

2 y 206

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
FACULTAD DE CIENCIAS

PRODUCCION DE HOJARASCA EN UNA SELVA HUMEDA TROPICAL:  
VEGETACION PRIMARIA Y SECUNDARIA.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

E I D O L O G O

P R E S E N T A :

GRACIELA SANCHEZ RIOS.

**TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN**

1989



Universidad Nacional  
Autónoma de México



## **UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso**

### **DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis 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.

# TESIS CON FALLA DE ORIGEN

## INDICE

Agradecimientos

Resumen

I.- INTRODUCCION	1
II.- ANTECEDENTES	8
III.- DESCRIPCION DE LA ZONA DE ESTUDIO	11
1.- Localización geográfica	11
2.- Geología	11
3.- Suelos	13
4.- Clima	14
5.- Vegetación	14
6.- Area de estudio	16
IV.- METODOLOGIA	20
1.- De campo	20
2.- De laboratorio	23
3.- Analisis estadístico	24
V.- RESULTADOS	25
1.-Sitio 1: Selva Primaria	25
1.1 Distribución temporal por estructura.	25
1.2 Comportamiento por especie.	28
2.- Sitio 2: Selva en el cerro del Vigia	34
2.1 Distribución temporal por estructura	34
2.2 Comportamiento por especie.	37
3.- Sitio 3: Vegetación secundaria	42
3.1 Distribución temporal por estructura	42
3.2 Comportamiento por especie	42
4.- Variación entre sitios	50
5.- Análisis de resultados.	53
5.1 Significancia del muestreo	53
5.2 Variación anual.	53

VI.- DISCUSION.	58
1.- Metodologia.	58
2.- Procesos que regulan la caida de hojarasca.	59
3.- Fenologia	63
4.- Productividad primaria.	64
VII.- CONCLUSIONES	68
VIII.- BIBLIOGRAFIA.	70

## RESUMEN

Se cuantificó la caída de hojarasca en tres sitios contrastantes de selva alta perennifolia en Los Tuxtlas, Veracruz: dos de ellos en selva con distintas características fisonómicas y de composición de especies y un tercero localizado en un acahual (vegetación secundaria).

El muestreo fue mensual con 30 trampas distribuidas sistemáticamente en cada sitio a lo largo de un ciclo anual. El material fue separado en cinco fracciones: hojas, ramas, flores, frutos y una sección de fragmentos no identificados. La fracción foliar fue separada por especie.

No se detectaron diferencias significativas entre los sitios de selva ( $5.7$  y  $7.3 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ) pero sí con el acahual ( $5.2 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ). En los tres sitios la caída de hojarasca ocurre durante todo el año, alcanzando su proporción más alta en la temporada de menos precipitación. La variación entre las colectas fue significativa, agrupándose los meses que corresponden a la temporada seca con respecto a los demás. Se encontró una correlación positiva con el peso seco anual y la precipitación como parámetro ambiental y el área basal como parámetro estructural.

Se observa una jerarquía entre las estructuras que se conserva en los tres sitios con una predominancia de las hojas (de 52 a 59%) seguida por la fracción leñosa (de 15 a 18%) y por último las estructuras reproductivas (de 2.4 a 6.6%). El comportamiento de la fracción foliar presenta una notable similitud con el patrón global de producción. Las ramas tienen su mayor registro en la temporada de los "nortes". La caída de frutos es muy irregular, sin embargo los valores más altos se localizan siempre en la época de lluvias. La máxima floración coincide con la época de secas y altas temperaturas.

Cada sitio tiene una composición florística específica. Las especies más importantes por su aporte a la producción anual de hojarasca fueron diferentes para cada uno. Los valores promedio por especie por colecta más altos tienen lugar en la temporada seca del año. La caída de hojas es continua, con periodos bien definidos de máxima producción para cada especie.

Las tendencias temporales de la caída de la hojarasca es el resultado de la interacción de varios eventos particularmente la disponibilidad de los recursos que genera un establecimiento diferencial de especies con respuestas fisiológicas y fenológicas distintas. La heterogeneidad en como es depositada la hojarasca aumenta si se considera por separado cada uno de sus elementos, particularmente la foliar y la leñosa. En el caso de las hojas, la respuesta fenológica es extremadamente variable y depende de factores tanto externos como endógenos. Para la fracción leñosa, estas tendencias parecen estar más influenciadas por el daño mecánico producido por los vientos.

## PRODUCCION DE HOJARASCA EN UNA SELVA HUMEDA TROPICAL:

### VEGETACION PRIMARIA Y SECUNDARIA.

#### INTRODUCCION

Uno de los temas de indudable actualidad se refiere al manejo y conservación de los recursos naturales y la problemática que a partir de él se derivan. Es imprescindible tomar medidas racionales acerca de la utilización y conservación de los recursos y es aún más urgente en los trópicos donde se registra la tasa de destrucción más alta.

El reconocimiento de esta problemática y el planteamiento de alternativas se darán sólo en la medida que se profundice en el conocimiento de la estructura y dinámica que tiene lugar en estos ecosistemas.

La interpretación adecuada de la dinámica de los ecosistemas requiere entre otras cosas de una mayor información acerca de las propiedades productivas del sistema como un todo. En el caso particular de los ecosistemas tropicales ya se han establecido algunos conceptos básicos acerca de la productividad, por lo que ahora se requiere del mejoramiento y aplicación de técnicas nuevas, para tener un panorama de estos sistemas tan complejos (Medina & Klinge, 1983).

Una de las características importantes en la dinámica de los ecosistemas es el flujo energético a través de sus componentes. Las comunidades vegetales actúan como transformadores de la energía que es fijada por fotosíntesis y liberada al medio ambiente. La cantidad de energía fijada a partir del proceso fotosintético en un tiempo dado se define como la productividad primaria bruta, PPB (Jordan, 1983a). Simultáneamente a la ocurrencia de la fotosíntesis tiene lugar la respiración, que es el proceso inverso en el cual se utiliza parte de la energía fijada, dando lugar a una diferencia entre ésta y la utilizada para la respiración denominada productividad primaria neta, PPN (Jordan, 1983a).

Al mismo tiempo que ocurre la formación de tejidos vegetales, se realiza el consumo de materia orgánica por los herbívoros. Parte de este material es utilizado para la respiración y otra para la formación de biomasa de los consumidores. A su vez, cuando esta biomasa cae al suelo, es nuevamente aprovechada tanto para la respiración como para la construcción de biomasa de los desintegradores. La productividad primaria neta menos la respiración de los herbívoros y desintegradores se denomina productividad neta del ecosistema, PNE (Jordan, 1983a).



De ésta manera, los componentes de la productividad primaria neta son;

- 1.- Los incrementos en biomasa.
- 2.- El remplazamiento de nuevas estructuras o del total de la planta.
- 3.- El consumo de tejido vegetal por los herbívoros.

Estos términos están expresados en unidades de biomasa por unidad de área en un tiempo determinado.

Durante la sucesión en los ecosistemas tropicales, tanto la PPN como la PFB aumentan como una consecuencia del incremento en la proporción de biomasa no fotosintética. En el proceso, cuando no se observan incrementos de biomasa durante períodos relativamente largos, se considera que el ecosistema se encuentra en estado estable. En este punto, el cociente PPN/PFB puede ser teóricamente el mínimo y la PPN puede ser representada por la cantidad de hojarasca producida más la cantidad de materia orgánica consumida por los herbívoros. En la mayoría de las selvas, la herbivoría es ecológicamente muy importante pero cuantitativamente pequeña (Medina & Klinge, 1983), por lo que la cantidad de hojarasca producida ha sido considerada como un índice de la capacidad productiva del ecosistema (Bray & Gorham, 1964).

En términos generales, las formas para estimar la productividad primaria son: el registro de los incrementos en biomasa, la estimación de la tasa fotosintética o bien por la cuantificación de la caída de la hojarasca .

En el primero de ellos, también llamado el método de la cosecha, es utilizado para la estimación de la PPN, en el que se calcula el peso del tejido vegetal producido en una unidad de tiempo a partir de la diferencia de los pesos en dos momentos dados. Se requiere hacer mediciones repetidas a intervalos de tiempo específicos. En este método es importante considerar la pérdida de tejido por la muerte parcial o total de la planta, o bien, la pérdida de biomasa debida a la depredación.

Una variante de éste método es el de sumación, propuesto por Möller & Nielsen (1954, en Kira, Ogawa, Yoda & Oguino, 1967) en un bosque húmedo en Costa de Marfil en Africa. Este método consiste de la medición de los incrementos en biomasa, la cuantificación de la tasa de recambio de estructuras de la planta, la tasa de herbivoría y las pérdidas por respiración en períodos de tiempo relativamente largos (Newbould, 1967; Kira, Ogawa & Oguino 1967; Ogawa, 1978)

La medición de la tasa fotosintética se verifica a través de la cuantificación de los cambios en las concentraciones de bióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ ) en la hoja, lo cual permite tener una estimación aproximada de la PFB. Durante el día, la absorción de  $\text{CO}_2$  es una medida de la PFB, ya que la fotosíntesis y la respiración ocurren simultáneamente. Dado que durante la noche sólo se realiza la respiración, la cantidad de  $\text{CO}_2$  liberada es susceptible de empleo para estimar la respiración (Odum & Jordan, 1970). Algunas estimaciones de la respiración en árboles tropicales son las de Yoda (1967, 1974) en Malasia y Tailandia.

Los primeros trabajos sobre el intercambio de  $\text{CO}_2$  en árboles tropicales fueron revisados por Larcher (1969). Posteriormente, han sido pocos los estudios que han publicado, entre los que se pueden mencionar a Hozumi, Yoda & Kira (1969), Stephens & Waggoner (1970), Lugo (1970), Odum & Jordan (1970), y Lugo, Gonzalez-Liboy, Cintrón & Dugger (1978).

También se ha empleado la medición de la respiración del suelo como una forma indirecta de estimar la PFB (Lundegardh, 1924 en Wanner, 1970). Este método supone la existencia de cantidades de biomasa constante, con un ciclo del carbono estable en el cual las tasas de descomposición son equivalentes a la producción primaria. Supone asimismo, un consumo no apreciable de tejido por parte de los herbívoros y la materia orgánica regresa al suelo por vía de la hojarasca, cuya degradación tiene lugar por la actividad de la flora y fauna desintegradora que a su vez genera una tasa respiratoria particular y que es susceptible de ser cuantificada.

Aunque los métodos de estimación de la productividad primaria por intercambio gaseoso pueden ser útiles en algunos casos, tienen la desventaja de que las mediciones son puntuales, es decir, son hechas con pocas especies y sobre algunos órganos de la planta, lo que impide hacer extrapolaciones a nivel de la comunidad.

Como una variante a los métodos de intercambio gaseoso, Saeki (1960, en Medina & Klinge, 1983) desarrolló un modelo para determinar la PFB en base a curvas fotosintéticas y de extinción logarítmica de la luz. Esta basado en las propiedades de las hojas en diferentes estratos del bosque y en la estimación del coeficiente de extinción del dosel y las propiedades de transmisión de luz de las hojas. Este coeficiente ha sido determinado para diferentes comunidades perennifolias (Kira, Shinosaki & Hozumi, 1969; Hozumi, Yoda & Kira, 1969; Odum, 1970; Yoda, 1974).

Por otra parte, una metodología alternativa y muy frecuentemente empleada para estimar la FPN, se basa en la cuantificación de la caída de hojarasca. La hojarasca es el tejido que cae al suelo proveniente de las especies que forman la comunidad vegetal, y su cuantificación para la estimación de la FPN supone que los tejidos formados por las plantas pueden seguir dos caminos: acumularse en el organismo para el crecimiento o para estructuras de reserva, o bien, formar estructuras de renovación que se pierden por muerte o senectud.

La estimación cuantitativa del proceso de caída de la hojarasca forma una parte importante en el conocimiento de la dinámica de los ecosistemas, ya que además de que ofrece un índice de la productividad primaria, da información sobre los patrones fenológicos de las especies, de la tasa de descomposición, y permite la cuantificación del contenido de nutrientes en un estadio importante del ciclo (Vitousek, 1982).

Por otra parte, la hojarasca representa una vía de aporte de nutrientes y de elementos no esenciales provenientes de la materia orgánica de las partes aéreas de la planta hacia la superficie del suelo. Es también el principal suministro de energía para los organismos saprobios del suelo, cuya cantidad y naturaleza es muy importante para la formación y mantenimiento de la fertilidad del suelo. En aquellos suelos que están muy intemperizados, la materia orgánica contribuye al aumento de la capacidad de intercambio catiónico del suelo (Gillman, 1978).

Actualmente se cuenta con numerosos trabajos acerca de la caída de hojarasca. Una primera revisión en comunidades de tropicales fue hecha por Bray & Gorham (1964) y más recientemente por Proctor (1984). Otros trabajos que se refieren a la caída de hojarasca en selvas son los de Rodin & Brazilevich (1967), Bruning (1968), Whittaker & Likens (1975), Jordan & Murphy (1978), Lugo, Gonzalez-Liboy, Cintron & Dugger (1978) y Jordan (1983a) entre otros, que coinciden en afirmar que son las selvas húmedas los ecosistemas con los valores más altos de producción de hojarasca.

Con toda esta información y en un intento para relacionar la caída de hojarasca con la FPN, Jordan (1983a) hizo una selección estos trabajos y determinó que la FPN es 1.3 veces la caída de hojarasca en los sistemas tropicales. Existen algunos desacuerdos en esta forma de estimar la FPN, en el sentido de que no considera las variaciones en la intensidad de la herbivoría, la producción de tejidos hipógeos, ni las pérdidas por descomposición los cuales pueden variar dependiendo del tipo de comunidad y de las condiciones ambientales particulares del sitio.

En cuanto a la diferencia observada en los valores de productividad de sistemas templados y tropicales, Gentry (1983), sugiere que no solo las selvas son más productivas sino que su biomasa está diferencialmente distribuida con respecto a la de regiones templadas. En este sentido, aunque la producción de hojas es mayor en los trópicos, puede observarse una mayor eficiencia en la producción de madera en las comunidades de zonas templadas. Jordan & Murphy (1978) proponen que los árboles con altas tasas de producción de madera durante la estación de crecimiento han sido seleccionados en ambientes templados.

Las altas tasas de producción foliar en los trópicos y de madera en zonas templadas pueda deberse a la diferencia en los costos de mantenimiento de órganos no fotosintéticos en uno u otro tipo de ecosistema. En los trópicos, los costos de mantenimiento del aparato fotosintético son más o menos constantes durante todo el año, mientras que en regiones templadas las pérdidas por respiración durante el invierno se reducen a niveles muy bajos debido a las bajas temperaturas (Kira & Yabuki, 1978 en Medina & Klinge, 1983; Kira, 1978). Los costos de mantenimiento son más altos en los trópicos y su incremento está compensado con una disminución en la producción de madera y a favor de un desarrollo de biomasa fotosintética (Medina & Klinge, 1983).

Sin embargo, no solo la latitud tiene influencia sobre la dinámica de la caída de hojarasca sino que existen otros factores ambientales locales que posiblemente afectan la productividad tales como: la edad de las poblaciones, la disponibilidad de agua, la cantidad de los nutrientes en el suelo, la temperatura, la precipitación, y estadios sucesionales, entre otros (Jordan, 1983a).

Mooney & Gulmon (1983) sugieren que los componentes fisiológicos de la productividad primaria como son el índice de área foliar, la longevidad foliar, la tasa fotosintética y la proporción entre el tejido aéreo y el hipogeo, son susceptibles de ser alterados por la disponibilidad de los recursos como agua, luz y nutrientes. Por otra parte, dado que en términos de disponibilidad estos recursos presentan variaciones tanto espaciales como temporales, puede dar lugar a un establecimiento diferencial de especies así como variaciones en la respuesta fotosintética de la planta, por lo que se puede esperar que existan cambios en los patrones de producción en sitios con características físicas diferentes.

