencia significativa en la descomposición entre especies, entre ciclos y en la interacción entre ambos pero no ocurrió así entre las zonas, esto es, entre los sitios en plano y en pendiente (Tabla 14). Continuando el análisis con una prueba de medias (Tukey, Steel & Torrie, 1980), se demostró que la descomposición no es significativamente diferente entre *N. ambigens* y *P. oxyphyllaria* por un lado, y entre *P. armata* y *F. insipida* por el otro (Tabla 15).

2.2.1. Ajuste de modelos

Dado que no hubo diferencias en la descomposición entre los sitios, los modelos aplicados se ajustaron para cada una de las especies considerando solamente los ciclos en cada una.

Debe aclararse que debido a que estos modelos son no-lineales, la bondad del ajuste se analizó utilizando una prueba de falta de ajuste, la cual genera un valor de F (Ezcurrea y Becerra, 1987). Los resultados de las variables correspondientes a cada uno de los modelos se indican en la tabla 16. Pueden resaltarse los siguientes aspectos:

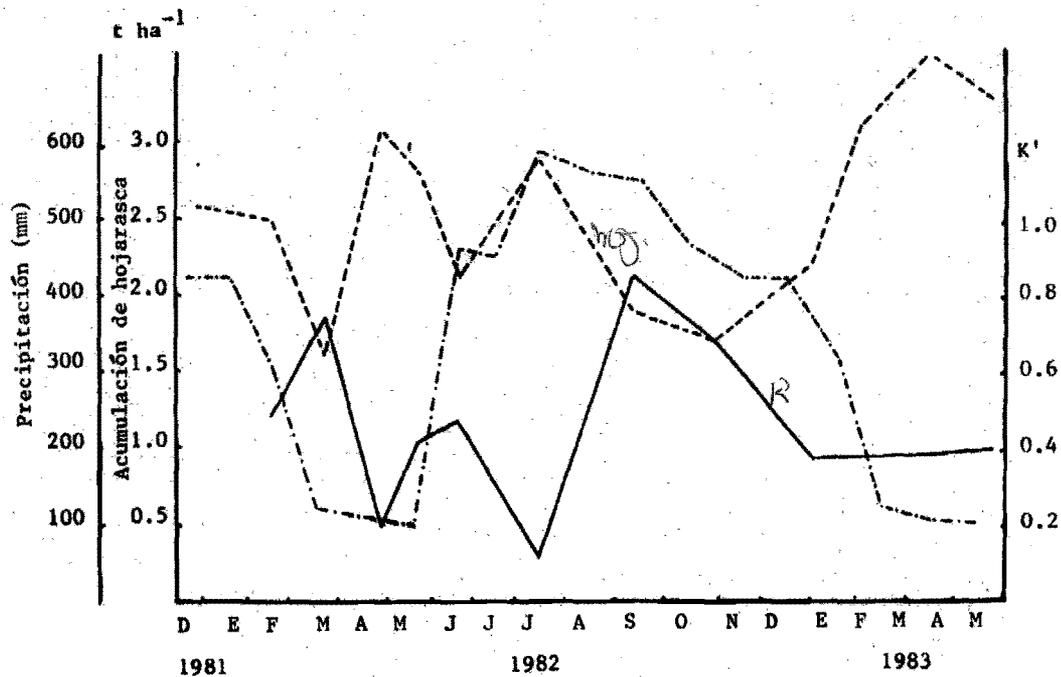


Figura 19. Coeficiente de descomposición (K' , línea continua) y acumulación de hojarasca en la selva (línea discontinua), la precipitación (---) corresponde a valores promedio de los datos registrados por la Estación de Biología de 1972 a 1981.

Tabla 13. Porcentaje promedio de pérdida de peso en las hojas a través del tiempo en el experimento en terrenos plano e inclinado. El número inferior corresponde a la pérdida de peso en el experimento iniciado en la época seca.

M E S E S	3	6	9	12
<u>Nectandra ambigens</u>	30	50	65	90
	45	50	65	90
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	35	40	75	100
	50	75	90	100
<u>Ficus insipida</u>	88	98	-	-
	95	100	-	-
<u>Poulsenia armata</u>	65	85	-	-
	75	100	-	-

TABLA 14. Valores de F derivados del Análisis de varianza en el experimento de descomposición realizado en condiciones de plano e inclinado.

Fuente de variación	F	P
Especie	36.47	0.0001**
Zona	0.12	0.7294
Ciclo	89.30	0.0001**
Meses	72.02	0.0001**
Especie-zona	1.26	0.2904
Especie-ciclo	23.62	0.0001**

TABLA 15. Resultados de la prueba de Tukey en el experimento de descomposición realizado en sitios planos e inclinados ($\alpha = 0.05$). (a) Ciclos. (B) Especies.

(a)	\bar{x}	n	
Ciclo 1	0.3230	134	*
Ciclo 2	0.4296	92	
Rango crítico = 0.022			

(b)			
<u>Nectandra ambigens</u>	0.41	82	
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	0.42	68	
<u>Poulsenia armata</u>	0.32	44	
<u>Ficus insipida</u>	0.25	32	
Rango crítico = 0.043			

*Las líneas indican las medias que no difieren estadísticamente.

- i. Los coeficientes de descomposición fueron más altos en el modelo II (doble exponencial negativo), y más bajos en el I (exponencial negativo).
- ii. La prueba de falta de ajuste resultó significativa en todos los modelos para Nectandra, Poulsenia y Pseudolmedia, así como para Ficus en ambos ciclos. Lo anterior quiere decir que los modelos carecieron de precisión.
- iii. Los valores de F para la prueba de falta de ajuste fueron ligeramente más bajos en el modelo II.

2.3. Experimento en condiciones de selva y claros. Descomposición sobre palmas.

Del experimento que constituyó este estudio, resaltan dos grandes tendencias: la diferencia en la descomposición de las hojas entre las especies y el hecho de que no se registraran diferencias significativas entre los sitios.

En la tabla 17 se muestra el porcentaje promedio de pérdida de peso para las especies analizadas a lo largo de los dos ciclos de muestreo. En todas las especies, excepto Nectandra ambigens, la descomposición fue más rápida durante el segundo ciclo con cifras de 15.9 % más alta en Pseudolmedia oxyphyllaria, 16.7 % en Poulsenia armata, 19.8 % en Dussia mexicana, 2.9 % para F. insipida y, en el caso de las palmas, fue 10.4 % más alta. Como se mencionó, la reducción en N. ambigens fue de 4.8 %.

Mientras que a los nueve meses se perdió alrededor del 50 % del peso en todas las especies, (excepto P. armata) en el primer ciclo, ya a los tres meses se había perdido entre un 70.6 y 87.1 % del peso original de las hojas de Ficus insipida, tanto en el suelo como sobre las palmas. Así, al final del ciclo, no se perdió más del 73 % del peso en todos los casos, excepto en los señalados correspondientes a F. insipida, donde la disminución rebasó el límite del 95 %. Curiosamente, en esta especie fue el único caso en el que la pérdida después de los tres meses fue mucho más lenta (9% en los nueve últimos meses), mientras que en las otras especies casi se duplicó en ese lapso, es decir, fue más gradual.

La tendencia fue similar en el ciclo que comenzó en las lluvias (2), con la peculiaridad de que a los 9 meses se había perdido un poco más del 90 % del peso de las especies, a excepción otra vez de N. ambigens, en la cual resultó de casi 95 %. Nuevamente resalta el hecho de una pérdida del orden del 80 % en el primer mes en F. insipida (suelo y palmas), mientras que en el resto de los casos varió entre un 35 y un 50 %. En los últimos 9 meses, N. ambigens perdió sólo un 12 %, P. oxyphyllaria un 18 %, Poulsenia armata un 17 %, en las palmas fue de 15 %, en F. insipida fue de 0.8 % (seguramente hay un error en la separación de la muestra, señalado por el dato de 0 a los 9 meses), y finalmente, el valor de pérdida más alto en el periodo final al que se hace referencia ocurrió en Dussia mexicana (34 %).

El análisis de varianza demostró que existieron diferencias significativas en el proceso de la descomposición por los efectos del ciclo, las especies, y la interacción entre ambos (Tabla 18).

TABLA 16. Parámetros de los modelos en el experimento de descomposición, realizado en condiciones de plano e inclinado en la selva. Entre paréntesis se indica el valor de F calculado según Ezcurra y Becerra (1987).

		MODELO I		MODELO II			MODELO III			
		k		P	k ₁	k ₂		b	c	
<u>Nectandra</u>	Ciclo 1	0.006	(33.19) ²	0.329	1.662	0.004	(23.32) ²	1.059	0.013	(25.89) ²
	Ciclo 2	0.004	(10.28) ²	0.275	0.032	0.002	(4.50) ¹	1.491	0.009	(4.58) ²
<u>Pseudolmedia</u>		0.005	(10.37) ²	0.155	11.960	0.004	(8.92) ²	0.375	0.007	(9.57) ²
		0.009	(9.99) ²	0.104	91.961	0.008	(0)	0.286	0.011	(9.07) ¹
<u>Ficus</u>		0.034	(65.83) ²	0.602	0.380	0.017	(64.45) ²	0.546	0.061	(64.59) ²
		0.032	(79.19) ²	0.792	0.045	0.012	(78.33) ²	0.294	0.041	(78.32) ²
<u>Poulsenia</u>		0.016	(31.03) ²	0.618	0.054	0.005	(23.13) ²	1.369	0.048	(23.44) ²
		0.019	(63.46) ²	0.141	0.041	0.017	(62.74) ¹	0.096	0.021	(63.12) ¹

¹Falta de ajuste significativa a $p < 0.05$

²Falta de ajuste significativa a $p < 0.01$

TABLA 17. Porcentaje promedio de pérdida de peso de las hojas en el experimento de descomposición en selva y claros. El número inferior corresponde a la pérdida de peso en el experimento iniciado en época seca.

MESES	3	6	9	12
<u>Nectandra ambigens</u>	34	43	54	64
	35	48	45	59
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	30	33	53	72
	50	71	92	88
<u>Ficus insipida</u>	87	92	96	97
	84	99	100	99
<u>Poulsenia armata</u>	64	75	79	81
	51	81	96	98
<u>Dussia mexicana</u>	53	58	59	69
	48	55	89	89
<u>F. insipida en</u>	71	73	83	92
<u>Astrocarium mexicanum</u>	80	88	93	—*

*
no muestreado

No se encontró diferencia significativa entre las zonas.

Mediante la aplicación de las pruebas de Duncan y Student-Newman-Keuls, conocidas como comparaciones múltiples de medias (Steel & Torrie, 1980), se pudo observar en detalle las variaciones indicadas por el análisis de varianza. Como era de esperarse, mediante estos análisis resultaron diferentes el ciclo I del segundo (Tabla 19). Con respecto a las especies, se separaron claramente *N. ambigua* y *E. insipida*, mientras que quedaron agrupadas *P. oxyphyllaria* con *D. mexicana* por un lado, y *P. arnata* con las palmas, por el otro (Tabla 19).

2.3.1. Ajuste de modelos.

Para el segundo experimento (selva-claros), los parámetros correspondientes a los modelos se pueden consultar en la tabla 20. Resaltan las siguientes tendencias:

- i. Nuevamente, los coeficientes de descomposición fueron más altos en el caso del modelo II (doble exponencial negativo) y más bajos en el I (exponencial negativo simple).
- ii. De acuerdo al análisis de falta de ajuste, ésta prueba resultó significativa para las especies con el modelo I, a excepción de *Pseudolmedia*, *Ficus*, *Poulsenia* y en las palmas (en las últimas tres para el ciclo dos).
- iii. Los otros dos modelos describieron adecuadamente el fenómeno, a excepción de *Pseudolmedia* en el ciclo I en el modelo doble exponencial negativo (modelo II).
- iv. En general, los valores de F son ligeramente más bajos para el modelo II.

3. Relación con el comportamiento fenológico de las especies.

Durante cinco años, Carabias (datos no publicados) realizó observaciones fenológicas de especies de selva. Gracias a ello se tuvo acceso a los patrones fenológicos de 20 especies, número en el cual coincidieron ambos trabajos. El listado de éstas especies se presenta en la tabla 21.

Habiendo analizado lo anterior, y con el fin de presentar al lector un resumen más objetivo de las tendencias que sea, en la tabla 22 se señalan los eventos fenológicos foliares que coincidieron con los picos en producción de hojarasca para cada una de las especies. Puede resaltarse entonces lo siguiente:

- a. Los valores de producción de hojarasca, coincidieron en casi todas las especies con la disminución de hojas seniles en el árbol, el aumento de hojas jóvenes y se detectó siempre una previa disminución de las hojas maduras.
- b. Los casos que se salieron de esta generalización fueron los siguientes:
 - i. Además de la disminución de hojas seniles, hubo antes de la caída máxima de la hojarasca un previo aumento de las hojas maduras en el árbol en: *Cynometra retusa*, *Guarea glabra* y *Coccoloba hondurensis*.

TABLA 18. Valores de F derivados del Análisis de varianza en el experimento de descomposición en condiciones de selva y claros.

Fuente de variación	F	P
Especie	168.40	0.0001**
Zona	2.97	0.0310
Ciclo	59.04	0.0001**
Meses	32.94	0.0001**
Especie-zona	1.88	0.0292
Especie-ciclo	15.64	0.0001**

TABLA 19. Resultados de la prueba de Tukey en el experimento de descomposición realizado en selva y claros ($\alpha=0.05$) (a) ciclos. (b) especies.

(a)	\bar{x}	n
Ciclo 1	0.3924	480] *
Ciclo 2	0.3047	348]
Rango crítico = 0.029		
(b)		
<u>Nectandra ambigens</u>	0.5796	152]
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	0.4657	152]
<u>Dussia mexicana</u>	0.4227	152]
<u>Poulsenia armata</u>	0.2667	152]
Palmas	0.2217	68]
<u>Ficus insipida</u>	0.1032	152]
Rango crítico = 0.076		

*las líneas indican las medias que no difieren estadísticamente.

Tabla 20. Parámetros de los modelos en el experimento de descomposición, realizado en selva y claros. Entre paréntesis se indican los valores de F calculados según Ezcurra y Becerra (1987).

		MODELO I		MODELO II			MODELO III			
		k		P	k ₁	k ₂		b	c	
<u>Nectandra</u>	Ciclo 1	0.003	(2.37) ¹	0.400	0.800	0.005	(0.95)	1.488	0.006	(1.77)
	Ciclo 2	0.003	(2.57) ¹	0.280	2.030	0.001	(0.93)	5.478	0.022	(1.34)
<u>Pseudolmedia</u>		0.003	(1.74)	0.400	0.800	0.005	(31.19) ²	0.186	0.004	(1.72)
		0.008	(2.72)	0.297	0.344	0.005	(0.73)	0.655	0.013	(1.63)
<u>Dussia</u>		0.004	(8.17) ²	0.368	0.510	0.002	(0.99)	3.808	0.038	(1.60)
		0.007	(4.97) ¹	0.251	0.791	0.005	(1.54)	0.656	0.010	(2.74)
<u>Ficus</u>		0.020	(3.75) ¹	0.787	0.030	0.006	(1.26)	0.459	0.028	(1.38)
		0.025	(1.24)	0.097	0.026	0.005	(0.98)	0.075	0.026	(1.07)
<u>Poulsenia</u>		0.009	(8.87) ²	0.580	0.034	0.003	(0.39)	1.578	0.028	(0.39)
		0.011	(0.66)	0.064	0.023	0.010	(0)	0.035	0.011	(0.65)
Palmas		0.010	(12.78) ²	0.532	0.047	0.004	(1.42)	1.417	0.030	(2.05)
		0.018	(2.54)	0.682	0.037	0.006	(0.50)	0.708	0.032	(0.52)

¹ Falta de ajuste significativa a $p < 0.05$

² Falta de ajuste significativa a $p < 0.01$

TABLA 21. Especies cuya producción de hojarasca fué
analizada conjuntamente con su fenología
foliar.

