

76
lej

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS



CONTENIDO DE NUTRIENTES EN LA HOJARASCA
DE ESPECIES ARBOREAS DE UNA SELVA ALTA
PERENNIFOLIA

TESIS PROFESIONAL

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A :

JOSE ANTONIO GONZALEZ-ITURBE AHUMADA

México, D. F.

1988



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

INDICE

Agradecimientos	
Resumen	
I.- Introducción	1
II.- Antecedentes y objetivos	10
1. De proyecto	10
2. De estudio	12
III.- Zona de Estudio	14
IV.- Metodología	21
1. De campo	21
2. De laboratorio	21
V.- Resultados	26
1. Contenido de nutrientes (% del peso seco)	26
2. Flujo de nutrientes	37
VI.- Discusión y Conclusiones	52
1. Contenido y flujo de nutrientes	52
2. Importancia relativa de los flujos	66
3. Distribución espacio-temporal y descomposición	68
4. Consideraciones finales	71
VII.- Bibliografía	75
Apéndice	

AGRADECIMIENTOS

Expreso mi más sincero agradecimiento al Dr. Javier Alvarez Sánchez director de este trabajo, así como a su jurado calificador: Dr. Sergio Guevara Sada, Dr. Manuel Maass Moreno, M. en C. Margarita Eugenia Gutiérrez Rodríguez y M. en C. Marisa Osuna Fernández.

Agradezco profundamente al Instituto de Geografía de la U.N.A.M. por las facilidades otorgadas para el desarrollo de este trabajo, en especial a la M. en C. Margarita Eugenia Gutiérrez R. coordinadora del Laboratorio de Análisis Físicos y Químicos del Medio Ambiente, así como a la Biol. Laura Ortiz, al Dr. Carlos Romo, al P.de B. José Antonio Miranda y al P. de Q. Raúl Marroquín quienes constantemente ofrecieron su ayuda desinteresada.

Los compañeros del Laboratorio de Ecología apoyaron de mil maneras el desarrollo de este trabajo. No quiero dejar de mencionar a Graciela Sánchez, Irene Sánchez-Gallén, Silvia Iriarte, Fuensanta Rodríguez, Virginia Cervantes, María Luisa Martínez y Consuelo Martínez. A todos ellos muchas gracias.

Quedo en deuda permanente con el Biol. Miguel Murguía y con la Sra. Rosevelia Ruenes quienes trabajaron horas extras (y muchas) en la presentación final de este trabajo.

La P. de B. Martha Mora colaboró de manera fundamental en el trabajo experimental.

Con Ariel Rojo el flujo y reflujo de ideas ha sido una constante. También, por supuesto, se lo agradezco.

Rocío Ruenes brindó (y brinda) toda su energía al que esto escribe. Muchísimas gracias.

Finalmente, una plana de agradecimientos a todos aquellos cuyos nombres no aparecen en esta hoja. A fin de cuentas es te trabajo pertenece a todos.

RESUMEN

El presente trabajo se desarrolló en la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Veracruz, y se encuentra enmarcado dentro del Proyecto Regeneración de Selvas Altas que se realiza en el Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Como parte del estudio cuantitativo de la fenología, Alvarez (1982, 1984) evaluó la producción de hojarasca de una hectárea de selva durante el periodo 1982-1983. Con el fin de conocer la composición química de la hojarasca y el aporte de nutrientes que ésta representa, se procedió a determinar el contenido de nutrientes de las ocho especies más importantes, utilizando como criterio su porcentaje en la producción total de hojarasca. Las colectas analizadas fueron escogidas tomando como base la existencia de tres temporadas climáticamente contrastantes: la de nortes (noviembre-febrero), lluvias (junio-octubre) y secas (marzo-mayo).

El análisis del contenido de nitrógeno, calcio, magnesio, potasio y fósforo de la hojarasca de las especies, por un lado, y del contenido de la hojarasca en las distintas temporadas - por otro, mostró los siguientes resultados: con excepción del potasio, el contenido de nutrientes varió significativamente entre las especies, en cambio el contenido de potasio en la hojarasca de las distintas temporadas fue el único que presentó diferencias significativas. El flujo promedio de nutrientes de las especies difirió significativamente en el caso del nitrógeno, calcio, magnesio y potasio. Entre temporadas, el flujo promedio difirió significativamente en el caso del calcio, magnesio, potasio y fósforo.

Dadas las diferencias en contenido y flujo de nutrientes entre especies y la deposición particular en el espacio y el tiempo, se discute la importancia que esto representa en los procesos de descomposición, disponibilidad y formación de microambientes.

I. INTRODUCCION

En los ecosistemas terrestres los nutrientes pasan de un compartimento a otro a través de distintas vías. Dentro de éstas, aquellas que transportan los nutrientes al suelo representan una forma de restituir aquellos elementos esenciales que han sido asimilados por la vegetación o lavados del sistema. Es de esta manera que la precipitación, la lluvia efectiva (que será definida más adelante) y la caída de restos orgánicos constituyen tres fuentes muy importantes de ingresos de nutrientes al suelo, dadas su magnitud y su presencia más o menos continua en el tiempo y el espacio.

La magnitud del aporte que representan estas rutas varía de un ecosistema a otro ya que depende de factores tales como la latitud, el clima y el suelo, entre otros. No obstante se sabe que existen características particulares a cada una de estas vías. Así, se piensa que el océano es la principal fuente de elementos para la precipitación (Kellman, Hudson y Sanmugadas, 1982; Edwards, 1982). Dependiendo de la distancia a la que se encuentren del mar, los ecosistemas recibirán un mayor o menor aporte a través de esta vía. También se ha visto que las erupciones volcánicas y la emisión de partículas y gases aumentan la concentración de elementos en la precipitación (Kellman, et. al., op. cit.) y que las emisiones antropogénicas (industrias, minas, fuegos) añaden al agua de precipitación ciertos elementos (Ungemach, 1969 en Edwards, 1982).

Los nutrientes que viajan en la precipitación pueden llegar al suelo o ser retenidos por la vegetación. A su paso por el dosel el agua de lluvia lava troncos, ramas, superficies foliares, exudados y una serie de estructuras que provocan el aumento en su contenido de nutrientes. A esta precipitación se le conoce como lluvia efectiva (Parker, 1982). Sin embargo, puede existir la situación contraria y ocurrir que la lluvia que llega al suelo se vea disminuída en su aporte de nutrientes tal como lo encontraron Jordan, Golley, Hall y Hall (1980), Jordan, Caskey, Escalante, Herrera, Montagnini, Todd y Uhl (1982) y Jordan (1982) en una selva amazónica. Tal hecho lo atribuye dicho autor a la presencia de elementos bióticos (bacterias, epífitas) que retienen los nutrientes necesarios antes de que la precipitación alcance al suelo, que en este caso es calificado como pobre de nutrientes. Por otro lado Nadkarni (1981) evidencia la presencia de raíces adventicias, desarrolladas por algunos árboles, que penetran las masas radiculares de las epífitas y captan los nutrientes que éstas retienen. Más aún, el mismo autor observó también la presencia de nódulos bacterianos en dichas raíces lo cual indica el posible papel que juegan en la captación de nitrógeno.

Los nutrientes foliares que son potencialmente móviles (y susceptibles a ser lavados por la precipitación), según Tukey (1971, 1962, en Golley, 1983b), se encuentran en los fluídos de translocación de las hojas por lo que pasan ya sea por difusión o flujo de masa al agua que las lava. El mismo autor señala que los

elementos más fácilmente lavables son el sodio y el magnesio, el potasio lo es moderadamente y el fósforo y el fierro lo son muy poco. Sin embargo, otros autores sugieren que esta vía es la más importante en la circulación del potasio (Edwards, op. cit.; Gosz, Likens y Borman, 1973; Klinge y Rodrigues, 1968; Parker, 1983).

El papel de la lluvia efectiva ha sido objeto de estudio en diferentes regiones. Así, Ovington (1968), Nye (1961) y Bernhard-Reversat (1975) encontraron un enriquecimiento significativo del agua que pasa a través del dosel cuando la compararon con la que cae en zonas abiertas, tanto en regiones templadas como en regiones tropicales. Por otro lado, los efectos de la lluvia efectiva pueden no ser los mismos en las diferentes regiones y temporadas, dado que los nutrientes pueden perderse del sistema si no existen las condiciones adecuadas para su captación por las plantas o su mineralización.

La caída de hojarasca es otra vía de entrada al suelo no solamente de nutrientes, sino también de materia orgánica. Con el nombre de hojarasca se hace referencia a un conjunto de fracciones, cualitativa y cuantitativamente diferentes. Así, las hojas, flores y frutos que se descomponen relativamente rápido son conocidos como fracción fina; los troncos y ramas, que debido a los altos contenidos de celulosa y lignina se descomponen más lentamente, son llamados fracción gruesa; una tercera fracción formada por fragmentos vegetales de diversa índole, restos animales, excretas, etc., constituye el llamado material no

identificado.

De las diferentes fracciones, la de las hojas (sin considerar flores y frutos) es considerada por varios autores como la más importante debido a los volúmenes de su producción, que se estiman en un 70% del total de hojarasca (Bray y Gorham, 1964; O'Neill y De Angelis, 1980, en Vitousek, 1984); su presencia relativamente corta en el suelo (Greenland y Kowal, 1960; Grub y Edwards, 1982; Golley, 1983b) y su mayor contenido de nutrientes con respecto a las demás fracciones (Klinge y Rodrigues, op. cit.; Franken, 1979; Edwards, 1982). No obstante, debe considerarse que la fracción gruesa constituye un reservorio de nutrientes que se irán liberando lentamente in situ.

La caída de hojarasca, fracción hojas, es un evento fenológico que obedece a la periodicidad de los recursos tales como el agua y la luz (sin excluir el factor endógeno) (Longman y Jenik, 1974, en Alvarez, 1984). Tanto en comunidades perennifolias como en caducifolias, la producción de hojarasca es mayor en la temporada seca, según lo señalan varios autores: Franken (op. cit.) en el Amazonas; Brassel, Unwin y Stocker (1980), en un bosque tropical australiano; Esteban (1986) en una selva baja caducifolia de México y Alvarez (1988) en una selva húmeda, también de México. Esto significa que más del 50% del flujo de nutriente ocurre, generalmente, en la temporada seca de este tipo de comunidades (Klinge y Rodrigues, op. cit.).

El contenido de nutrientes de la hojarasca (y de la vegetación) se encuentra en función de varios factores. Así, la composición del suelo afecta directamente el contenido de nutrientes en la hojarasca como lo observaron Lambert, Arnason y Gale (1980), quienes determinaron altas concentraciones de calcio en la hojarasca, (fracción hojas), proveniente de vegetación que se desarrolla en suelos con altos contenidos de carbonato de calcio; por otro lado, Klinge (op. cit.) relacionó los bajos contenidos de nutrientes en la hojarasca con la pobreza del suelo, aspecto también señalado por Kadeba y Aduavi (1985). El factor edáfico es uno de los responsables de la existencia de diferentes "estrategias", en el uso de nutrientes, entre plantas que crecen en suelos pobres y plantas que crecen en suelos ricos, denotando una eficiencia diferencial (Chapin, 1980). Vitousek (1986) apoya lo anterior al encontrar, después de una larga revisión, que la circulación de diversos nutrientes vía hojarasca está determinada por el suelo de que se trate. De esta manera, en suelos donde el nitrógeno no es considerado limitante, la eficiencia (en términos de la proporción peso seco/ contenido de nutriente) en su uso es baja en comparación con aquellos sitios donde los suelos viejos y pobres son característicos.

Otro factor que afecta el contenido final de nutrientes en la fracción foliar es el proceso por medio del cual algunos elementos son transportados de las hojas a otros tejidos, conocido como retranslocación. Tal proceso ha sido observado en regiones tropicales y templadas (Chabot, 1982) y ha sido esgrimido para

explicar los bajos contenidos nutricionales en la hojarasca de comunidades templadas perennifolias sujetas a una marcada estacionalidad climática, en comparación con comunidades caducifolias (Chabot, op. cit.; Ovington, op. cit.; Millán, 1974 en Fogel, 1980). Además, Sobrado (1980) apoya la existencia del fenómeno con observaciones comparativas entre hojas seniles y hojas jóvenes. En contraste con el calcio y el magnesio que se encuentran prácticamente inmóviles en la hoja, el fósforo y el potasio son fácilmente transportados a otros tejidos (Golley, 1983b).

Las variaciones en el contenido de nutrientes a lo largo del año han sido señaladas por: Esteban (op. cit.) para el nitrógeno, fósforo, potasio, calcio y magnesio; Edwards (op. cit.) quien encuentra una marcada estacionalidad para el potasio y variaciones azarosas para otros elementos, lo mismo que Klinge y Rodrigues (op. cit.) entre otros. Tales variaciones se encuentran relacionadas con la toma de nutrientes del suelo, las tasas de retranslocación, las fases fenológicas de las especies, su etapa de crecimiento y el lavado por el agua de lluvia (lluvia efectiva).

La hojarasca una vez en el suelo pasa a formar parte del llamado mantillo donde es descompuesta por la fauna y flora edáfica. La materia orgánica del suelo representa un fuente de energía para las poblaciones de los desintegradores por lo que su composición química influye directamente en su dinámica. Se ha

visto que a altas concentraciones de nutrientes corresponden altas tasas de descomposición (Edwards, 1982; Edwards y Gosz, 1982; Ewell, 1976; Tanner, 1981; Cuevas y Medina, 1983; Becerra, 1986) y que la materia orgánica se vuelve más apetitosa a los desintegradores cuando la proporción carbono/nitrógeno es baja (Whitkamp, 1966, en Esteban, 1986). La relación óptima para la actividad microbiana se encuentra entre 10:1 y 20:1 (Larcher, 1977).

El estudio de la caída de hojarasca y su contenido químico ha sido una herramienta básica en la elaboración de hipótesis acerca de los diferentes mecanismos del ciclo de nutrientes. Muchos autores coinciden en señalar que en las regiones tropicales de suelos pobres, existen mecanismos que evitan la pérdida de nutrientes o bien aumentan su capacidad de captura. Entre ellos se puede mencionar la presencia de pubescencias en muchas hojas, que aminora el lavado del agua de lluvia; la transferencia directa del fósforo de la hojarasca a las raíces por medio de hongos endomicorrízicos, la presencia de compuestos secundarios que disminuyen la herbivoría y por ende la pérdida de nutrientes de las plantas, entre otros (Golley, 1983b; Herrera, Mérida y Jordan, 1978; Jordan y Herrera, 1981; Jordan et. al., 1982 y Jordan, 1985).

En la figura 1 se muestra, a manera de recapitulación, en diagramas ternarios (Parker, 1983), las vías por las que los nutrientes caen al suelo. En "a" se observa la entrada de

nutrientes y en "b" las rutas principales de cada nutriente. Así, el nitrógeno llega al suelo principalmente por la caída de hojarasca y en menor medida por la precipitación incidente y la lluvia efectiva. El calcio y el fósforo también llegan al suelo principalmente por la hojarasca. Por otra parte, la hojarasca y la lluvia efectiva contribuyen de manera importante con magnesio. Finalmente, el potasio es reciclado en mayor medida por la lluvia efectiva y la hojarasca.

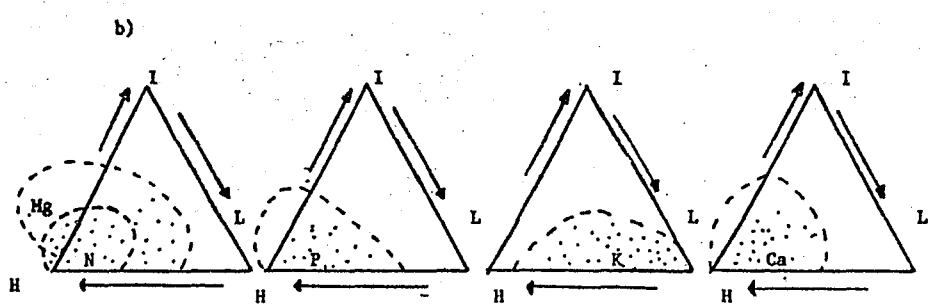
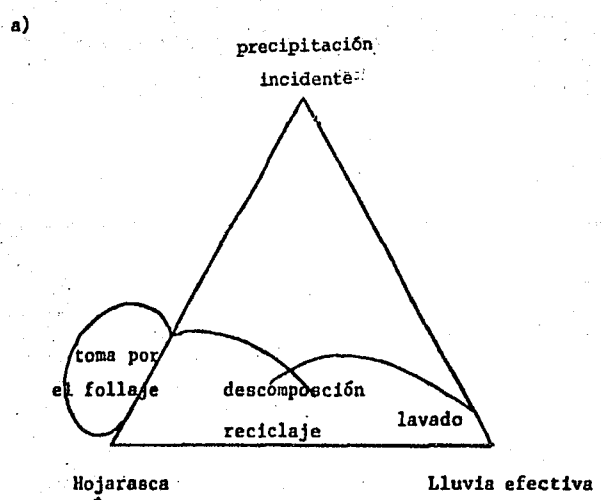


Figura 1. Diagramas ternarios de las rutas por las que los nutrientes caen al suelo (a) y promedio del porcentaje de caída en lluvia efectiva, precipitación incidente y hojarasca de diferentes bosques (tomado de Parker, 1983). I= precipitación incidente; H= hojarasca; L= lluvia efectiva.

II. ANTECEDENTES Y OBJETIVOS.

1. Del Proyecto.

El presente trabajo forma parte de Proyecto Regeneración de Selvas que se desarrolla en el Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias. Dicho proyecto tiene la finalidad de identificar los mecanismos y procesos de regeneración de la selva. Las líneas de investigación desarrolladas hasta el momento en el Laboratorio de Ecología pueden agruparse en tres rubros:

a) Estudio de la composición y estructura de la vegetación en selva, sitios perturbados y campos agrícolas y ganaderos (Carabias, 1979; Purata, 1986; Bongers, Popma, Meave y Carabias, en prensa).

b) 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 y 1988; Alvarez y Guevara, 1985; Carabias y Guevara, 1985; Becerra, 1986; Meave, 1987 y Rojo, 1988).

c) Estudio de la composición del banco y lluvia de semillas en esa comunidad (Salmerón, 1984; Guevara, 1986; Guevara, Purata y Van der Maarel 1986).

Enmarcado en el análisis cuantitativo de la fenología,

Alvarez (1982, 1984 y 1988) ha realizado una serie de estudios sobre la productividad y caída de hojarasca en la selva de los Tuxtlas, de los cuales se han derivado otros colaterales enfocados al análisis de la descomposición de hojarasca (Becerra, op. cit.), a la evaluación de la productividad en vegetación secundaria (Sánchez, en prep.), la producción de raíces (Sánchez-Gallén, en prep.) y el presente trabajo cuyos objetivos son los siguientes:

1. Cuantificar el contenido de nutrientes (nitrógeno, calcio, fósforo, potasio y magnesio) en la hojarasca (fracción hojas) de ocho especies arbóreas importantes en cuanto aporte de hojarasca al suelo.
2. Cuantificar el flujo de nutrientes que representa.
3. Determinar las variaciones estacionales del contenido de nutrientes en la hojarasca y las del flujo de nutrientes. Así como las variaciones entre especies.