En este sentido, el presente trabajo pretende evaluar si existen diferencias en la distribución temporal de la caída de hojarasca así como en los valores anuales de producción primaria neta en sitios de selva con estructura y composición distintos, para lo cual se plantearon los siguientes objetivos:

- 1.- Cuantificar la caída de hojarasca en vegetación primaria y secundaria derivada de selva alta perennifolia a través de un ciclo anual.
- 2.- Estimar la productividad primaria neta en ambos sistemas.
- 3.- Describir y analizar los comportamientos de la distribución temporal de la caída de hojarasca de las especies con mayor aporte a la producción global.

## II. ANTECEDENTES

Se han realizado diversos trabajos en ecosistemas tropicales con el objeto de cuantificar la caída de la hojarasca. En algunos de ellos se ha evaluado su contenido de nutrientes como una ruta importante de transferencia de materia orgánica y de elementos químicos desde la vegetación hasta la superficie del suelo (Kira & Shidei, 1967; Klinge & Rodrigues, 1968; Kira, 1969; Cornforth, 1970; Frankie Baker & Opler, 1970; Woods & Gallegos, 1970; Malaisse, Freson, Goffinet & Malaisse-Mousset, 1975; Ewell, 1976; Edwards, 1977; Haines & Folster, 1977 y Klinge, 1977).

Existen otros estudios referentes a zonas tropicales que contribuyen con la distinción del aporte de las diferentes especies a la producción como son los de Madge (1965) Frankie, Baker & Opler (1974), Kunkel-Westphal & Kunkel, (1979) y Vizcaino (1983)

Por otro lado, pocos autores (Bray & Gorham, 1964; y Proctor, 1984) proporcionan revisiones detalladas de estudios de la caída de la hojarasca en selvas tropicales. En el más reciente, Proctor (1984) reúne todos los estudios cuantitativos de caída de hojarasca de zonas tropicales e incluye información sobre métodos de colecta y análisis de nutrientes.

En México existen pocos trabajos en los que se haya cuantificado la caída de la hojarasca para la estimación de la productividad primaria. Correa (1981) trabajó en un bosque caducifolio de Veracruz, Vizcaino, (1983) y Martínez-Yrizar & Sarukhan (en prensa) en una comunidad de selva baja caducifolia de Jalisco, Bracho y Fuig (1984) en bosque mesófilo de Tamaulipas y Carreón (1983) en otro bosque de Michoacán. En pastizales de zonas templadas y tropicales de Durango se pueden citar los trabajos de Carrillo (1982), y en la región de la Costa del Golfo de México por Almeida (1981). Otras comunidades estudiadas son, un manglar de Veracruz (López, 1981), un agrosistema cafetalero (Jiménez & Martínez, 1979) y los trabajos realizados en una selva alta perennifolia de Veracruz por Alvarez (1982, 1984, 1988).

Alvarez (1982, 1984, 1988) realizó un muestreo durante tres años con colectas mensuales a partir del cual reporta un peso seco total que va de 6.1 a 12.5 ton ha<sup>-1</sup>año<sup>-1</sup> lo que determina un valor de PPN de 14.5 ton ha<sup>-1</sup>año<sup>-1</sup> para la selva de los Tuxtlas. El autor menciona que la caída de hojarasca en un sitio de selva madura, es continua a lo largo de un ciclo anual.

La máxima caída coincidió con la época de menos precipitación y la fracción de la hojarasca más importante fue la de hojas (50%), siguiéndole las ramas, los frutos y las flores. La caída de hojas varió significativamente en un mismo año, y está correlacionada con la precipitación como factor ambiental y con el área basal como parámetro estructural (Alvarez, 1984).

Las cinco especies más importantes que sumaron casi la mitad del peso seco total de las hojas fueron: *Nectandra ambigens* (23.4%), *Pseudolmedia oxyphyllaria* (6.6%), *Ficus insipida* (3.5%), *Poulsenia armata* (4.7%) y *Vatairea lundellii* (5.6%).

Por otra parte, la mayor acumulación de hojas en el piso de la selva ocurrió en la temporada de sequía y el máximo valor de descomposición coincide con el inicio de la época de lluvias.

Con respecto al proceso de descomposición foliar en esta selva, Becerra (1986) y Alvarez (1988) realizaron dos experimentos considerando en uno de ellos las variaciones topográficas y en el otro contrastando la heterogeneidad ambiental (en claros y selva madura). En estos experimentos se señala la existencia de diferencias significativas entre la velocidad de descomposición de las especies y entre las épocas de lluvia y de sequía. Por el contrario, no hubo diferencias significativas entre los sitios de estudio.

De las especies analizadas se formaron dos grupos, el primero integrado por *Ficus insipida* y *Poulsenia armata* que tuvieron una desintegración de un 60% más rápida con respecto al segundo grupo formado por *Nectandra ambigens* y *Pseudolmedia oxyphyllaria*. En el mismo trabajo se determinó la descomposición foliar de *Ficus insipida* sobre la palma *Astrocaryum mexicanum*, la cual intercepta cantidades importantes de hojarasca. El valor promedio de descomposición de las hojas de *F. insipida* sobre estas palmas fue 30% más lenta con respecto a la que ocurre en el suelo, mientras que la interceptación fue de 0.25 ton ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> para el primer ciclo de muestreo (de diciembre de 1981 a noviembre de 1982), lo que representa el 2.77% con respecto al total de producción para ese lapso. Durante el segundo periodo de muestreo (enero-diciembre 1983) la interceptación fue de 0.14 ton ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>.

Bajo este marco de referencia se han desarrollado proyectos que tienen el objetivo de evaluar el papel de la materia orgánica en forma de hojarasca en relación al contenido y flujo de nutrientes en el sistema. González-Iturbe (1988) estimó el contenido de nutrientes, en diferentes temporadas, de ocho especies importantes por su aporte a la producción de hojarasca. El autor cita que el contenido de nutrientes varió significativamente entre las especies con excepción del potasio que además, fue el único elemento que mostró diferencias entre las temporadas. En el flujo de nutrientes se detectaron variaciones entre las especies en el caso del nitrógeno, calcio, magnesio y potasio y para las temporadas no hubo diferencias en el flujo a excepción del nitrógeno.

En estudios sobre la producción de raíces realizados en diferentes comunidades, se ha encontrado que en una variedad de ecosistemas los costos energéticos destinados para la producción y actividad para el sistema radicular es más alto que el correspondiente a los tejidos de partes aéreas (Caldwell, 1979). Por esta razón, se pretende estimar en trabajos posteriores, la producción de raíces y su distribución espacial y temporal en la selva de los Tuxtles (Sanchez-Gallén, datos no publicados)

Los trabajos de Alvarez (1962 y 1984) enmarcados dentro de la investigación sobre la regeneración de ecosistema tropicales que se realiza en el Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias, UNAM, sirvieron de base para el desarrollo de la presente investigación, la cual consiste de un análisis comparativo de la caída de hojarasca en tres sitios de muestreo:

- 1) Dos sitios de selva madura, con distintas características fisonómicas y de composición de especies.
- 2) Un sitio de vegetación secundaria o acahual.

Este estudio comparativo pretende evaluar el posible efecto que tendrían sobre las variaciones en los patrones de la caída de hojarasca, la estructura y composición florística de los sitios, así como la fase de regeneración en la que se encuentran.

Con respecto a la vegetación secundaria, Odum(1970) estudió el efecto de la sucesión secundaria en áreas templadas, donde se observa una baja productividad durante las etapas tempranas de la sucesión. Sin embargo, en trópicos húmedos los estados iniciales están caracterizados por un denso crecimiento (Budowski, 1963; Jordan, 1971b; Ewel, 1977).

El acahual en estudio, se encuentra en edad avanzada (entre 35 y 40 años, según Carabias, com.pers), por lo que es posible encontrar valores de productividad bajos. Según Cornforth (1970) es probable que diferencias en la composición y edad de las comunidades sean muy importantes en la distribución tanto espacial como temporal de la hojarasca, mientras que Rodin & Brazilevich (1967), sugieren que las selvas siguen acumulando materia orgánica después de los 50 años pero el incremento en biomasa es mínimo.

Una de las diferencias entre los sitios de es la altitud. El gradiente altitudinal o efecto topográfico, dá lugar a variaciones microclimáticas como son, el grado de humedad, la cantidad de luz, el tipo de suelo, la disponibilidad de agua, el drenaje, la cantidad de minerales, entre otros muchos factores, que pueden determinar el establecimiento diferencial de las especies, así como variaciones en su aporte a la hojarasca total del sitio y su respuestas fenológicas en la caída de hojas.



### III. DESCRIPCION DE LA ZONA DE ESTUDIO.

#### 1.- Localizacion Geografica.

Este trabajo se realizó en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", dependencia del Instituto de Biología de la UNAM localizada al sureste del Estado de Veracruz, entre los 95°04' y 95°09' de longitud Oeste y los 38°36' de latitud Norte, enclavada en el litoral del Golfo de México (Figura 1).

Los datos sobre el tipo de suelo, orografía e hidrografía han sido descritos con detalle en trabajos como los de Soto (1976), Lot-Helgueras, (1976) y Estrada, Coates-Coates & Martínez-Ramos (1985) entre otros.

La sierra de los Tuxtlas presenta una topografía muy irregular, integrada por una masa montañosa en la que sobresalen numerosas elevaciones; las más notables según Sousa (1968) son; el volcán de San Martín (1700 msnm), la sierra de Santa Marta (1650 msnm), el volcán de San Martín Pijapan (1145 msnm) y el cerro del Campanario (1800 msnm), los cuales culminan en un levantamiento que desciende gradualmente hacia la llanura costera del Golfo en diferentes direcciones. La elevación más cercana a la Estación es el Cerro del Vigía (1550 msnm) que se extiende en una línea de grandes conos en dirección sureste hacia el lago de Catemaco (Lot-Helgueras, 1976).

Debido a su situación geográfica, la Estación está sujeta a vientos del noreste, ocasionalmente a vientos del este provenientes del Atlántico y a los llamados "nortes" que son masas de aire polar. Todo esto produce que en el área tenga una alta tasa de perturbaciones naturales en la selva sea alta.

#### 2.- Geología.

El macizo de San Andrés Tuxtla está considerado como un alto estructural de diorita (Estrada, Coates-Coates y Martínez-Ramos., 1985). El sustrato geológico subyacente más antiguo que aflora en esta región pertenece a la Formación-Depósito La Laja, y está formado por rocas basálticas mezcladas con cenizas volcánicas cubiertas por depósitos piroclásticos y derrames de lava en los que aparecen ventanas de sedimentos marinos del Terciario (Ríos-Macbeth, 1952). Según André (1964) la sierra estuvo originalmente formada por andesitas y recientemente por derrames basálticos y tobas del Pleistoceno.

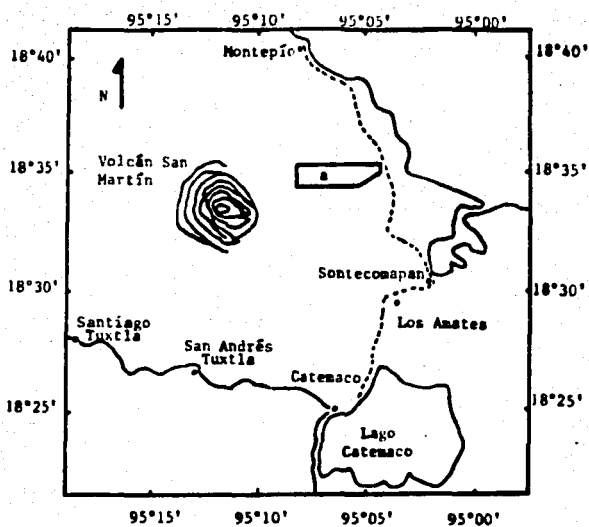


Figura 1. Localización de la Estación de Biología Tropical  
 "Los Tuxtlas" (a).  
 Tomada de Lot-Helgueras, 1976.

### 3.- Suelos.

En general, los suelos de esta región son jóvenes, poco profundos derivados de cenizas volcánicas (Rios-Macbeth, 1952) con un color variable, pero con un predominio de tonos pardos a pardos rojizos de reacción ácida, arcillosos o francos, ricos en materia orgánica y con fuertes variaciones en la cantidad de nutrientes (Rico, 1972).

Son suelos poco desarrollados, en los que sobresale el horizonte A y en algunos casos el B, lo que se debe al efecto de la intensa erosión producida por las fuertes precipitaciones, que da lugar a un aumento en la lixiviación, el acarreo y el depósito de diversos materiales (Chirón, 1984).

Chirón (1984) elaboró un mapa de suelos en el que se agrupan cuatro unidades cartográficas. La principal es la denominada Regosol Eútrico, la segunda es el Feozem Lúvico Humitropept, le siguen Eutropept, Udorthenth y Argiudoll. Estas unidades se caracterizan por presentar altas concentraciones de materia orgánica en la parte más superficial. Este autor señala que el sustrato consiste de rocas de origen ígneo (basaltos y andesitas) mezclados con cenizas volcánicas.

La profundidad variable del suelo, así como su composición, reflejan una configuración compleja de su superficie y causan una notable variación en el tipo de vegetación que soporta (Andrie, 1964).

Por último, Rico (1972) en su descripción del suelo en una comunidad secundaria señala que existen ciertas similitudes en las características encontradas en suelos de selva madura, pero añade que la cantidad de materia orgánica es comparativamente menor, conjuntamente con una disminución en el contenido de nutrientes y un incremento en su capacidad de intercambio catiónico.

#### 4.- Clima.

El clima mejor representado en la región reportado por Soto (1976) es del grupo A (cálido húmedo) en base a la clasificación de Köppen y modificado por García (1964) el tipo de clima es Afm<sup>h</sup>(1)g. Este grupo está caracterizado por tener una temperatura media del mes más frío superior a 18°. su temperatura media anual es mayor de 22° C. El mes más caliente se presenta en mayo con una temperatura media de 35.8 ° C y el más frío en enero con 16.4 ° C de temperatura promedio. Por lo que se refiere a la oscilación media de la temperatura esta presenta valores entre 5 y 7° C. La precipitación media anual es de 4639 mm con una distribución irregular en todo el año. Se observa una época seca de marzo a mayo y una temporada muy húmeda de junio a octubre con casi un 60% de la precipitación total anual. En algunas ocasiones esta época de lluvias puede extenderse hasta principios del otoño por la influencia de los ciclones tropicales. Es evidente la existencia de una cenicula o sequía intraestival en un periodo entre la época más caliente y lluviosa del año (Figura 2).

#### 5.- Vegetación.

Según la clasificación de Miranda y Hernández (1963), el tipo de vegetación corresponde a una selva alta perennifolia con presencia de zonas secundarias (acahuales) que son resultado de la perturbación de la misma.

Se han elaborado varios trabajos sobre la estructura y composición de la selva de Los Tuxtlas (Flores, 1971; Carabias, 1979; y Bongers, Poma, Meave del Castillo & Carabias, 1986). Estos trabajos proporcionan información sobre elementos estructurales y listados florísticos de diferentes localidades, por lo que la diversidad en las metodologías empleadas hace difícil conjuntar la información obtenida por cada una de ellos.

Ibarra-Manríquez (1985) obtuvo un listado florístico de las principales especies arbóreas y arbustivas que componen la selva de Los Tuxtlas. Según el autor las familias mejor representadas son; Araceae, Bignoniaceae, Compositae, Euphorbiaceae, Gramineae, Leguminosae, Moraceae, Palmae y Piperaceae.