Cynometra retusa

Trophis mexicana

Nectandra ambigens

Salacia megistophylla

Guarea glabra

Dussia mexicana

Pseudolmedia oxyphyllara

Cymbopetalum baillonii

Bursera simaruba

Allophyllus campostachis

Lonchocarpus guatemalensis

Poulsenia armata

Dendropanax arboreus

Coccoloba hondurensis

Piper hispidum

Cordia megalantha

Piper amalago

Trichospermum mexicanum

Cecropia obtusifolia

Dialium guianense

TABLA 22. Coincidencia de valores altos de producción de hojarasca con eventos correspondientes a las fases de fenología foliar.

1	2	3	4	5	6
Cyn re Cym ba	Nec am	Nec am	Cyn re		
Nec am Allo ca	Pse ox	Pse ox	Gua gl		
Pse ox Pou ar	Bur si	Bur si	Coc ho		
Bur si Coc ho	Lon gu	Lon gu		Pip hi	Pip hi
Lon gu Cor me	Den ar	Den ar			
Den ar Tro me	Tro me	Dus me			
Dus me	Dus me	Cym ba			
	Cym ba	All ca			
	All ca	Pou ar			
	Pou ar	Cec ob			
	Tri me	Pip am			Tri me
	Dia gu				
	Pip am				

1. Disminución de hojas seniles
2. Aumento de hojas jóvenes.
3. Previa disminución de hojas maduras (un mes antes)
4. Previo aumento de hojas maduras (un mes antes)
5. Disminución de hojas jóvenes.
6. Aumento de hojas seniles.

V. DISCUSION Y CONCLUSIONES.

1. Producción de Hojarasca.

1.1. Problemas metodológicos relacionados con el muestreo.

El análisis y comparación de los distintos estudios acerca de caída de hojarasca, están limitados por diferencias metodológicas tales como: periodo de investigación, tamaño, forma y número de muestras o trampas, intervalo entre colectas, separación del material muestreado y secado del mismo (Proctor, 1983).

Por otra parte, la hojarasca se separa de manera distinta; hojarasca leñosa y no leñosa (Edwards, 1977), o bien, se agrupan flores y frutos como estructuras reproductivas (Bernhard, 1970), etc.

Otra limitante, a la que quizá no se le ha dado la debida importancia, es a la nomenclatura que se emplea para designar el tipo de selva (selva alta perennifolia, bosque húmedo siempre verde, tropical rainforest, tropical evergreen forest, etc.). Así pueden existir diferencias en suelo, altitud, temperatura y precipitación, pero sobre todo variaciones de diversidad, composición y estructura de la vegetación, lo cual hace que cada sistema tenga características estructurales y funcionales particulares y sea más difícil establecer comparaciones entre ellos.

Estos elementos convergen en dos sentidos:

- a. El primero, y muy importante, esta en función de la productividad del sistema y señala una idea que será discutida más adelante. Se refiere al hecho de que la productividad primaria (y por ende sus componentes) está determinada por la calidad de los recursos disponibles en el sitio (Mooney & Gulmon, 1983), que pueden variar en cierto grado entre sitios distintos y, sobretudo, generando respuestas diferenciales de las especies (Alvarez, 1984) (ver apartado 2 de esta discusión).
- b. El segundo, típicamente metodológico, indicaría que es casi imperativo determinar la suficiencia del muestreo a través de elementos cuantitativos y/o estadísticos que le asignen un cierto grado de confiabilidad.

Con respecto a esto último, Alvarez (1984) señaló el hecho de que existe gran variabilidad en el número de trampas utilizadas en estudios de producción de hojarasca, con rangos que van desde 20 redes (Kunkel-Westphal & Kunkel, 1979; Brassel, Unwin & Stocker, 1980), hasta un extremo de 312 usadas en Barro Colorado para cuantificar la caída de frutos (Foster, 1983).

Desafortunadamente, en pocos trabajos se realiza algún tipo de análisis que indique si la variabilidad de la caída de hojarasca está bien representada en el muestreo. En selvas tropicales, sólo puede citarse a Kira (1978), Tanner (1980), Puig (en su trabajo realizado en Guyana (comunicación personal)) y Alvarez (op. cit.); los dos primeros y el último utilizaron el coeficiente de variación y el tercero un análisis de la varianza acumulada. Observando los resultados de la tabla 7, es posible darse cuenta que el muestreo de la caída de hojarasca en la selva de los Tuxtles fue suficiente

(con 95 % de confiabilidad), aunque ello debe considerarse con cautela ya que toma en cuenta el total de la hojarasca y no es válida para las estructuras o las especies por separado.

La densidad y la frecuencia de las especies influyen en la distribución de la hojarasca en el suelo de la selva. Esto es, algunas especies como *Ficus insipida* están representadas por muy pocos individuos en el área de muestreo; además son altas y poseen amplios rangos de cobertura y área basal. En casos como este, es obvio que se obtiene una distribución local de la caída de hojarasca y son por otra parte de las que presentaron valores altos de producción total anual.

Existen otras especies en la selva con mayor número de individuos, de menor talla con poca cobertura y que son en su mayoría juveniles, como es el caso por ejemplo de *Cymbopetalum baillonii* y *Mertoniocodendron guatemalensis*, en quienes resultó claro que la relación tamaño-distribución de las trampas estuvo por abajo de la de la especie. En general, estas especies tienen alrededor de 30 individuos por hectárea, con una distribución moderada de su hojarasca en el espacio y fueron submuestreadas como se demostró en un trabajo anterior (Alvarez, 1984). *Nectandra ambigua* y *Pseudolmedia oxypyllaria* son las especies más abundantes (43 y 134 individuos, respectivamente) y fueron por ello las que presentaron los valores más altos de peso seco, distribuyéndose su hojarasca absolutamente en toda el área de estudio.

En el análisis a nivel de especie, fue clara la subestimación del muestreo. Como demostré anteriormente en otros trabajos se hubiesen requerido, por lo menos, 300 trampas (Alvarez, 1984; Alvarez & Guevara, 1985).

Es pues evidente que los componentes de la hojarasca (tanto las especies como las estructuras) están influidos por la estructura y la vegetación del sotobosque, ya que en su caída la hojarasca es interceptada por éstas (Bell, Johnson & Gilmore, 1978).

1.2. Variabilidad espacio-temporal de la caída de hojarasca.

1.2.1. Caída de hojarasca.

La caída de hojarasca ocurrió durante todo el año con variaciones estacionales que arrojaron valores máximos durante la época de sequía. Es en este periodo cuando las especies están sujetas a una tensión hídrica severa al aumentar el déficit de agua, lo que provoca que el potencial hídrico en las hojas se haga más negativo (Birk & Simpson, 1980; Leigh & Windsor, 1983); de hecho, Jordan (1983b) ha demostrado que la poca disponibilidad de agua (como lluvia o como humedad en el suelo) provoca una disminución en el crecimiento. Así, la estacionalidad en la caída de hojarasca reduce la superficie foliar y la evapotranspiración, y por ello la diferencia de potenciales entre el suelo y la planta (Meentemeyer, Box & Thompson, 1982).

Por otra parte, es posible que la esclerofilia tenga alguna relación con la reposición de las hojas en el árbol. La esclerofi-

lia está asociada con ambientes con una alta demanda de evaporación (Veneklaas, 1985), y es complemento de aquella el porcentaje de agua del peso fresco a saturación (suculencia ó contenido específico foliar de agua, Iriarte-Vivar, 1987). Por lo anterior, es posible que ello tenga alguna significancia en las relaciones hídricas de la hoja.

Este comportamiento, en general, ocurre en la selva de los Tuxtles donde se presenta una marcada estacionalidad de la lluvia, habiéndose asociado en sus respectivos estudios por Bernhard (1970), Haines & Foster (1977), Kira (1978), Franken, Irmier & Klinge (1979), Kunkel-Westphal & Kunkel (1979), Wooi-Khoon & Jin-Eong (1983), Spain (1984), y en sistemas deciduos como Lambert, Arnason & Gale (1980) y Swift, Russell-Smith & Perfect (1981), entre otros.

La humedad (precipitación) y en segundo término la temperatura son los factores determinantes que regulan el crecimiento y flujo de nutrientes en el ecosistema. Sus variaciones estacionales se traducen en cambios en cantidad de agua, cantidad de luz y fotoperíodo (Golley, 1979) los cuales determinan a su vez la magnitud de los eventos fenológicos de las especies.

En la selva de los Tuxtles, las temperaturas máximas extremas pueden presentarse desde el mes de marzo, prolongándose ocasionalmente hasta el mes de julio. Los coeficientes pluviométricos indican una deficiencia en la precipitación de diciembre a mayo, concentrándose el 50 % de la precipitación total hasta mediados del mes de julio. Es por estos que el 43 % corresponde a un período de aproximadamente tres meses y medio mientras que en los meses de sequía (marzo-mayo), sólo se registra el 7 % de la precipitación total anual. Es en este lapso donde se concentra casi el 50 % de la caída total anual de hojarasca.

Anteriormente, se ha encontrado una alta correlación entre la lluvia y los eventos de caída de hojarasca (Alvarez, 1984). Lugo, *et al.* (1978) para una selva subtropical de Puerto Rico y Spain (1984) para otra más en Australia, mencionan que las correlaciones aumentaron al considerar a las dos variables climáticas mencionadas, motivo por el cual se ha señalado con razonable confiabilidad que la caída de hojarasca no está relacionada solamente con un factor (Franken, Irmier & Klinge, 1979; Meentemeyer, *et al.* *op. cit.*). Pero, como ya se mencionó el factor primario que controla el proceso es la diferencia de potenciales hídricos.

Shure & Gottschalk (1985) proporcionan evidencia acerca de que la caída de hojarasca en tierras húmedas excede en valor a la que ocurre en sitios no húmedos. Así, la caída de hojarasca está negativamente relacionada con la altitud y la latitud (Spain, *op. cit.*), ya que en zonas más boreales los climas son más fríos y las estaciones de crecimiento más cortas (Gómez & Day, 1982). Desde el punto de vista de los recursos, es posible que una reducción en la cantidad de elementos disponibles influya en la caída de hojarasca. Es decir, la fertilidad del suelo y la pendiente del terreno pueden actuar sobre el comportamiento fenológico de las especies (Bray & Gorham, 1964).

En selvas de Trinidad (Cornforth, 1970), Nueva Guinea (Ed-

wards, 1977), Brasil (Jackson, 1978), Guyana (Puig, 1979), Jamaica (Tanner, 1980) y Australia (Brassell, Unwin & Stocker, 1980; Proctor, Anderson, Foqdan & Vallack, 1983) se registró una caída máxima de hojarasca durante la temporada de lluvias.

La explicación puede ser de distinto tipo:

- i. Es posible que exista un desfaseamiento en la caída de hojarasca por parte de las especies dominantes estructural y fisiológicamente.
- ii. Las ramas absorben humedad en el mismo árbol y se rompen y caen en las lluvias.
- iii. Puede haber hojarasca que se queda retenida en el dosel, que caiga al suelo como consecuencia del arrastre de las lluvias.

Asimismo, en el caso de la selva mexicana también fue evidente la influencia de los vientos del N y NE que se presentan con mayor intensidad hacia finales e inicio de cada año, ejerciendo un efecto mecánico sobre las partes vegetales que son por ello desprendidas del árbol. Esto se aprecia junto con las explicaciones anteriores en un segundo pico en la producción de hojarasca en esta época, detectado también por Kunkel-Westphal & Kunkel (1979) en su estudio realizado en Guatemala.

La variación interanual de las condiciones ambientales ocasionan que la proporción de caída de hojarasca máxima/ mínima cambie, aunque parece que en las selvas tropicales húmedas esta variación es muy baja (Tabla 23).

La heterogeneidad con la cual se deposita la hojarasca en el suelo se ve acentuada por la distribución diferencial de los componentes foliares y leñosos. Los sitios en la selva con mayor acumulación de éstos no son los mismos y cambian además a través de los años (Alvarez, 1984), indicando la posibilidad de que haya una liberación temporal diferencial de nutrientes, que Jordan (1971) ha llamado recursos energéticos utilizables a corto plazo en el caso de las hojas y utilizables a largo plazo, en el caso de las ramas. El gran problema es, ¿cuál es la asignación que hacen las especies de esos recursos? y sobretodo, ¿es significativa para las especies (en términos comparativos)?, es decir, ¿representa una ventaja para la especie la canalización diferencial de recursos?

1.2.2. Patrones en los comportamientos de caída de hojas.

La caída de hojas es en realidad polimodal, ya que resulta de las diferencias en los periodos de producción de hojarasca para cada una de las especies (Kunkel-Westphal & Kunkel, 1979; Spain, 1984). Se pueden sugerir patrones generales de comportamiento (por ejemplo, caída máxima durante la estación seca, en secas y lluvias, o exclusivamente en lluvias) que son consecuencia de eventos fenológicos de las especies y aún de los individuos (Leigh & Windsor, 1982; Carabias, comunicación personal). Estas variaciones intraespecíficas sugieren la influencia de factores genéticos (Franken, *op.cit.*, 1979; Golley, 1979).

El análisis de la cantidad y distribución de la caída de hojas durante tres periodos anuales, corroboró un comportamiento repetitivo para las especies asociadas a las estaciones del año. Además, y más relevante aún, es que pudieron tipificarse patrones de

TABLA 23. Variación interanual en la caída de hojarasca en algunas selvas tropicales (ver texto).

	VARIACION max: min.	REFERENCIA
Costa de Marfil	1.1:1	Bernhard (1970)
India	1.9:1	Blasco y Tassej (1975)*
Nueva Guinea	1.1:1	Edwards (1977)
Panamá	1.4:1	Leigh y Smyth (1978)*
Malasia	1.4:1	Lim (1978)*
Australia	1.3:1	Brassell, <u>et. al.</u> (1980)
Venezuela	1.6:1	Jordan y Murphy (1982)*
Australia	1.2:1	Spain (1984)
México	1.3:1	Alvarez (1984; este trabajo)**

* en Proctor, et. al. (1983).

**en dos ocasiones

producción que concuerdan en lo general con los grupos ecológicos de árboles que propuso Martínez-Ramos (1985) particularmente para la selva de los Tuxtlas. Estos son:

- a. Especies pioneras tempranas. Su época de mayor producción empezó hacia el final de la estación seca y terminó al inicio o mediados de la estación lluviosa, como Trichospermum mexicanum (Figura 15).
- b. Pioneras tardías. El pico en el último año fue mayor y ocurrió al final de la temporada seca e inicio de las lluvias como en Trophis mexicana (Figura 15).
- c. Nómadas. Especies cuya caída máxima de hojarasca se presentó al final de la estación seca, como en Nectandra ambigens (Figura 16), o con picos adicionales en lluvias y nortes como ocurrió con Poulsenia armata (Figura 16).
- d. Tolerantes. Presentaron los valores más altos de caída de hojas en abril-mayo, aunque el comportamiento fue más irregular con respecto a los otros grupos. Como ya se mencionó tal es el caso de Orthion oblancoelatum (Figura 17).

Disto mucho por conocerse todavía completamente la contribución de las lianas y las epifitas, a la producción total de hojarasca que llega al suelo. Existe desde luego un problema de identificación, pero también muestreo, Gentry (1983) considera que existe una alta producción de hojarasca con respecto a la de madera en las selvas tropicales, lo cual fue mencionado ya con anterioridad por Jordan & Murphy (1978). Gentry (op.cit.) lo explica de la siguiente manera: muchos individuos de lianas tienen una alta relación producción hojarasca/producción tejido leñoso, y llegan a constituir hasta 5 % del total de biomasa de la selva, lo que los hace responsables de la alta producción de hojarasca. Por lo menos en la selva de los Tuxtlas está claro que hay dos especies de bejucos muy importantes (están entre las 15 primeras): Davilla aspera y Fernsteronia viridescens, aunque observaciones hechas en el campo indican que las lianas y bejucos no son elementos abundantes en esta parte de la selva de los Tuxtlas (hay 10 especies).

Por otra parte, resulta insignificante el número de veces que se capturaron hojas de epifitas en las trampas. Debe tenerse en consideración que aunque su biomasa puede ser muy pequeña en estos sistemas (quizá del orden del 2 %), en términos de la dinámica energética y nutricional los nutrientes que almacenan pueden equivaler al 45 % de los que están en el follaje en otros ecosistemas templados (Nadkarni, 1984).