En México los estudios de productividad y dinámica de nutrientes han comenzado a ser más frecuentes. Alvarez (1984) cita nueve trabajos relacionados a la caída de hojarasca realizados en diferentes tipos de comunidades en el período comprendido entre 1979 y 1984, a los que habría que añadir algunos más recientes como el Williams (1983) en la región del Uxpanapa, el de Becerra (1986) en la región de los Tuxtlas, Esteban (1986) en Chamela y

los de Bracho y Puig (1987) y Gaytán (1987) ambos realizados en un bosque mesófilo de montaña en Tamaulipas. De estos trabajos, solamente los de Esteban (op. cit.), Gaytán (op. cit.) y Williams (op. cit.) se refieren a la dinámica de nutrientes. Resulta evidente que aún falta recabar más información sobre otros aspectos del ciclo de nutrientes, tales como la disponibilidad de nutrientes posterior a la descomposición, el aporte de la lluvia efectiva y las perspectivas que de aquí se derivan en el marco de la regeneración de selvas.

2. Del estudio.

Alvarez (1982 y 1984), durante el período 1981-1983, realizó la colecta de hojarasca de una hectárea de selva alta perennifolia de la región de Los Tuxtlas, Veracruz con el fin de evaluar la productividad de dicha comunidad. Entre los resultados que obtuvo se encuentran los siguientes:

- 1) La caída de hojarasca fue de 8.1ton ha⁻¹año⁻¹ durante el primer ciclo de muestreo, mientras que para el segundo fue de 10.2 ton ha⁻¹año⁻¹, correspondiendo a la fracción hojas un porcentaje de 67.2 y 58.4%; 20.2 y 28.0% a la fracción ramas; 1.2 y 0.6% a las estructuras foliares; 1.0 y 6.3% a los frutos; y 11.3 y 6.3% al material no identificado, en cada ciclo respectivamente.

2) La mayor producción ocurrió en la temporada seca de ambos ciclos y la mínima en la de lluvias.

3) Un total de 37 especies (27.4% del total) contribuyeron con el 90% de la hojarasca (fracción hojas).

4) A pesar de que existe una coincidencia en la producción de hojarasca en la temporada seca, pueden observarse comportamientos específicos que pueden ser agrupados en tres grandes grupos: a) de respuesta a la sequía; b) de respuesta a la temporada de lluvias y/o nortes; c) las de respuesta irregular.

5) A nivel especie se detectaron tres formas de deposición de la hojarasca en el suelo de la selva: distribución local, distribución moderada y distribución completa.

III. ZONA DE ESTUDIO

La estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, perteneciente al Instituto de Biología, UNAM, se encuentra localizada al sureste del estado de Veracruz en los alrededores del volcán San Martín, entre los meridianos 95° 04'-95 09' longitud oeste y los paralelos 18° 34'-18 36' latitud norte, a una altitud que va de los 150 a los 530 m.s.n.m. (Lot-Helgueras, 1976) (Figura 2).

Según Ríos-Macbeth (1952, en Lot-Helgueras, op. cit.), la región de Los Tuxtlas se encuentra cubierta por depósitos piroclásticos y derrames de lava con ventanas de sedimentos marinos del Terciario. El sustrato geológico subyacente está constituido principalmente por rocas basáltica y andesitas mezcladas con cenizas volcánicas, encontrándose afloramientos de rocas sedimentarias tales como calizas, arcillas y areniscas (Flores, 1971, en Estrada, Coates-Estrada y Martínez-Ramos, 1985).

Con respecto a los suelos de la región, Chizón (1984, en Ibarra, 1985) señala que son jóvenes, con grandes cantidades de materia orgánica, de textura franco arenosa a franco arcillosa, que debido a la edad geológica no ha desarrollado todos los horizontes, siendo el mejor representado el A y a veces el B. Es posible agrupar a los suelos en cuatro unidades cartográficas (USDA, 1975, en Ibarra op. cit.): Humitropept, Eutropept, Udorthenth y Argiudoll.

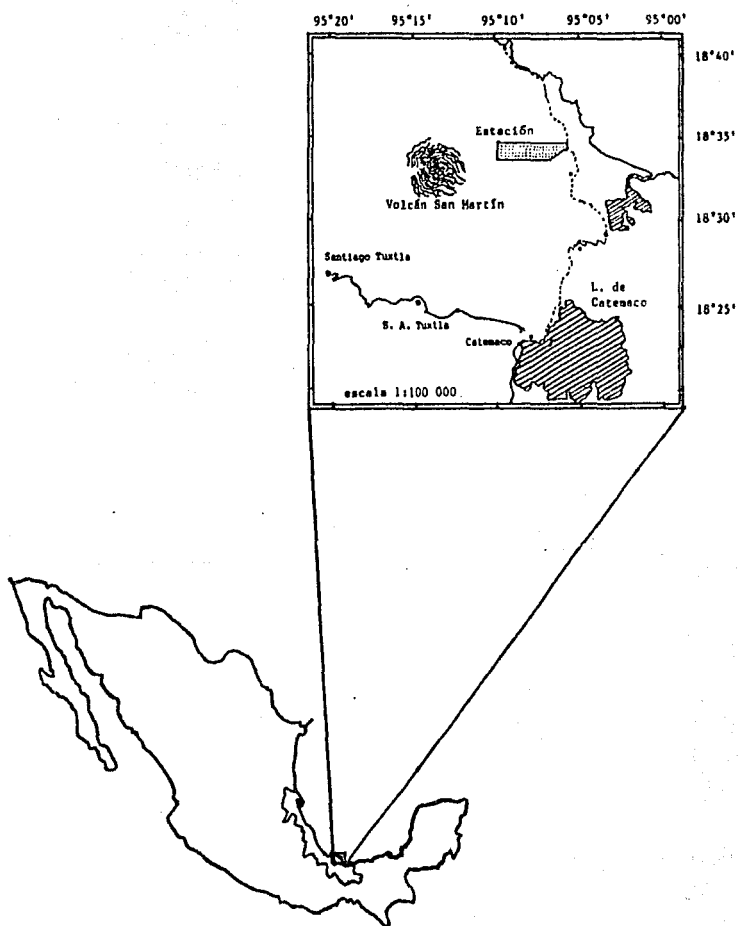


Figura 2. Zona de estudio. La región de los Tuxtlas (tomado de Lot-Helgeras, 1976).

Por otro lado, Flores (1971) y Rico (1972) (ambos en Estrada et. al., op. cit.) mostraron que los suelos son latosoles de migajón arcilloso, de color moreno rojizo, pH ligeramente ácido y de profundidad variable. No obstante lo anterior, no existen estudios concluyentes a este respecto. En la Tabla 1 (modificada de Ibarra, op. cit.) se muestra una comparación de los diferentes estudios de análisis de suelos en los terrenos de la Estación.

El clima de la estación es un Af(m)w^{''}(i['])g según la clasificación climática de Köppen modificada por García (1964). Dicho clima se caracteriza por tener una precipitación del mes más seco mayor de 60 mm., concentrándose la lluvia en los meses de verano, con canícula en la mitad caliente lluviosa. La precipitación media anual es de 4700 mm. Durante los meses de enero y febrero se registra la presencia de los llamados "nortes", los cuales son vientos fuertes cargados de humedad que provocan el aumento de la precipitación y el descenso de la temperatura. Esta última tiene un promedio anual de 24.3°C siendo la máxima de 32.1°C y la mínima de 24.3°C; la oscilación media mensual se encuentra entre los 5°C y los 7°C (Figura 3) (Alvarez, 1988).

La vegetación que crece en la región de Los Tuxtlas ha sido descrita como Selva Alta Perennifolia (Miranda y Hernández, 1963), como Bosque Tropical Perennifolio (Rzedowski, 1978) y como Tropical Evergreen Forest (Leopold, 1965). Existen también grandes zonas donde la vegetación nativa ha sido sustituida, por

TABLA 1 Cuadro comparativo de los diferentes estudios de análisis de suelo en la estación de Los Tuxtlas (modificado de Ibarra, 1985).

	Flores (1971)	Rico y Gómez-Pompa (1976)	Chizón (1984)	
COLOR	PO-PF	P-PR	PR-PO	
pH	5.0-6.5	5.1-6.2	4-6.9	
	(MM-LA)	(F-LA)	(EM-LA)	
TEXTURA	M-MA-AR	M-MA-AR	FA-AF-FAR	
% MAT. ORG.	0.7-6.9	0.1-7.6	0.7-17.6	
	(P-EMR)	(EM-PM-EM R)	(P-EM-R)	
N (Kg·hā ⁻¹)	27-45	13-96	8100-2100	
	(PM-ME)		(R)	
P (Kg·hā ⁻¹)	1.1-14	2.1-10.1	0.12-1.12	
	(EM PM-B)	(EM PM-B)	(EM PM)	
K (Kg·hā ⁻¹)	84-430	35-253	8-52	
	(PM-EM R)	(EM-MM PM)	(EM PM)	
Ca (Kg·hā ⁻¹)	1506-3130	594-6548	1124-12240	
	(ME-EM R)	(MY PM-EM R)	(MM PM-EM R)	
Mg (Kg hā ⁻¹)		13-53	13-123 (Meq·100g ⁻¹)	
			(MY R)	
CAP. INT. CAT.			10.39-32.34	
Abreviaturas:	P: pardo	M: migajón	EM: extremadamente	LM: ligeramente
	PF: pardo fuerte	MA: migajón arenoso	AT: alta	ME: mediano
	PO: pardo oscuro	FA: franco arenoso	PM: pobre	MM: medianamente
	PR: pardo rojizo	FAR: franco arcilloso	R: rico	MY: muy
	AF: arenoso franco	A: ácido	L: ligero	F: fuerte
	AR: arcilloso	B: bajo		

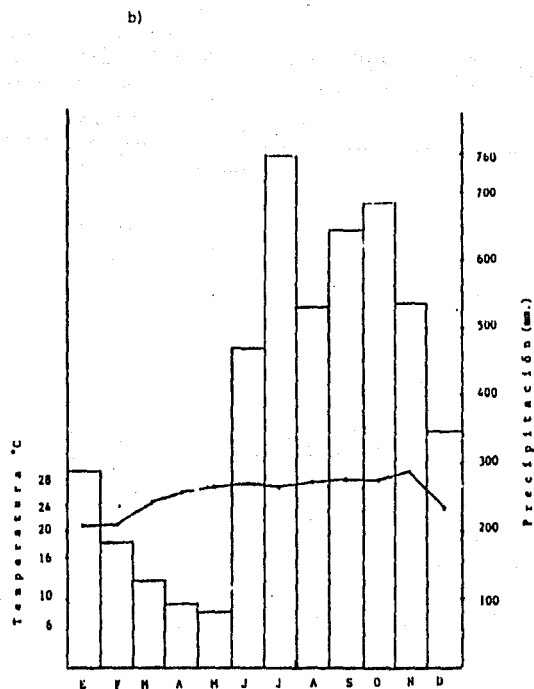
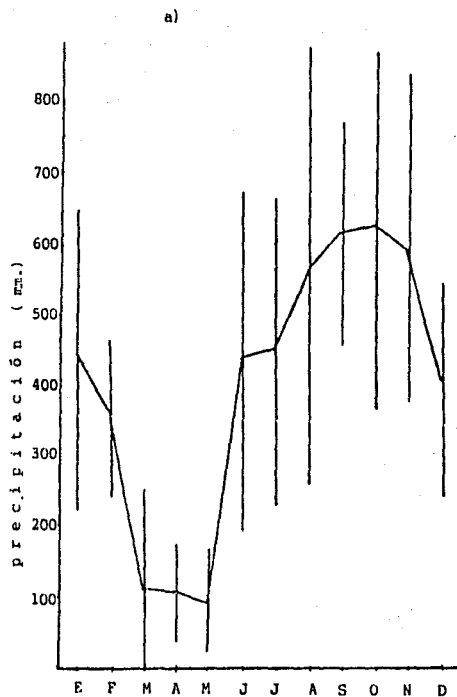


Figura 3. Precipitación media (+ desviación estándar) en la estación "Los Tuxtles" para 10 años de observación (tomada de Estrada, et al. 1985) (a) y climograma de la estación Coyame para 18 años de observación (tomada de Alvarez, 1982).

efecto de las perturbaciones, por vegetación secundaria conocida como "acahual"

La flora de la región, según Ibarra (op. cit.) consta al menos de 436 especies de angiospermas pertenecientes a 97 familias.

En cuanto a la estructura vertical de la vegetación, Carabias (1979) e Ibarra (op. cit.) proponen la existencia de tres estratos arbóreos:

1. Entre los 0 y 10 metros caracterizados por la palma Astrocaryum mexicanum, Faramea occidentalis, Psychotria spp.
2. Estrato medio, entre los 10 y los 20 metros de altura, donde se encuentran árboles de talla media y estados juveniles de los árboles que conforman el siguiente estrato. Algunas especies comunes en este estrato son Pseudolemdia oxyphyllaria, Quaribea funebris, Croton nitens, Guarea glabra, y Stemmadenia donnell-smithii.
3. Estrato superior, arriba de los 20.5 metros de altura y con especies como Nectandra ambigens, Poulsenia armata, Dussia mexicana, Ampelocera hottlei, Pithecellobium arboreum y emergentes del género Ficus.

Sin embargo, Bongers, Popma, Meave y Carabias (en prensa) consideran que el único estrato que se puede delimitar a nivel de una hectárea de selva está formado por palmas y arbustos.

IV. METODOLOGIA

1. De campo.

La colecta de hojarasca se realizó durante el período 1981-1983. En una hectárea de selva se colocaron 100 redes colectoras de 50 cm. de diámetro por 51 cm. de profundidad siendo 19.64 m² el área total cubierta por las redes. Las redes fueron colocadas en un trípode de aluminio a una altura aproximada de 0.95 m. sobre el suelo. La colecta de material se hizo cada 30-40 días.

2. De laboratorio.

Las muestras colectadas fueron secadas al aire durante cuatro días para ser separadas posteriormente en las diferentes fracciones (hojas, flores, frutos, ramas y material no identificado) y para la identificación morfológica de las distintas especies.

Una vez realizada la separación, las hojas fueron secadas a 100° durante 48 horas en una estufa. Posteriormente se obtuvo su peso seco. Finalmente las muestras fueron guardadas en bolsas de papel estraza y llevadas al análisis químico.

El criterio para seleccionar las muestras se basó en la existencia, en la región de Los Tuxtlas, de tres temporadas climáticamente contrastantes, es decir, nortes, lluvias y secas.

De esta manera se escogieron las colectas del período 1981-1983 que representan a dichas temporadas: las de septiembre de 1981 y la de octubre de 1982 a la de lluvias; las de febrero de 1982 y enero de 1983 a la de nortes; y la de abril de 1982 y la de abril de 1983 representan a las secas.

En cada colecta se consideraron las ocho especies arbóreas cuya contribución a la producción de hojarasca fue mayor ya que lo hacen con casi un 50% del total (Tabla 2 y 3). La hojarasca de cada especie por colecta fue molida y homogenizada obteniéndose en total seis muestras para cada especie, considerando además, las respectivas repeticiones en cada caso. La cuantificación del flujo de cada nutriente se hizo con base en los datos de caída de hojarasca presentados en la Tabla 2. Así el flujo es el producto entre el contenido de nutrientes y la caída de hojarasca en una colecta dada.

Los análisis químicos se realizaron en el Laboratorio de Análisis Físicos y Químicos del Medio Ambiente, del Instituto de Geografía, UNAM. Las técnicas empleadas fueron las siguientes (en el Apéndice I se puede observar una descripción más detallada):

Fósforo total. Se llevó a cabo una digestión húmeda con ácido nítrico-perclórico concentrados. La cuantificación se realizó por medio del método colorimétrico con molibdato de amonio en un espectrofotómetro (Ortiz, 1986; Chapman, 1973).

Tabla 2. Porcentaje promedio de contribución anual en la hojarasca.

Espece	Familia	
<u>Nectandra ambigens</u> (Blake) C.K. Allen	Laureaceae	23.1
<u>Psedolmedia oxyphyllaria</u> Donn. Sm.	Moraceae	7.3
<u>Poulsenia armata</u> (Miq) Stnagl.	Moraceae	5.2
<u>Picus insipida</u> Willd.	Moraceae	3.4
<u>Cordia megalantha</u> Blake	Boraginaceae	2.0
<u>Spondias radikoferii</u> Donn. Sm.	Anacardaceae	1.6
<u>Coccoloba hondurensis</u> Jacq.	Polygonaceae	1.7
<u>Dussia mexicana</u> (Stnagl.) Harms.	Leguminosae	2.6
	total	46.9

Tabla 3. Caída de hojarasca de las especies estudiadas en el presente trabajo (Kg ha⁻¹).

La cifra entre paréntesis señala el error estándar.

especie	CICLO 1 (1981-1982)			CICLO 2 (1982-1983)		
	lluvias	nortes	secas	lluvias	nortes	secas
<u>N. ambigens</u>	38.61 (0.09)	68.19 (0.43)	299.34 (0.83)	41.37 (0.22)	47.58 (0.18)	253.50 (0.72)
<u>P. oxyphyllaria</u>	14.94 (0.07)	23.58 (0.12)	108.78 (0.47)	16.53 (0.18)	22.11 (0.14)	85.17 (0.10)
<u>F. insipida</u>	17.88 (0.41)	26.43 (1.23)	51.72 (1.19)	3.63 (0.19)	12.57 (0.97)	13.59 (0.27)
<u>D. mexicana</u>	7.08 (0.13)	18.27 (0.46)	72.87 (1.23)	0.69 (0.08)	10.98 (0.34)	17.43 (0.31)
<u>P. armata</u>	43.95 (1.26)	20.49 (0.71)	53.52 (1.60)	17.49 (1.98)	14.13 (0.77)	35.10 (0.88)
<u>C. hondurensis</u>	4.95 (0.56)	2.91 (0.35)	8.01 (1.60)	7.05 (1.49)	5.46 (0.96)	10.92 (1.49)
<u>C. megalantha</u>	24.96 (1.05)	6.03 (0.24)	45.00 (1.47)	19.95 (0.94)	4.83 (0.18)	3.06 (0.20)
<u>S. radikoferi</u>	12.66 (0.42)	16.74 (0.44)	4.62 (0.24)	4.80 (0.45)	15.06 (3.23)	2.94 (0.26)

Potasio total. La digestión húmeda fue hecha con ácido nítrico-perclórico concentrados y la cuantificación a través de un espectrofotómetro de flama (Ortíz, op. cit.).

Nitrógeno total. En este caso la digestión húmeda fue hecha con ácido sulfúrico concentrado y se determinó por medio del método colorimétrico de Nessler en un espectrofotómetro (Ward y Johnston, 1960; Snell y Snell, 1948; Gutiérrez, 1982; Jackson, 1964).