Tradicionalmente se hizo referencia a la existencia de tres estratos arbóreos claramente distinguibles en la vegetación (Piñero, Sarukhan y González, 1977; Carabias, 1979; Martínez-Ramos, 1980) que son los siguientes:

- I. El primer estrato está caracterizado por la presencia de la palma *Astrocaryum mexicanum*, *Faramea occidentalis* y *Trophis racemosa* y tiene una altura de 10 metros.

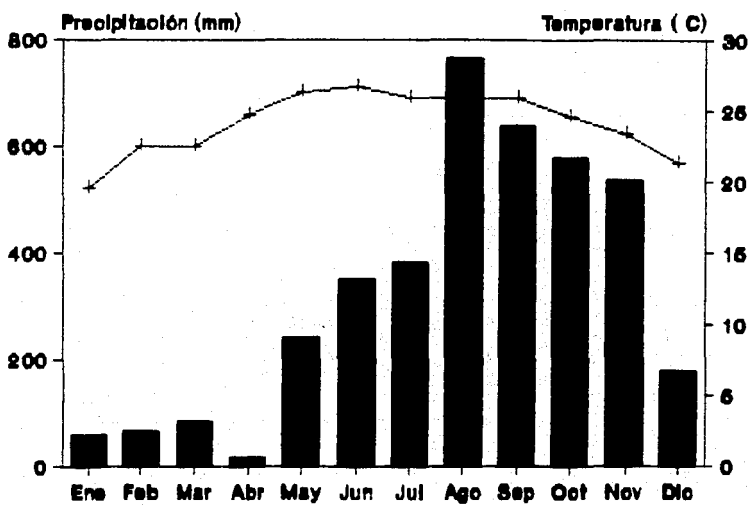


Figura 2. Climograma de la Estación climatológica de Sontecomapan del año 1986.

II. En el estrato medio que va de los 10 a los 20 m. sobresalen *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Stemmadenia donell-smithii* y *Croton glabellus*.

III. El tercer nivel o estrato superior, con una altura de 20 a 35 m. está representado por *Nectandra ambigua*, *Foulsenia armata*, *Dussia mexicana* y *Brosimum alicastrum* entre otras especies.

Bongers, Poopma, Meave & Carabias (1988) realizaron un estudio de la fisonomía, estructura y composición de una hectárea de la selva donde obtuvieron datos sobre dominancia-diversidad, patrones de distribución espacial de las especies y los patrones estructurales de las especies asociadas a la dinámica de la comunidad. Según los autores el dosel alcanza una altura entre 30 y 35 m. De las especies leñosas no trepadoras con un DAP mayor de 1 cm, casi el 90% son perennifolias y 11 de 15 especies deciduas llegan al dosel.

Los autores citan que el único estrato distinguible está formado por las palmas y los arbustos, lo cual se contrapone con los trabajos realizados por Piñero, Sarukhan y González (1977), Carabias (1979) y Martínez-Ramos (1980) arriba citados.

Los autores concluyen que en relación a otras selvas, la de los Tuxtlas presenta características fisonómicas similares, así como una diversidad y densidad bajas y una baja tasa de recambio del dosel.

Entre los estudios de la estructura y la composición de vegetación secundaria en la Sierra de los Tuxtlas y en la Estación de Biología, están los de Carabias (1979) y Purata (1986). En todos los trabajos se coincide en señalar a tres especies dominantes: *Cecropia obtusifolia*, *Panicum trichoides* y *Solanum rugosum*. Los géneros más frecuentes son: *Cecropia*, *Piper*, *Panicum*, *Vernonia*, *Solanum*, *Acalypha* y *Lonchocarpus* (Carabias, 1979). Ros (1983) cita que las familias mejor representadas en un acahual con 7 años de abandono fueron: Solanaceae (género *Solanum* con 4 especies), Piperaceae (género *Piper* con 3 especies) y Compositae (3 géneros y 4 especies).

#### 6.- Área de Estudio.

Para la realización de este trabajo se escogieron tres sitios de estudio con diferentes características en la estructura y composición de la vegetación. Uno de ellos corresponde a una selva no perturbada (sitio 1). Otro sitio también con selva ubicado en una de las pendientes del cerro del Vigía a una altitud que va de 300 y 350 m (sitio 2) y un tercero con vegetación secundaria (acahual) derivada de la selva madura y con un tiempo de abandono de aproximadamente 35 y 40 años (Carabias, com. pers). Los tres sitios se encuentran dentro de los terrenos de la Estación.

En el primer sitio, localizado en el límite Norte de los edificios de la Estación, se caracteriza por la existencia de zonas planas, con pendiente variable, así como de pequeñas cuencas que se originan por arroyos que cruzan através de la zona (Alvarez, 1964).

En Bongers, Fopma, Meave del Castillo & Carbias, (1989) se menciona que posee una cobertura total de 36,575.40 m<sup>2</sup> que representa un 36.5% del área y un área basal de 38.1m<sup>2</sup> lo que representa un 0.385 de la superficie del suelo.

El sitio en que realizaron su estudio presentó 234 especies, de las cuales 291 fueron plantas vasculares, 55.1% árboles, 9.4% arbustos, 3.4% palmas, 20.1% lianas, 6.8% hierbas y 5.1% plantas con formas de vida no reconocidas. Se encontraron 58 especies de epifitas y hemiepipitas. En total identificaron un total de 72 familias y 181 generos. Entre las familias de árboles mas importantes en términos del número de especies fueron: Leguminosae (22 especies), Moraceae (11), Rubiaceae (10) y Lauraceae (8). Encontraron un alto número de especies de lianas, la mayoría Bignoneaceae (9 especies), Malpigiaceae (5) y Sapindaceae (5).

Estos autores citan que la estructura de la comunidad se caracteriza por la dominancia relativa de la palma *Astrocaryum mexicanum* en el sotobosque. *Pseudolmedia oxyphyllaria* en el estrato medio y *Nectandra ambigens* en el dosel.

En cuanto a la diversidad florística, ésta aumenta con la disminución en la altura de la vegetación. Entre 1.3 y 7 m se encuentran el 86% del total de los individuos con una cobertura que represente el 30% del total y cuya área basal es del 7.3% con respecto a la total. Las palmas *Astrocaryum mexicanum* y el género *Chamaedorea* aportan el 70% del área basal y el 74% de la cobertura.

Por el contrario, con el incremento en la altura se observa un incremento en el área basal, siendo *Nectandra ambigens*, *Poulsenia armata*, *Vatairea lundellii*, *Ficus insipida* y *Pseudolmedia oxyphyllaria* las especies con los valores más altos.

Respecto a la cobertura, las especies con los valores más altos son: *H. ambigens*, *P. oxyphyllaria*, *D. arboreus*, *P. armata* y las palmas (Bongers, Poona, Meave del Castillo y Carabias, 1988).

Para la caracterización de los sitios 2 y 3 se realizó un muestreo de la vegetación a partir del cual se obtuvieron algunos datos de la estructura y composición florística. Los detalles del muestreo se describen más adelante en la sección de la metodología.

Del muestreo realizado en este sitio, se registraron un total de 453 individuos pertenecientes a 76 especies en un área de 7200 m<sup>2</sup>. En el apéndice I se presenta la lista de especies obtenida y se reúnen los datos de densidad, área basal así como el valor de importancia para cada especie. En dicho listado puede observarse que las especies que tienen los valores de densidad más altos, también tienen los valores más altos de biomasa, por ejemplo, *Alchornea latifolia*, *Dendropanax arboreus*, *Nectandra ambigens*, *Omphalea oleifera*, *Fouteria durlandi*, *Licaria* sp y *Pterocarpus rohrii*. Sin embargo hay algunas especies que son muy abundantes pero tienen áreas basales muy reducidas, tal es el caso de *Astrocaryum mexicanum* y *Myriocarpa longipes*. Por el contrario, otras especies como *Lonchocarpus cruentus* con un sólo individuo reúne un área basal muy grande. En cuanto a los valores de importancia de las especies registradas en el muestreo, sobresalen *Alchornea latifolia*, *Trophis mexicana*, *Pterocarpus rohrii*, *Rhedia edulis* y *Astrocaryum mexicanum*. En este sitio, el índice de Diversidad de Shannon-Wiener tuvo un valor de 3.5, el de Simpson 0.05 y la Equitabilidad de 0.8.

Este sitio presenta una dinámica muy particular en cuanto a la variación en la importancia de las especies, es decir, es característico una dominancia local por especie, en donde aquellas que se encuentran en densidades apreciables son escasas hacia las partes más planas y de menor altitud dentro de la Estación. En este lugar los árboles no alcanzan una altura mayor de 20 metros, de tal forma que esta zona se puede ubicar fisonómica y florísticamente como de transición entre una selva mediana y una selva baja perennifolia (Ibarra-Manríquez, 1985).

Flores (1971), cita para el cerro del Vigía como especies más comunes a *Ficus glabrata*, *Trophis mexicana*, *Licaria alata*, *Calophyllum brasiliensis*, *Bursera simaruba*, *Astrocaryum mexicanum*, *Poulsenia armata*, entre otras.

El sitio 3 se encuentra hacia el límite noreste de los terrenos de la Estación de Biología, formando parte del Jardín Botánico de la misma.



Del muestreo realizado se registró un total de 957 individuos de 58 especies de las cuales *Myriocarpa longipes*, *Cecropia obtusifolia*, *Lonchocarpus guatemalensis* y *Eupatorium galeottii* son las más abundantes. De estas especies, también *C. obtusifolia* es la que presenta el valor más alto de área basal, seguida por *Robinsonella mirandae*, *M. longipes*, *Heliconia appendiculata*, *L. guatemalensis* y *F. insipida*. Dentro de este grupo se encuentran los valores de importancia más altos, sobresaliendo *M. longipes* con un 36 % seguida por *C. obtusifolia* con 20 %. El resto de las especies con excepción de *L. longipes* y *H. appendiculata* tienen valores de importancia muy bajos (Apendice III).

En este mismo sitio, Cerabias (1979) cita como especies con los índices de dominancia más altos a: *Myriocarpa longipes*, *Piper hispidum*, *Heliconia* sp., *Cecropia obtusifolia*, *Lonchocarpus guatemalensis*, *Chamaedora* sp., *Robinsonella mirandae*, *Acalypha* sp., *Costus spicatus*, *Jacobinia* sp., *Acalypha diversifolia*, *Albizia purpurata*, *Acalypha skutchii* y *Piper nitidum*.

Purata (1986) muestreó 40 acahuales (uno de los cuales corresponde al sitio tres del presente trabajo) entre 0 y 30 años de edad en la región de Los Tuxtlas en el cual describió a la vegetación en términos de la altura, cobertura y heterogeneidad del dosel. Para cada sitio obtuvo datos del tipo de manejo empleado, edad después del abandono y la intensidad de cultivo. Hizo una descripción de la vegetación que se encontraba alrededor de cada sitio y elaboró un índice de vecindad. Distinguió cuatro grupos ecológicos de especies relacionados con distintas etapas sucesionales. En este trabajo se menciona que una de las características estructurales de este sitio es presentar una gran heterogeneidad en la altura del dosel con un promedio de 15m. Las especies que contribuyen con más del 50% de la cobertura vegetal son *C. obtusifolia*, *F. insipida*, *Piper amalago*, *Acalypha skutchii* de un total de 42 especies.

Otra fuente de información para otros acahuales es el trabajo de Rico (1972), quien trabajó en un acahual de 5 años en los Tuxtlas en el cual señala las siguientes especies como las más abundantes; *Piper auritum*, *Cecropia obtusifolia*, *Elvira biflora*, *Bidens pilosa*, *Paspalum conjugatum*, *Panicum trichoides* y *P. trichautum*.

#### IV. METEOROLOGIA

##### 1.- De Campo.

Para la realización de esta investigación se trabajó en tres sitios de selva con diferencias en la fisonomía y la composición de especies. Los tres se localizan dentro de los terrenos de la Estación de Biología, cada uno de los cuales tuvo un área de 4000 m<sup>2</sup>. Uno de los sitios corresponde a una comunidad no perturbada (sitio 1), otro también de selva madura localizada en una de las pendientes del cerro del Vigía (sitio 2) y el tercero un acachual (sitio 3).

En cada sitio de muestreo se distribuyeron 30 trampas colocadas sistemáticamente en tres líneas separadas entre sí por 20 m y dentro de cada línea una distancia de 10 m entre trampas.

Cada trampa consistió de una red cónica de tela de nylon Nylal del número 6066 (con abertura de 280 micras) de 50 cm de diámetro y 51 cm de profundidad, sostenida por un aro una altura aproximada de 1m sobre el nivel del suelo (Figura 3).

El área cubierta por cada trampa fue de 0.19 m<sup>2</sup>, y el conjunto de ellas en cada sitio tuvo un área de 5.89 m<sup>2</sup>.

El período de muestreo, que se inició en diciembre de 1985, fue de un año en el cual se realizaron 11 colectas mensuales y concluyó en el mes de noviembre de 1986 (Tabla I).

Durante cada colecta, todas las redes con el material interceptado se marcaban con el número correspondiente a la trampa y al sitio, para después ser sustituidas por otras vacías.

Frecuentemente se encontraba entre el material colectado algunos organismos entre los cuales eran comunes los ortópteros, arácnidos, himenópteros, dípteros y lepidópteros, que en algunas ocasiones permanecían vivos. Esto llegó a representar un problema debido a su actividad como depredadores, principalmente de hojas aún dentro de las trampas. Para reducir en alguna medida la pérdida de material por la acción de estos organismos, las redes eran sacudidas en el momento de la colecta.

Alvarez (1984), determina que existe una correlación entre el área basal y el aporte en la caída total de hojarasca para cada especie. Por este motivo y también con la finalidad de hacer una descripción más detallada de los sitios 2 y 3 se realizó un muestreo de la vegetación en estos sitios de estudio para la obtención de los valores del área basal por especie y analizar esta correlación para cada uno de los sitios. El muestreo consistió en la medición del perímetro a la altura del pecho de todos los individuos de una altura mayor de 3m.

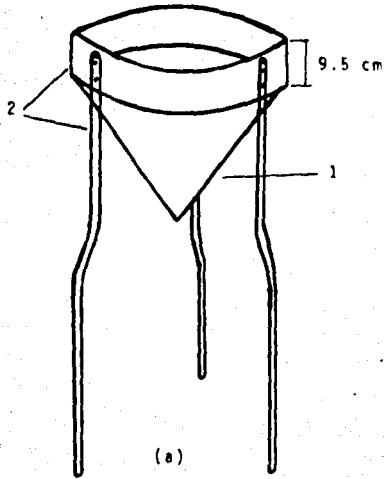


Figura 3 .(a). Esquema de una de las trampas utilizadas. (b) trampa modificada. 1: Red. 2: base de aluminio

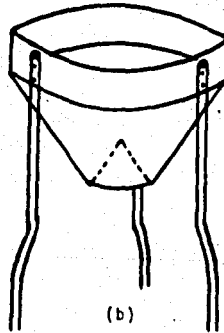


Tabla 1. Fechas en que fueron realizadas las colectas.

MES (1986)	DIA	INTERVALO (DIAS)
Enero	17	31
Febrero	10	27
Marzo	14	30
Abril	21	37
Mayo	31	21
Julio	7	51
Agosto	7	30
Septiembre	3	27
Octubre	8	34
Noviembre	6	29
Diciembre	4	28

## 2.- De Laboratorio.

El material colectado se dejó secar a temperatura ambiente durante un lapso de 3 a 4 días, lo que dependía del grado de humedad, para después ser separado en cinco fracciones: hojas, ramas (o partes de la corteza del tronco), flores, frutos y una sección de fragmentos no identificados, compuesta de material no reconocible de un tamaño menor de 5 mm.