Es pertinente hacer una observación en este momento: por razones obvias de limitaciones del muestreo no están incluidas en estos grupos todas las especies listadas por Martínez-Ramos (op.cit.). Sin embargo, me parece que los resultados son bastante sugerentes y sobretodo, su valía recae en su contribución a la biología de los mencionados grupos ecológicos en la selva.

Las especies más importantes en los tres años en cuanto a su aporte total siempre fueron N. ambigens, P. oxyphyllaria, F. armata, V. lundelli y E. insipida, y aunque su posición relativa cambió

entre periodos, en los dos primeros años sumaron alrededor del 50 % del total de caída de hojas, mientras que en el último se requirieron 45 especies para sumar esa proporción.

Esto es interesante y hasta cierto punto curioso, y parece que podría haber dos hipótesis plausibles que lo explicaran:

- a. Que las condiciones ambientales fueron mucho menos severas para las especies en el periodo junio 1983-mayo 1984, provocando una respuesta mucho menos evidente en la caída de hojas por parte de las especies dominantes. Aunque, por otro lado, Haines & Foster (1977) mencionan que puede haber un aumento en la sensibilidad de las hojas a sequías menores.
- b. Que hubiera coincidido un traslapamiento de cohortes largas de hojas que no estaban todavía por ingresar en el proceso de abscisión, coincidencia difícil de imaginar en distintas especies. A pesar de ello, es cierto que hay especies como *P. oxyphyllaria* que pueden tener cohortes de hojas con periodo de vida incluso de varios años (Meave, 1987).

La caída de hojas posiblemente es un comportamiento adaptativo, el cual permite reducir la superficie foliar de las plantas (y por ello la transpiración) durante las épocas de sequía.

Hay especies que poseen adaptaciones morfológicas y fisiológicas ante el estado de "tensión" que provoca la escasez de agua (Koslowski, 1971), bien sea presentando una tolerancia plasmática a bajos potenciales de agua, a los que se añaden en muchas ocasiones bajos potenciales osmóticos en la savia vascular, o por otro lado, contando con una regulación estomatal eficiente (Medina, 1983). Este podría ser el caso de *Spondias mombin*, por lo menos parcialmente, ya que no presentó picos de producción en las épocas secas. Además, en relación a la distribución multimodal en el tiempo de la caída de hojarasca, puede ser que las especies posean diferentes rangos de tolerancia a la sequía, repartiendo con ello el tiempo e intensidad de su respuesta (Foster, 1983).

Hay muchas otras causas que pueden influir en la caída de las hojas como la edad de las hojas, ya que en estado de senescencia sólo están apoyadas por elementos vasculares, por lo que son susceptibles de ser desprendidas del árbol por vientos fuertes; la competencia con hojas jóvenes, la deficiencia mineral, el tipo de suelo, la longitud del día, las bajas intensidades de luz, el propio viento y las lluvias acarreado material interceptado por la vegetación (Hopkins, 1966; John, 1973; Longman & Jenik, 1974; Devineau, 1976).

La herbivoría juega un papel muy importante ya que se ha demostrado que tiene una relación directa con los procesos de abscisión foliar, afectando por ello la producción primaria e incluso hasta estimulando el crecimiento a través de un incremento de la tasa de ciclaje de nutrientes. Wint (1983), Jordan (1983a), Leigh & Windsor (1982) observaron una gran abundancia de insectos en los árboles justamente en la época de producción de hojas. La distribución y abundancia de los individuos tipifica y caracteriza la distribución espacial de la caída de hojas de las especies, en

conjunción con los cambios que sufre el follaje por debajo de ellos. El análisis espacial de la caída de hojas por especies, demostró en la selva tropical de los Tuxtlas que los patrones espaciales de las especies no variaron entre años, pero sí resultó diferente la magnitud de la biomasa acumulada en cada sitio en particular, en relación obvia al cambio en el aporte total anual de cada una de las especies (Alvarez, 1984). Por lo tanto, la estructura y la composición florística tienen una gran influencia en la repartición de la hojarasca en el suelo (Bernhard, 1970; Alvarez, *op.cit.*).

Debe resaltarse el hecho de que las especies que forman parte del sotobosque de la selva, o no aparecen en los listados (ej. *Abelanda aurantiaca*), o están poco representadas en los mismos (ej. *Muytonidendron guatemalensis*). Debe reconocerse que su aporte de hojarasca está subestimado, ya que el tamaño y la altura de las trampas no son los óptimos para su muestreo.

Así, desde el punto de vista energético, son muy importantes ya que contribuyen a un almacenamiento de energía utilizable a corto plazo (Jordan, 1971), aunque desafortunadamente no sabemos si su caída de hojarasca resulta o no despreciable en términos de la cantidad de peso seco (Edwards, 1977).

1.2.3. Estructuras reproductivas.

La caída de flores ocurrió estacionalmente con una proporción mayor en la estación seca, que varió del 97 % en el primer año a casi el 50 % en los otros dos, presentando una alta correlación con la precipitación (Alvarez, 1984).

Es la fracción menos evidente y la que más varía en el curso del año, y fué notoria su disminución en el último periodo de estudio, posiblemente debido al almacenamiento de energía para futuros eventos reproductivos (Foster, 1983; Carabias & Guevara, 1985).

Puede decirse que es ventajoso para las especies el hecho de que la floración ocurra en la temporada seca, ya que desplaza la fructificación a una temporada lluviosa más favorable, permitiendo además que no haya un daño físico a las flores o que se inhiba la actividad del polinizador por el efecto de la misma precipitación (Jackson, 1978; Kunkel-Westphal & Kunkel, 1979).

Por otra parte, la floración ocurre cuando los árboles están dejando caer sus hojas viejas (Carabias & Guevara, *op.cit.*), y si ambos eventos se encuentran ligeramente desfasados, se puede evitar el que exista competencia entre especies relacionadas por los mismos polinizadores y dispersores. Hablar acerca del proceso de floración podría ser muy extenso y no es objetivo de este trabajo, por lo que puede resumirse que "la variación en los patrones de floración reflejan factores ambientales heterogéneos (fotoperiodo, temperatura y humedad), diferencias entre genotipos o una plasticidad fenotípica (Rathcke & Lacey, 1985).

Como era de esperarse, los frutos caen al suelo en mayor proporción en la época de lluvias (entre 63 y 75% del total anual), aprovechando la gran cantidad de agua disponible que existe en el ambiente. Hubo también en el segundo ciclo una disminución con

respecto al peso total del año anterior, suponiendo con ello nuevamente un almacenamiento de recursos, como al parecer ocurrió en el primero de los ciclos (Alvarez, 1984).

Existen dos factores importantes que pueden afectar la estacionalidad en la caída de frutos:

- a. Las semillas tienen al inicio de la época lluviosa, suficiente agua disponible. La fructificación de muchas de las especies ocurre en la temporada lluviosa, lo cual provee el sustrato adecuado de minerales, temperatura y humedad para la germinación de las semillas (Rathcke & Lacey, 1985). Garwood (1983, en Rathcke & Lacey, *op.cit.*) encontró que 75 % de las especies leñosas germinaron al inicio de las lluvias, pero no debe perderse de vista que la cualidad e intensidad de la luz, el fotoperiodo y el CO₂ son factores que afectan también el inicio de la germinación.
- b. Puede ser que la disponibilidad de las especies polinizadoras esté presionando a las especies a germinar en diferentes lapsos eficientizar la dispersión (Foster, *op.cit.*; Rathcke & Lacey, 1985).

A grandes rasgos, en la selva de los Tuxtlas si hay aumento en la floración, baja la fructificación (Carabias & Guevara, 1985). Esto permite una continua disponibilidad de propágulos la regeneración de la comunidad, y que indica también patrones continuos de crecimiento a lo largo del año (Rathcke & Lacey, *op.cit.*).

1.2.4. Ramas y fragmentos no identificados.

Las ramas, cayeron durante todo el periodo de muestreo, con un máximo en las temporadas de nortes, con excepción del ciclo 83-84 en el cual ocurrieron valores máximos desde el mes de agosto hasta el inicio de la temporada mencionada. En promedio, 45 % de la caída total anual de ramas ocurrió en estos meses.

En los trabajos consultados ésta fué la segunda fracción en importancia, y en promedio constituyó 2.1 t há⁻¹ año⁻¹. Los valores extremos están representados por los trabajos de Bernhard (1970) con 2.96 t há⁻¹ año⁻¹ y Edwards (1977) con 1.2 t há⁻¹ año⁻¹.

En general, las ramas son colectadas en las trampas con más frecuencia en la temporada lluviosa, debido a que la madera muerta no se cae del árbol y empieza a descomponerse ahí mismo, absorbiendo humedad y finalmente, por el exceso de peso se rompen y caen al suelo. En el caso de los Tuxtlas, los "nortes" tienen también un efecto mecánico sobre la caída de ramas.

La dificultad en este rubro del muestreo con trampas, es que no es posible estimar adecuadamente la caída de grandes fragmentos leñosos. En la selva de los Tuxtlas fue muestreado este componente utilizando cuadros fijos en el suelo muestreado a intervalos trimestrales, estimándose en 1.5 t há⁻¹ año⁻¹ (Alvarez, 1984). Los datos para otras selvas tropicales son: Ghana, 0.91 t há⁻¹ año⁻¹ (John, 1973), Malasia 2.4 (Kira, 1978), Guatemala 2.9 y 6.5 (Kunkel-Westphal & Kunkel, 1979), Amazonas 0.94 t há⁻¹ año⁻¹ (Jordan & Murphy, 1982, en Proctor, *et al.*, 1983) y Australia 3.5 (Proctor, *et al.*, 1983).

No hay mucho que decir acerca de los fragmentos no identificados. Como puede notarse en las gráficas de distribución temporal, los valores más altos corresponden al inicio de la temporada de lluvias, lo cual puede ser consecuencia de un pico en la actividad estacional de los artrópodos (Haines & Foster, 1977), en particular de los insectos (Levings & Windsor, 1982), o bien por efecto de la descomposición que esté ocurriendo en la propia trampa. Ewel (1976) consideró que existe una subestimación en el proceso de caída de hojarasca por este efecto que va del 10 al 15%, mientras que para Edwards (1977) fué de sólo el 1%. En el caso de la selva de Los Tuxtlas la estimación en alrededor del 7% suponiendo que la mayor proporción de los fragmentos no identificados la constituye tejido vegetal en descomposición, y asumiendo que el peso de semillas y tejido animal es despreciable.

1.3. Intercepción de hojarasca por la vegetación en pie.

En la selva de Los Tuxtlas, se determinaron 152 especies cuyos individuos generan una complicada estructura de la comunidad. Por ejemplo, el 86% de los individuos se encuentran por abajo del límite de los 7 m. A partir de esta altura y hasta los 31 m, aproximadamente cada 10 m se cubre el 100% de la cobertura, bajando después de esta altura a 61% (Bongers, F., J. Popma, J. Meave & J. Carabias, datos no publicados).

Las palmas constituyen un componente estructural importante de la selva, formando un estrato bien delimitado, y en este caso *Astrocaryum mexicanum* es la especie más abundante. Dada la amplitud de su cobertura y a los 1605 individuos que hay en la hectárea (Bongers *et al.*, datos no publicados), interceptan y retienen una cantidad significativa de hojarasca casi toda en la base de los peciolos (Alvarez, 1984). Paralelamente, se ha determinado que la intercepción de hojarasca por la cobertura de la vegetación que no rebasa el nivel de los 5 m de altura, fué de 0.34 y 0.09 t ha⁻¹ año⁻¹ en dos ciclos anuales (Alvarez & Guevara, datos no publicados). Así, representan en promedio 0.20 t ha⁻¹ año⁻¹, con una distribución temporal que coincide con valores máximos hacia finales de la estación lluviosa y después de los "nortes".

Rickson & Rickson (1986) han observado que la palma *Daemonorops verticillaris* intercepta cantidades importantes de hojarasca en una selva de Malasia, considerándola un mecanismo que puede favorecer el transporte de nutrientes hacia la zona de raíces al desarrollarse un proceso de descomposición de la hojarasca interceptada, así como por la capacidad que tienen para absorber agua de lluvia y lluvia efectiva (Raich, 1983).

Todavía existe una vertiente potencial de investigación acerca de lo anterior, línea iniciada muy recientemente por Raich (*op. cit.*) trabajando con *Asterogyne martiana* y que no ha podido probar todavía si la depositación de nutrientes en la zona de raíces de estos individuos es realmente significativa y diferente de la de los sitios alledaños.

Asimismo, debe conocerse aún el papel real de la producción y descomposición de hojarasca por parte de las palmas, ya que estas no son fáciles de separar e identificar como material muerto y

fragmentado en las trampas, y si todavía la hoja cae completa, por su gran tamaño no es posible que se deposite en una red de colecta como las utilizadas en este trabajo.

1.4. Comparación de los resultados con otras áreas de estudio en Los Tuxtlas.

Esta pequeña sección es con el fin de recalcar el hecho de que la producción de hojarasca depende de las características estructurales y florísticas del sitio (Bernhard, 1970), así como de los recursos disponibles en el mismo (Mooney & Gulmon, 1983) y de la acción simultánea de los ritmos internos de las especies (Devineau, 1976).

En otro sitio de selva ubicado en las laderas del cerro del Vieja (700 msnm), la producción total de hojarasca fue de 12.4 t ha año, valor que se equipara al ciclo con más alta producción en el sitio de selva original, y los respectivos porcentajes de las estructuras fueron también muy semejantes: 65 % de hojas, 18 % de ramas, 13 % de frutos y 1 % de flores (Sánchez, G., datos no publicados).

De igual forma, las tendencias temporales de producción por estructura fueron iguales que en el otro sitio de selva. Sin embargo, la dominancia de las especies cambió completamente, ya que las dominantes desde el punto de vista de la caída de hojarasca fueron Alchornea latifolia (1.13 t ha¹ año), Pterocarpus rohrii (0.81 t ha¹ año) y Fernsteronia viridescens (0.4 t ha¹ año), quienes tuvieron una época de máxima producción durante la sequía. Por otro lado, especies como Dendropanax arboreus y Ficus insipida tuvieron un segundo pico durante las lluvias (Sánchez, G., datos no publicados).

En el mismo ciclo (1984-1985), la caída total de hojarasca en el acahual de (35 años), fué de 8.8 t ha¹ año¹, correspondiendo 69% a las hojas, 14% a las ramas, 3.3% a los frutos y 0.8% a las flores.

Las épocas de máxima producción fueron, al igual que en la selva, durante la sequía en el caso de hojas y flores, en los "nortes" en el caso de las ramas. Sin embargo, es interesante señalar dos aspectos:

- La fructificación ocurrió antes que en la selva. Con ello se expanden los periodos de fructificación lo cual puede incrementar la probabilidad de que las semillas de las especies secundarias alcancen los claros que se están formando en la selva (Rathcke & Lacey, 1985).
- La caída de hojas fué mayor en este sitio que en la selva. Las especies más importantes fueron:

	t ha ¹ año ¹
<u>Cecropia obtusifolia</u>	0.73
<u>Robinsonella mirandae</u>	0.53
<u>Trichospermum mexicanum</u>	0.51
<u>Lonchocarpus quatemalensis</u>	0.50
<u>Ficus insipida</u>	0.48

Curiosamente, Lonchocarpus y Ficus que también estuvieron entre las especies más conspicuas de la selva, presentaron en el

acahual una caída de hasta cuatro veces mayor que en el sitio de selva en el mismo año. Esto puede significar que el recambio foliar aparentemente es más intenso. Meave (1987), determinó por ejemplo, que *Myriocarpa longipes* (especie secundaria de acahual) tiene mayor número de cohortes de hojas que especies primarias. Asimismo, la respuesta de las especies es más fuerte ante la variabilidad ambiental.

Estos valores altos de productividad foliar, se ha señalado que ocurre en sitios que forman parte de una comunidad en un proceso sucesional, como lo sería el acahual. (Peet, 1981; Reiners, 1983; Sprugel, 1985).