Calcio y magnesio totales. Se realizó una digestión húmeda con ácido nítrico-perclórico y se determinaron por medio de espectrofotometría de absorción atómica (Ortíz, op. cit.).

El análisis estadístico aplicado consistió en un análisis de varianza de dos vías y una comparación de medias por medio de la prueba de Tukey (Steel y Torrie, 1988) para determinar la existencia de diferencias significativas entre estaciones y entre especies en el contenido de cada uno de los nutrientes y en el flujo de nutrientes que representan.

V. RESULTADOS

1. Contenido de nutrientes (porcentaje del peso seco).

NITROGENO. En la figura 4a se observa el comportamiento del contenido promedio de nitrógeno en las temporadas. A pesar de que los valores fluctúan entre 2.17% y 2.59%, el análisis de varianza indicó que no existió diferencia significativa entre las temporadas pero si a nivel especie. El mayor contenido promedio lo presentó Dussia mexicana (3.11%), la cual junto con Spondias radikoferii difirieron significativamente de las demás especies, con excepción de Coccoloba hondurensis y Nectandra ambigens tal como lo muestra el análisis de varianza y la comparación de medias (Tabla 4 a y b).

Las variaciones del contenido de nutrientes en la hojarasca de las distintas especies en las temporadas se observa en la figura 4b. Es difícil adjudicar un patrón general al contenido de nitrógeno ya que cada especie presentó máximos y mínimos en temporadas o en ciclos específicos.

CALCIO. El contenido promedio de calcio en las estaciones fluctuó de 1.97% a 2.21% no existiendo diferencias significativas entre las temporadas según lo constata el análisis de varianza (Figura 5a y Tabla 5). En cambio, si existieron diferencias significativas entre las especies. Ficus insipida y Spondias radikoferii presentaron el contenido promedio significativamente

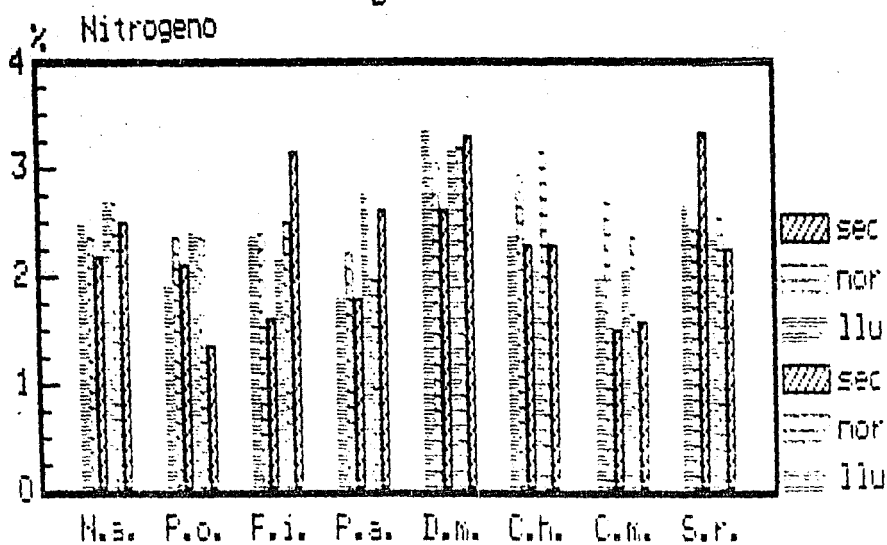
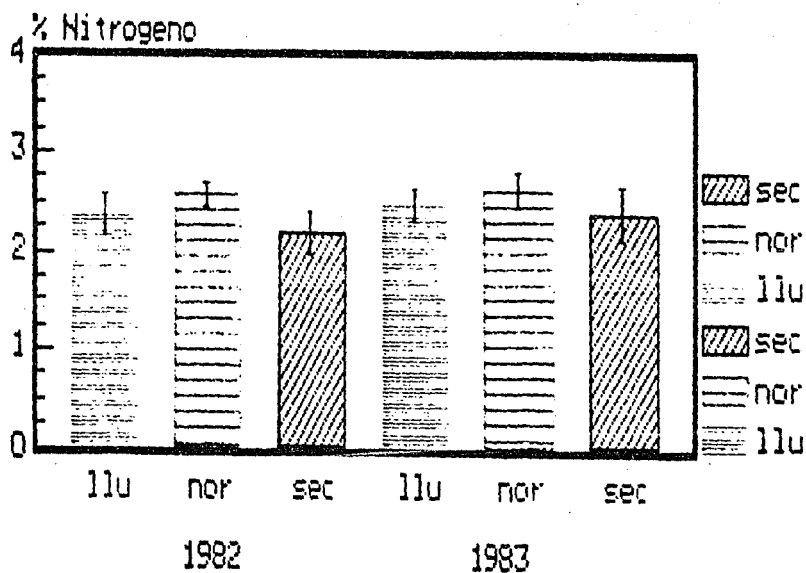
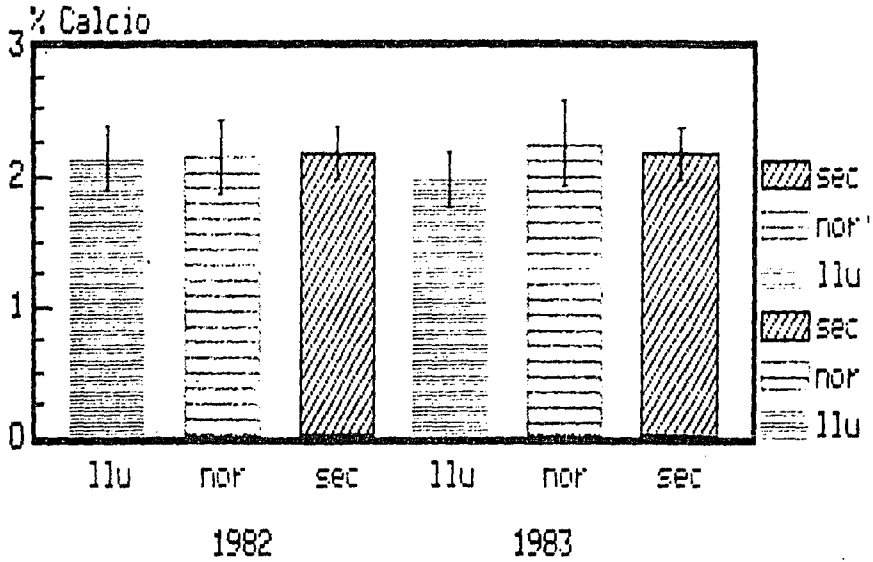


Figura 4. Contenido promedio de Nitrógeno (% \pm error estándar) en la hojarasca de las temporadas (a) y contenido de Nitrógeno en hojarasca de cada especie (b).

N.a.= *Nectandra ambigens*; P.o.= *Pseudolmedia oxyphyllaria*; F.i.= *Ficus insipida*;

P.a.= *Poulsenia arnuta*; D.m.= *Dussia mexicana*; C.h.= *Coccoloba hondurensis*;

C.m.= *Cordia megalantha*; S.r.= *Spondias radikoferii*.



B

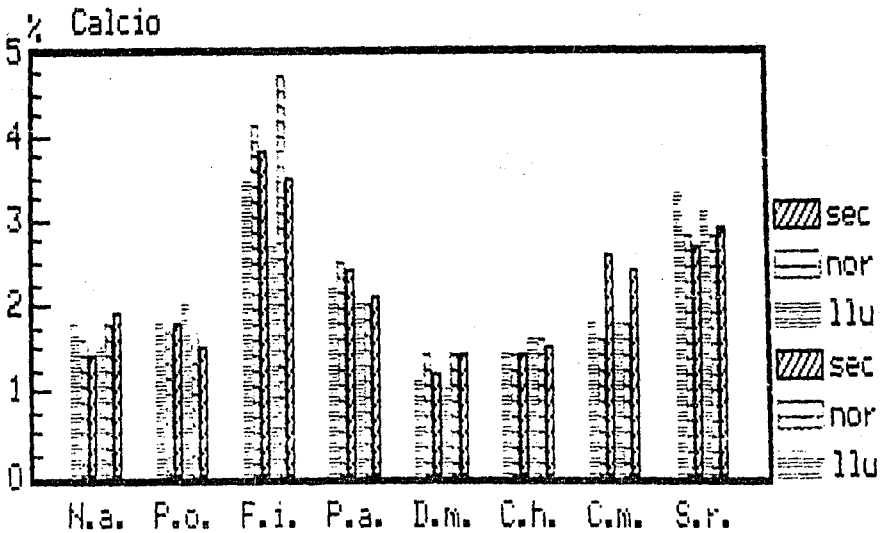


Figura 5. Contenido promedio de Calcio (% \pm error estándar) en la hojarasca de las temporadas (a) y contenido de Calcio en la hojarasca de cada especie (b).

N.a. = *Nectandra ambigens*; P.o. = *Pseudolmedia oxyphyllaria*; F.i. = *Ficus insipida*;

P.a. = *Poulsenia armata*; D.m. = *Dussia mexicana*; C.h. = *Coccoloba hondurensis*;

C.m. = *Cordia megalantha*; S.r. = *Spondias radlkferii*.

TABLA 4 Análisis de varianza del contenido promedio de nitrógeno (a) y comparación de medias (Prueba de Tukey) (b), G.l.= grados de libertad; S.C.= suma de cuadrados; C.M.= cuadrado medio; F= prueba de F; w= valor crítico; $p < 0.05$.

(a)

Fuente de variación	G.l.	S.C.	C.M.	F
estaciones	5	0.93	0.19	1.21
especies	7	5.17	0.74	4.82*
residual	35	5.37	0.15	
total	47	11.48		

(b)

$$\bar{S}\bar{y} = \sqrt{0.16/6} = 0.16$$

$$w = 4.52 \cdot 0.16 = 0.73$$

<u>Cordia megalantha</u>	2.01
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	2.07
<u>Poulsenia armata</u>	2.19
<u>Ficus insipida</u>	2.35
<u>Nectandra ambigens</u>	2.47
<u>Coccoloba hondurensis</u>	2.51
<u>Spondias radlkoterii</u>	2.61
<u>Dussia mexicana</u>	3.10

TABLA 5 Análisis de varianza del contenido de calcio (a) y comparación de medias (Prueba de Tukey) (b), G.l.= grados de libertad; S.C.= suma de cuadrados; C.M.= Cuadrado medio; F= prueba de F; w= valor crítico; $p < 0.05$.

(a)

Fuente de variación	G.l.	S.C.	C.M.	F
estaciones	5	0.27	0.05	0.50
especies	7	28.43	4.06	37.83*
residual	35	3.75	0.11	
total	47	32.46		

(b)

$$\bar{S}\bar{y} = \sqrt{0.10/6} = 0.14$$

$$w = 4.52 \cdot 0.14 = 0.60$$

<u>Dussia mexicana</u>	1.20
<u>Coccoloba hondurensis</u>	1.40
<u>Nectandra ambigens</u>	1.60
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	1.70
<u>Cordia megalantha</u>	2.00
<u>Poulsenia armata</u>	2.20
<u>Spondias radlkoterii</u>	2.90
<u>Ficus insipida</u>	3.70

más alto (Tabla 5 a y b).

La variación, entre temporadas, del contenido de calcio en la hojarasca de cada especie presentó comportamientos distintos. Algunas especies como Coccoloba hondurensis, Dussia mexicana Poulsenia armata no presentaron variaciones, mientras que otras como Cordia megalantha o Ficus insipida presentaron una alta variabilidad en su contenido a lo largo de las temporadas estudiadas. El rango de concentración fluctuó desde 1.00% en la segunda temporada de secas en D. mexicana hasta 4.70% en la segunda temporada de nortes en F. insipida (Figura 5b).

MAGNESIO. Hubo poca variación entre el contenido de nutrientes en la hojarasca de las distintas temporadas. El promedio fluctuó de 0.40%, en secas del segundo ciclo, a 0.57% en la segunda temporada de nortes no existiendo diferencia significativa entre ambas (Tabla 6 y Figura 6a).

Entre las especies sólo Ficus insipida presentó diferencias significativas con las demás especies (Tabla 6).

De manera general, el contenido de magnesio a lo largo de las temporadas en cada especie presentó pocas variaciones. Los casos extremos los presentaron Coccoloba hondurensis y Pseudolmedia oxyphyllaria (Figura 6b).

POTASIO. Los mayores contenidos de potasio se encontraron en

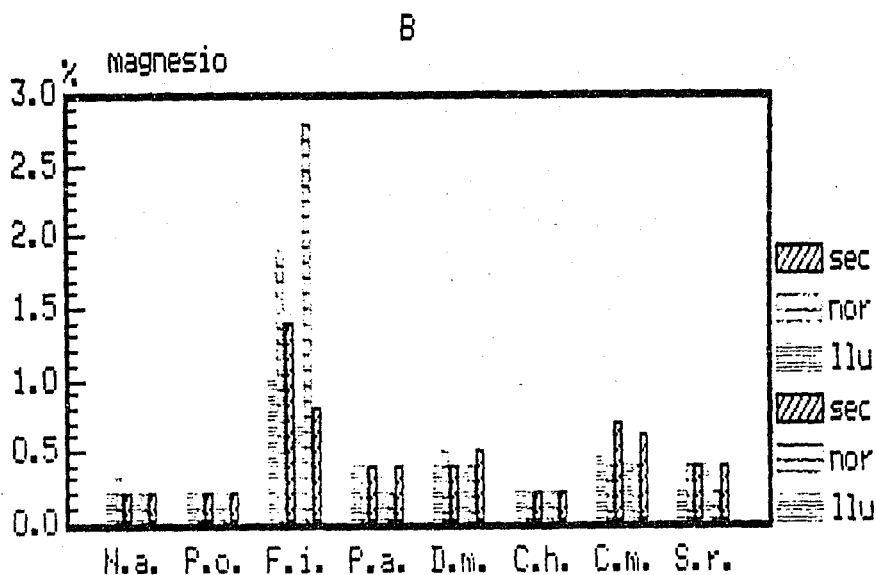
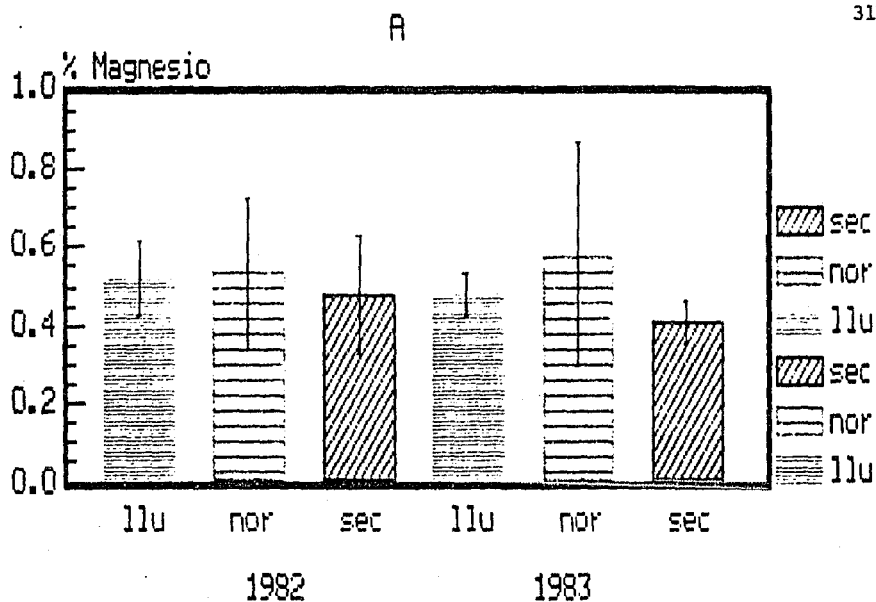


Figura 6. Contenido promedio de Magnesio ($\% \pm$ error estándar) en la hojarasca de las temporadas (a) y contenido de Magnesio en la hojarasca de cada especie (b).

N.a. = *Nectandra ambigens*; P.o. = *Pseudolmedia oxyphyllaria*; F.i. = *Ficus insipida*;

P.a. = *Poulsenia armata*; D.m. = *Dussia mexicana*; C.h. = *Coccoloba hondurensis*;

C.m. = *Cordia megalantha*; S.r. = *Spondias radikoferii*.

TABLA 6 Análisis de varianza del contenido de magnesio
(a) y comparación de medias (Prueba de Tukey)
(b). G.l.= grados de libertad; S.C.= suma de cuadrados; C.M.= cuadrado medio; F= prueba de F; w= valor crítico; $p < 0.05$.

(a) Fuente de variación	G.l.	S.C.	C.M.	F
estaciones	5	0.29	0.06	0.65
especies	7	7.01	1.00	11.36 *
residual	35	3.11	0.09	
total	47	15.87		

(b)

$$SY = \sqrt{0.09/6} = 0.12$$

$$w = 4.52 \cdot 0.12 = 0.54$$

<u>Coccoloba hondurensis</u>	0.20
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	0.20
<u>Nectandra ambigens</u>	0.22
<u>Spondias radlkoterii</u>	0.33
<u>Poulsenia armata</u>	0.37
<u>Dussia mexicana</u>	0.43
<u>Cordia megalantha</u>	0.50
<u>Ficus insipida</u>	1.43

TABLA 7 Análisis de varianza del contenido de potasio
(a) y comparación de medias (Prueba de Tukey)
(b). G.l.= grados de libertad; S.C.= suma de cuadrados; C.M.= cuadrado medio; F= prueba de F; w= valor crítico; $p < 0.05$.

(a)

Fuente de variación	G.l.	S.C.	C.M.	F
estaciones	5	0.44	0.09	7.96 *
especies	7	0.10	0.01	1.27
residual	35	0.40	0.01	
total	47	0.94		

(b)

$$SY = \sqrt{0.01/8} = 0.04$$

$$w = 4.23 \cdot 0.04 = 0.16$$

nortes 2	0.18
lluvias 1	0.29
lluvias 2	0.29
nortes 1	0.37
secas 1	0.39
secas 2	0.48

la primera y segunda temporada seca (0.39% y 0.48% respectivamente) junto con la primera de nortes. El análisis de varianza indicó la existencia de diferencias significativas entre las temporadas, separándose principalmente las dos estaciones secas (p 0.05)(Figura 7a y Tabla 7a).

Entre las especies, el contenido promedio varió de 0.40% en Poulsenia armata a 0.27% en Nectandra ambigens aunque no hubo diferencia significativa entre ambas (Tabla 7b).

En la figura 7b se muestra el contenido de potasio en cada especie a lo largo de las temporadas analizadas. Una observación general indica una baja concentración de este elemento en todas las especies durante la segunda temporada de nortes, excepción hecha de Coccoloba hondurensis.

FOSFORO. Los valores del contenido promedio de fósforo en las temporadas fluctuaron entre 0.09% y 0.12% en la primera y segunda temporada de secas respectivamente (Figura 8a). El análisis de varianza indicó que no existieron diferencias significativas entre las estaciones (Tabla 8a).