Los restos de animales que quedaban dentro de las trampas se incluyeron dentro de la fracción de fragmentos no identificados.

Debido a que la fracción foliar representa la mayor proporción del material colectado, fue separado por especie. Para el reconocimiento de las morfoespecies, se utilizó un muestrario obtenido a partir de colectas de años anteriores realizadas por Alvarez (1982, 1984). A cada especie se le asignó un número, con el objeto de facilitar el manejo tanto en el laboratorio como para el posterior tratamiento estadístico. Hasta el momento se tienen reconocidas un total de cerca de 200 especies.

Una vez realizada la separación por estructuras y por especie en el caso de las hojas, el material fue guardado en bolsas de papel estraza y etiquetadas con el número de la colecta, número de la trampa, categoría de separación, el sitio y el número de la especie correspondiente a la fracción foliar.

Posteriormente, con el material previamente secado en el horno a una temperatura de 100°C durante 48 horas, se obtuvo el peso seco utilizando una balanza analítica. Se llevó un registro del peso seco para cada sitio, de cada estructura en cada colecta, así como de la contribución mensual por especie del componente foliar.

Para el cálculo de los valores de FPN se utilizó el valor de 1.3 propuesto por Jordan (1983a) en el cual se considera que la FPN es 1.3 la caída de, es decir se multiplica este valor por la producción anual de hojarasca en cada sitio.

### 3.- Análisis Estadístico.

Para el análisis estadístico de los resultados obtenidos del registro del peso seco a lo largo de un año se aplicaron los siguientes tratamientos:

- 1.- Se aplicó un Análisis de Varianza (Sokal & Rohlf, 1981) de los pesos secos por colecta y para cada sitio de estudio
- 2.- Se verificó una Comparación múltiple de medias con la prueba de Tukey (Steel & Torrie, 1980).
- 3.- Se aplicó una Prueba de correlación con el coeficiente de Pearson entre los registros de temperatura y precipitación y los valores promedios de los pesos.
- 4.- Se determinó el coeficiente de correlación entre el peso anual de la caída de hojas por especie y el valor correspondiente del basal de dicha especie.

Los resultados fueron analizados con el programa estadístico SAS, en el Centro Científico de IBM de México donde se generó una base de datos utilizando el lenguaje SQL.

## V. RESULTADOS

### 1. Sitio 1: Selva Primaria.

#### 1.1 Distribución temporal por estructura.

En el sitio de selva madura, la caída total de hojarasca fue de 5.72 ton ha<sup>-1</sup>año<sup>-1</sup>, correspondiendo la mayor proporción a las hojas con 52.6 % en relación al total. El segundo lugar en importancia lo tienen las ramas que sumaron 17.8 % del total, mientras que los valores de importancia para las fragmentos no identificados fueron 20.5 %, los frutos 6.6% y las flores con tan solo 2.4 % (fig. 4 ).

En este sitio la caída de la hojarasca ocurre durante todo el año, alcanzando su proporción más alta en la temporada seca, con 4.3 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> en mayo y un segundo máximo en marzo con casi 4 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>. La mínima caída ocurre en septiembre ( 1.5 kg ha<sup>-1</sup>día<sup>-1</sup>) lo que corresponde con la época de máxima precipitación (fig. 5a).

El comportamiento de la fracción foliar presenta una notable similitud con el patrón global de producción, registrándose el máximo peso seco en la época de secas con valores de 1.9 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> en el mes de marzo y 1.6 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> en mayo, mientras que la mínima caída ocurrió en agosto con 0.6 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>.

Las ramas tienen su registro más alto en la temporada de los nortes con 16.6 kg ha<sup>-1</sup>día<sup>-1</sup> y el mínimo en junio con 1.13 kg ha<sup>-1</sup>día<sup>-1</sup>; los frutos en agosto con 3.6 y 0.4 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> en septiembre, respectivamente. Por último, las flores presentan su máximo el mes de mayo y el mínimo en septiembre con 3.3 y 0.003 kg ha<sup>-1</sup>día<sup>-1</sup> respectivamente (fig. 5b.)

En la fracción foliar se identificaron un total de 93 especies en este sitio, y fue en marzo cuando se registró el mayor número en las trampas (73 especies). En el periodo húmedo correspondiente a los meses de septiembre y octubre se observó la menor proporción de especies (52 y 50 respectivamente) (fig. 6a ). El número promedio de especies por colecta tuvo un incremento en abril, así como un valor mínimo de 9 especies por trampa en los meses que van de septiembre a noviembre (fig. 6b).

La figura 5b muestra la cantidad mensual obtenida de las ramas: tuvo un punto máximo en marzo con 16.8 kg ha<sup>-1</sup>día<sup>-1</sup> y un mínimo de 1.1 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> en julio.

	t ha ano
HOJAS	3.036
RAMAS	1.028
FRAGMENTOS	1.182
FRUTOS	0.384
FLORES	0.141
T O T A L	5.77
P P N	7.501

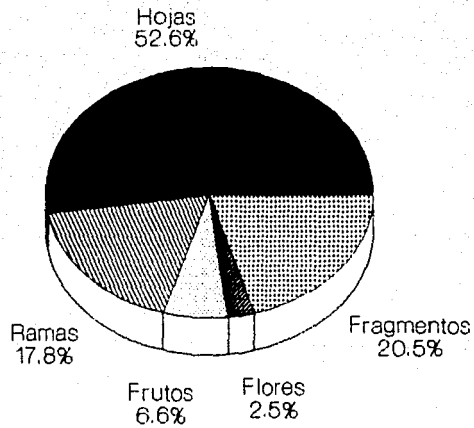


Figura 4. Contribución de cada uno de los componentes de la hojarasca que se produce en un año en el sitio de selva madurá en Los Tuxtias, Ver.



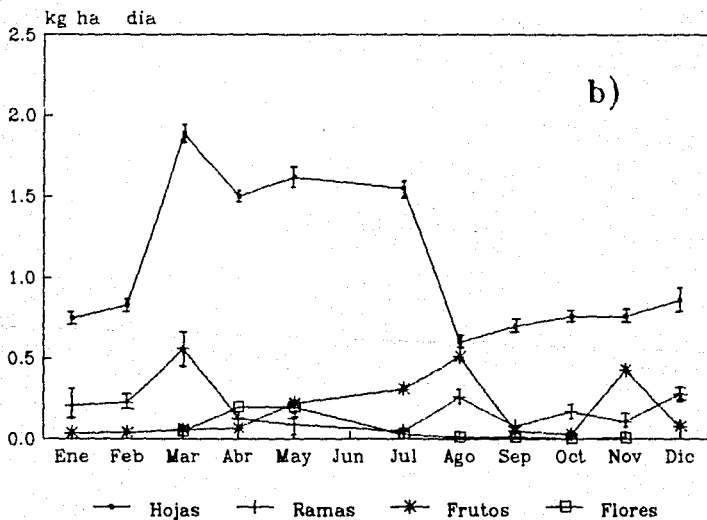
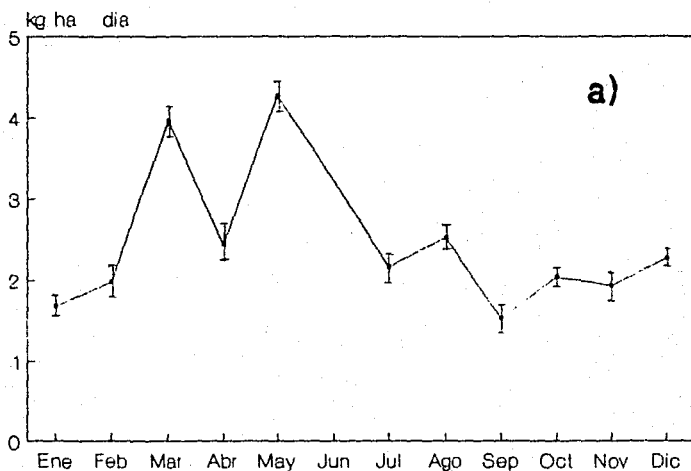


Figura 5. Distribución temporal de la caída de hojarasca en el sitio de selva 1 a) Total b) Fracciones reconocidas. Se señala el error estandar.

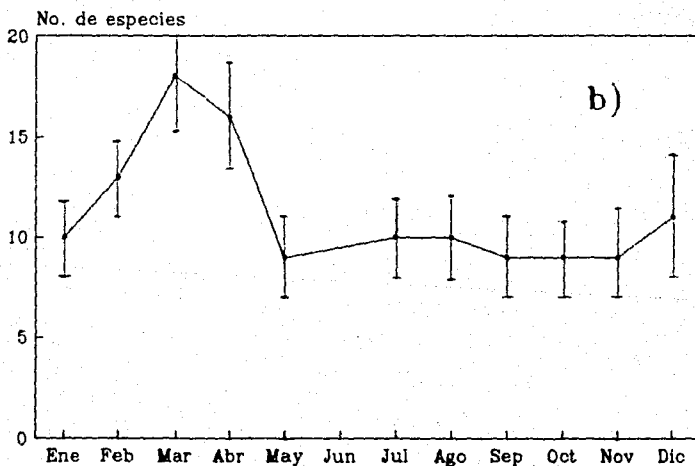
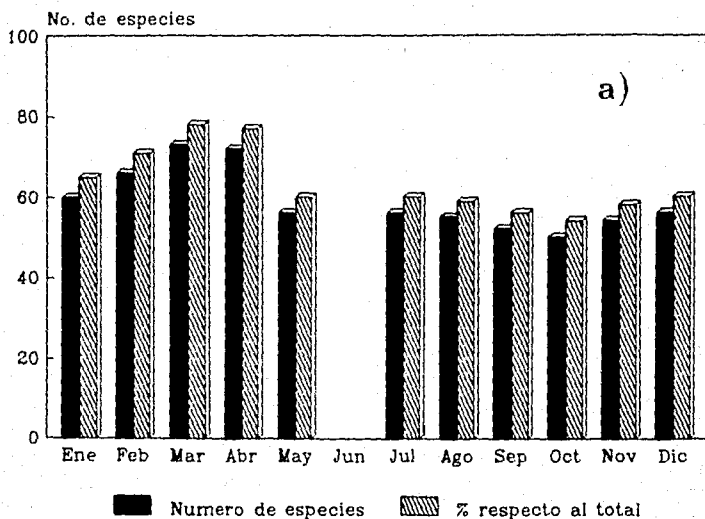


Figura 6. Especies por colecta en el sitio 1 de selva.  
 a) No. total y su proporción con respecto al total anual b) Promedio por trampa. Se señala error estándar.

La caída de flores muestra una variación notablemente estacional, al presentar su máxima caída en los meses de abril y mayo con 3.2 y 3.3 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>, respectivamente. Se observa una clara tendencia a disminuir la cantidad cuantificada en estas estructuras (fig. 5b), lo que a su vez coincide con un leve incremento en el peso registrado en los frutos en los meses de mayo a noviembre (con un máximo de 3.8 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>), con excepción del mes de septiembre en el cual se registro el valor más bajo (0.4 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>) del año (fig. 5b).

### 1.2 Comportamiento por especie.

En la tabla II se presenta el peso total anual de las especies más importantes en términos de su aporte a la producción de hojas: *Nectandra ambigens*, *Vatairea lundellii*, *Foulsenia armata*, *Pseudolmedia oxypyllaria*, *Dussia mexicana*, *Forsteronia viridescens* y *Ficus insipida*. Estas siete especies contribuyen con 1 804 kg ha<sup>-1</sup>año<sup>-1</sup> lo cual representa el 31.1% con respecto a la hojarasca total y un 59.4% en relación a la caída anual de las hojas. De estas especies sobresale *Nectandra ambigens* con más de media tonelada al año y con un 10.4% respecto al total y casi un 20% del total de producción foliar. La máxima caída de esta especie ocurre en mayo con 1.9 kg ha<sup>-1</sup>día<sup>-1</sup> (fig. 7a).

*V. lundellii*, *F. armata*, *P. oxypyllaria* y *D. mexicana* tuvieron su máximo en marzo con 3.9, 3.4, 3.2 y 3.1 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> respectivamente, aunque *Foulsenia* tiene un segundo pico en octubre con 1 kg ha<sup>-1</sup>día<sup>-1</sup>. Por otra parte *F. insipida* muestra un comportamiento diferente a las especies anteriores ya que el mayor valor de peso seco de sus hojas se registra en la temporada lluviosa (2.5 kg ha<sup>-1</sup>día<sup>-1</sup>), un segundo incremento en abril y el tercero que va de noviembre a diciembre.

En febrero y marzo *F. viridescens* alcanza su máximo (1.45 y 1.29 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>), en agosto se observa un ligero aumento y un tercer incremento aún mayor en noviembre.

Las especies de este sitio se agruparon de acuerdo al patron de caída de hojas en el año de estudio, de la siguiente manera:

#### 1) Respuesta a la sequía:

Son considerados dentro de este grupo las especies que tuvieron su máxima caída de hojas en los meses de marzo, abril y mayo. Aquí quedaron incluidas un total de 48 especies que representan el 52% del total de especies dentro de las que podemos citar a *Nectandra ambigens* (fig. 7a), *Guarea glabra*, *Pseudolmedia oxypyllaria*, *Vatairea lundellii*, *Dussia mexicana*, *Bursera simaruba*, *Dendropanax arboreus*, *Piper hispidum*, *Cymbopetalum ballonii*, *Ampelocera hottleii* y *Croton schiedeanus*, entre otras.

TABLA II. PRODUCCION ANUAL DE LAS ESPECIES MAS IMPORTANTES.

ESPECIE	t ha <sup>-1</sup> año <sup>-1</sup>	% Respecto al total de hojas	%Respecto al total
---------	--------------------------------------	------------------------------	--------------------

SELVA

<i>Nectandra ambigens</i>	0.602	19.8	10.4
<i>Vatairea lundellii</i>	0.344	11.32	5.9
<i>Poulsenia armata</i>	0.210	6.9	3.6
<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	0.179	5.9	3.1
<i>Dussia mexicana</i>	0.168	5.5	2.9
<i>Fornsteronia viridescens</i>	0.151	5.0	2.6
<i>Ficus insipida</i>	0.150	4.9	2.6
<b>T O T A L</b>	<b>1.804</b>	<b>59.3%</b>	<b>31.1%</b>

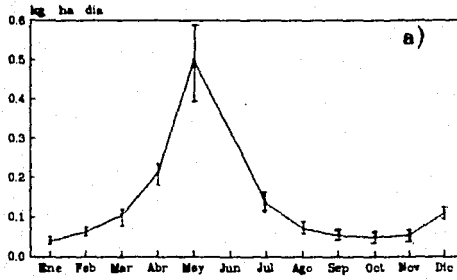
SELVA DEL CERRO DEL VIGIA

<i>Alchornea latifolia</i>	0.665	16.3	9.09
<i>Pterocarpus rohrii</i>	0.482	11.8	6.6
<i>Fornsteronia viridescens</i>	0.243	5.9	3.3
<i>Nectandra ambigens</i>	0.189	4.6	2.6
<i>Coccoloba hondurensis</i>	0.186	4.5	2.5
<i>Licaria</i> sp.	0.134	3.3	1.8
<b>T O T A L</b>	<b>1.899</b>	<b>46.4</b>	<b>15.99</b>

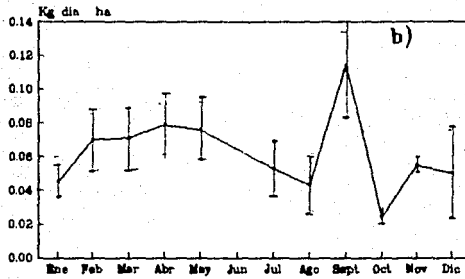
ACAUAL:

<i>Cecropia obtusifolia</i>	0.429	25.4	8.3
<i>Robinsonella mirandae</i>	0.313	10.3	6.0
<i>Trichospermum mexicanum</i>	0.300	9.8	5.8
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	0.299	9.8	5.8
<i>Ficus insipida</i>	0.283	9.3	5.5
<b>T O T A L</b>	<b>1.644</b>	<b>64.6</b>	<b>31.4</b>

### Nectandra ambigens



### Trophis mexicana



### Cynometra retusa.

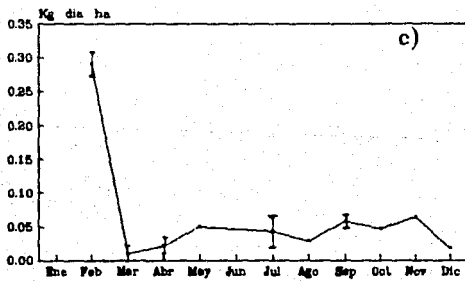


Figura 7. Respuestas en la caída de hojas  
a) secas b) lluvias c) nortes.