Quisiera puntualizar para terminar esta sección, que alrededor de estas hipótesis falta aún confirmar el comportamiento de las especies y componentes de la hojarasca en el acahual durante mayor número de ciclos, así como también es imperativo considerar otros acahuales más con los cuales se expanda el espectro de variación temporal de vegetación secundaria, en cuyo estudio puedan obtenerse más ideas al respecto, ya que la dinámica temporal en la regeneración de estos sitios es mucho más intensa. (Purata, 1986)

2. Estimación de la productividad primaria neta. (PPN)

Como se ha visto, ciertos aspectos de la productividad pueden evaluarse a partir de los atributos fenológicos de las especies (Lieth, 1973). Ha sido necesario para la estimación de la productividad la determinación y conocimiento de los períodos de crecimiento, la relación que existe entre las fenofases y los cambios ambientales, así como la determinación del espectro fenométrico, integrado por la variabilidad en el comportamiento de las fenofases de las especies, cada una con sus respectivos hábitos y respuestas a cambios en las condiciones ambientales.

Ya se mencionó en un principio, que la productividad primaria neta (PPN) puede estimarse midiendo el aumento de peso en el tiempo. Una fracción de este material que está incrementando la biomasa, forma estructuras que se pierden por mortalidad natural y este es el caso de las hojas. Por ello en estados maduros de la vegetación se puede utilizar la caída de hojarasca como un estimador de la PPN, ya que no aumenta la productividad neta del ecosistema (Golley, 1979; Medina & Klinge, 1983; Sprugel, 1985). Ya Franken, Inmler & Klinge (1979) habían señalado que la caída de hojas era un indicador de la productividad.

A través de la utilización de datos de PPN y hojarasca en muchas selvas del mundo, Jordan (1983b) determinó que la PPN es 1.3 veces la caída de hojarasca en las selvas tropicales. La estimación para un conjunto de selvas se presenta en el Apéndice 1.

Alvarez (1984) estimó que la PPN en la selva de los Tuxtlas era de 14.95 t ha⁻¹ año⁻¹, considerando para ello tanto la interceptación de hojarasca, como la caída de ramas y troncos y el nivel de daño causado por lo herbívoros en esta selva, que es del 8% según Dirzo (1984) lo que se traduciría en 0.46 t ha⁻¹ año⁻¹. Considerando sólo la caída de hojarasca en las trampas de los ciclos 83-84 (éste trabajo) y 85-86 (Sánchez, G., datos no publicados), la estimación se

eleva a 16.3 y 16.1 t ha⁻¹ año⁻¹, respectivamente.

Estos valores se encuentran por debajo de las 28 toneladas promedio mencionadas por Lieth (1975) para las selvas tropicales, aunque debe decirse que este autor considera inclusive al producción de raíces, aspecto poco conocido y cuantificado en estos ecosistemas; este fué estimado por ejemplo en el Amazonas en 1.17 t ha⁻¹ año⁻¹ (Jordan & Escalante, 1980). Comparando entonces la productividad aérea de la selva de los Tuxtlas con las demás, resulta superior en todos los casos excepto que la de Colombia (Foelster & De las Salas, 1976), pero Medina & Klinge (op. cit.) señalan que la PPN supera las 20 toneladas en selvas de Africa y Asia.

Jordan (1983) discute el hecho de que la productividad no varía apreciablemente entre selvas eutróficas (como presumiblemente sería la de México) y oligotróficas (como la del Amazonas). Según Jordan & Herrera (1981), los mecanismos de conservación de nutrientes son la razón por la cual los valores de productividad no difieren mucho entre estas selvas.

Estos mecanismos son: el desarrollo exuberante de una red de raíces finas secundarias, la captación de nutrientes a través de micorrizas, el desarrollo de hojas esclerófilas y su arreglo geométrico en el suelo, a los que puede añadirse el crecimiento de epifitas algunas de las cuales pueden (a través de los microorganismos asociados) fijar nitrógeno directamente de la atmósfera, así como el rápido establecimiento y desarrollo de la vegetación secundaria (Herrera, Mérida, Stark & Jordan, 1978; Herrera, Jordan, Klinge & Medina, 1978).

Gentry (1983) propone que un factor importante que se ha olvidado y subestimado en el análisis de la productividad tropical es la contribución de las lianas. En estas se ha eficientizado el crecimiento vegetativo ya que alcanzan el dosel invirtiendo poca energía en el tronco que las soporta, por lo que su relación biomasa foliar/leñosa es más grande. Estima el autor que las lianas contribuyen con un tercio de la hojarasca total en las selvas tropicales. En la selva que estudiamos, tomando en cuenta que seguramente existen varias especies de lianas entre los morfós no identificados, las lianas y bejucos más importantes (*Tetracera volubilis*, *Fornsteronia viridescens*, *Obuta panamensis*, *Machaerium floribundum* y *Eupatorium* sp.) sumaron 0.24, 0.21 y 0.24 t ha⁻¹ año⁻¹ para cada uno de los tres ciclos, lo cual da un promedio del 3.7% con respecto al total de la caída de hojas, datos que se alejan mucho de la propuesta de Gentry (op. cit.).

La productividad está limitada desde luego por la energía solar y en buena proporción por los recursos disponibles en el sitio, principalmente agua y nutrientes. Tanto la capacidad fotosintética como la duración de la vida de la hoja están limitados por factores ambientales, y por ejemplo, la primera incrementa con el aumento en la disponibilidad de nutrientes, agua o luz (Mooney & Gulmon, 1983).

En términos globales podría considerarse que climas similares permitirían establecer la razonable hipótesis de que producen condiciones ambientales similares y por lo tanto de recursos también

semejantes. Si éstos están siendo usados totalmente podría decirse que la productividad es comparable entre los sitios (Mooney & Gulmon, 1983). Resulta difícil encontrar parámetros que permitan establecer la validez de estas comparaciones ya que las especies responden de manera diferente a las condiciones ambientales.

Por otro lado, Medina (comunicación personal) considera que aunque las metodologías para evaluar la PPN fueran distintas, sería válida la comparación siempre y cuando ésta fuese confiable y significativa.

Simplemente, debe tenerse cuidado al momento de establecerse las comparaciones. De hecho, Jordan (1983b) para establecer la relación PPN-hojarasca seleccionó los sitios de acuerdo al número de años de muestreo, así como a las épocas de crecimiento de cada uno de los sistemas.

Con los datos obtenidos hasta el momento no es posible apoyar las ideas existentes acerca de la variación de la PPN en la sucesión. Después de la perturbación la PPN decae ya que los recursos no son utilizados completamente pues los individuos no son lo suficientemente numerosos. Luego, conforme van colonizando las poblaciones hay un crecimiento progresivo de PPN hasta alcanzar un máximo en las etapas en las cuales se establece fuertemente el sotobosque y las especies leñosas monopolizan los recursos (Sprugel, 1985).

Posteriormente, hay un descenso de la producción debido al agotamiento de los recursos y el aumento de las tasas de respiración (Sprugel, *op cit.*; Mooney & Gulmon, *op cit.*; Rapp, 1983; Peet, 1981).

Las productividades netas extrapoladas serían $11.4 \text{ t há}^{-1} \text{ año}^{-1}$ para el actual, y de 10.5, 13.3, 14.3, y 14.1 para los cuatro años de muestreo existentes. Ante éstos datos surge la pregunta: está oscilando el sistema alrededor de un valor máximo de PPN que apenas está alcanzando?. Debido a las limitaciones del muestreo y la extrapolación, resultaría muy arriesgado hacer cualquier aseveración con respecto a esta interrogante.

3. Descomposición de hojarasca.

3.1 Coeficiente de descomposición (K).

Este coeficiente sirvió para la primera estimación de la velocidad de descomposición de la hojarasca en el suelo (Devineau, 1976). Se basa en la relación de la caída de la hojarasca con su acumulación en el suelo, y resulta una aproximación muy general del proceso.

En la selva de los Tuxtlas objeto de nuestro estudio se midió durante dos años la acumulación mensual de la hojarasca en el suelo de la selva obteniéndose 3.07 y 3.56 t há^{-1} en la temporada seca de los dos años consecutivos, mientras que en la temporada de lluvias los valores fueron más bajos 1.40 y 1.66 respectivamente (Alvarez, 1984).

Dicho así, el coeficiente k anual fué de 2.9 y el tiempo en que ocurre el 50% de la descomposición (Hopkins, 1966) sería de 84 días para la selva alta perennifolia de los Tuxtlas. En la

tabla 24, se muestran los coeficientes de descomposición en algunas selvas tropicales del mundo. Como puede observarse, oscilan entre 1.5 en una selva asiática (Wool-Khoon & Jin-Eong, 1983) y 3.8 en otra africana (Bernhard, 1970). El hecho de que los valores de K sean mayores a 1 indican que la descomposición ocurre en un lapso de un año, o incluso en menos que eso.

El coeficiente mensual de descomposición (K^* ; Bernhard, 1970) mostró que la menor velocidad de descomposición ocurrió durante la sequía (marzo-mayo).

Las determinaciones a través de K implican una serie de problemas, por lo que puede considerarse como un índice imperfecto de la tasa de recambio de la hojarasca en el suelo (Spain, 1984) ya que:

- i. Las fracciones de caída de hojarasca pocas veces se separan de tal manera que sean comparables a la hojarasca acumulada, y los fragmentos no identificados resulta casi imposible colectarlos del suelo.
- ii. Hay una pérdida de peso del material en las trampas.
- iii. La caída de grandes ramas es muy variable en el espacio y en el tiempo, aunque contribuye significativamente a la hojarasca acumulada (Anderson & Swift, 1983).
- iv. Es difícil que K pueda cumplir, en términos de ajuste a modelos, al menos con las suposiciones del exponencial (Spain, *op.cit.*).

En nuestro caso, aunque coincide K con la aseveración general de que en las zonas tropicales la descomposición es de 1 % por día (Kiffer, Puiq & Kilbertus, 1981), la realidad es que el proceso es diferencial según la especie.

3.2. Problemas metodológicos en el estudio de la descomposición.

No es sencillo diseñar el muestreo y la metodología adecuadas para describir un proceso tan heterogéneo, tanto en la liberación de los nutrientes, como en el aporte a la materia orgánica en el suelo (Swift, Russell-Smith & Perfect, 1981).

De las metodologías descritas para el estudio de la descomposición, el uso de las bolsas de malla ofrece las siguientes ventajas: permite conocer cómo ocurre la pérdida del peso del material a través del tiempo, se conoce el proceso para cada una de las especies, se seleccionan el sitio de estudio en particular, y puede determinarse el peso y contenido inicial de nutrientes.

El problema principal de este método es que el material vegetal confinado en la bolsa está aislado parcialmente de las condiciones ambientales naturales en las cuales ocurre la desintegración (Edwards, 1977; Tanner, 1981; Anderson & Swift, *op.cit.*). En primer lugar, la humedad es relativamente distinta dentro y fuera de la bolsa no sólo porque se inhibe parcialmente el flujo de agua a través de la malla, sino por la misma disposición agregada de un paquete de hojas (John, 1980; Jensen, 1974). Es posible por tanto que la lixiviación sea una etapa dentro de la descomposición que sea significativamente afectada.

En segundo lugar, la malla excluye la entrada de diferentes grupos de fauna de la hojarasca y del suelo dependiendo del tamaño

TABLA 24. Valores de K determinados para algunas selvas del mundo.

AUTOR	Acumula- ción t ha ⁻¹	Cafda t ha ⁻¹ año ⁻¹	K	LUGAR
(1) Jenny <i>et. al.</i> (1949)	5.04	8.5	1.69	Colombia
(2) Cornforth (1970)	4.16	6.8	1.64	Trinidad
(3) Ogawa (1978)	3.2	10.6	3.3	Malasia
(3) Laudelot y Meyer (1954)	3.9	12.3	3.2	Zaire
Puig (1979)	3.9	8.7	2.2	Guyana
(2) Hopkins (1966)	3.0	7.2	2.4	Nigeria
(2) Bernhard (1970) Banco	2.5	8.1	3.3	Costa de Marfil
" "	2.1	7.8	3.8	"
" " Yapo	2.4	6.6	2.8	"
" "	2.0	5.7	2.9	"
Wooi-Kheon y Jin-				
Eong (1983)	3.1	7.4	1.5	Isla Penang
Kira (1978)	4.5	11.1	2.5	Malasia
Este trabajo	3.3	9.5	2.9	México

(1) en Edwards (1977)

(2) se refiere sólo a las hojas

(3) en Anderson y Swift (1983)

de aquella, de tal forma que pueden alterarse además las las interacciones entre distintas poblaciones de fauna desintegradora (Witkamp & Olson, 1963; Singh & Gupta, 1977).

En tercer término, es posible que haya por ello solamente un ingreso exuberante de hifas de hongos, lo que podría ocasionar incluso la acumulación de calcio en las primeras etapas de la descomposición, o bien lo que puede ocurrir es que micelios en el interior de la bolsa interfieran con el crecimiento de otras estructuras fungosas vegetativas no sólo no permitiendo que lleguen a ese sustrato, sino inhibiendo el transporte de metabolitos de colonias miceliales ya establecidas (Singh & Gupta, op.cit.; John, op.cit.).

Por otra parte, las hojas en el suelo en condiciones naturales se encuentran mezcladas en proporciones que pueden variar en el espacio y en el tiempo, y no confinadas en un agregado monoespecífico en una bolsa, para lo cual en una estimación más confiable se requeriría de un conocimiento de esos porcentajes.

Por último, en el laboratorio y sobretodo al final del experimento, puede alterarse la composición del material por la pérdida de materia al rescatar los remanentes de la bolsa o porque se pueda mezclar en ocasiones incluso con partículas de suelo adheridas a la misma. Por ello, Edwards (1977) considera que en estos experimentos se subestima la descomposición ya que las hojas primero son retiradas del suelo para armar y homogeneizar el experimento lo cual detiene parcial y momentáneamente el proceso que se sigue después, además, en condiciones seminaturales. No obstante, se trata de un método confiable y sobretodo práctico y muy accesible.

3.3 Variabilidad espacio-temporal entre especies en la descomposición.

Los resultados demostraron que la descomposición es significativamente diferente entre las especies, separándose claramente en ambos experimentos Ficus insipida, Poulsenia armata y las hojas de Ficus sobre las palmas en cuanto al curso temporal de la descomposición.

La descomposición de las hojas de Ficus sobre las palmas es mucho más lenta comparada con la que ocurre en el suelo, así como entre estas últimas y Poulsenia. Por otro lado, la descomposición en Nectandra ambigens fue tres veces más lenta con respecto a las hojas de Pseudolmedia oxyphyllaria y siete veces más lenta con respecto a las de F. insipida. Es decir, los rangos en las especies están, por lo menos, entre 4 meses y dos años. Anderson & Swift (1983) y Jensen (1974) señalaron también que existe un rango en las tasas de descomposición de las especies, así como de las hojas y otros componentes de la hojarasca. Igualmente, Padgett (1976) en condiciones de laboratorio usando discos foliares, y La Laro & Rudd (1986) determinaron en sus respectivos trabajos una descomposición diferencial a nivel específico. Las tasas de desintegración de las hojas de las lianas es rápida ya que están constituidas principalmente por materiales lábiles (Pike, 1978, en Nadkarni, 1984); asimismo, la descomposición de las partes reproductivas ocurre rápidamente (Anderson, Proctor & Vallack, 1982, en Proctor,

et al., 1983).

Resulta interesante que la deposición y desintegración de la hojarasca, y posiblemente la liberación de nutrientes al suelo, adquiera otro componente heterogéneo, como ocurre con la distribución espacial de la hojarasca. Por un lado, *N. ambigua* y *P. myrphyllaria* depositan gran cantidad de hojarasca en el suelo y además desaparece lentamente proporcionando al suelo una protección ya que lo cubre con materia orgánica continuamente, contribuyendo a formar microambientes adecuados para el desarrollo de poblaciones de organismos del suelo y la hojarasca, o quizá también para la germinación de las semillas (Becerra, 1986).

Por el contrario, *E. armata* y *E. insipida* son especies de rápida descomposición cuya hojarasca es depositada localmente en algunas zonas de la selva, fenómeno que se acentúa dos veces en el año (tienen dos picos de producción). Es posible que con ello las especies aseguren la liberación de nutrientes durante las épocas de mayor requerimiento, mientras que en las otras especies quizá se realiza paulatinamente a lo largo del año.