Dussia mexicana presentó la mayor concentración promedio de este elemento (0.13%) aunque no difirió significativamente de Spondias radikoferii, Ficus insipida, Poulsenia armata y Cordia megalantha(Tabla 8b).

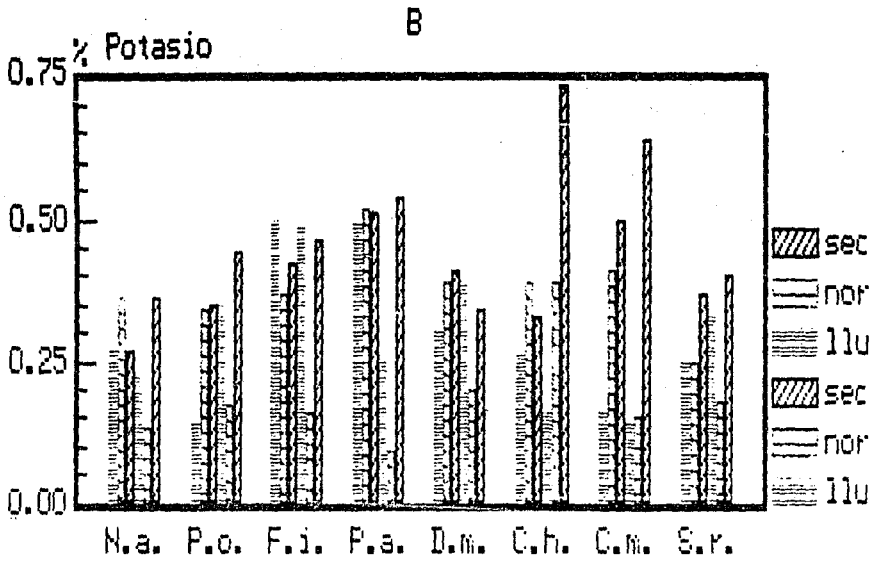
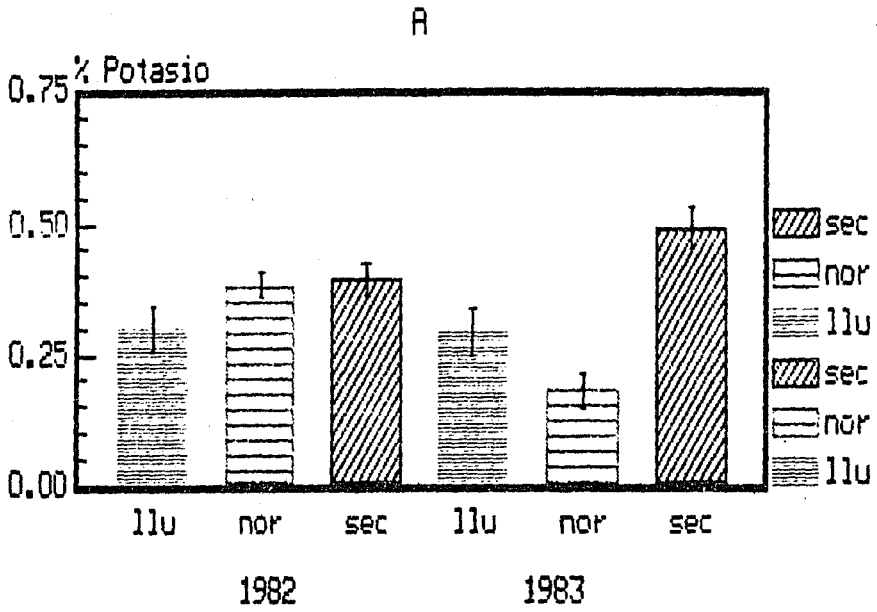


Figura 7. Contenido promedio de Potasio (% \pm error estándar) en la hojarasca de las temporadas (a) y contenido de Potasio en la hojarasca de cada especie (b).

N.a.= *Nectandra ambigens*; D.m.= *Dussia rexicana*; C.h.= *Coccoloba hondurensis*;
 C.m.= *Cordia megalantha*; S.r.= *Spondias radikoferii*; F.i.= *Ficus insipida*;
 P.o.= *Pseudolmedia oxyhyllaria*; P.a.= *Poulsenia armata*.

TABLA 8 Análisis de varianza del contenido de fósforo
 (a) y comparación de medias (Prueba de Tukey)
 (b). G.l.= grados de libertad; S.C.= suma de
 cuadrados; C.M.= cuadrado medio; F= prueba de
 F; w= valor crítico; $p < 0.05$.

(a)

Fuente de variación	G.l.	S.C.	C.M.	F
estaciones	5	0.003	0.0006	1.25
especies	7	0.030	0.0040	8.92*
residual	35	0.017	0.0005	
total	47	0.05		

(b)

$$s_y = \sqrt{0.0005/6} = 0.0094$$

$$w = 4.52 \cdot 0.0094 = 0.04$$

<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	0.056
<u>Coccoloba hondurensis</u>	0.072
<u>Nectandra ambigens</u>	0.089
<u>Spondias radikoferii</u>	0.102
<u>Ficus insipida</u>	0.113
<u>Poulsenia armata</u>	0.118
<u>Cordia megalantha</u>	0.129
<u>Dussia mexicana</u>	0.136

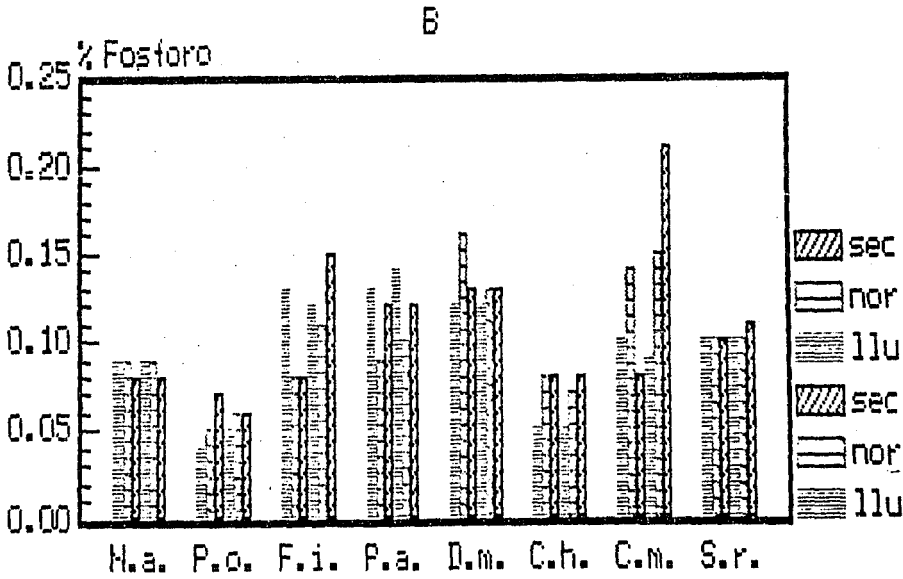
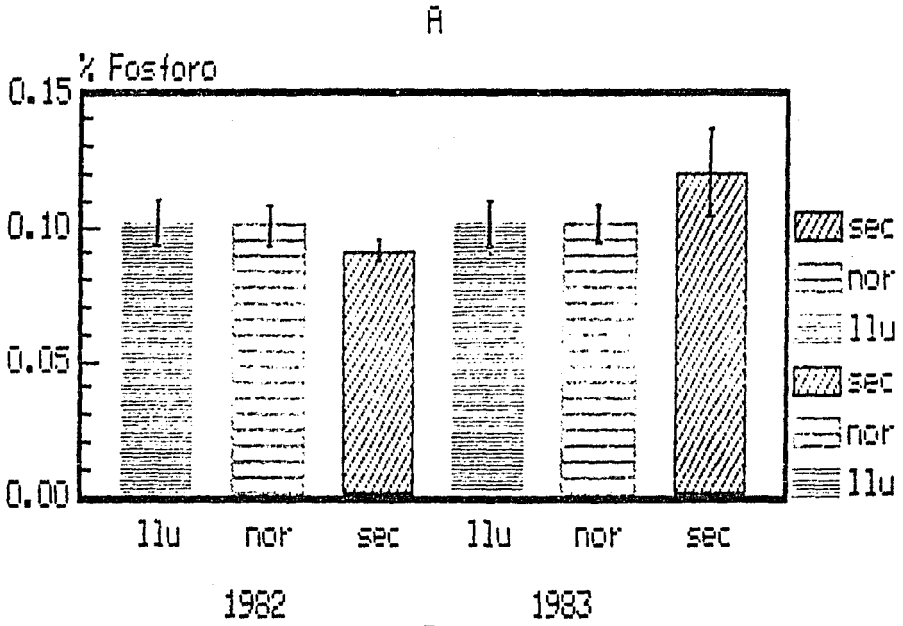


Figura 8. Contenido promedio de Fósforo ($\bar{x} \pm$ error estándar) en la hojarasca de las temporadas (a) y contenido de Fósforo en la hojarasca de cada especie (b).
 N.a.= *Nectandra ambigens*; P.o.= *Pseudolmedia oxyphyllaria*; F.i.= *Ficus insipida*;
 P.a.= *Poulsenia armata*; D.m.= *Dussia mexicana*; C.h.= *Coccoloba hondurensis*;
 C.m.= *Cordia megalantha*; S.r.= *Spondias radikoferii*.

Las variaciones entre las temporadas en cada especie se presentan en la figura 8b.

2. Flujo de nutrientes.

El flujo de nutrientes es el producto del contenido de un nutriente y la producción de hojarasca en un momento dado. Para el presente estudio, los datos de producción de hojarasca por especie fueron tomados de Alvarez (1986). Dicho autor encontró que existían diferencias significativas ($p < 0.01$) entre las medias de los distintos meses por él muestreados. Los meses de abril, mayo y marzo difirieron de los demás meses. Aunque las diferencias entre los demás meses no son significativas puede considerarse la existencia de tres grupos a lo largo de un gradiente: el de secas, el de nortes y el de lluvias. A su vez el comportamiento entre especies puede ajustarse a dichos grupos. Así, las especies estudiadas en el presente trabajo pueden ser clasificadas en función de la época en que producen mayor cantidad de hojarasca:

a) de respuesta a la sequía: P. oxyphyllaria, D. mexicana, N. ambigens y C. hondurensis.

b) de respuesta a lluvias y/o nortes: F. insipida y S. radlkoferii.

c) de respuesta irregular: C. megalantha.

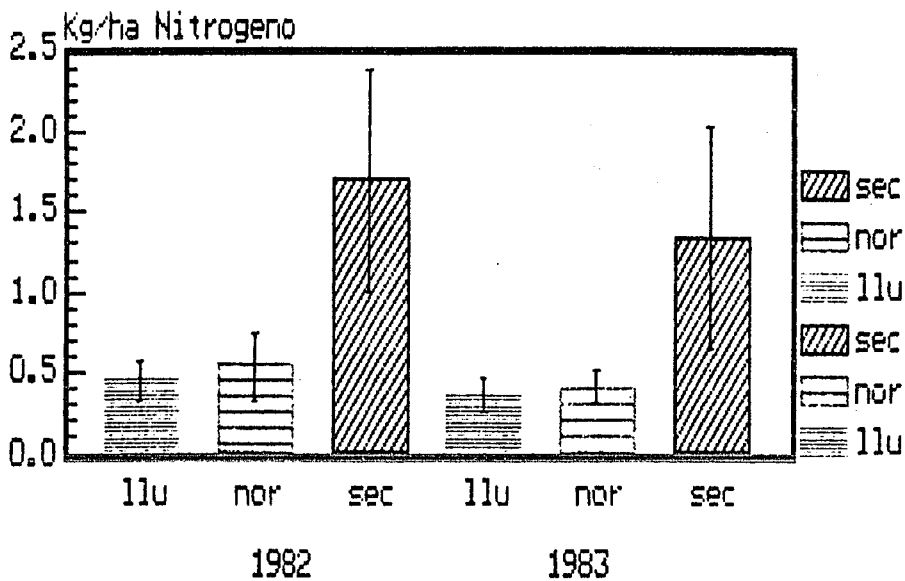
NITROGENO. En la figura 9a se presentan las variaciones del flujo de nitrógeno entre las temporadas. Aunque los rangos del flujo fluctúan entre 13.62Kg ha^{-1} a 2.76Kg ha^{-1} , el análisis de varianza no mostró que tales diferencias fueran significativas.

Si bien no fueron muestreados todos los meses del año, es posible hacer una extrapolación y obtener el flujo anual por medio del promedio del contenido en todo el muestreo y la caída total de hojarasca por ciclo (tomada de Alvarez, 1986). De esta manera se obtiene que durante el ciclo 1 el flujo total fue de 131.59Kg ha^{-1} y de 142.91Kg ha^{-1} durante el segundo ciclo[*].

En cuanto al flujo por especie, solamente N. ambigens difirió significativamente de las demás especies en cuanto al flujo promedio (Tabla 9b).

Por otro lado, en la figura 9b se muestran las variaciones intra especie y entre especie del flujo de nitrógeno al suelo vía hojarasca. De manera cualitativa puede apreciarse que los comportamientos señalados por Alvarez (op. cit.) pueden aplicarse a los resultados obtenidos para algunas especies. Nectandra ambigens, Pseudolemdia oxyphyllaria, Dussia mexicana y en menor medida Poulsenia armata y Coccoloba hondurensis parecen coincidir

[*] En lo subsecuente este procedimiento se utilizará para determinar el flujo anual por elemento.



B

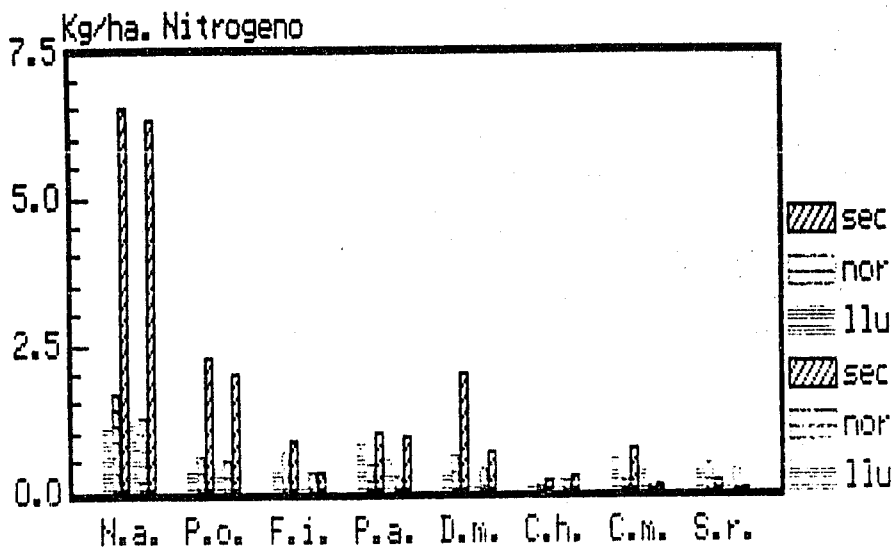


Figura 9. Flujo promedio de Nitrógeno ($\text{Kg ha}^{-1} \pm$ error estándar) en las temporadas (a) y flujo de Nitrógeno por especie (b).

N.a.= *Nectandra ambigens*; P.o.= *Pseudolmedia oxyphyllaria*; F.i.= *Ficus insipida*;

P.a.= *Poulsenia armata*; D.m.= *Dussia mexicana*; C.h.= *Coccoloba hondurensis*;

C.m.= *Cordia megalantha*; S.r.= *Spondias radlkofertii*.

TABLA 9 Análisis de varianza del flujo de nitrógeno (a) y comparación de medias (prueba de Tukey) (b). G.l.= grados de libertad S.C.= suma de cuadrados; C. M.= cuadrado medio; F= prueba de F; w= valor crítico; $p < 0.05$

(a)

Fuente de variación	G.l.	S.C.	C.M.	F
estaciones	5	13.00	2.60	1.49
especies	7	35.70	5.10	2.91*
residual	35	61.17	1.75	
total	47	109.87		

(b)

$$S\bar{y} = \sqrt{1.09/8} = 0.43$$

$$w = 4.52 \cdot 0.43 = 1.94$$

<u>Coccoloba hondurensis</u>	0.16
<u>Spondias radikoferii</u>	0.24
<u>Cordia megalantha</u>	0.33
<u>Ficus insipida</u>	0.43
<u>Dussia mexicana</u>	0.62
<u>Poulsenia armata</u>	0.64
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	1.01
<u>Nectandra ambigens</u>	2.98

TABLA 10 Análisis de varianza del flujo de calcio (a) y comparación de medias (prueba de Tukey) (b). G.l.= grados de libertad; S.C.= suma de cuadrados; C.M.= cuadrado medio; F= prueba de F; w= valor crítico; $p < 0.05$

(a)

Fuente de variación	G.l.	S.C.	C.M.	F
estaciones	5	8.57	1.71	3.56*
especies	7	15.90	2.27	5.73*
residual	35	16.71	0.48	
total	47	41.18		

(b)

$$S\bar{y} = \sqrt{0.63/6} = 0.32$$

$$w = 0.32 \cdot 4.52 = 1.46$$

<u>Coccoloba hondurensis</u>	0.10
<u>Dussia mexicana</u>	0.27
<u>Spondias radikoferii</u>	0.28
<u>Cordia megalantha</u>	0.37
<u>Poulsenia armata</u>	0.69
<u>Ficus insipida</u>	0.81
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	0.77
<u>Nectandra ambigens</u>	2.05

con el patrón de secas. En Ficus insipida pueden apreciarse los mayores flujos tanto en nortes como en lluvias, mientras que Spondias radlkoferii presentó los mayores flujos en ambas temporadas de nortes. Cordia megalantha presentó un patrón irregular.

CALCIO. En la figura 10a se observan las diferencias en el flujo promedio por temporada. Si bien el rango va de 0.26Kg ha^{-1} en la segunda temporada de lluvia, a 1.46Kg ha^{-1} en la primera temporada seca y el análisis de varianza señaló diferencias significativas, el valor crítico (w) de la prueba de medias no indicó diferencias entre los promedios de cada temporada (Tabla 10a).

Con respecto al flujo total de calcio por ciclo, puede decirse que fue de 115.76Kg ha^{-1} durante el primer ciclo y de 125.71Kg ha^{-1} en el segundo.

Por otro lado, a nivel especie, el análisis de varianza señaló diferencias significativas que la prueba de medias confirmó (Tabla 10a). N. ambigens difiere significativamente en el flujo promedio de calcio de todas las especies excepto de Poulsenia armata, F. insipida y P. oxyphyllaria (Tabla 10b).

Las variaciones intra e interespecies se observan en la figura 10b. Otra vez es posible asignar patrones generales a las especies de acuerdo a la temporada con mayores flujos.