En este grupo, además se encontraron otras siete especies que aunque la mayor cantidad de hojas la tiran al inicio de la temporada seca, también se registra un aporte importante al final de los "nortes". Las especies son: *Coccoloba hondurensis*, *Trichospermum mexicanum* y *Spondias mombin*. Especies como *Lupania sp* y *Neea sp.* tienen dos picos de producción importantes, uno de los cuales se localiza en la temporada seca, pero el principal corresponde a la de los "nortes".

### 2) Respuesta a las lluvias:

Este grupo contiene pocas especies, e incluye a aquellas cuya máxima caída tiene lugar desde junio hasta el inicio de septiembre. Solo se registraron a cinco especies dentro de las que están *Trophis mexicana*, *Trichillia breviflora*, *Guaranibes guatemalteca* y *Stemmadenia donell-smithii* (fig. 7b).

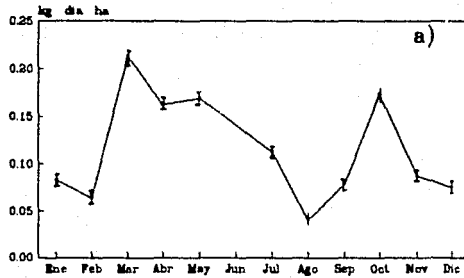
### 3) Respuesta en "nortes".

Son aquellas especies cuyas hojas cayeron en mayor proporción desde finales de noviembre a principios de febrero, algunas de ellas son: *Cynometra retusa* (fig. 7c), *Rhedia edulis*, *Abuta panamensis*, *Oreopanax obtusifolius*, *Fouillonia pinnata*, *Srosimum alicestrum* y *Amphytecha tuxtliensis*.

Se encontraron otros dos grupos adicionales cuya máxima caída tiene lugar en dos temporadas distintas, una de las cuales es la de lluvias. El primero está formado por especies que tiraron sus hojas en mayor cantidad en secas y lluvias y el segundo en lluvias y "nortes". Ejemplos del primer caso son *Lonchocarpus guatemalensis*, *Sapranthus microcerpus* y *Poulsenia armata* (fig. 8a) y para el segundo *Eupatorium galentii* y *Cordia megajantha* (Fig. 8b).

El resto de las especies presentaron un comportamiento muy irregular ya que solo tuvieron registros ocasionales y en muy bajas cantidades.

### Poulsenia armata



### Cordia megalantha

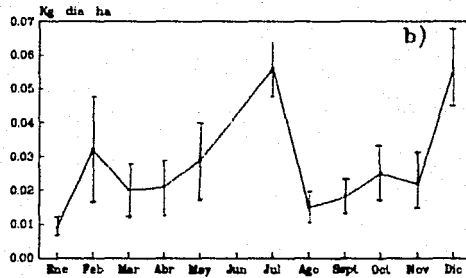


Figura 8. Respuesta a la caída de hojas en dos temporadas distintas.  
a) secas y lluvias b) lluvias y nortes.

## 2. Sitio 2: Selva en el Cerro del Viejo.

### 2.1 Distribución temporal por estructura.

La caída total y de las fracciones de hojarasca reconocidas y los porcentajes de las mismas se encuentran resumidas en la figura 7. La cantidad anual en este sitio fue la más alta en relación a los otros sitios de estudio. Se colectó un total anual de 7.7 ton ha<sup>-1</sup>, de las cuales, igual que en el sitio descrito anteriormente, las hojas contribuyen con la mayor parte (4.1 ton ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>), alcanzando un 56% con respecto a la producción total.

El patrón global de caída es similar al sitio de selva madura, es decir, ocurre durante todo el año alcanzando el máximo en mayo con 4.6 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>, inmediatamente después del mínimo mensual de lluvias en el mes de abril, y con otro pico menos pronunciado que ocurrió en diciembre, 4.2 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> (fig. 10a).

En febrero es cuando se registra la mayor caída de la fracción foliar y en septiembre la mínima, lo que coincide con las temporadas de mínima y máxima precipitación respectivamente (fig. 10b).

Se estimó un peso de 1.7 ton ha<sup>-1</sup> en el año de los fragmentos no identificados, lo que representa el 23% del total de la hojarasca. Las ramas son las estructuras que le siguen en importancia con el 18% (1.3 ton ha<sup>-1</sup>). La caída de esta fracción no muestra una tendencia estacional marcada, aunque su fluctuación entre colectas es apreciable. El valor más alto ocurre en diciembre con 27.1 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> y el mínimo de 1.5 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> en julio.

Los frutos aportan aproximadamente el 3% del total y en la figura 10b se muestran dos picos de fructificación: uno en febrero y el otro en mayo con 1.8 y 3.6 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> respectivamente. Para el caso de las flores, éstas aportan menos del 1% y se observa una estacionalidad muy clara, ya que abril es el mes con la máxima caída de estas estructuras (fig. 10b).



	t ha ano
HOJAS	4.059
RAMAS	1.314
FRAGMENTOS	1.672
FRUTOS	0.195
FLORES	0.062
T O T A L	7.302
P P N	9.49

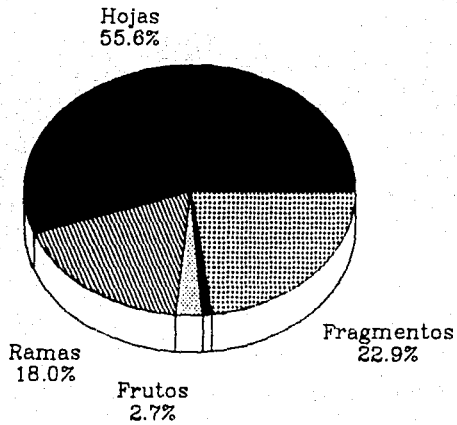


Figura 9. Contribución de cada uno de los componentes de la hojarasca que se produce en un año en el sitio 2 de selva en Los Tuxtlas, Ver.

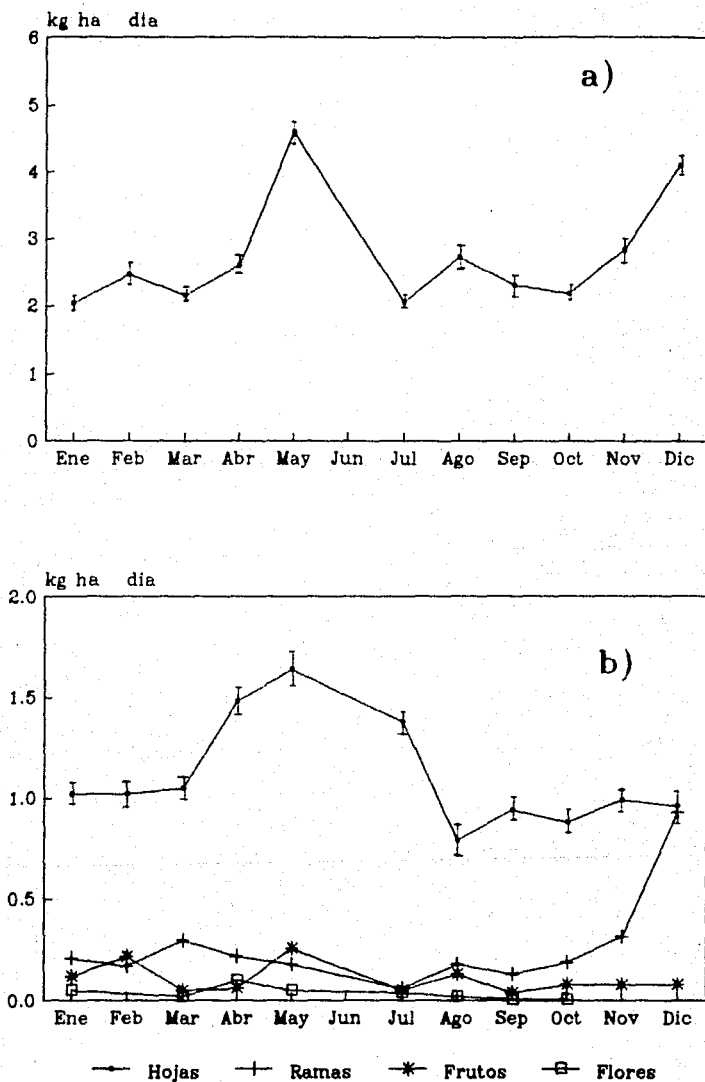


Figura 10. Distribución temporal de la caída de hojarasca en el sitio 2 de selva a) Total b) Fracciones reconocidas. Se señala el error estandar

## 2.2 Comportamiento por especie.

En este sitio se registro un total de 85 especies que tiran hojas. El mayor numero ocurre en marzo y en julio sólo se registra una especie. En la figura 11a se señala la variación observada a través del año así como la proporción en cada colecta con respecto al número total de especies registradas en el año. El número promedio de especies presenta la misma tendencia, es decir los valores máximos ocurren en la época seca y el mínimo en octubre (fig. 11b).

En este sitio son seis las especies más importantes que constituyen el 46.4% del total producido de la fracción de hojas y un 26% con respecto a la producción anual total con un peso seco de 1.9 ton ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> (Tabla II). *Alchornea latifolia* es la especie que alcanza un valor que está muy por encima del resto de las especies ya que acumula el 18% del total de hojas. La segunda especie en importancia es *P. rohrii* con un peso seco de un poco menos de media tonelada y alcanzando un 12% respecto al componente foliar. *N. ambigua* al igual que en el sitio de selva madura también se encuentra dentro del grupo de especies sobresalientes en el Vigia. Sin embargo, el aporte en este sitio es muy inferior con solo 4.6% de las hojas y 2.6% del peso total. Se puede notar que en el resto de las especies no se observa una clara dominancia ya que la variación entre los pesos anuales no es muy grande.

Estas especies no solo son importantes en cuanto a la cantidad anual aportada, sino que presentan tendencias temporales contrastantes. *A. latifolia* tiene un periodo de caída máxima en la época menos húmeda con un peso diario de 2.9 kg ha<sup>-1</sup> en mayo. En febrero produjo un pico de 1.9 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>. *N. ambigua*, tiene en mayo el registro más alto de 2.9 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> y el resto del año sigue tirando hojas continua y uniformemente, de la misma forma en que lo hace en el sitio descrito anteriormente.

*Licaria* tiene un comportamiento similar al de *A. latifolia* ya que tiene su mayor producción en mayo con 200 gr diarios por hectárea, otro pico en febrero, y otro en la época lluviosa. *P. rohrii* y *F. viridescens*, tiraron la mayor proporción de hojas durante los "nortes" y principios de la temporada seca pero *F. viridescens* además, tiene un pico adicional en lluvias.

De la relación entre el área basal y el peso seco anual de 30 especies, el coeficiente de correlación ( $r$ ) fue de 0.89 ( $p=0.01$ ). Lo que significa que el área basal es un parámetro estructural que guarda una estrecha relación con la cantidad de hojas que tira una especie.

Respecto a los patrones temporales de la caída de hojas para el conjunto de las especies, en este sitio, se formaron los siguientes grupos:

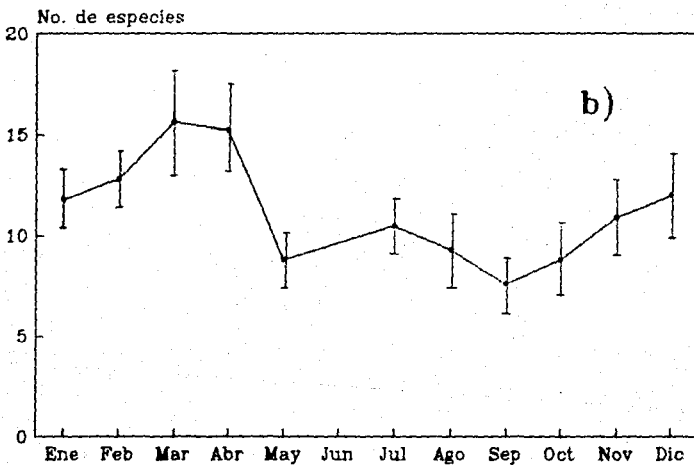
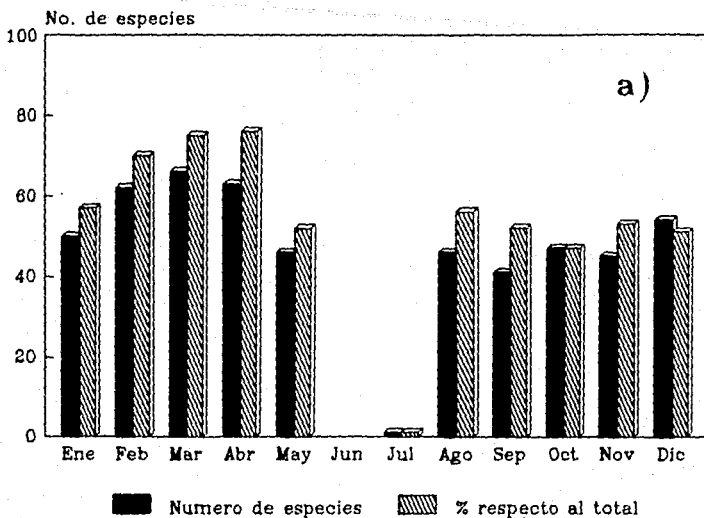


Figura 11. Especies por colecta en el sitio 2 de selva.  
 a) No. total y su proporción con respecto al total anual    b) Promedio por trampa. Señala el error estandar.

El primero formado por aquellas especies que solo presentaron un pico de máxima abscisión en alguna temporada. El segundo, incluye especies que presentan dos máximos en diferentes temporadas. Cabe señalar que el primer grupo reúne al mayor número de especies y en particular a aquellas cuya respuesta máxima se presenta en la temporada seca del año.

### 1) Respuesta a la temporada seca:

Este grupo constituido por un total de 34 especies que representa cerca del 40% del número total de especies registradas en el año. Como ejemplos de este patrón este *N. ambigua*, *Guarea glabra*, *Pseudoimmedia oxyphyllia*, *Denoropanax arboreus*, *Rhedia edulis*, *Dussia mexicana*, *Foulsenia armata*, *Cordia megalantha*, *Ampelocera hotticii*, *Stemmadenia donell-smithii*, *Turpinia pallida*, *Abuta panamensis*, *Croton ichiedeerus*, *Robinsonella mirandae*, *Brosimum alicastrum* y *A. latifolia* (fig.12a). Dentro de este grupo se encuentran especies que tienen su mayor caída al final de la época de "nortes" e inicio de la de secas como son: *F. viridescens*, *Eursera simaruba* y *Dialium guianensis*.