No existen trabajos en los cuales se haya descrito la descomposición de especies de vegetación secundaria. Únicamente Ewel (1976) menciona que se desintegran a una tasa más rápida con respecto a las primarias, lo cual podría apoyar en términos de su dinámica, el hecho de la alta caída de hojas en el atahual.

Con los experimentos de descomposición se trataba justamente de analizar la hipótesis de que la descomposición puede variar localmente según las condiciones heterogéneas del medio. Dwyer & Merriam (1984) puntualizaron que la topografía del suelo puede causar diferentes mezclas de hojarasca y de condiciones físicas, albergando diferentes poblaciones microbianas, condiciones que consecuentemente afectarían la descomposición dado que existen aún diferencias en las características intrínsecas del material vegetal (La Caro & Rudd, 1985).

Se pensaba que el desplazamiento superficial del agua provocado por la pendiente influyera conjuntamente con la mayor acumulación de hojarasca observada en sitios con estas características (Alvarez, 1984). Tradicionalmente se ha creído también que las mayores fluctuaciones diurnas y estacionales en humedad y temperatura que se presentan en los claros, podrían ocasionar tasas más altas de descomposición acorde a la intensa dinámica de la regeneración que se desarrolla en estos lugares (Hartshorn, 1976; Martínez-Ramos, 1985).

En el caso de la selva de Los Tuxtlas, el análisis de resultados indica lo contrario. Es decir, no existen diferencias significativas en la descomposición ni entre sitios planos y en pendiente, como tampoco la hay entre los claros y la selva. Grigall & McCoil (1977) y La Caro & Rudd (1985) tampoco encontraron diferencias entre sitios, mientras que si fueron observadas por Brinson (1977) y Dwyer & Merriam (*op.cit.*), reconociendo éstos últimos que hay una sobreposición de hojarasca de varias edades en el suelo, cualidad que afecta la descomposición.

El hecho de que la descomposición no varíe entre los sitios parece indicar que los factores que afectan el proceso de descompo-

sición como la humedad, la temperatura y los desintegradores se mantienen relativamente constantes. Pero, por otra parte, es posible que la técnica no fuera suficientemente fina para detectar diferencias de poca magnitud (microecológicas), razón por la cual pudiéramos pensar en la posibilidad de que las diferencias se presenten en la composición química de los tejidos. Ello provocaría casi seguramente liberación diferencial de nutrientes, cambiando con ello la calidad de la hojarasca en descomposición.

Si es evidente en cambio que las fluctuaciones climáticas entre años y entre estaciones del año con respecto a la temperatura y sobretodo la precipitación, provocan diferencias en la descomposición. La acumulación de agua al inicio de las lluvias acelera el proceso, con respecto a su velocidad durante la temporada seca. Brinson (1977) y Swift, Russell-Smith & Perfect (1981) observaron por su parte que las tasas de descomposición cambiaron entre distintos ciclos anuales al haber un aumento en la precipitación durante el periodo de liberación de nutrientes.

Desafortunadamente, los datos de precipitación en la Estación de Biología para esos ciclos no son totalmente confiables y están incompletos, pero en términos generales las velocidades de descomposición fueron más rápidas en el primer experimento (planopendiente) con respecto al segundo (selva-claros), indicando posiblemente con ello un ciclo más húmedo.

3.4. Factores ambientales que regulan la descomposición.

La temperatura y la humedad son los factores primarios que controlan la descomposición. La variación ambiental por ellos generada se reflejan en la estacionalidad de la misma (Golley, 1983b). Cuando la temperatura desciende se presenta una reducción en la actividad de los desintegradores (Witkamp & Olson, 1963) disminuyendo la materia orgánica que se incorpora al suelo, aunque exista todavía suficiente recurso (materia vegetal) disponible (Singh & Gupta, 1977; Bell, Johnson & Gilmore, 1978).

Se ha reconocido que la temperatura y la humedad tienen un efecto combinado en la descomposición (Pandey & Singh, 1984). Las correlaciones entre estos y la descomposición fueron en general significativas en todos los casos; dado el efecto marcado de la temporada de lluvias, está claro que estas correlaciones se presentaron por ello en el ciclo 2, y no en el correspondiente a la época de sequía.

La humedad no sólo afecta al proceso directamente a través de la lixiviación de los compuestos más solubles, sino también las condiciones adecuadas que permiten el crecimiento de las poblaciones de desintegradores (Singh & Gupta, *op.cit.*).

El agua es esencial para el metabolismo vegetal (intercambio de iones, procesos de óxido-reducción, difusión, absorción, por ejemplo) y puede transportar en solución cationes o compuestos orgánicos simples como los carbohidratos (Madge, 1965).

La lixiviación es más importante en las fases iniciales de la descomposición, ocasionando la mayor pérdida de la materia orgánica soluble (Brinson, 1977; Singh & Gupta, 1977). En algunos estudios se ha determinado que el mayor porcentaje de la liberación de los

nutrientes solubles (Na y K), puede ocurrir en un lapso que va de las ocho semanas, hasta los seis meses (Staaf, Russell-Smith & Perfect, 1981).

En términos proporcionales, es muy posible que ese periodo se reduzca en mucho en el caso de *E. insipida* y *E. armata*, mientras que es sugestivo el hecho es que después de 18 meses aún permanece aproximadamente el 35 % del tejido foliar de *Nectandra ambigens*. Attinill (1968) determinó que el 80 % de la lixiviación del Na y el K ocurrió en un lapso de seis meses, aumentando sólo 10 % más en el transcurso de dos años. Por otro lado, y aunque no se trata de un resultado obtenido en una comunidad tropical, si es interesante mencionar que el 66 % de los tejidos de *Lolium* sp. se perdieron en seis meses, aumentando a 80 % sólo hasta los cuatro años (Jenkinson, 1965, en Dickinson, 1974).

Después de esa rápida liberación inicial ocurren modificaciones físico-químicas que afectan el recurso. La Caro & Rudd (1985) consideran que el fraccionamiento de la materia orgánica depende de la cantidad y calidad de los polisacáridos que constituyen sobretodo las paredes celulares. Para que se rompan los enlaces glicocídicos deben despolimerizarse a través de una hidrólisis enzimática, función menos generalizada entre los desintegradores, que encuentran con ello una barrera. Resulta obvio entonces que la velocidad en la descomposición disminuya hacia las etapas posteriores y se convierta en un proceso dependiente de la distribución y disponibilidad de los organismos desintegradores, quienes por supuesto abundan y se distribuyen según sus requerimientos (Dwyer & Merriam, 1984). Así, podría disminuir la diferencia inicial que existe entre los tipos de hojarasca conforme avanza la descomposición (Jensen, 1974).

3.4.1. El papel de la fauna desintegradora.

El gran abastecimiento de recursos a través de la hojarasca que cae al final de la época seca estimula, conjuntamente con la humedad, la actividad de los desintegradores (Staaf, 1980), notándose un incremento en su abundancia, por lo que la longitud de la estación húmeda es crítica para su desarrollo (Rai & Srivastava, 1982; Levings & Windsor, 1982).

Los crustáceos, quilópodos, arañas, pseudoscorpiones, coleópteros, himenópteros, ortópteros, homópteros, hemipteros, ácaros, colémbolos, termitas y lombrices, se ha mencionado son los grupos más importantes que en términos generales incrementan sus poblaciones en la temporada lluviosa en otros sistemas tropicales, mientras que los psicópteros y tisanópteros parece que aumentan durante la sequía (Jensen, 1974; Levings & Windsor, 1982).

Estos organismos contribuyen de varias maneras en la descomposición. Primero con la propia desintegración del tejido vegetal que, por un lado, ocasiona cambios químicos en los residuos orgánicos y, por el otro, incrementan con ello la superficie para la acción de bacterias y hongos (Singh & Gupta, 1977; Levings & Windsor, op.cit.). Estos últimos juegan un papel importante en la descomposición, principalmente los actinomicetos (Padgett, 1976; Fogel, 1980). En segundo lugar, pueden reducir la inmovilización de

nutrientes en los tejidos fungosos senescentes y, por último, muchas veces a través de su propio cuerpo fluye una cantidad importante de energía (Singh & Gupta, *op.cit.*).

Su acción depende en buena medida de las propiedades orgánicas de la hojarasca ya que esta altera la palatabilidad de parte de los integrantes de la comunidad desintegradora, cuya propia acción altera por segunda o más veces la composición de la hojarasca afectando el tipo y secuencia de la invasión de los siguientes grupos de desintegradores (Dickinson, 1974; La Caro & Rudd, 1985); inclusive la interacción entre varios de estos en un momento dado afecta su abundancia (Pearson & Derr, 1986).

A partir de los trabajos de Dickinson (1974), Johnson, Cole & Gessel (1975); Rai & Srivastava (1982) y Pearson & Derr (1986), puede elaborarse el siguiente listado de otros factores que afectan la actividad de los organismos del suelo:

- a. La estructura del suelo. Dependiendo del tamaño de las partículas, se ve afectado el movimiento de los organismos o la dispersión de propágulos microbianos.
- b. Las corrientes de agua. Hay varios grupos como bacterias, tardigrados, rotíferos, zoosporas y algunos nemátodos que son de existencia acuática.
- c. Las condiciones atmosféricas del suelo, en cuanto a O_2 y CO_2 . Se requiere el O_2 para la respiración, pero el CO_2 puede alterar el pH e inhibir el crecimiento de algunos organismos y de la respiración de las raíces.
- d. La temperatura, que afecta el crecimiento de los organismos debido a su interacción con la disponibilidad de humedad relativa y oxígeno.
- e. La luz. No sólo por el propio calentamiento que ocasiona en los niveles superiores del suelo y en la capa de hojarasca, que provoca desplazamientos verticales de los organismos que busquen condiciones más propicias, sino también porque hay varios que presentan fototactismo negativo, y que no están por ello en las capas superficiales.

3.5. Factores intrínsecos que regulan el proceso de descomposición.

Contrariamente a lo que pudiera pensarse, la descomposición puede empezar poco tiempo después de que se forma la hoja, ya que los microorganismos y herbívoros pueden actuar durante todo el ciclo de vida y en la senescencia de la hoja, transfiriéndose fácilmente de unos a otros (Jensen, 1974).

Estos organismos se fijan a las hojas, o actúan sobre ellas en el suelo, dependiendo en mayor medida de la cualidad del recurso, afectando con ello el curso de la descomposición (Fogel & Cromack, 1977). Edwards (1977, 1982), Ewell (1976), Tanner (1981) y Cuevas & Medina (1983, en Recerra, 1986) señalan que la velocidad de descomposición de las hojas está estrechamente relacionada con el contenido de nutrientes en el material vegetal, de modo que mientras más alto sea el contenido, más rápida será la descomposición.

Recerra (1986) determinó el contenido inicial de macronutrientes en las hojas de las especies que estudió. Coincidió con la

hipótesis arriba mencionada ya que que E. insipida, que es la especie con mayor velocidad de descomposición, tuvo mayor contenido de nutrientes, con respecto a Nectandra y Pseudolmedia, por ejemplo; los valores fueron: 3.03 % de K, 3 % de Ca, 0.65 % de Mg y 0.92 % de Na. E. armata tuvo también altos contenidos de N (1.15 %), P (247.5 ppm) y Ca (1.93 %).

Por su parte, González-Iturbe (datos no publicados) ha estudiado también el contenido de nutrientes en la hojarasca de algunas especies importantes en la selva de los Tuxtlas. Ficus insipida y Poulsenia armata tuvieron en general los valores más altos de contenido de K, alcanzando hasta 5 000 y 6 000 ppm, respectivamente; en el caso del P también las especies señaladas presentaron valores altos, con rangos de 900 a 1 400 ppm en el caso de Ficus y de 900 a 1 300 para Poulsenia. Sin embargo, Dussia mexicana y Cordia megalantha tuvieron todavía concentraciones más altas de P, y en el caso de la primera, tiene tasas de descomposición relativamente lentas (equiparables estadísticamente a las de Pseudolmedia oxyphyllaria).

Es imperativo hacer notar que no es posible atribuir a un sólo factor, en este caso el contenido de uno o dos nutrientes, la velocidad de descomposición de la materia muerta. Es lógico pensar, como se ha venido discutiendo, que el proceso es el resultado de la interacción de una serie de factores involucrados. Muy importante en la descomposición es la relación C/N en el material vegetal (Golley, 1983a; Vitousek, 1984). Cuando esta relación es alta, los desintegradores están relativamente limitados en N, por lo que en estas circunstancias utilizan el N que está disponible y lo incorporan. Cuando la proporción es baja, no están limitados y ocurre una liberación neta de N inorgánico a la solución del suelo. Aber & Melillo (1980) aseveran que los cambios en peso durante la descomposición indican pérdidas respiratorias de C orgánico, mientras que modificaciones en N indican cambios en la cantidad de protoplasma. Así, la relación C/N representa la proporción de C respirado por unidad de N asimilado que puede utilizarse como una medida de la eficiencia de la utilización del sustrato (Vitousek, 1982).

Esta relación puede alterarse por la calidad del sustrato. Lugares con una concentración baja de N producen hojarasca con una proporción C/N más alta con respecto a sitios con las características contrarias (Cuevas & Medina, 1986). Esta hojarasca baja en N podría liberarlo a la descomposición sólo después de un intervalo grande, por lo que los desintegradores tomarían cualquier N disponible en el suelo. Hay así evidencia de que la mineralización del N en el suelo de la selva es mucho menor en sitios donde circulan cantidades pequeñas de N anualmente (Jordan, Todd & Escalante, 1979; Jordan, Caskey, Escalante, Herrera, Montagniqi, Todd & Uhl, 1982). Staaf (1980) determinó que la disponibilidad del N, en combinación con el bajo contenido de lignina, provocan un incremento en la tasa de descomposición.

Poco se ha difundido acerca del papel de las ligninas, pectinas, taninos y metabolitos secundarios en la descomposición. La opinión general es que retardan el fenómeno: 1) Bell, Johnson &

Gilmore (1978) observaron que los taninos inhibieron en la hojarasca de encino el crecimiento de muchos hongos. 2) Más significativo para ésta tesis, resulta el hecho de que *Nectandra ambigua* tiene concentraciones altas de metabolitos secundarios (Osuna, M., comunicación personal), lo cual explicaría en una buena parte su lenta descomposición.

La lignina puede también inhibir la descomposición ya que ésta se descompone principalmente en el suelo y en las capas más profundas de la hojarasca, y al parecer no llega a ser fraccionada en las bolsas de malla (Dwyer & Merriam, 1984). Así, la pérdida al inicio de la descomposición de materiales solubles y fácilmente desintegrables incrementan la proporción de lignina que va permaneciendo en la hojarasca, cuya desintegración es efectuada exclusivamente por algunos basidiomicetos del suelo (Jensen, 1974). Dado que es uno de los constituyentes de las paredes celulares, es muy posible que aumentara su concentración en las hojas de las especies cuya descomposición fue estudiada.

Por otra parte, es posible que la esclerofilia dada su relación con el contenido de agua de la hoja tenga alguna influencia en el proceso mismo de la descomposición.

VI. LA IMPORTANCIA DE LA DESCOMPOSICION EN EL ECOSISTEMA.

En este momento, es de interés puntualizar concretamente dos aspectos, relacionados con el proceso de la desintegración de la materia orgánica en el suelo.

En primer lugar, la descomposición es un proceso importante en el ciclo de nutrientes, ya que por medio de él se generan la mayor proporción de los nutrientes disponibles en el suelo. Ello ocurre por efecto de la lixiviación de compuestos solubles, la transformación química llevada a cabo por microorganismos, o bien el fraccionamiento de los tejidos vegetales que permite el acceso de menos grupos de desintegradores.

Por otro lado, ya que muchos de los organismos implicados en la descomposición poseen tasas metabólicas y capacidades enzimáticas muy altas, a través de este proceso fluye una cantidad importante de energía en el ecosistema (Reiners, 1983).