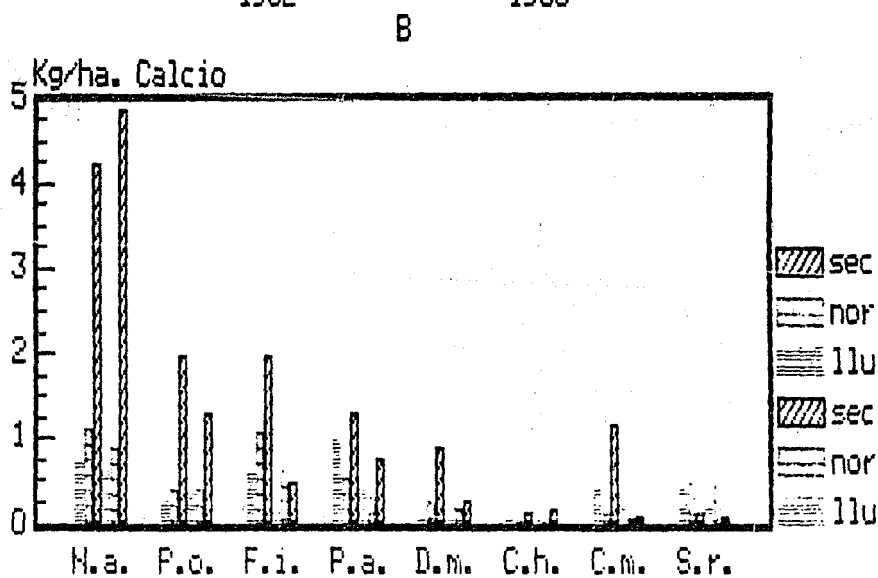
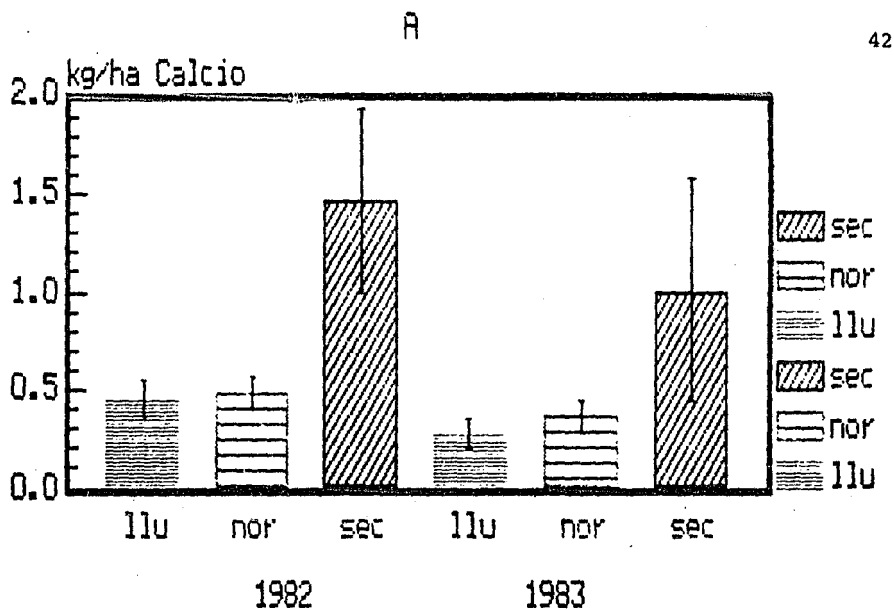


Figura 10. Flujo promedio de Calcio ($\text{Kg ha}^{-1} \pm$ error estándar) en las temporadas (a) y flujo de Calcio por especie (b).

N.a.= *Nectandra ambigens*; P.o.= *Pseudolmedia oxyphyllaria*; F.i.= *Ficus insipida*;
P.a.= *Poulsenia armata*; D.m.= *Dussia mexicana*; C.h.= *Coccoloba hondurensis*;
C.m.= *Cordia megalantha*; S.r.= *Spondias radikoferii*.

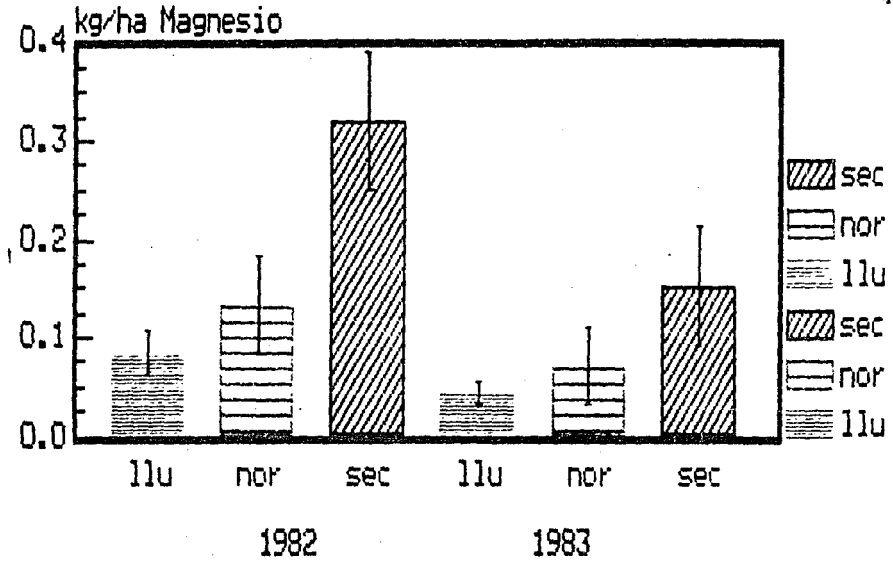
Con el patrón de caída en secas se observó a N. ambigens, Pseudolmedia oxyphyllaria, P. armata y D. mexicana. Para el caso de las demás especies es difícil atribuir un comportamiento definido.

MAGNESIO. El flujo de magnesio (Figura 11a) presentó diferencias significativas tal como lo indicó el análisis de varianza y la comparación de medias (Tabla 11 a y b). Las estaciones de secas difieren de las demás estaciones con excepción de la primera de nortes.

El flujo total por año fue de 32.76Kg ha^{-1} en el primer ciclo y de 35.58Kg ha^{-1} en el segundo. Existió, también, diferencia significativa entre el contenido promedio de las especies, siendo Coccoloba hondurensis la única especie que difiere de todas las demás dado su bajo flujo de magnesio (Tabla 11c).

Las diferencias intra especies permiten atribuir los patrones ya mencionados al caso del flujo de magnesio. Las especies que tuvieron una marcada estacionalidad en la temporada seca fueron: N. ambigens, P. oxyphyllaria, D. mexicana, Spondias radlkoferii y P. armata. Para el caso de las demás especies no es posible atribuir un patrón definido (Figura 11b).

POTASIO. Las diferencias entre los flujos promedio de cada temporada resultaron ser significativas. La comparación de medias señaló diferencia significativa sólo entre la segunda temporada de



B

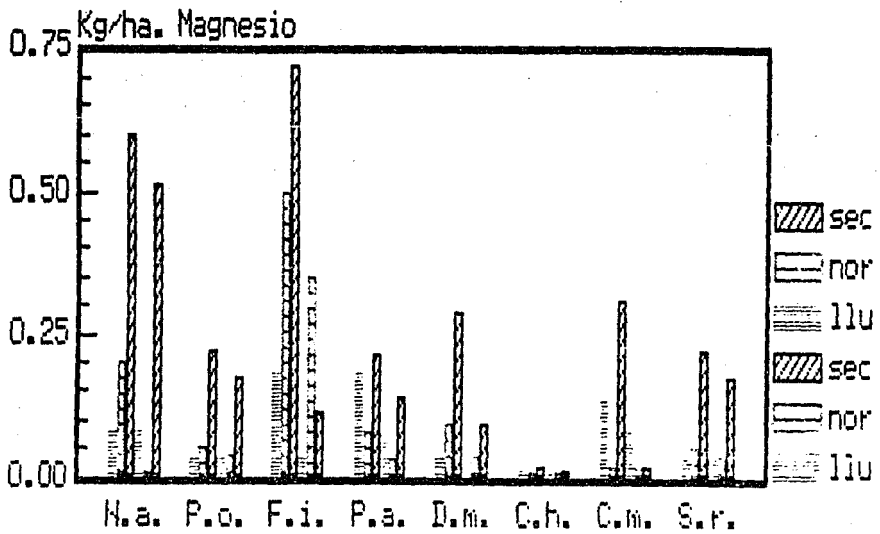


Figura 11. Flujo promedio de Magnesio ($\text{Kg ha}^{-1} \pm$ error estándar) en las temporadas (a) y flujo de Magnesio por especie (b).

N.a.= *Nectandra ambigens*; P.o.= *Pseudolmedia oxyphyllaria*; F.i.= *Ficus insipida*;

P.a.= *Poulsenia armata*; D.m.= *Dussia mexicana*; C.h.= *Coccoloba hondurensis*;

C.m.= *Cordia megalantha*; S.r.= *Spondias radikoferii*.

TABLA 11 Análisis de varianza del flujo de magnesio (a) y comparación de medias (prueba de Tukey) entre estaciones (b), entre especies (c). G.l.= grados de libertad; S.C.= suma de cuadrados; C.M. cuadrado medio; F= prueba de F; w= valor crítico; $p(0.05)$.

(a)

Fuente de variación	G.l.	S.C.	C.M.	F
estaciones	5	0.42	0.08	8*
especies	7	0.41	0.06	6*
residual	35	0.44	0.01	
total	47	1.27		

(b)

$$\bar{S}_y = \sqrt{0.02/8} = 0.05$$

$$w = 0.05 \cdot 4.23 = 0.21$$

Lluvias	2	0.04
Nortes	2	0.07
Lluvias	1	0.08
Nortes	1	0.13
Secas	2	0.15
Secas	1	0.32

(c)

$$\bar{S}_y = \sqrt{0.02/6} = 0.06$$

$$w = 4.52 \cdot 0.06 = 0.27$$

<u>Coccoloba hondurensis</u>	0.01
<u>Spondias radikoferii</u>	0.09
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	0.09
<u>Dussia mexicana</u>	0.09
<u>Cordia megalantha</u>	0.10
<u>Poulsenia armata</u>	0.12
<u>Nectandra ambigens</u>	0.25
<u>Ficus insipida</u>	0.31

nortes y la segunda de secas (Figura 12a y Tabla 12 a y b).

Durante el ciclo 1, la hojarasca aportó, aproximadamente, 19.11Kg ha^{-1} de magnesio mientras que en el ciclo 2 el aporte fue de 20.75Kg ha^{-1} .

Existieron diferencias significativas en el flujo promedio de las especies. Las diferencias extremas corresponden a las encontradas entre Nectandra ambigens y Spondias radlkoferii y Coccoloba hondurensis (Tabla 12 a y c).

Casi todas las especies tendieron a contribuir con el mayor flujo en la temporada seca de cada ciclo, con excepción de Cordia megalantha y Spondias radlkoferii cuyos flujos fueron irregulares (Figura 12b).

FOSFORO. Las temporadas secas de ambos ciclos contribuyeron con el flujo promedio de fósforo más alto tal como lo indicó el análisis de varianza y la comparación de medias. Los flujos anuales aproximados fueron de 5.46Kg ha^{-1} y 5.93Kg ha^{-1} para los ciclos 1 y 2 respectivamente (Figura 13a, Tabla 13 a y b).

Entre especies, el análisis de varianza indicó que no existían diferencias significativas en el flujo promedio de este nutriente (Tabla 13a).

La variación intra e interespecies se muestra en la figura

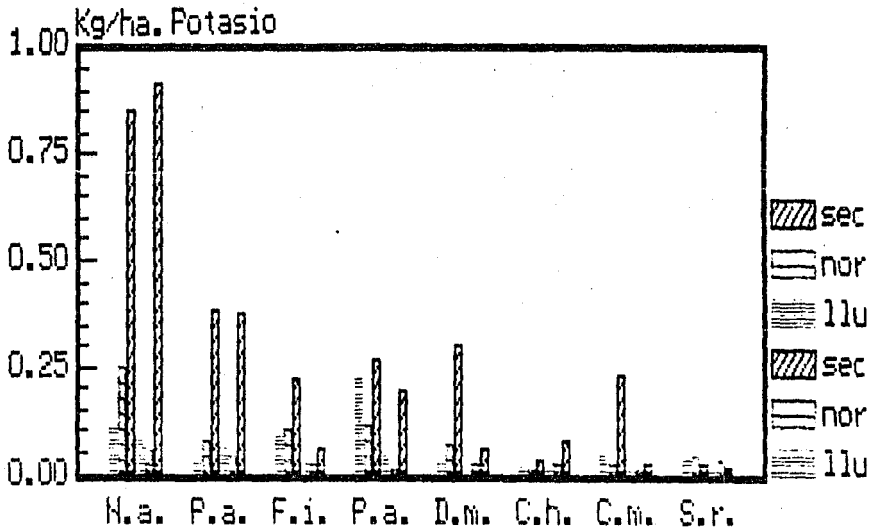
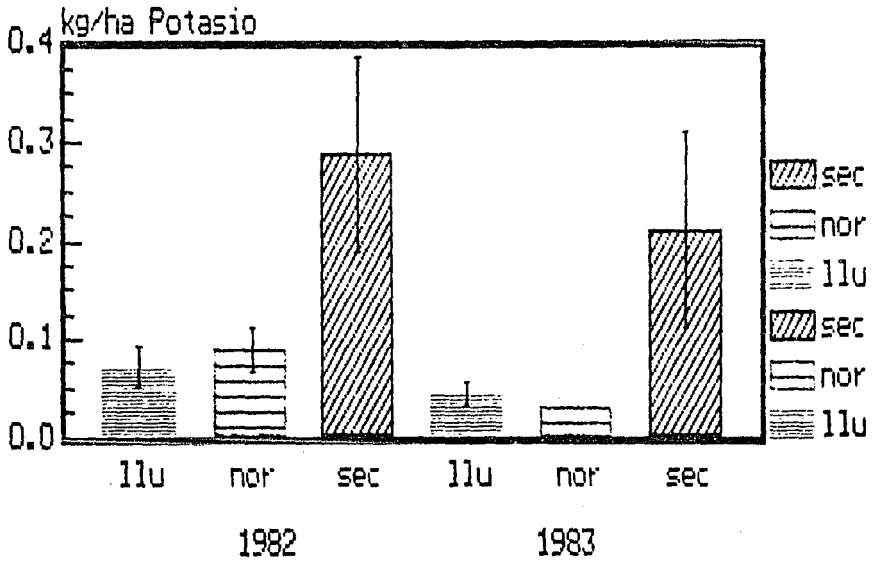


Figura 12. Flujo promedio de Potasio (Kg ha⁻¹ ± error estándar) en las temporadas (a) y flujo de Potasio por especie (b).

N.a.= *Nectandra ambigens*; P.o.= *Pseudolmedia oxypyllaria*; F.i.= *Ficus insipida*;
 P.a.= *Poulsenia armata*; D.m.= *Dussia mexicana*; C.h.= *Coccoloba hondurensis*;
 C.m.= *Cordia megalantha*; S.r.= *Spondias radikoferii*.

TABLA 12 Análisis de varianza del flujo de potasio (a) y comparación de medias entre estaciones (b) y entre especies (c). G.l.= grados de libertad; S.C.= suma de cuadrados; C.M.= cuadrado medio; F= prueba de F; w= valor crítico; $p < 0.05$.

(a)

Fuente de variación	G.l.	S.C.	C.M.	F
estaciones	5	0.45	0.09	4.5*
especies	7	0.56	0.08	4.0*
residual	35	0.66	0.02	
total	47	1.67		

(b)

$$S\bar{y} = \sqrt{0.03/8} = 0.06$$

$$w = 4.23 \cdot 0.06 = 0.25$$

Nortes	2	0.03	
Lluvias	2	0.04	
Lluvias	1	0.07	
Nortea	1	0.09	
Secas	1	0.21	
Secas	2	0.29	

(c)

$$S\bar{y} = \sqrt{0.03/6} = 0.07$$

$$w = 4.52 \cdot 0.07 = 0.32$$

<u>Spodiopogon radikiferii</u>	0.03	
<u>Coccoloba hondurensis</u>	0.03	
<u>Cordia megalantha</u>	0.06	
<u>Dussia mexicana</u>	0.08	
<u>Ficus insipida</u>	0.09	
<u>Poulsenia armata</u>	0.14	
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	0.16	
<u>Nectandra ambigua</u>	0.38	

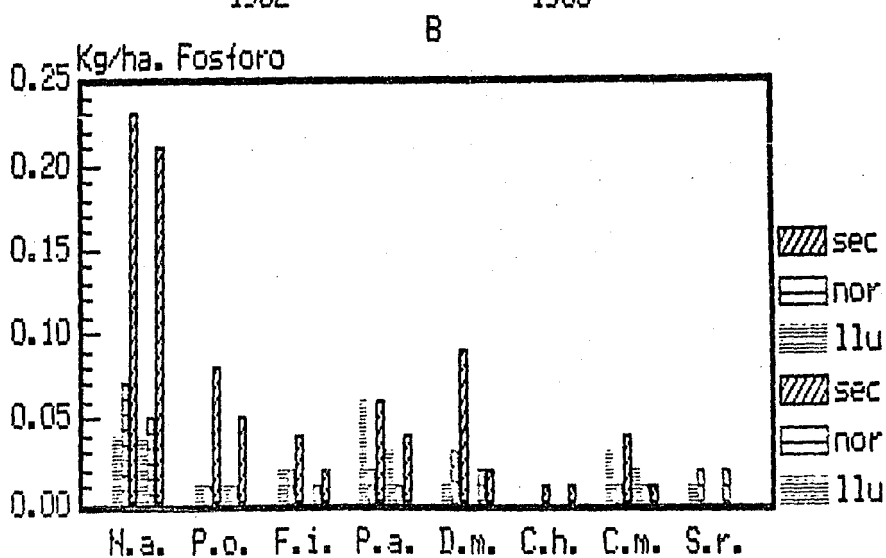
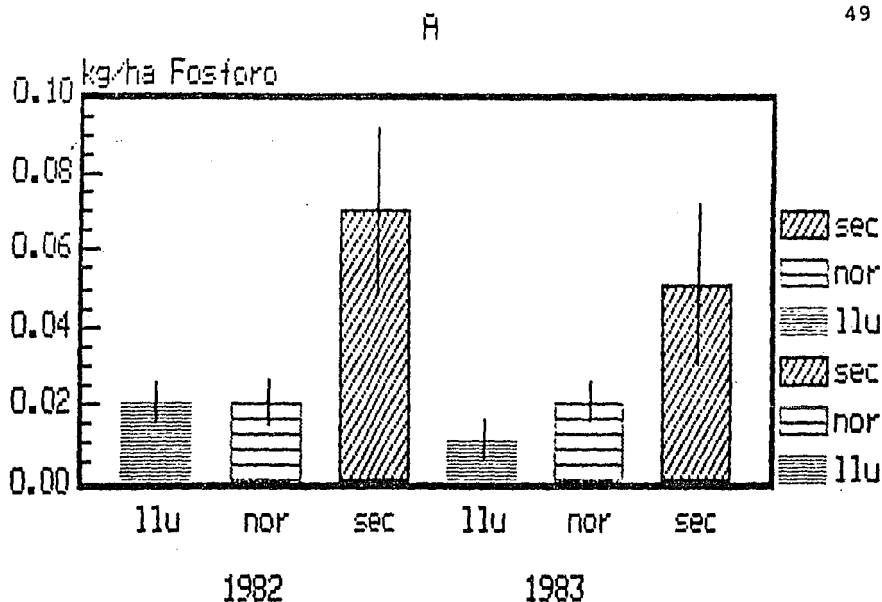


Figura 13. Flujo promedio de Fósforo ($\text{Kg ha}^{-1} \pm$ error estándar) en las temporadas (a) y flujo de Fósforo por especie (b).