### 2) Respuesta a las lluvias:

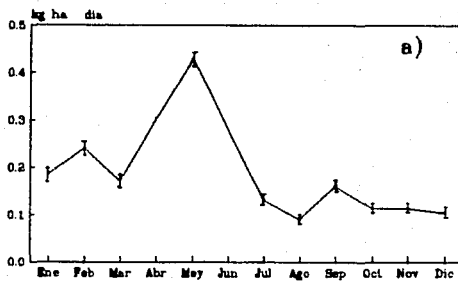
En este grupo solo se registraron ocho especies dentro de las que destacan *Piper amalago*, *Paullinia pinnata* y *Ficus insipida* (fig.12b). Estas producen muy poca hojarasca en el año y el valor máximo tiene lugar en el periodo comprendido de julio a septiembre y en algunos casos a principios de octubre.

### 3) Respuesta en los nortes:

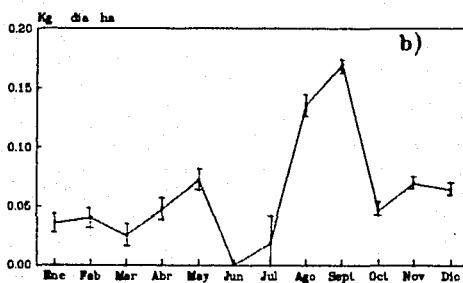
Ejemplos de este comportamiento son *Lunania sp.*, *Pouteria sp.*, *Spondias mombin* y *Pterocarpus rohrri* (fig. 13a) dentro de un grupo de 12 especies, que al igual que en el caso anterior unicamente producen pocas cantidades y representan un bajo porcentaje del total de especies registradas en el año.

De aquellas que presentan dos temporadas de máxima abscisión se tienen dos grupos; el primero corresponde a las que lo hacen en secas y lluvias como *Piper hispidum*, *Trophis mexicana* y *Licaria sp* (fig.13a); y el segundo en nortes y lluvias como *Coccoloba hondurensis* (fig.13b).

### Alchornea latifolia



### Ficus insipida



### Pterocarpus rohrii.

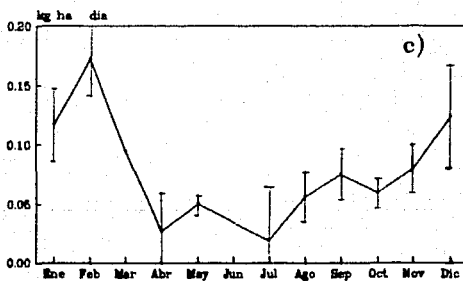
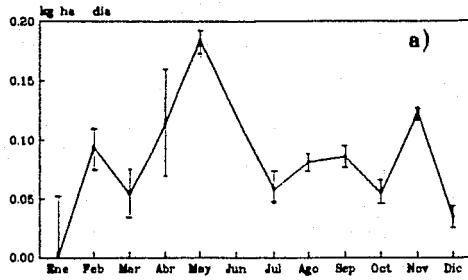


Figura 12. Respuestas en la caída de hojas  
a) secas b) lluvias c) nortes.

### Licaria sp.



### Coccoloba hondurensis

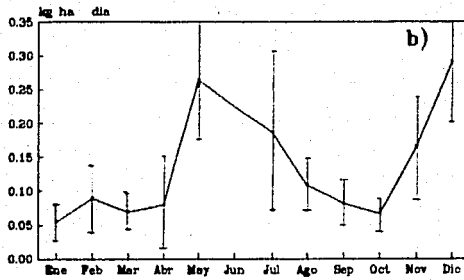


Figura 13. Respuesta de la caída de hojas en dos temporadas distintas. a) secas y lluvias b) nortes y lluvias.

### 3. Sitio 3: Vegetación Secundaria.

#### 3.1 Distribución temporal por estructura.

En este sitio de vegetación secundaria la caída de hojarasca total anual fue de 5.2 ton ha<sup>-1</sup>. Este es el valor más bajo con respecto a los dos sitios de selva descritos. Como en los casos anteriores, los porcentajes alcanzados por cada una de las fracciones es muy similar. Las hojas tienen la mayor proporción con 3.1 ton ha<sup>-1</sup>año<sup>-1</sup> que representa el 58.9% de la caída total, las ramas con 775.0 kg ha<sup>-1</sup>año<sup>-1</sup> que es el 15%, los fragmentos no identificados acumulan 22% con 1.1 ton ha<sup>-1</sup>, los frutos 129 kg ha<sup>-1</sup>año<sup>-1</sup> que es el 3.3% y las flores con 40 kg al año por hectárea lo que significa solo un 0.8% de la producción total (fig. 14).

De la misma forma que en los sitios anteriores, la caída de hojarasca es continua durante todo el año con un máximo que tiene lugar en la temporada seca. El patrón de caída total de hojarasca es muy similar al presentado en el sitio 1 de selva, ya que se observan en ambos casos dos picos de mayor producción (fig. 15a). Sin embargo, las tendencias temporales para cada estructura fueron diferentes; las hojas tienen sus valores máximos en la temporada lluviosa en el mes de septiembre, 2.3 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> y un segundo máximo en abril con 1.9 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>. En el caso de las flores, el máximo ocurre en marzo con 0.8 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>. Las ramas caen en mayor cantidad en diciembre y marzo (6.6 y 7.1 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>, respectivamente), el valor mínimo para estas estructuras (1.8 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>) ocurre en junio. La caída de frutos máxima tiene lugar en mayo con un valor de 6.7 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> y su caída mínima registrada fue de 0.006 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> en agosto. En el mes de septiembre no se registran estas estructuras (fig. 15b).

#### 3.2 Comportamiento por especie.

En el año se registraron en las trampas un total de 73 especies y es abril cuando cae el mayor número (53) que corresponde al 73%, y en septiembre únicamente se presentan 33 que representa el 45% (fig. 16a).

El número promedio de especies que caen por trampa en cada colecta (fig. 16b) oscila entre un valor máximo de 13 en los meses de marzo y abril y un mínimo de 7 especies por trampa en noviembre. Se observa una variación en este número promedio que va de 1.5 a 2.8.



	t ha año
HOJAS	3.053
RAMAS	0.775
FRAGMENTOS	1.141
FRUTOS	0.169
FLORES	0.040
T O T A L	5.178
P P N	6.731

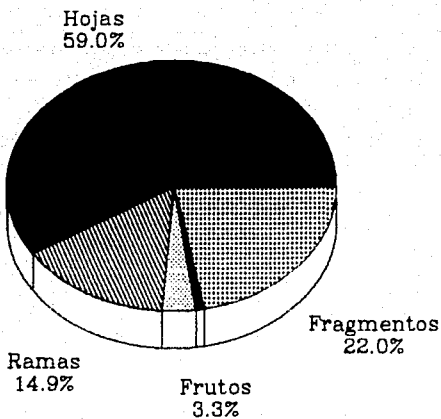


Figura 14. Contribución de cada uno de los componentes de la hojarasca que se produce en un año en el sitio 3 de vegetación secundaria en Los Tuxtlas, Ver.

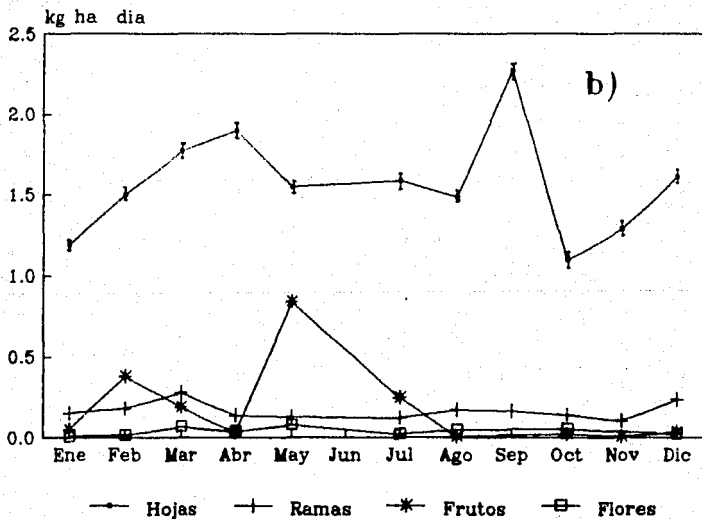
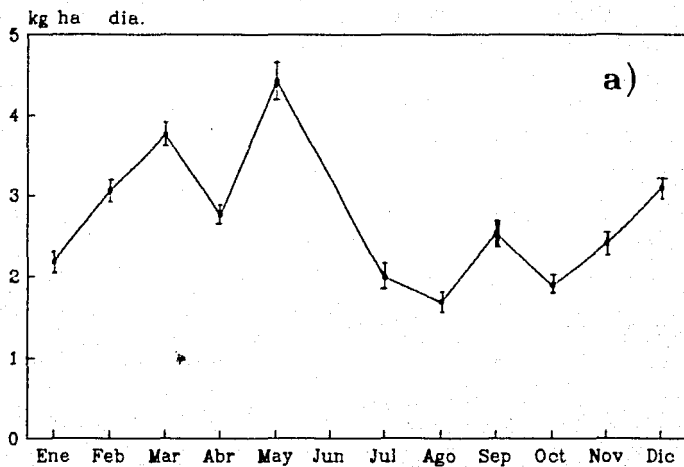


Figura 15. Distribución temporal de la caída de hojarasca en el sitio 3 con vegetación secundaria. a) Total b) Fracciones reconocidas. Se señala error estándar.

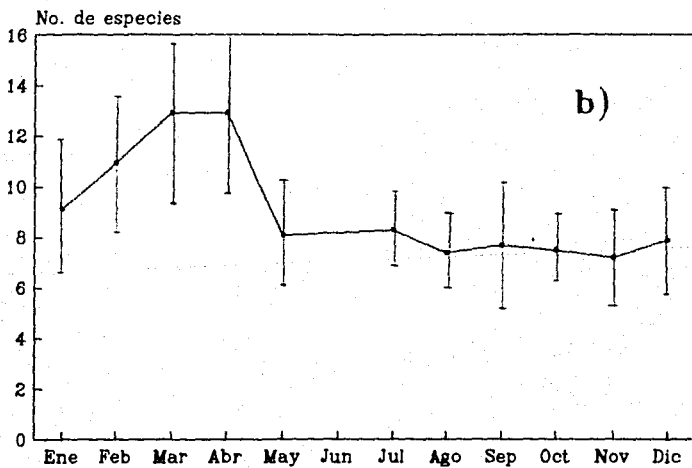
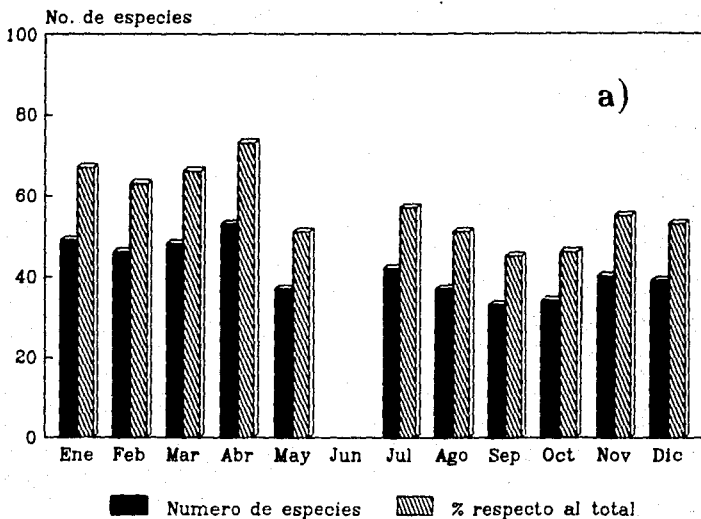


Figura 16. Especies por colecta en el sitio 3. a) No. total y su proporción con respecto al total anual. b) promedio por trampa. Se señala el erro estandar.

Las especies más importantes de este sitio y que acumulan el 64.6% del total de hojas y 31.4% del total se muestran en la Tabla II y son: *C. obtusifolia*, *R. mirandae*, *Trichospermum mexicanum*, *L. guatemalensis* *F. insipida*. No se observa una notable dominancia entre las especies ya que las diferencias entre sus valores anuales son muy pequeñas.

*C. obtusifolia* presentó la mayor cantidad de hojas en las trampas en septiembre, aportando un promedio de 1.0 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> y en junio se registró el mínimo aportado, 0.30 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>. En el caso de *R. mirandae*, produce hasta 4 kg diarios por hectárea en marzo y abril y tan solo 19 g en agosto. *Ficus insipida*, en mayo tuvo su máxima defoliación con 3 kg diarios por hectárea, un leve incremento en octubre y la mínima ocurrió en noviembre (0.9 kg ha<sup>-1</sup>). Para *Trichospermum mexicanum* en septiembre tuvo lugar el mayor aporte (2.2 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>), y en la época seca el peso fluctuó entre 1.8 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>. *Lonchocarpus guatemalensis* también presenta la mayor cantidad de hojas en mayo (4.3 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>) y la mínima en octubre.

Con respecto a la relación entre la producción de hojarasca por especie y su área basal, se encontró una correlación positiva entre estas dos variables ( $r = 0.90$  y  $p = 0.01$ ), de tal forma que las especies cuya producción de hojarasca es muy alta como es el caso de *C. obtusifolia*, *F. insipida*, *R. mirandae* y *L. guatemalensis* también tienen los valores de importancia más altos, lo que significa que son las especies que están mejor representadas en el sitio en términos de la cantidad de biomasa aportada.

La distribución temporal para cada especie es muy variable y fue agrupada como en el caso anterior en dos tipos de respuesta: aquellas especies que solo tienen una época de máxima caída de hojarasca y el segundo grupo en el cual se incluyen las que tienen dos periodos.

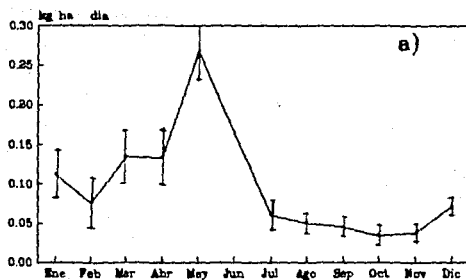
#### 1) Respuesta en secas:

Dentro del primer grupo se encuentran las especies que en la época seca tienen su pico de mayor producción y que además, representan el mayor porcentaje (37%) del total de especies registradas en el año. Este patrón es ejemplificado por *L. guatemalensis* (fig. 17a). *Dendropanax arboreus*, *Piper hispidum*, *P. amalago*, *Cymbopetalum baillonii*, *Spondias mombin*, *F. viridescens* y *Erosimum alicastrum*, entre otras.

#### 2) Respuesta en lluvias:

Este tipo solo se presenta en siete especies una de las cuales es *C. obtusifolia* (fig. 17b). El resto del grupo está integrado por *Cynometra retusa*, *Eupatorium sp.*, *Quararibea guatemalteca*, *Fleurandodendron sp.* y dos especies no identificadas.