Además, uno de los factores que determinan si la descomposición se ha equilibrado con la producción, es la acumulación de materia orgánica en el suelo, lo cual tiene relación de alguna manera con el cambio neto de biomasa en el ecosistema. El corolario a esto es que la descomposición también desempeña un papel vital en la productividad (Sprugel, 1985).

No obstante, Janzen (1977) discute el hecho de que los frutos, las semillas y los tejidos de los animales muertos se pudren y hechan a perder ya que es la manera en que los microorganismos del suelo compiten con los organismos más grandes. Lo anterior está basado en el hecho de que el mencionado tejido en descomposición puede ser infectado por toxinas u otros productos microbianos, disminuyendo su contenido nutricional e inhibiendo con ello el acceso de otros grupos animales. Desde éste punto de vista, los desintegradores (principalmente hongos y bacterias) son organismos

que han desempeñado un papel en la evolución al adaptarse a utilizar dichos recursos.

1. Disponibilidad de nutrientes.

1.1. Depositación diferencial en el suelo.

Tres pueden considerarse como las grandes vías de depositación de nutrientes al suelo. Estos son: los minerales disueltos en la precipitación incidente, los acarreados de la vegetación por la lluvia efectiva y los liberados de la hojarasca a través de la descomposición (Parker, 1983). En general, el N, P y Ca se mueven mucho a través de la hojarasca, el K a través de la lluvia efectiva, Mn y Mg derivan en mayor proporción de la hojarasca y un poco de la lluvia efectiva y finalmente, el Na y el S deben su ingreso debido a la lluvia incidente, adicionándose muy poco por la hojarasca (Golley, McGinnis, Clements, Child & Denver, 1975; Franken, 1979; Jordan, Golley, Hall & Hall, 1980; Imler, 1982; Par Ker, *op.cit.*; Salati & Vose, 1984; Jaffré, 1985).

Estas vías pueden variar espacial y temporalmente. La lluvia efectiva, por ejemplo puede modificarse estacionalmente ante los cambios fenológicos del dosel, la edad de los individuos y el grado de efecto de los herbívoros. Su importancia es tan alta que en el Amazonas sumó hasta el 88 % de la precipitación (Jordan, *et al.*, 1980), y sus concentraciones de nutrientes y posiblemente sus tasas de lixiviación son más bajas al comienzo del ciclo de vida de la hoja, aumentando progresivamente hasta la abscisión. Por ejemplo, es en este momento cuando el N es traslocado nuevamente a las ramas, mientras que el Ca y el Mg se acumulan a través de la vida de la hoja (Parker, *op.cit.*).

En cambio, la depositación de nutrientes a través del flujo caulinar es más pequeña en volumen y relativamente menos estacional en el tiempo, debido a los amplios periodos de los procesos metabólicos relacionados con el crecimiento. Alimentan este proceso no sólo los propios esturrimientos que se generan en los troncos, sino también la captación de nutrientes y agua por las epifitas (Nadkarni, 1984) y el proceso de descomposición de la hojarasca que desarrolla sobre las palmas.

En particular, y considerando también la caída y descomposición de hojarasca, en promedio, la descomposición es más lenta en las hojas de *Ficus* sobre las palmas con respecto a las hojas de esta especie en el suelo, proporción observada también entre ésta última y las hojas de *Poulsenia*. Por otra parte, la descomposición en *Nectandra* es tres veces más lenta con respecto a *Pseudolmedia* y siete veces más con respecto a *Ficus*. Como se mencionó anteriormente, la caída de hojarasca es más alta en *Nectandra* y *Pseudolmedia* ocurriendo lo contrario con la de *Ficus* y *Poulsenia*. Además, la liberación de nutrientes en la hojarasca ocurre más lentamente con respecto a la de los minerales que están ya en solución en la lluvia incidente y la lluvia efectiva.

Esta liberación diferencial de recursos en el suelo depende en última instancia del contenido de nutrientes, de la concentración de compuestos orgánicos complejos como los polifenoles, o de la

concentración de metabolitos secundarios, de las condiciones de temperatura y humedad por sí mismos o a través de su influencia en las poblaciones de desintegradores. Sin embargo, una vez en el suelo, la mayor parte de estos recursos no están disponibles inmediatamente (Vitousek, 1985).

Se sabe que el N y el P (por mencionar a los más importantes) se absorben como nitratos y fosfatos, respectivamente. También es conocido que la capacidad de intercambio catiónico depende en gran medida del tipo y contenido de arcillas en el suelo. Asimismo, se ha determinado que el agua al disociarse y reaccionar con el CO₂ de la respiración forman ácido carbónico que a su vez puede en su disociación producir iones bicarbonato, que pueden reaccionar con cationes nutritivos que muchas veces serán de esta manera lixiviados (dependiendo de la concentración de los elementos y del volumen de agua). Por último, se conoce que el pH a cierto grado de acidez puede inmovilizar elementos como el P (Jordan, 1983a), proceso que por el contrario puede minimizar las pérdidas de nutrientes en el ecosistema (Brinson, 1977; Shure & Gottschalk, 1985).

La gran pregunta es: cuánto es lo que se está liberando está siendo incorporando nuevamente a la vegetación? (Aber & Melillo, 1980).

2. Modelos de Disponibilidad.

La disponibilidad de los nutrientes depende de si éstos elementos son mineralizados y en que grado la mineralización excede la inmovilización por los desintegradores. Así, la acumulación de un elemento puede interpretarse como un reflejo del balance que existe entre la disponibilidad de energía para su uso y las fuentes del mismo en el sustrato (Staaf, 1980; La Caro & Rudd, 1985). Asimismo, Rickson & Rickson (1986) sugieren que los métodos involucrados en la adquisición de nutrientes (como por ejemplo la asociación con micorrizas, hábitos parásitos y sistemas capilariformes de raíces) han estado bajo intensa presión de selección a través de la historia de vida de la especie.

Tradicionalmente se ha pensado, debido a las altas tasas de producción y descomposición de hojarasca, que en la selva hay una disponibilidad continua de recursos que pueden ser usados a través de todo el año por las especies (Monk, 1966).

Esta continua disponibilidad surge de la integración de varios comportamientos. Estos modelos de disponibilidad que se proponen a continuación resumen sintéticamente la información que se ha presentado a lo largo de este trabajo y se han integrado, dada su compatibilidad con los modelos de disponibilidad de propágulos propuestos por Guevara (1986).

Caracterización de los modelos

Tipo I: Disponibilidad larga por aporte permanente (Figura 20).

Se trata de especies pioneras con una producción y dispersión continua de propágulos, por lo que hay una disponibilidad completa durante todo el año.

La caída de hojarasca en estas especies ocurre todo el año con

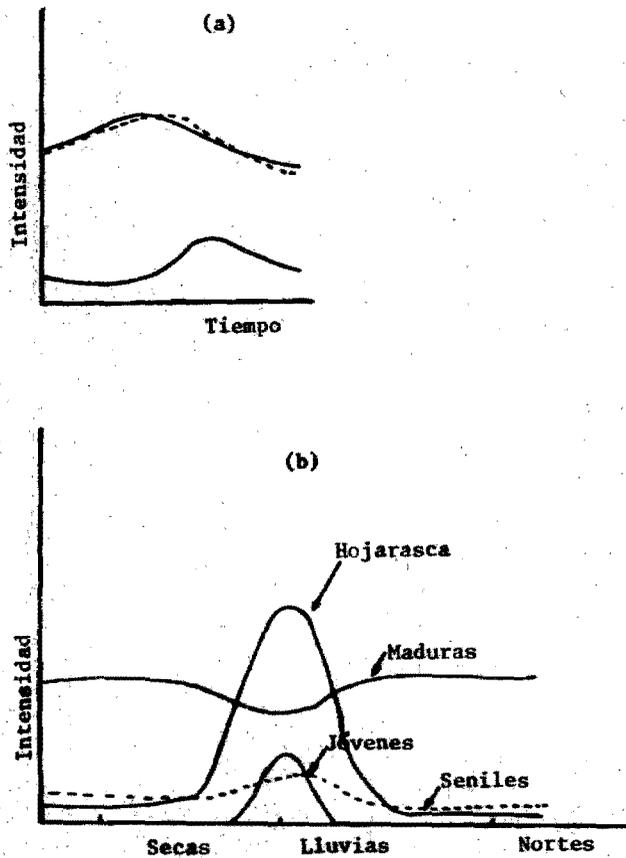


Figura 20. Modelo tipo I. (a) Disponibilidad de propágulos (Guevara, 1986). La línea continua superior indica la producción y la inferior la persistencia. La línea punteada señala la dispersión. (b) Disponibilidad de nutrientes.

un pico máximo hacia finales de la temporada seca del año e inicio de las lluvias. Fenológicamente, éstos coinciden con un aumento de hojas jóvenes y seniles en los árboles, así como con una previa disminución de las hojas maduras (Carabias & Guevara, 1985).

Se hipotetiza que las hojas de estas especies se desintegran rápidamente.

Ejemplos: Trichospermum mexicanum y Cecropia obtusifolia.

Tipo II: Disponibilidad larga con mayor aporte estacional (Figura 21).

Estas especies son las más abundantes y dominantes del dosel y del estrato medio superior de la selva. Presentan una producción, dispersión y persistencia de propágulos estacional, es decir, la fructificación es en cortos periodos en el año, de una manera intensa y no periódica (en términos de los individuos) (Carabias & Guevara, 1985).

La caída de hojarasca ocurre durante todo el año, presentándose el valor más alto al final de la época seca, coincidiendo con una disminución de hojas seniles, aumento de hojas jóvenes y una disminución previa de hojas maduras.

La descomposición de hojarasca en estas especies ocurre lentamente, es decir, para que se desintegren completamente sus tejidos se requiere por lo menos año y medio, lo que permite una disponibilidad potencial de nutrientes larga.

La distribución de la hojarasca en el espacio es amplia sobre el suelo, teniendo la particularidad de que estas especies aportan el mayor flujo de nutrientes (P y K), debido a su alta producción de hojarasca.

Pertenecen a este grupo: Nectandra ambigua y Dussia mexicana.

Tipo III: Disponibilidad parcial (Figura 22).

Especies con producción y dispersión continua de propágulos, pero con una baja persistencia estacional que resulta en una disponibilidad parcial durante todo el año, a través de la alternancia de los individuos de la especie. Ello depende de la accesibilidad del sitio.

Estas especies tienen por lo menos dos picos de caída de hojarasca al año: uno en las lluvias y otro en la sequía, siendo este último más alto. En las mismas épocas en los árboles hay una disminución de hojas seniles, un aumento de hojas jóvenes, así como una disminución en un lapso anterior de las hojas maduras.

Su descomposición es rápida (en menos de un año) y sus hojas muertas poseen los contenidos más altos de nutrientes (P y K). El flujo de nutrientes es menor que las especies que pertenecen al tipo II, porque presentan una menor producción de hojarasca. Esta se deposita en el suelo localmente.

Son especies representativas: Bursera simaruba y Ficus insipida.

La disponibilidad de recursos no es constante, por lo que la respuesta fotosintética de las especies varía a través de los procesos de perturbación y regeneración de la comunidad. Las áreas perturbadas son ocupadas por especies pioneras que tienen rápidas

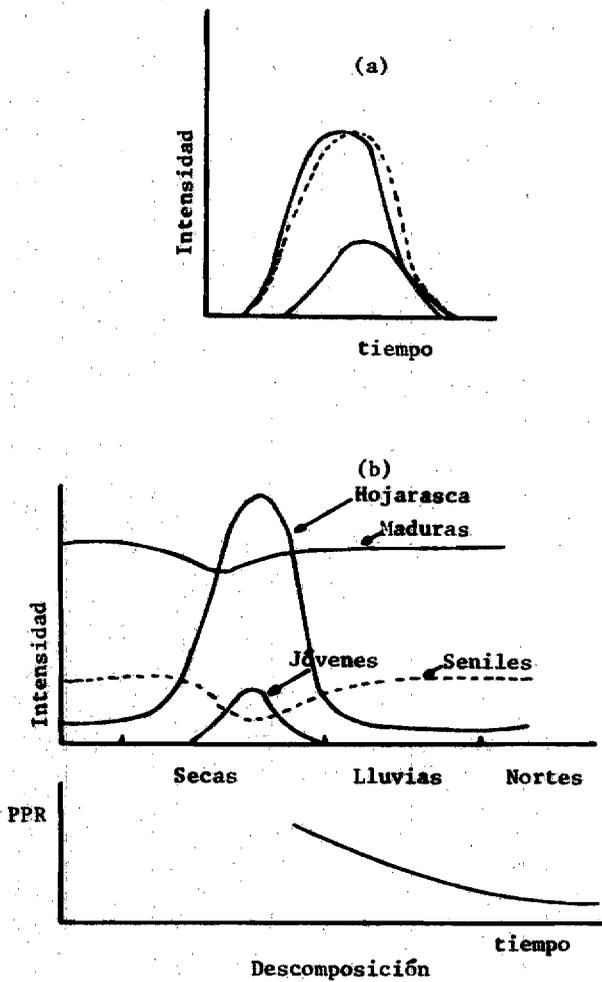


Figura 21. Modelo de disponibilidad tipo II.
 (a) Disponibilidad de propágulos (Guevara, 1986).
 (b) Disponibilidad de nutrientes.

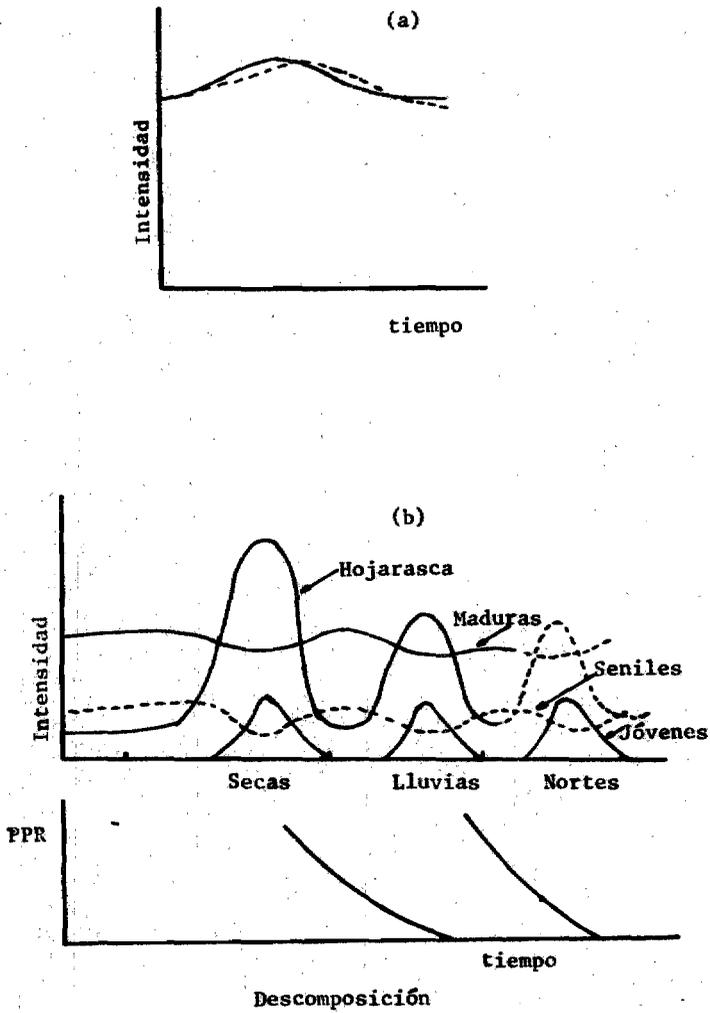


Figura 22. Modelo de disponibilidad tipo III (a) Disponibilidad de propágulos (Guevara, 1986). La línea continua indica producción y la discontinua dispersión. (b) Disponibilidad de nutrientes.

tasas de crecimiento y descomposición, y utilizan los nutrientes disponibles a través de tasas fotosintéticas y de absorción de nutrientes muy altas (Mooney & Gulmon, 1983; Chapin, 1983). Posteriormente puede ocurrir una limitación de nutrientes debido a un decremento en el abastecimiento o a los relativamente bajos requerimientos de las especies (Vitousek, 1985). Así, los patrones de absorción de nutrientes cambian de una dependencia en la fenología de la planta a variaciones de la disponibilidad en el suelo (Chapin, *op.cit.*).