N.a.= *Nectandra ambigens*; P.o.= *Pseudolmedia oxyphyllaria*; F.i.= *Ficus insipida*;
P.a.= *Poulsenia armata*; D.m.= *Dussia mexicana*; C.h.= *Coccoloba hondurensis*;
C.m.= *Cordia megalantha*; S.r.= *Spondias radikoferii*.

TABLA 13 Análisis de varianza del flujo de fósforo (a) y comparación de medias entre estaciones (b). G.l.= grados de libertad; S.C.= suma de cuadrados; C.M.= cuadrado medio; F= prueba de F; w= valor crítico; $p < 0.05$.

(a)

Fuente de variación	G.l.	S.C.	C.M.	F
estaciones	5	0.04	8 10	7.01*
especies	7	0.02	2.85 10	2.5
residual	35	0.04	1.14 10	
total	47	0.1		

(b)

$$\bar{S}_y = \sqrt{1.43 \cdot 10^{-3} / 8} = 0.01$$

$$w = 4.23 \cdot 0.01 = 0.04$$

Lluvias 2	0.01
Lluvias 1	0.02
Nortes 1	0.02
Nortes 2	0.02
Secas 2	0.05
Secas 1	0.07

13b. N. ambigens, P. oxyphyllaria, C. hondurensis y F. insipida volvieron a presentar un flujo más marcado en la época seca de ambos ciclos. El patrón denominado de nortes se puede apreciar en S. radlkoferii, mientras que las restantes especies no mostraron un patrón definido.

VI. DISCUSION Y CONCLUSIONES

1. Contenido y flujo de nutrientes.

En las tablas 14 y 15 puede apreciarse una comparación del contenido y flujo. Tales resultados pueden diferir ya sea por el uso de diferentes metodologías o bien por causas reales propias de los ecosistemas estudiados. Sin dejar de tomar en cuenta tales hechos, la comparación puede ayudar a interpretar, en cierta forma, los resultados obtenidos en el presente estudio.

Un primer acercamiento comparativo señala que el contenido de algunos elementos (magnesio, potasio y fósforo) es similar al de otros sitios, sin embargo, el nitrógeno y el calcio se encuentran en mayor concentración. En el caso de los flujos, los valores obtenidos solamente son equiparables a los encontrados por Nye (1961) en Gahna.

Es obvio que atrás de los resultados presentados existe una variabilidad dada por las especies que conforman cada comunidad. Más aún, el flujo total por año o el contenido promedio no proporcionan una idea clara de ciertos procesos como lo son los cambios estacionales y su influencia en la comunidad o bien el papel de las especies que resultan ser importantes dentro de la estructura de la comunidad, como es el caso de las que producen altos volúmenes de hojarasca.

TABLA 14 Caída total de hojas (Kg.ha⁻¹.año⁻¹) y concentración (%del peso seco) de nutrientes en diferentes bosques tropicales (modificado de Brassell et. al.1982).

LUGAR	TIPO DE VEGETACION	PP. (mm.)	LATITUD	CAIDA DE HOJAS	N	P	K	Ca	Mg	FUENTE
Congo	Bosque de meseta	1700 ^a	1°N	1.81	1.81	0.06	0.39	0.85	0.43	Laudelot & Meyer (1954)
	B. de <u>Brachistegia</u>				1.81	0.07	0.50	0.74	0.36	
	B. de <u>Macrolobium</u>				1.01	0.06	0.57	0.55	0.32	
	Selva Baja (<u>Musanga cecropioides?</u>)				0.94	0.03	0.70	0.83	0.29	
Brasil	Tierra Firme 1	1529 ^b	3°S	6.4	1.40	0.03	0.20	0.20	0.20	Klinge & Rodrigues (1968)
	Tierra Firme 2	2229 ^b		4.8	1.50	0.03	0.20	0.30	0.20	
Costa de Marfil	Selva lluviosa 1 (Meseta ₁)		6°N	8.1	1.54	0.07	0.22	0.56	0.46	Bernhard (1970); Bernhard-
	2 (Valle ₁)			7.8	1.80	0.16	0.91	0.95	0.41	Reversat (1975)
	3 (Meseta ₂)			6.6	1.40	0.05	0.28	1.32	0.29	
	4 (Valle ₂)			5.7	1.39	0.05	0.49	1.36	0.32	
Gahna	Selva Alta	1630 ^a	6°N	7.0	1.89	0.07	0.65	1.96	0.43	Nye & Greenland (1960)
Panamá	Selva Tropical Húmeda	1933 ^a	9°N			0.10	0.56	2.89	0.25	Golley <u>et.al.</u> (1975)
	S. Premontana Húmeda					0.16	0.50	1.47	0.23	
Trinidad	B. de <u>Mora excelsa</u> 1		10°S	6.8	0.90	0.05	0.17	1.00	0.22	Cornforth (1970)
	2			7.0	0.80	0.03	0.15	0.82	0.21	
Senegal	B. de <u>Tectona grandis</u>		15°N	5.8		0.10	0.70	2.30	0.30	Meheaut & Dommergues (1960)
Guatemala	Selva lluviosa secundaria	2000 ^a	15°N		1.44	0.07	0.24	2.12	0.35	Ewell (1976)
	Selva lluviosa madura				1.88	0.06	0.22	0.98	0.71	
México	Selva Baja Caducifolia	673 ^a	19°N	4-4.5	2.26	0.01	0.76	1.69	0.93	Esteban (1986)
	Selva Alta Perennifolia	4700 ^a	18°N	5.4	2.41	0.09	0.37	2.12	0.52	Este estudio

a) precipitación media anual; b) precipitación para el año de estudio.

TABLA 15 Caída de hojarasca y cantidades de elementos minerales en varios bosques tropicales (modificado de Edwards, 1982) (en Kg ha⁻¹ año⁻¹).

	Peso seco	N	P	K	Ca	Mg	Referencia
Selvas Altas de							
Baja Montaña:							
Nueva Guinea	6400	82	4.7	25	80	17	Edwards (1982).
Puerto Rico	4800	n.d.	n.d.	2	40	10	Jordan (1970).
Selvas Altas de							
Tierras Bajas:							
Brasil	6000	86	1.7	10	12	10	Klinge & Rodrigues (1968).
Ghana	7000	147	6.1	70	141	38	Nye (1961).
Costa de Marfil							
a) valle	5900-7900	81-142	3.1-12.5	29-81	75-80	19-32	Bernhard (1970).
b) meseta	6400-7700	89-135	3.2-6.0	18-20	49-85	19-40	
Trinidad	6900	59	2.9	11	63	15	Cornforth (1970).
Selva Baja							
Caducifolia:							
México	4000-4500	58.4	0.3	23.4	44.4	28.9	Esteban (1986).
Selva Alta							
Perennifolia:							
México							Este estudio.
a) ciclo 1	5460	131.6	5.5	19.1	115.8	32.8	
b) ciclo 2	5930	142.9	5.9	20.8	125.7	35.6	

A continuación se harán algunas consideraciones relacionadas al contenido y flujo de cada nutriente.

NITROGENO. Como ya se mencionó, no existieron diferencias significativas entre las estaciones en cuanto a su contenido y flujo promedio. Sin embargo, si hubo diferencias entre las especies en ambos casos, esto es, en el contenido y en el flujo.

Entre especies Dussia mexicana fue la especie que presentó un mayor contenido, aunque en general, el contenido de las demás especies fue alto si se le compara con otros sitios. De esto surgen dos hechos que pueden tener algún significado.

Por un lado, el estado nutricional de la vegetación, en este caso la hojarasca, es considerado un buen indicador del estado del suelo (Munson y Nelson, 1980, en Esteban, 1986). En consecuencia el nivel de nitrógeno encontrado puede indicar que éste se encuentre en cantidades relativamente altas en el suelo de la región.

Si bien los estudios edáficos realizados hasta el momento no brindan una panorámica más detallada, indican, de manera general, que es factible que sean suelos donde el nitrógeno no es una limitante. De hecho estos suelos poseen grandes cantidades de materia orgánica y ésta es una de las principales fuentes de nitrógeno. Además es muy posible que existan asociaciones entre diferentes especies (nódulos bacterianos, por ejemplo) que

promuevan la captación más efectiva de este elemento.

Asimismo, el origen geológico de la región permite suponer una cierta fertilidad de dichos suelos como lo plantean Jordan (1984) y Vitousek y Sandford (1986).

Estas suposiciones no eximen la necesidad de un estudio detallado y continuo del factor edáfico en la selva de los Tuxtlas.

El otro hecho importante se relaciona con el papel de las distintas especies en la dinámica de nutrientes, en particular, del nitrógeno. Así, Dussia mexicana, una leguminosa, presentó el mayor contenido que, aunque no difirió significativamente de otras especies, recuerda el papel de algunos miembros de esta familia botánica en la fijación bacteriana del nitrógeno. En este sentido, Vitousek (1984) ha resaltado el papel que tienen las leguminosas como potenciales fijadoras de nitrógeno en las selvas tropicales de tierras bajas. También es importante señalar que Sousa (1968), en su estudio de las leguminosas de la región de los Tuxtlas, encontró 150 especies distintas de las cuales la mayoría pertenecía a la selva.

El papel de las leguminosas como fijadoras de nitrógeno se complementa con la calidad de la materia orgánica que regresan al suelo. Dommergues, Dreyfus, Gia Dem y Duhox (1985) y Aranguren (1982a y 1982b) han resaltado el papel de las leguminosas (y otras

familias) como posibles abonos verdes debido al alto contenido de nitrógeno que presentan en sus hojas.

Con respecto al flujo promedio de nitrógeno, éste sólo resultó ser diferente en Nectandra ambigens. Como se mencionó en la sección anterior, la magnitud de este flujo se debió más al volumen de producción que al contenido de este nutriente. Hay que dejar claro que a pesar de no existir diferencias entre los flujos promedio por temporada, los flujos particulares de las especies se ajustan a los momentos de mayor producción de hojarasca, en la mayoría de los casos.

La eficiencia con la que es usado por la vegetación un nutriente dado (materia seca/flujo de nutrientes) es una medida que puede servir para inferir algunas características del medio. Vitousek (1982, 1984) ha planteado que los resultados de eficiencia obtenidos en diferentes comunidades tropicales y templadas señalan que aquellas que crecen en suelos relativamente fértiles hacen un uso menos eficiente de este elemento. Por otro lado, las que crecen en suelos poco fértiles hacen un uso relativamente más eficiente. Esto, en otras palabras, quiere decir que se utilizan más unidades de nitrógeno, en el presente caso, para construir una determinada cantidad de materia orgánica.

La Tabla 16 muestra la eficiencia promedio por especie para cada ciclo y para el total. Tales resultados indicarían que se trata de una comunidad poco eficiente dadas las cantidades de

Tabla 16 Eficiencia de nitrógeno (caída de hojarasca $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ /flujo de N en $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$).
 \bar{x} = promedio de las tres temporadas. Los subíndices indican los ciclos.

	x_1	x_2	\bar{x}	E.E.
<u>N. ambigens</u>	42.97	38.16	40.56	2.45
<u>P. oxyphyllaria</u>	47.60	52.76	50.18	2.58
<u>P. armata</u>	52.19	41.81	47.00	5.19
<u>F. insípida</u>	48.91	39.42	44.17	4.75
<u>D. mexicana</u>	33.70	31.10	32.40	1.30
<u>C. hondurensis</u>	39.98	41.34	40.66	0.68
<u>C. megalantha</u>	51.66	51.95	51.81	0.12
<u>S. radikoferii</u>	35.90	41.78	38.84	2.94

nitrógeno que viajan al suelo en la hojarasca. Es decir, aparentemente, las especies de esta selva lo encuentran con relativa facilidad.

Por otro lado, el nitrógeno juega un papel fundamental en la fisiología de las plantas ya que forma parte funcional y estructural de una gran cantidad de moléculas esenciales. También es conocido el papel que juega en las zonas de gran actividad meristemática y su almacenamiento en propágulos (semillas) y órganos de reserva (Larcher, 1977). Por tales razones se podría pensar en una dinámica de este nutriente conforme suceden los eventos fenológicos, es decir una variación en el contenido de la hojarasca cuando ocurre la floración o fructificación. Sin embargo, no es posible evaluar dicho proceso por medio de la metodología utilizada en este trabajo.

CALCIO. El calcio es un nutriente con una función principalmente estructural en las plantas, aunque también posee ciertas funciones catalíticas. De manera más específica, el calcio es muy importante en las síntesis de la pectina de la lámina media de la pared celular (Bidwell, 1979). Conforme las plantas envejecen el calcio tiende a acumularse en las hojas y corteza (Mengel y Kirkby, 1982, en Medina, 1984) ya que tiene una baja posibilidad de redistribución en el interior de las plantas (Larcher, 1977). Tales razones conducirían a pensar que este elemento se encontrará en mayor concentración en las temporadas de mayor producción de hojarasca si se considera a ésta como formada,

principalmente, por hojas seniles.

Los resultados obtenidos difícilmente se ajustan a dicha suposición. Solamente Ficus insipida presentó el más alto contenido en la temporada seca. Más aún, el contenido promedio de calcio en las temporadas no resultó ser significativamente diferente. La relativa constancia de este nutriente a lo largo de las distintas temporadas puede deberse a que la hojarasca que cae continuamente en una selva perennifolia no necesariamente corresponde, en su totalidad, a hojas seniles; existe la posibilidad de que otras hojas caigan por diferentes motivos (daños mecánicos, herbivoría, enfermedad, etc.) con lo que el contenido de calcio de la hojarasca homogenizada no reflejaría la tendencia que posee dicho elemento a acumularse. Además, hay que tener en consideración que la longevidad de las hojas se encuentra relacionada con el momento de su nacimiento. Así, si una hoja, durante su crecimiento recibe pocos nutrientes, será retenida por poco tiempo (Meave, 1988).

El contenido promedio presentado por algunas especies (Ficus insipida y Spondias radlkoferii principalmente) resalta cuando se les compara con los resultados obtenidos en otros sitios. Lambert *et. al.* (1980) atribuyen el alto contenido de calcio encontrado en la hojarasca, a la abundancia de carbonatos de calcio presentes en el suelo; por otro lado, Ewell (1976) también encontró altos contenidos de éste elemento pero no ofrece una posible explicación de este hecho.

El calcio es un elemento que por lo general no se encuentra de manera deficiente en los suelos, de tal manera que es raro su uso en forma de fertilizante para las prácticas agrícolas. Los casos de deficiencia se deben principalmente a extremadas condiciones de acidez o bien a interacciones negativas con otros elementos (hierro, por ejemplo)(Larcher, 1977). Sin embargo, se sabe que los requerimientos de calcio para un crecimiento normal son controlados genéticamente y más o menos independientes de las características del medio (Loneragan y Snowball, 1966, en Medina, 1984); así, algunas familias como las gramíneas, ciperáceas y juncáceas tienden a excluir el calcio de sus tejidos, mientras que las dicotiledóneas tienden a acumularlo en las hojas (Kunzel, 1982, en Medina op. cit.). Aunado a esto, Golley (1983a), con base en la literatura conocida, considera que cada especie posee una composición química característica producto de su propia historia. Esto, tal vez, sea una explicación de las diferencias en el contenido de nutrientes entre las especies.

El flujo de calcio siguió prácticamente el comportamiento de la caída de hojarasca, es decir, los incrementos se reflejaron de manera directa en el aumento del flujo de este nutriente aunque también se observó la influencia del contenido en los flujos de algunas especies. Esto resultó evidente en el caso de Ficus insipida que a pesar de haber tenido una menor caída de hojarasca, comparada con Nectandra ambigens, presentó flujos muy parecidos en la primera temporada de nortes. A pesar de casos como el anterior,

el flujo más importante en cada ciclo fue el de N. ambigens, dada la cantidad de hojarasca que produce y no por la riqueza de su contenido.

MAGNESIO. El magnesio, además de formar parte estructural de moléculas tan importantes como las de clorofila, posee una importante función en procesos como la regulación de la hidratación o bien el acoplamiento de ciertas enzimas a su substrato (Bidwell, 1979).

Asimismo, el magnesio es considerado como un elemento semimóvil dentro de las plantas ya que, por un lado, tiende a acumularse en las hojas (Golley, 1983b), mientras que por otro lado, existe la posibilidad de ser retranslocado (Larcher, 1977) o lavado por la lluvia (Parker, 1983). Las magnitudes en las que sucede cada uno de estos procesos se encuentra en función de las características del medio (disponibilidad, historia geológica) y la anatomía y fisiología de las hojas.

En el presente estudio no se encontraron diferencias significativas entre las temporadas, lo cual indicaría una ausencia de los efectos del lavado de agua de lluvia. A nivel de especies, éstas tampoco presentaron variaciones contrastantes entre las temporadas.

El contenido promedio de Ficus insipida fue el único diferente significativamente. Esta especie mostró una notable

acumulación de magnesio en sus hojas lo mismo que de calcio. Tal comportamiento sólo puede ser explicado a través de su fisiología que a su vez es producto de su historia biológica.

La magnitud del contenido de la hojarasca de F. insipida influyó directamente el flujo que representa, a tal grado, que llega a ser mayor, en la primera temporada seca, que el de Nectandra ambigens, la cual presentó los mayores volúmenes de hojarasca. No obstante, la media del contenido entre estas especies (y casi todas las demás) no difirió significativamente.

La única especie cuyo flujo promedio difirió de las demás de manera significativa fue Coccoloba hondurensis. Esto se debió principalmente al bajo volumen de hojarasca que produjo.

POTASIO. El caso del potasio resultó ser particular ya que a diferencia de los demás elementos analizados, el contenido entre temporadas varió significativamente no así entre las especies.

Las temporadas con mayor contenido fueron las de sequía de ambos ciclos. Esto coincide, en términos generales, con lo que se podría esperar dadas las características de movilidad y solubilidad de este elemento. En efecto, el potasio es considerado un elemento muy susceptible a ser lavado por el agua de lluvia ya que no se encuentra fuertemente ligado a ninguna molécula en especial (Medina, 1984), mismo comportamiento que presenta en los suelos, de tal manera que llega ser deficiente en suelos ligeros o

arenosos, mientras que en los arcillosos se encuentra fuertemente retenido (Bidwell, 1979).