*Lonchocarpus guatemalensis.*



*Cecropia obtusifolia.*

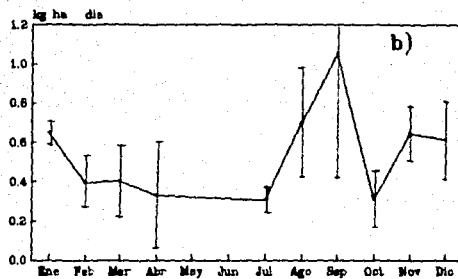


Figura 17. Respuestas en la caída de hojas  
a) secas b) lluvias

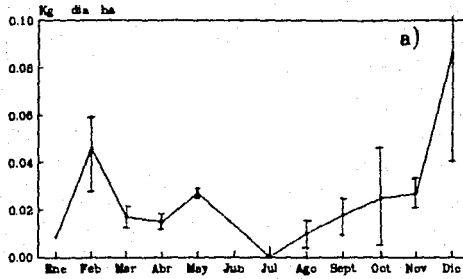
### 3) Respuesta en la temporada de "nortes".

Pertencen a este grupo solamente *Lorsera simerops* (fig. 18a), *Meschaerium filicordum*, *Amphytecia tuxtlenis*, una palia y un bejuco .

En cuanto a las especies que presentan en un año dos temporadas distintas: las que lo hacen en la época seca y en la húmeda del año como es el caso de *A. simerops* (fig. 18b), *F. insipida* , *Trichospermum mexicanum* entre un total de cinco especies.

Otro grupo poco representado es aquel integrado por solo dos especies no identificadas y cuyas temporadas de mayor caída son en lluvias y nortes.

### Bursera simaruba



### Robinsonella mirandae

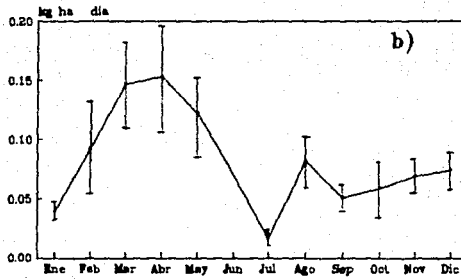


Figura 18. Respuesta en la caída de hojas  
a) nortes . Respuesta en dos  
temporadas distintas b) secas  
y lluvias.

#### 4. Variación entre sitios.

Los patrones temporales de la caída global de hojarasca en los tres sitios es similar. En todos los casos la caída es continua durante todo el año con dos picos máximos, el principal ocurre en mayo y el segundo en marzo con excepción del sitio 2 de selva en el que la época de nortes presenta su segundo máximo. Como observación general se puede resumir que la estacionalidad en la caída de hojarasca está bien marcada con un máximo en la temporada seca de año. Esta estacionalidad en los tres sitios está determinada en gran parte por la estacionalidad de la fracción formada por las hojas que representan el mayor porcentaje del total, aunque también está afectada, en menor medida, por las variaciones tanto en la caída de las ramas como de la producción de los órganos reproductivos. Los valores máximos observados para la fracción leñosa de la hojarasca coincide en los dos sitios de selva con la temporada de los nortes, que corresponde a los meses de diciembre, enero y febrero. En el sitio 3 se observa un tercer pico en la época de lluvias. En los tres sitios la caída de frutos es muy irregular y es difícil describir un patrón que este asociado a algún parámetro ambiental. Sin embargo, en todos los casos los valores más altos se localizan en la época de las lluvias. La máxima floración coincide siempre con la temporada de mínima precipitación y altas temperaturas y en todos los casos en los meses restantes del año se observa una tendencia a disminuir.

En cuanto a la producción anual, el sitio 2 de selva es el que presentó la mayor producción de hojarasca ( $7.3 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ). Sin embargo, este valor no difiere estadísticamente del sitio 1 ( $5.8 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ). Se detectó que el peso total anual del sitio 3 es significativamente menor que el de los dos anteriores (Tabla III).

En todos los sitios estudiados se conserva la jerarquía entre las estructuras, con una predominancia de las hojas (que va del 52 al 59 %), seguida por la fracción formada por los fragmentos no identificados. El aporte de las ramas fluctúa entre el 15 y 18 %, en tanto que los frutos presentan una mayor variación (2.7 al 6.6 %). Las flores siempre corresponden a la fracción que tiene mínimo aporte a la caída total y tiene una rango del 0.2 al 2.4 %.

Es muy importante destacar que aunque la producción de hojas y de ramas fue mayor en el sitio 2, en el sitio 3 es donde la hojas alcanzan el mayor porcentaje respecto a la caída anual del sitio (59 %). La menor cantidad de hojas fue del sitio 1 y de las ramas se encontró en el acahual. La selva del sitio 1 es en la que se registró mayor producción tanto en flores como en frutos, y en segundo término el sitio 2. Estas diferencias observadas entre la producción de las diferentes estructuras en los tres sitios es estadísticamente significativa para los fragmentos no identificados y las hojas en los dos casos de selva con respecto al acahual y sólo para éste último y el sitio 2 en el caso de las ramas (Tabla III).



TABLA III. Análisis de Varianza del peso seco por estructura y por sitio.

ESTRUCTURA	SITIO	F
HOJAS	1 - 2	22.38
	1 - 3 **	
	2 - 3 **	
FRAGMENTOS	1 - 2	10.80
	1 - 3 **	
	2 - 3 **	
FLORES	1 - 2	1.97
	1 - 3	
	2 - 3	
FRUTOS	1 - 2	1.54
	1 - 3	
	2 - 3	
RAMAS	1 - 2	6.55
	1 - 3	
	2 - 3 **	
TOTAL	1 - 2	10.77
	1 - 3 **	
	2 - 3 **	

1 Selva                      \*\*Significativo a p= 0.05  
 2 Selva del Cerro del Vigía  
 3 Acahual

En el sitio 1 de selva se presenta el mayor número de especies al año (93) y en acahual se registra el menor (73). Las colectas en las que ocurre el mayor número de especies en todos los casos fueron las correspondientes a los meses de marzo y abril, manteniéndose más o menos uniforme el resto del año. El rango de variación (definido como la diferencia entre el valor más alto y el más bajo) del número de especies entre las colectas oscila entre 20 y 25 especies, encontrándose el más alto en el sitio 2. Los valores promedio de especies por colecta máximo tienen lugar en la temporada que comprende los meses de febrero a abril y en el caso del sitio 3 con ligeras fluctuaciones el resto del año, mientras que en los sitios de selva se presentaron dos incrementos, uno a principios de la época de lluvias y el otro en diciembre. El valor promedio más alto ocurre en el sitio 1 con 18 especies por trampa en promedio, el sitio dos tuvo 16 especies y por último 13 en el sitio 3.

Si consideramos los patrones de caída de las especies más importantes en cada uno de los sitios, se observa que la caída de hojas es continua, no sólo para toda la comunidad sino para cada una de las especies. Estas especies sin embargo, tienen periodos bien definidos de alta producción.

## 5. Analisis de Resultados.

### 5.1 Significancia del muestreo.

Con el objeto de probar si el muestreo realizado para la estimación de la caída de la hojarasca durante el año puede ser considerado como estadísticamente adecuado, se hicieron básicamente dos tipos de análisis. El primero consistió en el cálculo del coeficiente de variación (C.V.) en el cual se consideran al total de trampas para cada colecta en cada sitio, lo que indica la variación intramensual en el proceso. Este coeficiente tuvo notables fluctuaciones que caen dentro de un rango de 97.4 en agosto en el sitio 1 de selva a 30.5 en marzo en el acahual. La Tabla IV muestra dichas fluctuaciones para cada sitio. Los valores más bajos se concentran en la temporada seca del año; en marzo para el acahual y la selva del Vigía y en abril para el sitio 1, que es cuando se registra la mayor caída de hojarasca. Para los dos sitios de selva, el máximo coeficiente se registró en agosto y en el acahual en mayo.

El segundo análisis consistió en la obtención de la varianza acumulada del peso seco en cada colecta en cada sitio (fig. 19). En los tres casos, el comportamiento es similar ya que no se observa la tendencia a estabilizarse. Esto significa que la variación en el proceso de la caída de la hojarasca es tan grande que el número de trampas empleados para cada sitio resulta insuficiente. Esta gran variación observada se ve reflejada en los valores del C.V. mencionados anteriormente. De manera similar, es posible observar que la descripción del comportamiento a nivel específico también presenta una enorme fluctuación señalada por el error estándar (E.E.). Aunque se requiere de más unidades de muestreo y quizá de colectas más frecuentes para obtener un nivel de confianza mayor es importante tomar en cuenta los problemas prácticos que esto origina, ya que la separación del material en fracciones y las hojas en morfoespecies, además del pesado del mismo implica más tiempo.

### 5.2 Variación anual.

El análisis de varianza de la Tabla V muestra que la variación entre las colectas fue significativa durante todo el año, pudiéndose agrupar los meses que corresponden a la temporada seca con respecto a los demás. Esto fue confirmado con la prueba de Tukey en todos los casos, aunque se observaron algunos cambios en los grupos formados para cada sitio (Tabla VI). Sin embargo, se puede decir que en términos globales en todos los sitios se forman de 4 a 5 grupos, uno de los cuales está claramente separado de los demás y corresponde al mes de marzo. Dos grupos presentan sobreposición en sus valores y abarcan meses tanto de la época de nortes y secas. El último grupo incluye a los meses de la época lluviosa y de nortes.

TABLA IV. Coeficientes de Variación (C.V.)  
por Colecta para cada sitio.

	SITIO 1	SITIO 2	SITIO 3
ENERO	62.2	46.1	55.2
FEBRERO	43.3	60.4	46.1
MARZO	38.9	41.3	30.5
ABRIL	34.9	48.7	36.7
MAYO	56.7	53.1	79.2
JULIO	47.5	47.9	38.7
AGOSTO	97.4	80.1	49.7
SEPTIEMBRE	37.2	48.9	60.7
OCTUBRE	80.1	42.8	57.3
NOVIEMBRE	68.1	56.2	45.1
DICIEMBRE	42.1	58.1	45.6

95% de confiabilidad.

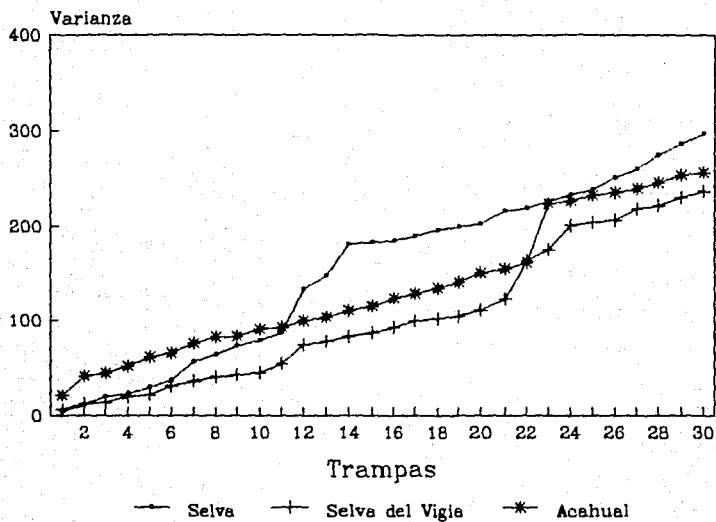


Figura 19. Varianza acumulada del peso seco promedio por colecta para cada trampa.

TABLA V. Análisis de Varianza del peso seco de la hojarasca por colecta y por trampa en los sitios de estudio.

SITIO	FUENTE DE VARIACION	GRADOS DE LIBERTAD	SUMA DE CUADRADOS	CUADRADO MEDIO	F
1	Meses	10	89.605	8.96	27.01**
	Error	319	105.834	0.33	
	Total	329	195.439		
2	Meses	10	80.533	8.05	16.52**
	Error	319	155.554	0.48	
	Total	329	236.087		
3	Meses	10	38.013	3.80	14.07**
	Error	318	85.908	0.27	
	Total	328	123.922		

\*\* significativa a  $p = 0.01$

Tabla VI . Prueba de Tukey, en los valores de las medias mensuales de la caída de hojarasca por sitio.

Sitio 1: Selva

Diferencia mínima significativa= 0.4822

MES	MEDIA
Marzo	2.38
Abril	1.32
Mayo	1.27
Febrero	0.86
Diciembre	0.85
Agosto	0.82
Julio	0.74
Noviembre	0.62
Enero	0.59
Octubre	0.57
Septiembre	0.44

Sitio 2: Selva El Vigia

Diferencia mínima significativa= 0.58457

MES	MEDIA
Marzo	1.99
Febrero	1.86
Diciembre	1.69
Abril	1.58
Enero	0.85
Mayo	1.29
Noviembre	0.98
Agosto	0.76
Julio	0.79
Octubre	0.63
Septiembre	0.60

Sitio 3: Acahual

Diferencia mínima significativa= 0.43581

MES	MEDIA
Marzo	1.63
Mayo	1.18
Abril	1.18
Febrero	1.10
Diciembre	0.86
Agosto	0.68
Septiembre	0.67
Enero	0.66
Noviembre	0.57
Julio	0.57
Octubre	0.48

## V. DISCUSION

### 1.- Metodología

Aunque los estudios sobre el proceso de la caída de la hojarasca en selvas húmedas son numerosos, es difícil hacer un trabajo comparativo confiable. Proctor (1983) cita que existen diferencias importantes en las metodologías empleadas, señala algunos de los principales problemas y da algunas sugerencias sobre el formato para futuros trabajos susceptibles de producir resultados comparables.

Como ya el autor señala, dentro de los principales problemas en la comparación de datos es el de la definición adecuada de las fracciones de la hojarasca. La fracción foliar es la mejor definida aunque en muy pocos estudios se incluye la separación por especie, dada la dificultad de la identificación. Además, en la mayoría de los trabajos no se hace mención de los fragmentos no identificados, los cuales llegan a representar un porcentaje importante del material colectado y puede estar fuertemente afectado por la herbivoría, ya que incluye partes de la planta y restos de animales que son fragmentados. Cabe mencionar que son escasos los estudios que consideran la influencia de la herbivoría sobre la caída de hojarasca aunque se sabe que es ecológicamente muy importante.

Otro problema que se presenta frecuentemente es el de la elección del número, forma y tamaño de la unidad de muestreo. Esto varía grandemente y va desde mallas de plástico colocadas directamente sobre el suelo, hasta trampas colectoras. Los colectores han variado en tamaño y forma, desde circulares de menos de  $1m^2$  de superficie hasta una lámina de polietileno de  $11 m^2$ , lo cual puede influir en los resultados. Con respecto al número de trampas, éstas fluctúan entre 10 y 200 trampas y frecuentemente no se hace indicación de la significancia del muestreo.

Se ha hecho referencia a la duración del periodo de observación y los intervalos entre colectas. En la mayoría de los casos tienen periodos anuales y con colectas mensuales y ocasionalmente semanales. Pocas veces han durado más de 3 años y en solo dos casos más de cinco. Alvarez (1984) detecta sólo pequeñas diferencias intranuales, en una selva en la región de los Tuxtlas, Veracruz. Sin embargo, no hay forma de predecir como una comunidad variará en este sentido.

Dado que todos los estudios muestran una variación estacional en la caída de hojarasca, aquellos que han durado menos de un año deben tomarse con precaución. Algunos valores muy altos han sido obtenidos de extrapolaciones de periodos cortos y durante la época de mayor producción de hojarasca (Kira, Ogawa, Yoda & Oguino, 1967). Este procedimiento puede ser aceptable en bosques completamente deciduos.

Los intervalos entre muestreos usualmente varían mucho, y eso significa que la pérdida de peso en las trampas debida a la descomposición ha ocurrido en cantidades variables.



La temperatura con la que la hojarasca es secada puede influir en el peso seco en diferentes porcentajes. Los métodos de secado han variado desde al aire libre hasta el uso de hornos con temperaturas entre 80° y 105° C.