No está claro aún si es cierto que la disponibilidad en los claros aumenta como consecuencia de la disminución en la competencia, o si realmente tiene algún efecto significativo en el crecimiento de las plántulas, y más todavía, es necesario continuar en el estudio del papel que juegan los claros en la dinámica de los nutrientes y en la influencia de éstos en la regeneración de la comunidad.

Para ello, será necesario continuar la investigación en los siguientes rubros:

1. Contribución de las especies del sotobosque a la caída de hojarasca y a la productividad del sistema.
2. Aumentar el espectro de especies en las que se describa y analice el proceso de descomposición.
3. Determinación de la productividad de raíces, con el fin de completar la estimación de la PPN.
4. Debido a la heterogeneidad de la vegetación, es necesario incrementar el número de sitios en los cuales se describa la caída de hojarasca y se complementen con ello los patrones de las especies.
5. Descripción y análisis del proceso de descomposición considerando el mosaico de depositación de la hojarasca en el suelo. Es decir, considerando a las especies en su conjunto.
6. Análisis de la descomposición de flores, frutos y ramas.
7. Es necesario también determinar si existe alguna influencia en la descomposición debido al tamaño de la malla utilizada, la cual podría estar inhibiendo el ingreso de algunos grupos de desintegradores.
8. Analizar la pérdida de los nutrientes en el curso de la descomposición.
9. En términos del ciclo de nutrientes, describir y analizar el flujo caulinar y la lluvia efectiva.
10. Analizar éstos cambios en función de la variación de la vegetación, con el fin de conocer cual es la relación entre la heterogeneidad de depositación y descomposición de la hojarasca con el flujo de los nutrientes y más importante aún, con la regeneración natural de la comunidad.

VII. BIBLIOGRAFIA

- ABER, J.D. & J.M. MELILLO. 1980. Litter decomposition: measuring relative contributions of organic matter and nitrogen to forest soils. Can. J. Bot. 58 (4):416-421.
- ABDOU, I.E. & K.Y. WONG. 1982. Analysis of Linear Interpolation Schemes for bi-level image applications. IBM. J. Res. Develop. 26 (6): 667-676.
- ✓ ALMEIDA, M.R. 1982. Productividad primaria de tres praderas de especies tropicales: para (Bracharia mutica), grama amarga (Paspalum conjugatum) y pangola (Digitaria decumbens). Bol. Soc. Bot. México. No. 41: 3-13.
- ALVAREZ, S.J. 1982. Caída de hojarasca en una Selva Húmeda Tropical de los Tuxtlas, Veracruz. Tesis Profesional. Fac. de Ciencias. Univ. Nal. Autón. Méx. México, D.F., 62 pp.
- ✓ ALVAREZ, S.J. 1984. Dinámica de la caída de la hojarasca en una Selva Alta Perennifolia: los Tuxtlas, Veracruz. Tesis Maestría. Fac. Ciencias. Univ. Nal. Autón. Méx. México, D.F., 147 pp.
- ALVAREZ, S.J. & S. GUEVARA. 1985. Caída de hojarasca en la Selva. En: Investigación sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México II. Gómez-Pompa, A. y Silvia del Amo (Eds.) INIREB. Alhambra. México. pp. 171-190.
- ANDERSON, J.M. & M.J. SWIFT. 1983. Decomposition in tropical forest. In: Tropical Rain Forest: Ecology and Management. S.L. Sutton, T.C. Whitmore & A.C. Chadwick (Eds.) Blackwell Scientific Publications. Great Britain. pp. 287-309.
- ART, H.W. & P.L. MARKS. 1971. A Summary table of biomass and Net Annual Primary Production in forest Ecosystems of the World. Forest Biomass Studies. Sec. 25: Growth and yield, 13th. Internat. Union Forest Res. Organ. Congr. pp. 3-32.
- ATTIWILL, P.M. 1968. The loss of elements from decomposing litter. Ecology. 49(1): 142-145.
- ✓ BELL, D.F. JOHNSON & A. GILMORE. 1978. Dynamics of litter fall decomposition and incorporation in the streamside forest ecosystem. Oikos. 30: 76-82.
- BECERRA, J. 1984. Volver a la tierra: un enfoque matemático sobre la descomposición de los restos vegetales. Tesis profesional. ENEP-Iztacala. UNAM. México. D.F. 55 pp.
- BECERRA, R. 1986. Descomposición foliar de cuatro especies arbóreas en una selva húmeda tropical. Tesis profesional. (Biólogo). Facultad de Ciencias. UNAM. México. 79 pp.
- BERNHARD, F. 1970. Etude de la litière et de sa contribution au cycle des éléments minéraux en forêt ombrophile de Côte-D'Ivoire. Oecol. Plant. 5: 247-266.
- BIRK, E.M. & 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. & G. LIKENS. 1970. The nutrient cycles of an

- ecosystem. Science. 155.
- ✓ BRACHO, R. & FUIG. 1987. Producción de hojarasca y fenología de ocho especies importantes en el estrato arbóreo. En: El Bosque Mesófilo de Montaña de Tamaulipas. Puig, H. & R. Bracho. (Eds.). Inst. Ecol. México, D.F. pp. 81-106.
- BRASELL, H.M., G.L. UNWIN & G.C. STOCKER. 1980. The quantity temporal distribution and mineral element content of litter fall in two forest types at two sites in tropical Australia. J. of Ecol. 68 (): 123-139.
- BRAY, J.R. & E. GORHAM. 1964. Litter production in forest the world. In: Adv. Ecol. Res. 2 : 101-157.
- BRINSON, M.M. 1977. Decomposition and nutrient exchange of litter in an alluvial swamp forest. Ecology. 58(3):601-609.
- ✓ CARABIAS, J. 1979. Análisis de la vegetación de la Selva Alta Perennifolia y comunidades derivadas de ésta en una zona cálida húmeda de México. Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis profesional. Facultad de Ciencias. Univ. Nal. Autón. México. México, D.F. 68 pp.
- CARABIAS, J. & S. GUEVARA. 1985. Fenología de una selva tropical húmeda y en una comunidad derivada ; los Tuxtlas, Veracruz. En: Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en México II. Gómez-Pompa, A. y Silvia del Amo (Eds.). INIREB. Alhambra. México. pp. 27-66.
- ✓ CARREON, A.Y. 1983. Producción de hojarasca en un Bosque Mesófilo de Montaña del Estado de Michoacán, México. Tesis profesional. Escuela de biología. Univ. Michoacana de San Nicolas de Hidalgo. Morelia, Michoacán. México. 77 pp.
- 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". Durango. Tesis profesional. Facultad de Ciencias. Univ. Nal. Autón. México. México, D.F. 187 pp.
- COLEMAN, D., C. REID & C. COLE. 1983. Biological strategies of nutrient cycling in soil systems. Adv. Ecol. Res. 13:1-55
- CORNFORTH, J.S. 1970. Leaf fall in a tropical rain forest. J. Appl. Ecol. 7:pp. 603-608.
- CORREA, C. 1981. Cuantificación de la producción de hojarasca en un bosque Caducifolio de Xalapa, Veracruz, México. Tesis profesional. Fac. Ciencias. Univ. Nal. Autón. Méx. México. D.F. 42 pp.
- CROSSLEY, A. & M. HOGLUND. 1962. A litter-bag method for the study of microarthropods inhabiting leaf litter. Ecology 43(3):571-573.
- CUEVAS, E. & E. MEDINA. 1986. Nutrient dynamics within amazonian forest ecosystems. I. Nutrient flux in fine litter fall and efficiency of nutrient utilization. Oecologia 68(3):466-472.
- CHAPIN, F. 1983. Patterns of nutrient absorption and use by plants from natural and man-modified environments. In: Disturbance and Ecosystems Components of Response. Mooney, H. and M. Godraw (Eds.). Ecological Studies 44. Springer-Verlag. Berlin. pp. 175-187.

- CHIZON, S.E. 1984. Relación suelo-vegetación en la Estación de Biología Tropical los Tuxtlas, Veracruz. (Un análisis de la distribución de los diferentes tipos de suelo en relación con la cubierta vegetal que soporta. Tesis profesional. (Biólogo). ENEP. Zaragoza. UNAM. México. 66 pp.
- 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.
- DICKINSON, C. 1974. Decomposition of litter in soil. In: Biology of plant litter decomposition. Dickinson, C. and G. Pugh (Eds.). Vol.2. Academic Press. USA. pp.633-654.
- DIRZO, R. 1984. Insect-Plant interactions: Some Ecophysiological consequences of herbivory. In: Physiological Ecology of plants of the wet tropics. (E. Medina, H.A., Mooney and C. Vazquez-Yanes). Dr. W. Junk. Publishers. Netherlands. pp. 209-231.
- DWYER, L. & G. MERRIAM. 1984. Decomposition of natural litter mixtures in a deciduous forest. Can. J. Bot. 62 pp. 2340-2344.
- EDWARDS, P.J. 1977. Studies of mineral cycling in a Montane Rain Forest in New Guinea. II. The production and disappearance of litter. J. of Ecol. 65(): 971-992.
- ESTRADA, A., R. COATES-COATES & M. MARTINEZ-RAMOS. 1985. La estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: Un recurso para el estudio y conservación de las selvas del trópico húmedo. En: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II. Gómez-Pompa y S. del Amo. (Eds.). INIREB. Alhambra. México. pp.379-393.
- EWEL, J. 1976. Litter fall and leaf decomposition in a tropical forest succession in eastern Guatemala. J. Ecol. 64(1):293-308.
- EZCURRA, E. & J. BECERRA. 1987. Experimental decomposition of litter Tamaulipan cloud forest: A comparison of four simple models. Biotropica 19(3):
- FOELSTER, A. & G. DE LAS SALAS. 1976. Litter fall and mineralization in three tropical evergreen forest stands, Columbia. Acta Cient. Venez. 21:196-202.
- FOGEL, R. & K. CROMACK. 1977. Effect of habitat and substrate quality on Douglas fir litter decomposition in western Oregon. can. J. Bot. 55: 1632-1640.
- FOGEL, R. 1980. Micorrizae and nutrient cycling in natural forest ecosystems. New Phytol. 86: 199-212.
- FOSTER, R. 1983. The seasonal rhythm of fruit fall on Barro Colorado Island. In: The Ecology of a Tropical Forest Seasonal Rhythms and long-term changes. E. Leigh. S. Rand and D. Windsor (Eds.). Oxford University Press. pp.151-172.
- FRANKEN, M. 1979. Major nutrient and energy contents of the litter fall of a riverine forest of Central Amazonia. Tropical Ecology 20. (2):211-224.
- FRANKEN, M.V., IRMLER. & H. KINGLE. 1979. Litter fall in inundation riverine and "Terra Firme" Forest of Central

- Amazonia. Tropical Ecology 20 (2):225-235.
- GARCIA, E. 1984. Modificaciones al sistema de clasificación de Koeppen (para adaptarlo a las condiciones de la República). OFFSET La-Rios. México, D.F. 71 pp.
- GAYTAN, P. 1987. Determinación del aporte de macronutrientes por las hojas de cuatro especies arbóreas del Bosque Mesófilo de Montaña en Gómez Farias, Tamaulipas (México). Tesis profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D.F. 74 pp.
- GENTRY, A. H. 1983. Lianas and the "paradox" of the contrasting latitudinal gradients in the wood and litter production. Tropical Ecology. 24(1): 63-67.
- GOLLEY, F.B., J.T. Mc. GINNIS, R.G. CLEMENTS, G.I. CHILD & M.J. DEUVER. 1975. Mineral Cycling in a tropical moist Forest Ecosystems. University of Georgia Press.
- GOLLEY, F.B. 1979. Production primaire brute et nette, parametres de croissance. Dans: UNESCO. Recherches sur les Ressources naturelles; ecosystemes forestiers tropicaux. UNESCO. PNE. FAO. France. pp.252-268.
- GOMEZ, M. & F. DAY. 1982. Litter nutrient content and production in the great dismal swamp. Amer. J. Bot. 69(8): 1314-1321pp.
- GOLLEY, F. 1983. Nutrient cycling and nutrient conservation. In: Tropical Rain Forest Ecosystems. Golley. (Ed). New York. USA. pp. 137-155.
- GOLLEY, F. 1983b. Decomposition. In: Tropical Rain Forest Ecosystems. Golley, F. (ED.). New York. USA. pp.157-166.
- GUEVARA, S. 1986. Plant species availability and regeneration in mexican tropical rain forest. Doctoral Thesis. Uppsala. University, Sweden.
- GUEVARA, S., S. PURATA & E. VAN DEER MAAREL. 1986. The role of remnant forest tree in tropical secondary succession. Vegetatio 66: 77-84.
- GRIGAL, D. & J. Mc COLL. 1977. Litter decomposition following forest fire in northeastern Minnesota. J. Appl. Ecol. 14: 531-528.
- HAINES, B. & R. FOSTER. 1977. Energy flow through litter in a Panamanian Forest. J. Ecol. 65 147-155.
- HARTSHORN, G. 1976. Tree falls and tropical forest. In: Tropical trees as living systems. Tomlinson, P.B. and M.H. Zimmermann (Eds.). Cambridge University Press. London. pp. 617-638.
- HERRERA, R., C.F. JORDAN, H. KLINGE & E. MEDINA. 1978. Amazon ecosystems, their structure and function with particular emphasis on nutrients. Interciencia. 3(4): 223-232.
- HERRERA, R., T. MERIDA, N. STARK & C. JORDAN. 1978. Direct phosphorus transfer from leaf litter to roots. Naturwissenschaften. 65: 208-209.
- 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: 647-703.
- IBARRA, G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 264 pp.

- IRIARTE-VIVAR, S. 1987. Análisis del crecimiento y la plasticidad fenotípica de plántulas de tres especies arbóreas de una selva alta perennifolia. Tesis Profesional. (Biología). Fac. Ciencias. UNAM. México, D.F. 126 pp.
- JACKSON, J.F. 1978. Seasonality of flowering and leaf-fall in a Brazilian subtropical lower montane moist forest. Biotropica, 10(1): 38-42.
- JAFFRE, T. 1985. Composition minérale et stocks de bioéléments dans la biomasse épigée de réçus forestiers en côte-d'Ivoire. Decol. Plant. 6. (20)3: 233-246.
- JANZEN, D.H. 1977. Why fruits rot, seed mold and meat spoils. Amer. Nat. 111(980): 691-713.
- JARVIS, P. & J. LEVERENZ. 1983. Productivity and temperate deciduous and evergreen forest. In: Enciclopedia of Plant Physiology. G.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond and H. Ziegler (Eds.). New Series. Vol. 12. Springer-Verlag. New York.
- JENZEN, V. 1974. Decomposition of angiosperm tree leaf litter. In: Biology of Plant Litter Decomposition. Vol. I. Dickinson, C. & G. (Eds.). Academic Press. USA. pp.69-104.
- JENNY, H., S.P. GESSEL & F.G. BINGHAM. 1949. Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. Soil.Sci. 68. 417-432.
- JIMENEZ, A.E. & P. MARTINEZ. 1979. Estudios ecológicos del agroecosistema cafetalero: II. Producción de materia orgánica en diferentes tipos de estructura. Biotica. 4(3): 109-126.
- JOHN, D. 1973. Accumulation and decay of litter and net production of forest in tropical West Africa. Oikos 24:430-435.
- JOHN, T.V. 1980. Influence of litter base on growth of fungal vegetative structures. Oecologia (Berl.) 46: 130-132.
- JOHNSON, D., D.W. COLE & S.P. GESSEL. 1975. processes of nutrient transfer in a tropical rain forest. Biotropica 7(3): 208-215.
- JORDAN, C.F. 1971. Productivity of tropical forest and its relation to a world pattern of energy storage. J. Ecol. 59: 127-142.
- JORDAN, C.F., J. KLINE & D. SASSCER. 1972. Relativity stability of mineral cycles in forest ecosystems. Amer. Nat. 106(948):pp. 237-253.
- JORDAN, C.F. & P.G. MURPHY. 1978. A latitudinal gradient of wood and litter production and its implications regarding competition and species diversity in trees. Amer. Midl. Nat. 99(2):415-434.
- JORDAN, C.F., R.L. TODD & G. ESCALANTE. 1979. Nitrogen conservation in a tropical rain forest. Oecologia (Berl.) 39(1):123-128.
- JORDAN, C.F. & G. ESCALANTE. 1980. Root productivity in an Amazonian rain forest. Ecology. 61(1): 14-28.
- JORDAN, C.F., F. GOLLEY, J. HALL & J. HALL. 1980. Nutrient of rain fall by the canopy of an amazonian rain forest. Biotropica. 12(1):61-66.
- JORDAN, C.F. & R. HERRERA. 1981. Tropical rain forest: are nutrients really critical?. Amer. Nat. 117(2):167-180.