La variación temporal intraespecie mostró una gran heterogeneidad ya que no todas las especies presentaron el más alto contenido en la época seca. Esto podría ser resultado de diferencias particulares en la morfología de las hojas así como del manejo particular que hace cada especie de este elemento. Algunas especies, por ejemplo, retranslocan del 10 al 20% de potasio conforme la hoja envejece, mientras que otras no muestran tal decremento (Medina, op. cit.).

Si bien son someros los análisis de suelos existentes, éstos coinciden en señalar que este elemento no se encuentra de manera muy abundante en los suelos. No obstante, el contenido promedio de las especies, muy similar al de otros sitios, no parece indicar que sea un nutriente limitante.

Existió relativa estacionalidad del flujo de potasio siendo las temporadas secas las que más cantidad de potasio aportaron, aunque su media no difirió de la de las otras temporadas.

Los flujos entre especie también difirieron entre sí, aunque puede decirse que se comportaron, principalmente, de acuerdo a la producción de hojarasca.

FOSFORO. El contenido promedio de fósforo de la hojarasca de

las distintas especies no varió significativamente entre las temporadas, siendo el primer ciclo el caso extremo donde las variaciones fueron prácticamente nulas. Detrás de esta aparente homogeneidad temporal en el contenido se encuentra la heterogeneidad dada por las especies. Así, fue posible observar que Dussia mexicana registró más del doble de fósforo que Pseudolmedia oxyphyllaria o casi el doble que Coccoloba hondurensis.

El papel del fósforo como componente de la molécula universal de suministro de energía evidencia su función esencial en la fisiología de las plantas. Es por esto que muchos autores piensan que existe una economía de este elemento por medio de las retranslocación previa a la abscisión. Es posible que suceda este proceso en algunas de las especies estudiadas ya que presentan tres eventos fenológicos al mismo tiempo (producción de retoños foliares, caída de hojarasca y producción de flores); no obstante, la metodología planteada en este trabajo no puede aportar indicios de ello.

El suelo, fuente principal de fósforo, al parecer, no posee altos niveles de éste elemento, sin embargo, es posible que existan asociaciones micorrízicas que faciliten su toma (Herrera, Mérida y Jordan, 1978).

El flujo de fósforo, en comparación con otros sitios, es relativamente alto y comparable solamente al obtenido por

Nye(1961), como la mayoría de los otros elementos (excepto potasio).

Los principales flujos promedio ocurrieron en las temporadas secas determinados fundamentalmente por la caída de hojarasca. En cierta medida, los patrones propuestos de caída de hojarasca coinciden con los de flujo de fósforo.

2. Importancia relativa de los flujos

Como ya se mencionó, los flujos de ciertos nutrientes resultaron ser más altos en las temporadas secas. Sin embargo, el porcentaje que representan con respecto al suma de las tres temporadas estudiadas es bastante parecido excepto en el caso del potasio (Tabla 17). El flujo de este elemento en la temporada de sequía del segundo ciclo representó un mayor porcentaje con respecto al flujo total en comparación con el primero, debido tal vez, a una mayor influencia de la precipitación durante ese ciclo. También es notorio el caso del magnesio que, aunque presentó porcentajes similares en ambas temporadas secas, estos no representaron más del 50% del flujo total. En los demás elementos, la temporada seca representó las dos terceras partes del flujo total y en el caso del potasio, el 75%.

La existencia de tales discrepancias se confirmó cuando se revisaron los porcentajes de las distintas temporadas con respecto a la producción total de hojarasca (la suma de las tres

Tabla 17 Porcentaje que representa el flujo por temporadas con respecto al flujo total (a) y porcentaje que representa la caída de hojarasca por temporada con respecto al total anual (b).

(a)	CICLO 1			CICLO 2		
	nortes	secas	lluvias	nortes	secas	lluvias
N	20.06	62.67	16.70	19.75	63.66	16.57
Ca	20.57	60.78	18.64	22.36	61.61	16.02
Mg	20.94	49.07	29.27	26.83	46.32	26.83
K	19.42	65.42	15.14	9.25	78.70	12.03
P	19.10	61.79	19.10	22.03	61.06	16.94

(b)	nortes	secas	lluvias
ciclo 1	18.80	65.00	16.00
ciclo 2	21.10	61.00	16.90

temporadas) ya que las diferencias fueron mínimas.

Esto sugiere que al menos para el magnesio existió un aporte un poco más distribuido en el tiempo y que para el potasio el aporte varía de ciclo a ciclo. En otras palabras, el flujo de magnesio en la temporada seca es importante, pero lo es mucho más el del potasio.

3. Distribución espacio-temporal y descomposición

La deposición de restos orgánicos, en este caso hojarasca, varía en cantidad y calidad. En el presente estudio, los flujos y los contenidos encontrados reflejan las características de mosaico que adquiere el suelo de la selva a lo largo del tiempo. Los patrones específicos de deposición de nutrientes esbozados permiten suponer que el suelo de la selva presentará diferentes condiciones en el espacio, por la caída de hojarasca con diferente composición química, y en el tiempo, debido al proceso de descomposición y a la dinámica de la materia orgánica.

Si se considera que N. ambigens es una especie dominante en la estructura de la selva de Los Tuxtlas, no resulta extraño que sea la especie que más cantidad de hojarasca y, en consecuencia, mayor cantidad de nutrientes aporta al suelo. Junto con N. ambigens, P. oxyphyllaria y P. armata son especies que presentan una amplia distribución en la hectárea muestreada. De manera general, las dos primeras presentaron bajos contenidos de

nutrientes pero alto flujo, mientras que la última presentó menor flujo pero con mayor contenido de nutrientes (ver Tabla 18).

Por otro lado existieron patrones locales de deposición, como es el caso de Ficus insipida, Dussia mexicana, Cordia megalantha, Coccoloba hondurensis y Spondias radlkoferii. Estas especies no son tan abundantes en la hectárea pero contribuyen con hojarasca de composición particular. Así F. insipida mostró tener altos contenidos de calcio y magnesio, mientras que D. mexicana lo hizo de nitrógeno y fósforo. Lo mismo puede decirse de las otras especies. El efecto que pueden tener estas sombras de nutrientes en la creación de microambientes aún no ha sido evaluado, aunque ya Parker (1983) hace énfasis en el efecto que tiene el flujo caulinar (la precipitación que lava los fustes), en el relativo enriquecimiento del suelo a su alrededor. Resulta necesario recordar que la hojarasca no siempre se descompone in situ sino que existe un acarreo de restos vegetales por parte de insectos, principalmente hormigas y termitas, que distribuyen la hojarasca en el mantillo (Golley, 1983c).

Se ha propuesto que las tasas de descomposición son directamente propocionales al contenido de nutrientes (Ewell, 1976; Tanner, 1981; Edwards, 1982), situación que coincide con los resultados obtenidos por Becerra (1986) quién estudió las tasas de descomposición de la hojarasca de cuatro especies aquí mencionadas (N. ambigens, P. oxyphyllaria, P. armata y F. insipida). Esta autora encontró que tanto P. armata como F. insipida presentaron

Tabla 18 Patrones de distribución espacio-temporal, descomposición y densidad en la hectárea de las especies.

Especie	Distribución		Densidad	Descomposición
	temporal	espacial (ind ha ⁻¹)		
<u>N. ambigens</u>	fin de secas	amplia	43	más de un año
<u>P. oxyphyllaria</u>	secas	amplia	134	más de un año
<u>F. insipida</u>	lluvias/nortes	local	2	un año
<u>D. mexicana</u>	secas	local	2	más de un año
<u>C. meglantha</u>	irregular	local	2	-----
<u>C. hondurensis</u>	fin de secas	local	3	-----
<u>P. armata</u>	lluvias/nortes	amplia	86	un año
<u>S. radikoferii</u>	nortes	local	9	-----

las más altas tasas de descomposición coincidiendo con el alto contenido de nutrientes (en comparación con las otras dos). De hecho, en el presente estudio (con excepción del nitrógeno), el contenido de nutrientes de P. armata y F. insipida es más alto en la temporada de lluvia, cuando más intensa es la descomposición (Becerra op. cit.) (Tabla 18).

Si bien el contenido de nutrientes evidentemente afecta la velocidad de descomposición de la hojarasca, existen otros factores también implicados. Por ejemplo, la velocidad de descomposición de D. mexicana es similar a la de P. oxyphyllaria a pesar de que presentan contenido de nitrógeno muy diferentes. Es posible suponer que factores tales como la presencia de metabolitos secundarios, las características de la fauna y flora desintegradoras aceleren o retarden el proceso de descomposición.

También es importante señalar que tanto la época en que caen las hojas como su estado nutricional determinan las condiciones iniciales a las que se enfrenta el proceso de descomposición (Becerra, op. cit.).

4. Consideraciones finales

En la perspectiva del estudio de la regeneración de selvas, el estudio de la dinámica de nutrientes y materia orgánica puede aportar algunas sugerencias en el sentido de la disponibilidad de recursos en un momento dado.

Guevara (1986), ha propuesto la existencia de tres modelos de disponibilidad de propágulos: a) disponibilidad larga por aporte permanente; b) disponibilidad larga con mayor aporte estacional; c) disponibilidad parcial. Los propágulos que se ajustan a los distintos modelos se enfrentan a una serie de condiciones que en algunas ocasiones les resultan favorables mientras que en otras no. No obstante, la gama de patrones en la deposición de cada nutriente muestra que la disponibilidad potencial de los nutrientes ocurre durante casi todo el ciclo anual. En este punto es necesario aclarar que la disponibilidad de nutrientes no sólo depende de la materia orgánica que los transporta de regreso al suelo, sino que además el reservorio edáfico y las tasas de mineralización o inmovilización propias del suelo influyen de manera determinante.

Un aporte de nutrientes distribuido a lo largo del tiempo representa la posibilidad de satisfacer las necesidades particulares en el desarrollo de cada especie. Así el crecimiento continuo de los árboles tropicales (a diferencia de los de las zonas templadas) necesariamente requiere de un aporte continuo de nutrientes; lo mismo sucede con ciertos eventos fenológicos que requieren de mayores cantidades de determinados nutrientes. A este respecto, Chapin (1985) sugiere que los patrones de captación de nutrientes por la vegetación va dejando de ser dependiente de los procesos fenológicos para pasar a serlo en mayor medida de los patrones estacionales de disponibilidad, conforme avanza el

proceso sucesional.

En la perspectiva del manejo de recurso y su conservación, el estudio de la dinámica de nutrientes puede aportar elementos necesarios en la comprensión de otros niveles de organización. Esto, en otras palabras, quiere decir que en el ámbito de un uso racional de la diversidad biológica de especies en la selva, éste debe de ser evaluado con respecto al papel que juega cada especie en el funcionamiento de la comunidad. Los resultados aquí presentados, sugieren que el papel cualitativo del flujo de nutrientes está dado de diferente manera en cada especie. Por ejemplo, Ficus insipida contribuye con menos hojarasca que Nectandra ambigens pero sus aportes son cualitativamente diferentes y posiblemente su reincorporación al suelo también lo sea.

Finalmente hay que recordar que el presente trabajo constituye sólo una aproximación al estudio de ciertos procesos del ciclo de nutrientes en una comunidad. Como en casi cualquier otro estudio, el resultado final, más que mostrar datos concluyentes, refleja la necesidad de, por un lado, profundizar en ciertos aspectos (tasas de liberación de nutrientes de la hojarasca, cuantificación de nutrientes en la biomasa, retranslocación, evaluación de la lluvia efectiva, etc.) y por otro, desarrollar estudios de corte integrativo (estudios permanentes de la dinámica del suelo, relación con la dinámica de claros y establecimiento de especies, viabilidad de propágulos en

función del microambiente, etc.) todos ellos relacionados en el proceso del reciclamiento de nutrientes por diferentes vías.

VII. BIBLIOGRAFIA CONSULTADA

ALVAREZ, J. 1982. Caída de hojarasca en una selva húmeda tropical de los Tuxtlas, Veracruz. Tesis Profesional (Biología), Facultad de Ciencias. UNAM. México D. F., 62 pp.

ALVAREZ, J. 1984. Dinámica de la hojarasca en una selva alta perennifolia: Los Tuxtlas Veracruz. Tesis de Maestro en Ciencias (Biología). Facultad de Ciencias. UNAM. México, 145 pp.

ALVAREZ, J. 1988. Estimación de la caída y descomposición de la hojarasca y su relación con la dinámica de una selva mexicana. Tesis de Doctor en Ciencias (Biología). Facultad de Ciencias. UNAM. México, D. F., 105 pp.

ARANGUREN, J., G. Escalante y R. Herrera. 1982a. Nutrient cycle of tropical perennial crops under shade trees. I. Coffee. Plant & Soil 67:247-258.

ARANGUREN, J., G. Escalante y R. Herrera. 1982b. Nutrient cycle of tropical perennial crops under shade trees. II. Cacao. Plant & Soil 67: 259-269.

BECERRA, E. R. 1986. Descomposición foliar de cuatro especies arbóreas en una selva húmeda tropical. Tesis profesional (Biología). Facultad de Ciencias. UNAM. México, D. F., 79 pp.

BERNHARD-REVERSAT, F. 1975. Nutrients in throughfall and their quantitative importance in Rain Forest Mineral Cycles. En: Golley, F. and Medina, E. (Eds.) Tropical Ecosystem Ecological Studies 11.

BIDWELL, R.G.S. 1979. Fisiología vegetal. A.G.T. México, 784 pp.

BRACHO, R. y H. Puig. 1987. Producción de hojarasca. En: H. Puig y R. Bracho (Eds.). El bosque Mesófilo de Montaña de Tamaulipas. Instituto de Ecología A. C. México.

BRASELL, H. M., G. L. Unwin y G. C. Stocker. 1980. The quantity, temporal distribution and mineral element content of litterfall in two forest types at two sites in Tropical Australia. Jour. Ecol. 68: 123-139.

BRAY, J. and E. Gorham. 1964. Litter production in forest of the world. Advances in Ecological Research 2:101-157.

CARABIAS, J. 1979. Análisis de la vegetación de la Selva Alta Perennifolia y comunidades derivadas de ésta en una zona cálido húmeda de México. Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis Profesional (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM. México, 68 pp.

CARABIAS, J. y S. Guevara. 1985. Fenología de una selva tropical húmeda y en una comunidad derivada; Los Tuxtlas, Veracruz. En: A.

Gómez-Pompa y S. del Amo (eds). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II. Alhambra. México, 421 pp.

CORNFORTH, I. S. 1970. Leaf-fall in a Tropical Rain Forest. Journ. of App. Ecol. 7: 602-608.

CHABOT, B. F. 1982. The ecology of leaf life spans. Ann. Rev. Ecol. & Syst. 13: 229-259.

CHAPIN III, F. S. 1983. Patterns of nutrient absorption and use by plants from natural and man modified environments. En: H. Mooney and M. Godraw (Eds.). Disturbance and Ecosystems components of response. Springer-Verlag. Berlín.

CHAPIN III, F. S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 11: 233-260.

CHAPIN III, F. S. and J. Kedrowski. 1983. Seasonal changes in nitrogen and phosphorous fraction and autumn retranslocation in evergreen and deciduous Taiga trees. Ecology 64.

CHAPMAN. H. D. y P. F. Pratt. 1973. Métodos de análisis para suelos plantas y aguas. Trillas. México, 195 pp.

DOMMERGUES, V., B. Dreyfus, H. Gia Dem y E. Duhox. 1985. Fijación del nitrógeno y agricultura tropical. Mundo Científico (45).

EDWARDS, P. J. 1982. Studies of mineral cycling in a Montane Rain Forest in New Guinea. V. Rates of cycling in throughfall and litter fall. Journ. of Ecol. 70: 807-827.

EDWARDS. P. J. and P. J. Grubb. 1982. Studies of mineral cycling in a Montane Rain Forest in New Guinea. IV. Soil characteristics and the division of mineral elements between the vegetation and soil. Journ. of Ecol 70: 649-666.

ESTEBAN, J. M. R. 1986. Contenido mineral de la hojarasca en una Selva Baja Caducifolia en la costa de Jalisco, México. Tesis Profesional (Biología). ENEP-Zaragoza. UNAM, México, D. F. 47 pp.

ESTRADA, A., R. Coates-Estrada y M. Martínez-Ramos. 1985. La estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: un recurso para el estudio y conservación de las selvas del trópico húmedo mexicano. En: A. Gómez-Pompa y S. del Amo (eds). Investigaciones sobre la regeneración de las selvas altas en Veracruz, México. Vol II. Alhambra. México, 421pp.

EWELL, J. 1976. Litterfall and leaf decomposition in a tropical forest succession in eastern Guatemala. Journ. of Ecol 64: 293-307.

FOGEL, R. 1980. Mycorrhizae and nutrient cycling in natural forest ecosystem. New Phytologist 86: 199-212.

FRANKEN, M. 1979. Major nutrient and energy content of the litterfall of Riverine Forest of Central Amazonia. Tropical Ecology 20(2).

GARCIA, E. 1964. Modificaciones al sistema de clasificación de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Offset-Larios. México, 71pp.

GAYTAN, G.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 (Biología). Facultad de Ciencias. UNAM. México, D. F., 74pp.

GOLLEY, F. B., J. T. Mc Ginnis, R. G. Clements, G. I. Child y M. J. Denver. 1975. Mineral cycling in a tropical moist forest Ecosystem. University of Georgia Press. Athens, Ga.

GOLLEY, F. B. 1983a. The abundance of energy and chemical elements. En: F. B. Golley (ed). Tropical Rain Forest Ecosystem. Elsevier Scientific Pub. Co. Amsterdam.

GOLLEY, F. B. 1983b. Nutrient cycling and nutrient conservation. En: F. B. Golley (ed). Tropical Rain Forest Ecosystem. Elsevier Scientific Pub. Co. Amsterdam.

GOLLEY, F. B. 1983c. Descomposition. En: F. B. Golley (ed). Tropical Rain Forest Ecosystem. Elsevier Scientific Pub. Co. Amsterdam.

GOSZ, J., G. E. Likens, F. H. Bormann. 1973. Nutrient release from decomposing leaf and branch litter in The Hubbard Brook Forest, New Hampshire. Ecol. Monog. 43: 173-191.

GREENLAND, D. J. and J. M. L. Kowal. 1960. Nutrient content of the Moist Tropical Forest of Ghana. Plant & Soil 12(2).

GRUBB, P. J. and P. J. Edwards. 1982. Studies of mineral cycling in a Montane Rain Forest in New Guinea. III. The distribution of mineral elements in the above-ground material. Jour. Ecol. 70: 623-648.

GUEVARA, S. 1986. Plant species availability and regeneration in Mexican Tropical Rain Forest. Doctoral Thesis. Upsala Univ. Sweden.

GUEVARA, S., S. Purata y E. Van deer Maarel. 1986. The role of remanent forest tree in Tropical Secondary Succession. Vegetatio 65:77-84.

GUTIERREZ R., M. E. 1982. Estudio del contenido de iones inorgánicos y sus interacciones en suelos y plantas de los distritos de riego 03 y 88''. Tesis M. en C. Fac. Química. UNAM. México. D. F.