- JORDAN, C.F., W. CASKEY, B. ESCALANTE, R. HERRERA, F. MONTAGNINI, R. TODD & C. UHL. 1982. The nitrogen cycle in a "Terra Firm" rain forest on oxisol in the territory of Venezuela. Plant and Soil. 67:325-332.
- ✓ JORDAN, C.F. 1983a. Productivity of tropical rain forest Ecosystems and the implications for their use as future wood and energy sources. In: Tropical Rain Forest Ecosystems. F.B. Golley (Ed.). New York, USA, pp. 117-136.
- JORDAN, C.F. 1983b. Nutrient regime in the wet tropics: physical factors. In: Physiological Ecology of Plants in the Wet Tropics. E. Medina, H. Mooney & C. Vazquez-Yanes (Eds.). Dr. W. Junk Publishers, Netherlands.
- KIFFER, E., H. PUIG & G. KILBERTUS. 1982. Biodegradation des feuilles d'Eperua falcata Aubl, en foret tropicale humede (Guyane Française). Rev. Ecol. Biol. Sol. 18 (2):135-157.
- KIRA, T. 1978. Community architecture and organic matter dynamics in tropical lowland rain forest of southeast Asia with special reference to Pasoh Forest, West Malaysia. In: Tropical Trees as Living Systems. P. Tomlinson and M. Zimmermann (Ed.) Cambridge University Press, USA, pp. 561-590.
- KOSLOWSKI, T.T. 1971. Growth and development of trees. Vol. II. Academic Press, New York, USA. 514 pp.
- KUNKEL-WESTPHAL, T. & P. KUNKEL. 1979. Litter fall in a Guatemalan primary forest, with details of leaf-shedding by some common tree species. J. of Ecol. 67 (): 665-686.
- LA CARO, F. & R. RUDD. 1985. Leaf litter disappearance rates in Puerto Rico Montane rain forest. Biotropica 17(4):269-276.
- LAMBERT, J., J. ARNASON & J. GALE. 1980. Leaf-litter and changing nutrient levels in a seasonally dry tropical hardwood forest, Belize, C.A. Plant and Soil. 55:429-443.
- ✓ LEIGH, E. & D. WINDSOR. 1978. Forest production and regulation of primary consumers on Barro Colorado Island. In: The Ecology of a Tropical Forest. Seasonal Rhythms and Long-term Changes. E. Leigh, S. Rand and D. Windsor (Eds.). Oxford University Press, England, pp. 111-122.
- LEVINGS, S. & D. WINDSOR. 1982. Seasonal and annual variation in litter arthropod populations. In: The Ecology of a Tropical Forest. Seasonal Rhythms and long-term changes. Leigh, E., S. Raud and D. Windsor (Eds.). Smithsonian Institution Press, USA, pp. 355-387.
- LIETH, H. 1973. Phenology in productivity studies. In: Analysis of temperate forest ecosystems. Reichle, D.E. (Ed.). Springer-Verlag, New York, USA. Vol. I, pp. 29-46.
- LONGMAN, K. & J. JENIK. 1974. Tropical Forest and its Environment. Longman, London, Great Britain. 196 pp.
- LOPEZ, J. 1981. Ecología de manglares y de otras comunidades de halófitas en la costa de la laguna de Mecocacán, Tabasco. Tesis profesional. Fac. Ciencias. Univ. Nal. Autón. Mx. México. D.F.
- LOT-HELGUERAS, A. 1976. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, pasado, presente y futuro. En: Regeneración

- de selvas. Vol. I. Gómez-Pompa, A., S. del Amo, C. Vázquez-Yanes y A. Butanda. (Eds.). INIREB. CECSA. México. pp. 31-69.
- ✓ LUGO, E., J. GONZALEZ-LIBOY, C. CINTRON & K. DUGGER. 1978. Structure, productivity and transpiration of a subtropical dry forest in Puerto Rico. Biotropica 10(4): 278-291.
- MADGE, D. 1965. Litter fall and litter disappearance in a tropical forest. Pedobiologia. 55:273-278.
- ✓ MARTINEZ, Y.A. 1984. Procesos de producción y descomposición de hojarasca en selvas estacionales. Tesis Maestría. Facultad de Ciencias. Univ. Nal. Autón. Méx. México, D.F. 98 pp.
- MARTINEZ, M. 1980. Aspectos sinecológicos del proceso de renovación natural de una Selva Alta Perennifolia. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Univ. Nal. Autónoma. Méx. México, D.F. 181 pp.
- MARTINEZ-RAMOS, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II. Gómez-Pompa, A. y S. del Amo (Eds.). INIREB. Alhambra. México. pp. 191-239.
- ✓ MEAVE, J. 1987. Longevidad de las hojas de tres especies de árboles perennifolios de selva tropical húmeda. Tesis Maestría (Biólogo). Facultad de Ciencias. UNAM. México, D. F. 89 pp.
- MEDINA, E. 1983. Nutrient balance and physiological process at the leaf level. In: Physiological Ecology of plants in the Wet Tropics. E. Medina, H. Mooney and C. Vázquez-Yanes. (Eds.). Dr. W. J. Publishers. Netherlands.
- ✓ MEDINA, E. & H. KINGLE. 1983. Productivity of tropical forest and tropical woodlands. In: Enciclopedia of Plant Physiology. O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond and H. Ziegler. (Eds.). New Series Vol. 12 D. Spriger-Verlag, New York.
- ✓ MEENTEMEYER, V., E. BOX & R. THOMPSON. 1982. World patterns and amounts of terrestrial plant litter productions. BioScience 32(2): 125-128.
- MONK, C.D. 1966. An ecological significance of evergreenness. Ecol. 47: 504-505.
- ✓ MOONEY, H. & S. GULMON. 1983. The determinants of plant productivity natural versus man-modified communities. In: Disturbance and ecosystems components of response. Mooney, H. and M. Boddraw (Eds.). Ecological studies 44. Springer-Verlag. Berlin. pp. 146-158.
- NADKARNI, N. 1984. Epiphyte biomass and nutrient capital of a Neotropical Elfin forest. Biotropica. 16(4):249-256.
- OLSON, J. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. Ecol. 44(2): 322-331.
- ✓ PADGETT, D. 1976. Leaf decomposition by fungi in a tropical rain forest stream. Biotropica. 8(3): 166-178.
- PARKER, G.G. 1983. Throughfall and stemflow in the forest nutrient cycle. Adv. Ecol. Res. 13: 57-133.
- PEARSON, D. & J. DEER. 1986. Seasonal patterns of lowlands forest

- floor arthropod abundance in southeastern Perú. Biotropica. 19(3): 244-256.
- ✓ PEET, R.R. 1981. Changes in biomass and production during secondary forest succession. In: Forest Succession Concepts and Application. West, D.C., H.H. Shugart and D.B. Botkin (Eds.). Springer-Verlag, New York, USA. pp. 324-338.
- ✓ PROCTOR, J. 1983. Tropical forest litter fall. I. Problems of data comparison. In: Tropical Rain Forest: Ecology and Management. Sutton, S.L., T.C. Whitmore and A.C. Chadwick. (Eds.). Blackwell Scientific Publications, Great Britain. pp. 267-273.
- PROCTOR, J., J.M. ANDERSON, S.C. FOGDAN & H.W. VALLACK. 1983. Ecological studies in four contrasting lowland rain forest in Gunung Molo National Park, Sarawak. II. Litterfall, standing crop and preliminary observations on herbivory. J. Ecol. 71(1):261-283.
- PUIG, H. 1979. Production de litière en forêt Guyanaise: résultats préliminaires. Ext. Bull. Soc. D'Hist. Nat. Toulouse. I. 115 Fasc. 3-4 pp.
- PURATA, S. 1986. Studies on secondary succession in Mexican Tropical Rain Forest. Doctoral Thesis. Uppsala University. Sweden.
- RAI, B. & A. SRIVASTAVA. 1982. Decomposition of leaf litter in relation to microbial population and their activity in a tropical dry mixed deciduous forest. Pedobiologia 24:151-159.
- RAICH, J. 1983. Understory palms as nutrient traps: a hypothesis. Brenesia. 21:119-129.
- RAPP, M. 1983. Some problems of disturbance on the nutrient cycling in ecosystems. In: Disturbance and Ecosystems Components of Response. Ecological Studies 44. Mooney, H. and M. Godraw. (Eds.) Springer-Verlag, Berlin. pp. 117-128.
- RATHCKE, B. & E. LACEY. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 16: 179-214.
- REINERS, W.A. 1983. Disturbance and basic properties of ecosystems energetics. In: Disturbance and Ecosystems Components Response. Mooney, H. and M. Godraw. (Eds.). Ecological Studies 44. Springer-Verlag, Berlin. pp.83-98.
- RICKSON, F. & RICKSON. 1986. Nutrient acquisition facilitated by litter collection and ant colonies on two Malaysian palms. Biotropica 18 (4): 337-343.
- ROS, T.A. 1983. Fenología de una comunidad secundaria derivada de selva alta perennifolia. Tesis profesional. (Biólogo). Fac. Ciencias. UNAM. México, D.F. 79 pp.
- SALATI, E. & P. VOSE. 1984. Amazon: a system in equilibrium. Science 225(4658): 129-137.
- SALMERON, R. 1984. Germinación de semillas acumuladas en el suelo de una selva húmeda tropical "Los Tuxtias", Veracruz, México. Tesis Profesional. (Biólogo). Facultad de Ciencias. UNAM. México, D.F. 89 pp.
- SHURE, D.J. & M.R. GOTTSCHALK. 1985. Litter-fall patterns with a Foodplain Forest. Amer. Midl. Nat. 114(1): 98-111.

- SINGH, J.S. & S.R. GUPTA. 1977. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. The Bot. Rev. 43(4):449-528.
- ✓ SOTO, M. 1976. Algunos aspectos climáticos de la región de los Tuxtles, Veracruz, México. En: Regeneración de selvas. Vol. I. Gómez-Pompa, A. y S. del Amo (Eds.). INIREB. CECSA. México. pp. 70-107.
- SPAIN, A.V. 1984. Litterfall and the standing crop of litter in three tropical Australian rain forests. J. of Ecol. 72:947-961.
- SPRUGEL, D.G. 1985. Natural disturbance and ecosystem energetics. In: The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Pickett, S. and P.S. White. (Eds.). Academic Press. London.
- ✓ STAAF, A. 1980. Influence of chemical composition, addition of raspberry leaves, and nitrogen supply on decomposition rate and dynamics of nitrogen and phosphorous in beech leaf litter. Oikos 35:55-62.
- STEEL, R.G. & J.H. TORRIE. 1980. Principles and procedures of statistics: A Biometrical approach. 2th. Ed. Mc. Graw Hill. Kogakusha, Ltd. Tokyo. Japan. 633pp.
- SWIFT, M., A. RUSSELL-SMITH & T. PERFECT. 1981. Decomposition and mineral nutrient dynamics of plant litter in a regenerating bush-fallow in subhumid tropical Nigeria. J. of Ecol. 69:981-995.
- ✓ TANNER, E.V.J. 1980. Litter fall in montane rain forest of Jamaica and its relation to climate. J. of Ecol. 68: 833-848.
- TANNER, E.V.J. 1981. The decomposition of leaf litter in Jamaican montane rain forest. J. of Ecol. 69: 243-275.
- TORQUEBIAU, E. 1981. Analyse architecturale de la forêt de Los Tuxtles (Veracruz), Mexique. Tesis (Doctorado del Tercer Ciclo). Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.
- VENEKLAAS, E. 1985. Morphological variation in leaves of three ecologically different tree species from tropical rain forest. Thesis. State Utrecht. Sweden. 97 pp.
- VITOUSEK, P.M. 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. American Naturalist 119: 553-572.
- VITOUSEK, P.M. 1984. Litterfall, nutrient cycling and nutrient limitation in tropical forests. Ecology 65(1): 285-298.
- VITOUSEK, P.M. 1985. Community turnover and Ecosystem nutrient dynamics. In: The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, London. pp: 325-333.
- ✓ VIZCAINO, C.M. 1983. Patrones temporales y espaciales de producción de hojarasca en una selva baja caducifolia en la costa de Jalisco, México. Tesis de Maestría. Fac. Ciencias. UNAM. 137 p.
- ✓ WANNER, H. 1970. Soil respiration, litterfall and productivity of tropical rain forest. J. Ecol. 58(2): 543-547.
- ✓ WESTLAKE, D.F. 1963. Comparisons of plant productivity. Biol. Rev. 38: 385-425.
- WINT, G.R.W. 1983. Leaf damage in tropical rain forest canopies.

In: Tropical Rain Forest: Ecology and Management. S.C. Sutton, T. C. Whitmore and A.C. Chadwick. (Eds.). Blackwell Scientific Publications. Great Britain. pp. 229-239.

WITKAMP, M. & J. OLSON. Breakdown of confined and nonconfined oak litter. Oikos 14: II. pp. 138-147.

WOODS, F.W. & C.M. GALLEGOS. 1970. Litter accumulation in selected forest of the Republic of Panamá. Biotropica. 2(1): pp. 46-50.

WOOI-KHOON, G. & O. JIN EONG. 1983. Litter production and decomposition in a coasted hill dipterocarp forest. In: Tropical Rain Forest: Ecology and Management. S.C. Sutton, T.C. Whitmore and A.C. Chadwick (Eds.) Blackwell Scientific Publications. Great Britain. pp. 275-285.

YAMANE, T. 1967. Elementary sampling Theory. Prentice Hall, Inc.

Apéndice 1

Estimación de la productividad primaria neta (PPN) a partir de la caída de hojarasca en selvas tropicales húmedas del mundo.

PAIS	PPN (t ha ⁻¹ año ⁻¹)	PRECIPITACION (mm)	REFERENCIA
Malasia	11.96	2054	Ogawa (1978) y Lim (1978) en Spain (1984).
Java	7.7	3380	Yamada (1976) en Spain (1984).
Nueva Guinea	9.8	3985	Edwards (1977).
Australia	12.8	2544	Brassell, et. al. (1980)
Australia	12.6	3609	Spain (1984)
Nigeria	6.0*	1321	Hopkins (1966)
Nigeria	7.3	1200	Madge (1965)
Ghana	12.6	1650	John (1973)
Costa de Marfil	12.4	1800	Bernhard (1970)
	12.5	1800	
	12.1	2100	
	16.1	2100	
Zaire	11.9	1273	Malaisse, et. al. en Spain (1984)
	7.7	1279	
Puerto Rico	8.6	2600	Tanner (1980)
Jamaica	6.2	3080	Wiegert (1970) en Spain (1984)
	7.4	2600	
	7.2	2600	
	8.4	2600	
Guatemala	11.7	2000	Ewel (1976)
Guatemala	12.1	3747	Kunkel-Westphal & Kunkel (1979)
	13.1	3747	
Trinidad	8.9*	2900	Cornforth (1970)
	9.1*	3300	
Panamá	13.6	2500	Golley, et. al. (1975)
Panamá	14.4	2725	Haines & Foster (1977)
Colombia	15.6	3000	Foelster & de las Salas (1976)
	11.3	3000	
Guyana	11.2	3373	Puig (1980)
Venezuela	12.4	3521	Jordan & Escalante (1980)
Brasil	12.9	2277	Franken, Irmeler y Klinge (1979)
	8.3	1771	
	9.9	1771	
Brasil	6.0	1566	Jackson (1978)
México	14.5	4706	Alvarez (1984)

* considerando únicamente la fracción foliar.