HERRERA, R., T. Mérida and C. Jordan 1978. Direct phosphorous transfer from leaf litter to roots. Naturwissenschaften 65.

IBARRA, M. G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz. México. Tesis Profesional (Biología). Facultad de Ciencias. México, D. F. 264pp.

JACKSON, M. L. 1964. Análisis químicos de suelos. Omega. Barcelona.

JORDAN, C. F., F. Golley, J. Hall and J. Hall. 1980. Nutrient scavenging of rainfall by the canopy of an Amazonian Rain Forest. Biotropica 12 (1): 61-66.

JORDAN, C. F. and R. Herrera. 1981. Tropical Rain Forst: are nutrients really critical? Amer. Nat. 117(2): 167-180.

JORDAN, C. F., W. Caskey, G. Escalante, R. Herrera, F. Montagnini, R. Todd y C. Uhl. 1982. The nitrogen cycle in Terra Firme Rain Forest on oxisol in the Amazon territory of Venezuela. Plant & Soil 67:325-332.

JORDAN, C. F. 1982. The nutritional balance of an Amazonian Rain Forest. Ecology 63(3): 647-654.

JORDAN, C. F. 1984. Nutrient regime in the wet tropics: physical factors. En: E. Medina, H. A. Mooney and C. Vazquez-Yanes (Eds.). Physiological Ecology of Plants of the wet Tropics. DR. W. Junk Publishers. Le Hague.

JORDAN, C. F. 1985. Nutrient cycling in Tropical Forest Ecosystem. Wiley. Gran Bretaña, 191 pp.

KADEBA, O. and E. A. Aduayi. 1985. Litter production, nutrient recycling and litter accumulation in Pinus caribaea Morelet var. hondurensis in the northern Guinea Savanna of Nigeria. Plant & Soil 86:197-206.

KELLMAN, M., S. Hudson and K. Sanmugadas. 1982. Temporal variability in atmospheric nutrient influx to a tropical ecosystem. Biotropica 14 (1):1-19.

KLINGE, H. and W. A. Rodriguez. 1968. Litter production in an area of Amazonian Terra Firme Forest. Part I. Litterfall, organic carbon and total nitrogen content of litter. Amazoniana 1 (4):287-302.

KLINGE, H. and W. A. Rodriguez. 1968. Litter production in an area of Amazonian Terra Firme Forest. Part II. Mineral nutrient content of the litter. Amazoniana 1 (4):303-310.

LAMBERT, J. D. H., J. T. Arnason, J. L. Gale. 1980. Litterfall and changing nutrients levels in a seasonally dry tropical Hardwood

- Forest, Belize, C. A. Plant & Soil 55: 429-443.
- LARCHER, W. 1977. Ecofisiología vegetal. Omega. Barcelona, 305 pp.
- LEOPOLD, S. 1965. Fauna Silvestre de México. Pax-México. México, 608 pp.
- LOT-HELGUERAS, A. 1976. La estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, pasado presente y futuro. En: A Gómez-Pompa, C. Vázquez-Yanes, S. del Amo, A. Butanda (Eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. I. Compañía Editora Continental. México, pags. 31-69.
- MEAVE, J. 1987. Longevidad de las hojas de tres especies de árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. Tesis de Maestría (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM, 87 pp.
- MEDINA, E. 1984. Nutrient balance and physiological processes at the leaf level. En: E. Medina, H. A. Mooney y C. Vazquez-Yanes (Eds.). Physiological ecology of plants of the wet tropics. Dr. W. Junk Publishers. Le Hague, 254 pp.
- MIRANDA, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación en México y su clasificación. Bol. de la Soc. Bot. de México 28:29-179.
- NADKARNI, N. 1981. Canopy roots: convergent evolution in rain forest nutrient cycles. Science 214: 1023-1024.
- NYE, P. H. 1961. Organic matter and nutrient cycles under moist Tropical Forest. Plant & Soil (4).
- OVINGTON, J. D. 1968. Some factor affecting nutrient distribution within ecosystem. En F. E. Eckardt (ed.). Functioning of terrestrial ecosystems at the Primary Production levels. UNESCO.
- ORTIZ, H. L. 1986. Manual de técnicas y procedimientos para análisis físicos y químicos del suelo. Tesis Profesional (Biología). Universidad Autónoma de Morelos.
- PARKER, G. G. 1983. Throughfall and stemflow in the forest nutrient cycle. Advances in Ecological Research 13:57-133.
- PURATA, S. 1986. Studies on secondary succession in a Mexican Tropical Rain Forest. Doctoral Thesis. Upsala Univ. Sweden.
- ROJO, C. A. 1987. Microambiente y fenología de especies arbóreas de la selva, en Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis Profesional (Biología). Facultad de Ciencias. UNAM, 98 pp.
- ROS, T. A. 1983. Fenología de una comunidad secundaria derivada de selva alta perennifolia. Tesis Profesional (Biólogo). Facultad de

Ciencias, UNAM., 79pp.

RZDOWSKI, J. 1978. La Vegetación de México. Limusa. México.

SALMERON, R. 1984. Germinación de semillas acumuladas en el suelo de la selva húmeda tropical. Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis Profesional (Biólogo). Facultad Ciencias, UNAM, 86pp.

SINGH, J. S. and S. R. Gupta. 1977. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial Ecosystems. The Botanical Review 43 (4): 449-528.

SNELL, F.D. y C.T. Snell. 1948. Colorimetric methods of analysis. Van Nostrand. Nueva York.

SOBRADO, M.A. y E. Medina. 1980. General morphology, anatomical structure and nutrient content of sclerophyllous leaves of the Bana vegetation of Amazonas. Oecologia 45:341-345.

SOUSA, M. 1968. Ecología de las Leguminosas de los Tuxtlas, Veracruz. Ann. Inst. Biol. Univ. Nal. Auton. México 39, Ser. Bot. (1): 121-160.

STEEL, R. G. y J.H. Torrie. 1985. Bioestadística. Principios y procedimientos. McGraw-Hill. Bogotá, 622 pp.

TANNER, E. V. J. 1981. The decomposition of the leaf litter in Jamaica Montane Rain Forest. Jour. Ecol. 69:263-275.

VITOUSEK, P. 1982. Nutrient cycling and nutrient efficiency. American Naturalist 119 (4): 553-572.

VITOUSEK, P. M. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in Tropical Forest. Ecology 65 (1):285-298.

VITOUSEK, P. M. y R. L. Sanford, Jr. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. Ann. Rev. Ecol & Syst. 17:137-167.

WARD, G. M. y F. B. Johnston (comps.). 1960. Chemical methods of Plant Analysis. Canadian Department of Agriculture. Ottawa, Ontario, 59 pp.

WILLIAMS, G. 1983. Biomass and nutrient content in two successional stages of Tropical Wet Forest in Uxpanapa, México. Biotropica 15 (4):275-284.

A P E N D I C E

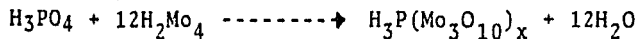
ANALISIS QUIMICOS REALIZADOS

Las técnicas de análisis químico utilizadas fueron elegidas debido, principalmente, a la sencillez y precisión que representan. Aunado a esto, la experiencia de trabajo con dichas metodologías por parte de la M. en C. M. E. Gutiérrez (asesora del trabajo experimental) apoyaron la decisión de su uso.

1. Fósforo.

Determinación colorimétrica por medio de mclibdato de amonio.

Fundamentos. El fósforo en solución reacciona con el molibdato para formar un complejo heteropolimolibdico, con el fósforo como el átomo coordinador central,



El complejo es de color amarillo pero después de la reacción del Mo^{6+} a Mo^{3+} y/o Mo^{5+} presenta una coloración azul. Sin embargo, existe otros iones que reaccionan de una manera semejante al fósforo y son: As^{5+} , Si^{4+} , Ge^{4+} , B^{3+} , por ello deben tomarse precauciones en caso de que algunos de estos iones se encuentre en

cantidades apreciables.

Reactivos. Acido sulfúrico, ácido ascórbico, molibdato de amonio, tartrato de antimonio y potasio, ácido nítrico, ácido clorhídrico y ácido perclórico.

Procedimiento.

Digestión: se pesa 1 g. de tejido vegetal y se coloca en un matraz Kjeldahl, se añaden 5 ml. de ácido nítrico concentrado y se deja reposar 12 horas. Se calienta en baño María y una vez que deje de producirse espuma se le añaden 2 ml. de ácido perclórico concentrado. Se calienta en una parrilla a más de 200°C y se lleva casi a sequedad (nunca debe permitirse que la muestra se seque completamente, pues hay percloratos.). Finalmente se deja enfriar, se añaden 10 ml. de agua destilada y se filtra en matraces aforados de 100 ml., efectuando varios lavados para asegurarse de que todas las sales presentes se disuelvan.

Determinación: se toma 1.5 ml. de muestra y se le añaden 4.5 ml. de un solución de ácido ascórbico (1 g. en 100 ml. de agua destilada) y 4 ml. de una solución de molibdato de amonio (0.43 g. de molibdato de amonio disuelto en agua destilada con temperatura, 0.04 g. de tartrato de antimonio y potasio, y 5.5 ml. de ácido sulfúrico concentrado, agitar y aforar a 100 ml.). Se mezcla perfectamente y se espera 1 hora. Se lee en un espectrofotómetro a 880 nm. Se aplica el mismo procedimiento al blanco y la curva.

Preparación del estándar: se seca 1 g. de fosfato de potasio (KH_2PO_4) a 105°C durante tres horas. Se saca y se deja enfriar en un desecador aproximadamente 30 minutos y se pesan 0.2195 g. de la sustancia ya seca. Posteriormente, se disuelve en 500 ml. de agua destilada, se agragan 25 ml. de ácido sulfúrico 3.5M y se vierte la solución a un matraz volumétrico de 1000 ml. La solución contiene 50 ppm. de fósforo. Se preparan las diluciones de 1, 2, 3 y 4 ppm de fósforo de la solución madre y se afora a 100 ml.

Recomendaciones: el material de vidrio que va a usarse debe estar libre de fósforo o arsénico. El pyrex contiene alrededor de 0.7% de arsénico, por lo que es preferible usar material que ya ha sido utilizado. No es recomendable lavar el material con detergente ya que contiene fosfatos; se recomienda tratar el material de vidrio con ácido nítrico 2M para asegurar que esté completamente limpio y libre de compuestos de fósforo.

2. Nitrógeno.

Determinación por medio del reactivo de Nessler.

Fundamentos. A través de la digestión el nitrógeno orgánico es convertido a NH_4^+ oxidando en caliente con ácido sulfúrico y otras sustancias catalizadoras. Se añaden además sulfato de potasio (K_2SO_4) o el sulfato de sodio (Na_2SO_4) ya que se incrementa la temperatura de la digestión y catalizadores como el

mercurio, selenio o cobre porque promueven en mayor proporción la oxidación de la materia orgánica por el ácido sulfúrico.

Reactivos. Ioduro de potasio (KI), ioduro mercuríco (HgI), hidróxido de sodio (NaOH), ácido sulfúrico (H_2SO_4), sulfato cúprico ($CuSO_4 \cdot 5H_2O$), sulfato de sodio (Na_2SO_4), sal de la Rochelle (tartrato de sodio y potasio), selenio y iodo metálico.

Procedimiento.

Digestión. Se pesan 0.2 g de tejido vegetal y se colocan en un matraz Kjeldahl. Se añaden 5 ml. de una solución de ácido sulfúrico y selenio (3 g. de selenio en 1500 ml. de ácido sulfúrico) y un gramo de una mezcla de sulfato de cobre con sulfato de sodio (196 g. de sulfato de sodio más 4 g. de sulfato de cobre). Se calienta con precaución en baño María. Dos horas después se transfiere a parrillas y se aumenta la temperatura a $370^{\circ}C$. La digestión termina cuando se observa un color verde claro. Se deja enfriar y se añaden 10 ml. de agua destilada, se filtra y se vierte en un matraz volumétrico de 100 ml.

Determinación. Se toma una alícuota de 1 ml. y se transfiere a tubos de ensaye o matraces aforados de 15 ml.. Se añade 1 gota de hidróxido de sodio al 40%, 2 ml. de sal de la Rochelle al 12.5%, 10 ml. de agua destilada y 1 ml. del reactivo de Nessler. Se mezcla a la perfección y se lee después de 25 minutos en un espectrofotómetro a 410 nm. Se procede de la misma manera con los

blancos y los estándares.

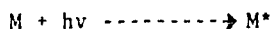
Preparación del reactivo de Nessler. Se colocan 15 g. de ioduro de potasio, 11 g. de iodo, 10 ml. de agua destilada y 15 g. de mercurio en un embudo de separación de 50 ml. Se agita vigorosamente hasta que empieza a disminuir el calor, se enfría con agua y se continúa la agitación hasta que haya desaparecido el color violeta y haya aparecido uno verdoso.

Se decanta el mercurio y se lava. El agua del lavado se añade al líquido verdoso y se lleva a 200 ml. El color final debe ser verde claro. Posteriormente, a 100 ml. de esta solución se le añaden 100ml. de agua destilada y 467 ml. de una solución al 10% v/v de hidróxido de amonio se afora a 1000 ml.

3. Calcio y magnesio.

Determinación por medio de espectrofotometría de absorción atómica.

Fundamentos. El principio de la absorción atómica se basa en que los átomos, dependiendo de que elemento se trate, absorben luz a cierta longitud de onda para que sus electrones pasen de un nivel de menor a mayor energía.



h representa la energía de un fotón con cierta longitud de onda, y M^* representa el estado excitado. Estos átomos al regresar a su estado basal, emiten a su vez energía de la misma frecuencia (Castellan 1976, en Ortiz, 1986)



Como la energía absorbida o emitida es específica del elemento, puede ser utilizada para su identificación. La longitud de onda capaz de excitar al átomo es conocida como línea de resonancia. Cada elemento presenta varias líneas de resonancia, que corresponden a diferentes saltos energéticos, además, presenta otras líneas que pertenecen a cambios entre diferentes estados excitados, pero debido a una baja sensibilidad, no son de utilidad para el análisis por medio de absorción atómica.

La absorción de la luz y el número de átomos procedentes de una muestra están relacionados, es decir, la absorción es directamente proporcional a la concentración del elemento, bajo condiciones constantes. Si una muestra de concentración C absorbe cierta cantidad de energía, otra muestra similar a la primera pero con una concentración $2C$ absorberá el doble de energía.

La manera más simple de relacionar la concentración con la absorbancia es medir esta última en soluciones de concentración

conocida y con base en esos resultados calcular la concentración que le corresponde al valor de absorbancia leída en el problema.

Reactivos: Carbonato de calcio (CaCO_3), óxido de lantano (LaO), magnesio metálico (Mg), ácido nítrico (HNO_3).

Procedimiento.

Digestión. Se procede de la misma manera que para el caso del fósforo.

Preparación de patrones (estándares): En el caso del calcio, se disuelven 2.497 g. de carbonato de calcio seco en un volumen mínimo de ácido nítrico (1:4). Se le afora a un litro con lo cual se obtiene una solución de 1000 ppm.

Para el caso del magnesio, se pesa 1.00 g. de magnesio (metálico, 99.99% de pureza) y se disuelve en de ácido nítrico (1:4). Posteriormente se afora a 1 litro, con lo cual se obtiene una solución de 1000 ppm.

Por otro lado, se prepara una solución de lantano al 2% a partir de óxido de lantano. Se añade a cada estándar y muestra la cantidad adecuada para que contengan lantano en una concentración de 0.2%. Este elemento libera al calcio y al magnesio y facilita su atomización a la temperatura de la flama acetileno-aire.

Para leer dentro del intervalo lineal de concentración vs. absorbancia los patrones de calcio deben tener una concentración de 1 a 5 ppm, mientras que para el magnesio deben de ser de 0.1 a 0.5 ppm. Todos los estándares deben contener lantano al 0.2%.

A las soluciones problema se les añade también solución de lantano y si es necesario se diluyen para que la concentración de magnesio y calcio no sobrepase el intervalo lineal.

Las condiciones de operación del espectrofotómetro de absorción atómica (tipo de lámpara, combustible, longitudes de onda, etc.) deben de ser consultadas en los manuales correspondientes.

4. Potasio.

El potasio se determinó por medio del método de espectrofotometría de flama.

Fundamentos. En un espectrofotómetro de flama, cuando un aerosol líquido-gas entra en la flama, la primera reacción es la evaporación del disolvente quedando un aerosol sólido-gas; las partículas sólidas son vaporizadas dentro de la flama para formar moléculas que con el calentamiento se disocian en átomos neutros. Una posterior excitación causa que uno de los electrones exteriores de los átomos neutros se mueva a un orbital más externo que tiene un nivel de energía mayor, o bien, pueden ser excitados

los suficiente para perder completamente un electrón. Tal proceso recibe el nombre de ionización.

Algunas moléculas presentes en el aerosol pueden ser tan estables que no se disocian en la flama. También pueden formarse nuevas moléculas por las reacciones entre átomos o iones disociados, las cuales pueden ser del mismo aerosol o productos de la combustión de los gases de la flama.

Cuando los átomos, moléculas o iones excitados regresan a sus niveles de energía más bajos, emiten luz a longitudes de onda características. Los átomos e iones dan "líneas" de radiación a longitudes de onda bien definidas, mientras que las moléculas dan bandas de radiación.

Cuando los metales alcalinos, al igual que otros elementos con relativamente baja energía de ionización, son expuestos a la flama a una temperatura suficientemente alta, absorben energía de una fuente de calor y son llevados a su estado excitado; posteriormente regresan a su estado basal y emiten la energía absorbida que es proporcional al número de átomos presentes y a su vez, corresponde a la concentración de la muestra. La emisión de la energía es separada de las bandas de radiación y de la emisión continua por un filtro óptico. y es proporcional al número de átomos que regresan a su estado basal, que a su vez, corresponde a la concentración de la muestra.

Reactivos: ácido nítrico (HNO_3), ácido perclórico (HClO_4) y cloruro de potasio (KCl).

Procedimiento.

Digestión: se utiliza la misma que en el caso del fósforo, calcio y magnesio.

Preparación de patrones: se pesan 0.3777 g. de cloruro de potasio y se diluyen en un matraz volumétrico de 1000 ml. Se hacen diluciones con 1, 2, 3, 4, 5 y 6 ml. en 100 ml. de agua destilada. Cada dilución tendrá las concentraciones de 0.052, 0.104, 0.157, 0.209, 0.262 y 0.314 meq/lt. o bien 1, 2, 3, 4, 5 y 6 ppm.

Determinación: la lectura del contenido de potasio en solución puede ser directa o bien después de haber realizado diluciones si la concentración es mayor de 6ppm

Es muy conveniente procesar un blanco (una muestra que no contenga la sustancia problema, pero si todos los reactivos utilizados) conjuntamente con las soluciones problemas con el fin de evaluar la pureza de los reactivos.

Para operar el espectrofotómetro de flama se recomienda consultar los manuales correspondientes a los distintos equipos.