Por último, cabe mencionar que en un gran número de estudios se han hecho análisis químicos y la mayoría de los problemas de muestreo ya señalados pueden afectar sus resultados, en particular, la duración del período en que la hojarasca permanece en las trampas es importante para algunos elementos como el potasio el cual es rápidamente lixiviado.

Es claro que la mayoría de las estimaciones son de alguna forma inadecuadas, lo que produce problemas de compatibilidad de los datos, por lo que la interpretación de los mismos debe hacerse con precaución.

## 2.- Procesos que regulan la caída de la hojarasca

El control de la caída de la hojarasca en condiciones naturales está poco entendido, sin embargo, se ha sugerido que el comportamiento de este fenómeno posiblemente se debe a algún control de tipo ambiental, particularmente la precipitación (Kunkel-Westphal & Kunkel, 1979).

Como una evidencia de esta afirmación, en una revisión sobre la caída de hojarasca en selvas Bray & Gorham (1964) mencionan que ésta es continua a través del año, pero existe una tendencia a una mayor deposición durante la época de menor precipitación. Existen varios estudios en los que se han detectado variaciones estacionales relacionadas con fluctuaciones en la precipitación donde la máxima caída de hojas está relacionada con un período de stress hídrico que ocurre durante la estación seca (Nye, 1961; Bernhard, 1970; Haines & Foister, 1977; Kira, 1978; Kunkel-Westphal & Kunkel, 1979 y Spain, 1984). Los trabajos previos de Alvarez (1984) muestran una alta correlación con la precipitación y la distribución temporal de la caída de la hojarasca, lo cual coincide los resultados obtenidos en este trabajo.

Sin embargo, es importante tomar en cuenta que este fenómeno no sólo está relacionado con un sólo factor como el de la humedad, sino que resulta de la interacción de varios eventos. Spain (1984) cita que la caída de la hojarasca está correlacionada inversamente con la altitud y la latitud. De igual forma, la fertilidad del suelo y la pendiente del terreno pueden afectar directamente los resultados obtenidos (Bray & Gorham, 1964; Jordan, 1983a). Un ejemplo de variaciones a esta tendencia general es el trabajo de Proctor, Anderson, Fogden & Vallack (1983) en el que registran dos picos de caída de hojarasca en abril y junio lo cual coincide con el período de máxima precipitación. Los autores explican que ésto puede ser debido a que la incidencia de fuertes vientos puede contribuir parcialmente a la caída de ramas y hojas.

Para dar una cierta cohesión a las tendencias temporales de deposición de hojarasca en el suelo se debe considerar la heterogeneidad de la nieve, la cual se incrementa al consideramos por separado la forma en la cual se acumula y distribuye cada una de las fracciones, sobre todo la parte líquida y la foliar.

Así, es importante tomar en cuenta con el patrón y el tiempo de reemplazamiento de hojas, así como la forma en la que se depositan, en el suelo, es extraordinariamente variable y depende de factores tanto internos como externos (Gray & Gorham, 1964).

Se conoce muy poco de la dinámica foliar de árboles tropicales, pero se sabe que muestran una amplia variedad de patrones de producción, longevidad y caída de hojas (Álviz, 1964 y Longman & Jeffer, 1977). Estos patrones determinan el cambio en el área foliar total, y por ende el área foliar disponible para la fotosíntesis que a su vez juega un papel crucial en la producción de biomasa (Wasson, 1976; Newhouse & Heagerty, 1988).

En cuanto a la producción de hojas, durante la sequía la cantidad de agua disponible limita la tasa fotosintética (Holmes & Gulam, 1987) y la redistribución del agua después de la pérdida de una hoja puede producir un incremento en la producción del resto de la planta. Así, bajo condiciones de sequía severa, y debido a la diferencia de potenciales hídricos entre el suelo y la planta, la tasa de senescencia de las hojas se incrementa en tanto que el área foliar fotosintética se reduce.

Por otra parte, en un intento de explicar los patrones de longevidad foliar, Chabot & Hilds (1982) proponen un modelo que se fundamenta en el supuesto de que la hoja es un órgano para ganar carbono y su balance depende del equilibrio entre las ganancias y las pérdidas. En este sentido, la estrategia óptima es el logro de contribuciones positivas en el costo de la hoja. Así, en las hojas senescentes con una vida media más corta se favorecen tasas fotosintéticas altas. El costo energético de las hojas perennes es mayor ya que suelen estar expuestas más tiempo e invierten una gran cantidad de energía en mecanismos de protección contra los herbívoros, pero disponen del tiempo suficiente para pagar este costo e incluso exportar fotosintatos a otras partes de la planta (Meave del Castillo, 1987).

La disponibilidad de los recursos tiene relevancia ecológica porque puede dar lugar a estrategias oportunistas en las que la planta capta los recursos y los asigna a sus hojas nuevas en función de la disponibilidad temporal. Si durante el crecimiento de una hoja, ésta recibe pocos recursos, se le podrá mantener durante poco tiempo, lo que no significa necesariamente que no pueda hacer una contribución fotosintética importante (Meave del Castillo, 1987).

La senescencia es el proceso final de la vida de una hoja. Cuando esta no muere por daño físico, se han detectado algunas tendencias generales: la primera es que la falta de recursos en el interior de la planta promueve la competencia entre los órganos de la misma y de lugar a la abscisión y la segunda es que durante la senescencia se observa un decremento en el contenido de nutrientes en la hoja dando lugar a una disminución en la tasa fotosintética.

En este sentido, el fenómeno de la caída de hojas puede reflejar una relación de conciencia entre los órganos de la planta ya que los órganos que son menos vigorosos generalmente son eliminados. Asimismo, cuando existe una deficiencia en las cantidades de agua y nutrientes en las hojas viejas, estas tienden a caer. El resultado de dicho abscisión es el mantenimiento de la homeostasis dentro de la planta que tiende a conservar a los órganos remanentes en balance (Addicott, 1978).

Los factores fisiológicos que actúan regulando la abscisión son: el metabolismo de carbohidratos y nitrógeno, la respiración, la síntesis hormonal (Addicott, 1978) y la edad (Longman & Jenik, 1974), y dentro de las principales factores externos que causan la caída de las hojas están: el nivel lumínico, la temperatura, la disponibilidad de agua, las características del suelo (como nutrientes y pH), los desequilibrios y la reacción mecánica (Longman & Jenik, 1974; Jensen, 1975 y Chabot & Hicks, 1982).

Neaves del Castillo (1987) estudió la variación de la longevidad de las hojas de tres especies arbóreas perennifolias de la selva de Los Tuxtlas, y menciona que los factores que disparan la producción de hojas no son necesariamente los mismos que inducen su caída ya que ambos eventos no coinciden siempre en el tiempo. Incluye que la mortalidad causada por los vientos queda prácticamente descartada, ya que los vientos más fuertes coincidieron con los periodos de menor mortalidad. Por otro lado, la muerte foliar causada por los herbívoros no es muy clara, ya que la vida de las hojas atacadas por los herbívoros viven menos tiempo no fue cierta para las especies estudiadas, lo cual no puede generalizarse fuera de las especies y condiciones de estudio.

De esta manera, parece ser que la principal causa de mortalidad y caída de las hojas en la selva de los tuxtlas se debe al proceso de senescencia controlada por factores internos que a su vez varían por controles externos. Aunque es difícil interpretar el comportamiento foliar de algunas especies, como es el caso de las plantas que pierden sus hojas en la época que uno supone es favorable para el crecimiento y las producen y mantienen en la época desfavorable, la correlación significativa entre la producción de hojarasca y la precipitación parece indicar que este último es el factor físico que determina los patrones temporales de la caída de la hojarasca dado el poco efecto que tienen los demás factores externos sobre la caída de hojas que es la fracción mejor representada.

En el caso de la fracción leñosa, esta puede determinar en alguna medida los patrones temporales de la caída de la hojarasca ya que ocurre el segundo lugar en cuanto al aporte a la producción anual. Los cambios observados para esta fracción de la hojarasca coincide en los dos sitios de selva con la temporalidad de los portes y en el acahuá se observa un tercer pico en la época de lluvias. Bernard-Reveret (1972) explica que esto puede ser debido a que las ramas absorben grandes cantidades de agua que se irradia en un incremento en el peso y la fuerza ejercida por los vientos húmedos provenientes del norte, por lo que las ramas tienden a caer. En términos de disponibilidades de nutrientes, existe una diferencia importante en el papel que juegan la fracción iónica y la leñosa. Jordan (1971b) considera que la producción de madera representa una forma de almacenamiento de energía a largo plazo debido a su mayor resistencia a la descomposición y herbivoría. En cambio, la fracción restante de la hojarasca es energía almacenada a corto plazo pues son residuos que pueden ser consumidos por los herbívoros o desintegrados por organismos saprobitos casi inmediatamente después de que son formados.

Si consideramos los patrones de caída de las especies más importantes en los sitios, se observa que aunque la caída de sus hojas es continua, no sólo para toda la comunidad sino para cada una de las especies, estas tienen períodos bien definidos de alta producción. Para algunos autores, el hecho de que la misma caída de hojas tenga lugar en diferentes tiempos en diferentes especies tiene dos implicaciones importantes: primero, que la mayoría de los árboles florecen y fructifican cuando pierden sus hojas viejas (Janzen, 1967; Frankie, Ester & Quien, 1974). Eso parece tener un valor selectivo para un árbol que florece y fructifica en un estado de reducción en el número de hojas, lo que posiblemente facilite el acceso de polinizadores y dispersores (Janzen, 1967). Esta asincronía en la respuesta de las diferentes especies puede explicarse como un mecanismo para evadir la competencia por polinizadores y dispersores por medio de la separación temporal de los procesos reproductivos de las especies (Ratche & Lacey, 1985).

En segundo lugar, la secuencia asincrónica en la caída de hojas puede favorecer la diversidad de la comunidad al aumentar las reservas de nutrientes teóricamente disponibles y liberados a partir del proceso de descomposición gradual y diferencialmente de las hojas (Alvarez, 1988). En comunidades perennifolias la caída de la hojarasca se registra durante todo el año con variaciones a nivel específico. Es posible que exista una pérdida de nutrientes en la planta por medio de la caída de hojas, y ésta presente una distribución en todo el año que represente un continuo en el proceso de descomposición y liberación gradual de nutrientes al suelo. Estos nutrientes provenientes de la descomposición de las hojas deben ser capturados por las raíces e integrados rápidamente en la biomasa, lo cual resulta esencial en estas comunidades debido a la lixiviación. En estas circunstancias la ventaja de una continua fuente de materia orgánica es obvia.

## 3.- Fenología

Aunque limitaciones en la metodología no permiten hacer un análisis fenológico muy formal y concluyente, es posible hacer algunas generalizaciones que coinciden con lo ya señalado con algunos autores. La caída de flores y frutos refleja en cierta medida la fenología de la reproducción, la cual varía entre especies. En este estudio se observaron diferentes patrones y en consecuencia la cantidad de estas estructuras varía ampliamente.

En la selva de los Tumbes diversos autores han señalado que la floración presenta un patrón estacional, ya que el número de especies con flor se presencia durante la época de seca, concordando frecuentemente con la producción de nuevos foliares. En contradicción a lo anterior, la menor cantidad de especies en floración se observan entre octubre y enero, lo que coincide con la época de "mortes". La fructificación también presenta cierto grado de estacionalidad ya que la menor cantidad de especies con fruto se da hacia el mes de febrero con dos picos de producción (junio y septiembre) los cuales son interrumpidos por una caudicia durante el mes de julio (Barra-Hernández, 1985).

Carabos y Socarrá (1985) dicen que aunque se encuentren especies con flor y fruto durante todo el año, el factor más importante en la floración y la fructificación es la precipitación, cuya influencia puede ser directa, es decir afectando la cantidad de agua en el suelo potencialmente disponible, lo que a su vez puede contribuir a la maduración de frutos y su dispersión, o bien de forma indirecta, determinando ciclos de vida de polinizadores y dispersores. Los autores señalan que la floración tiene una correlación negativa y la fructificación positiva, es decir la floración ocurre con mayor intensidad durante los meses en los que la lluvia es menor y disminuye a medida en que esta se incrementa, por el contrario, la producción de frutos es mayor en la época que las lluvias se hacen más intensas.

Muchos autores coinciden con esta tipo de observaciones. Croat (1969), en Barro Colorado, Panamá, cita un mayor número de especies en flor durante la estación seca, con un claro descenso en la temporada de lluvias, ocurriendo lo inverso para los frutos. Baker & Baker (1975), registran el inicio del período reproductivo con un ligero incremento de la temperatura, cuando los meses lluviosos tienen lugar. Posteriormente, se presenta otro período de fructificación y floración, cuando la lluvia es escasa y la temperatura baja. Para estos autores, el fenómeno estacional depende parcialmente del ritmo interno y parcialmente del medio externo.

En los bosques, es difícil hacer predicciones acerca de los eventos fenológicos ya que se observa una enorme variabilidad en la ocurrencia de estos. Dicha variabilidad no sólo es notoria entre las especies sino entre individuos de la misma especie, aun entre las partes de un mismo individuo. Una posible interpretación a este fenómeno es la influencia del microclima ya que representa variaciones en la calidad y cantidad de los nichos distintos para cada individuo (Rozo, 1987).

Los patrones estacionales de floración y fructificación no sólo son empleados como respuestas a factores ambientales, sino también por el carácter estacional de agentes polinizadores y dispersores. Se ha establecido una relación de máxima floración y fructificación con los períodos reproductivos (Fritche & Carey, 1981). Algunos trabajos han sido orientados a la relación existente entre polinizadores, dispersores y estrategias de floración y fructificación (Janzen, 1967; Toledo (1976) relaciona la estacionalidad floral de las especies de *Naloxonia* en los Tuxtlas con el período de nidación de sus polinizadores y encuentra una sobrepuesta en los picos de floración con la época de reproducción de colibríes.

#### 4.- Productividad Primaria.

Por definición, la biomasa durante la sucesión se incrementa. Sin embargo, existe una amplia discusión en torno a los patrones de este incremento. La hipótesis más simple considera que el incremento de biomasa en el tiempo describe una curva logística. Existen varios trabajos que apoyan esta hipótesis entre los cuales se encuentran los de Lavitkowsky & Stevens (1970), McLean & Weir (1974) y Forcella & Weaver (1977, en Feet, 1981).

Una segunda hipótesis es presentada por Louis (1970, en Feet, 1981) en la cual se describe un incremento de la biomasa hasta llegar a un punto máximo que coincide con el desarrollo de la comunidad "climax" donde ocurre un decremento notable.

Posteriormente, en apoyo a esta hipótesis Bormann & Likens (1975 a, en Feet, 1981) proponen un modelo en base a una simulación de una comunidad forestal en el cual examinan cambios de la biomasa a largo plazo, y encuentran que la biomasa alcanza un pico máximo para después caer y permanecer constante durante un largo período de tiempo.

La tercera hipótesis sugiere que después del incremento inicial, la biomasa varía en función de los nutrientes disponibles y de la tasa de descomposición de la materia orgánica. Este parece ser un caso particular descrito en algunas comunidades boreales con suelos con altas cantidades de materia orgánica (Bloomberg, 1950; Strang, 1973, en Feet, 1981).

Fert (1981) sugiere que las variaciones en biomasa pueden ser explicadas en términos de los patrones de regeneración. En este sentido, las diferencias estadísticas en los valores de producción total de hojarasca y la productividad primaria neta entre los sitios de selva y el de vegetación secundaria pueden ser vistos como puntos opuestos de un gradiente sucesional de acumulación de biomasa.

Esta observación debe sin duda ser tomada con precaución dado que Edwards & Grubb (1977) en un intento por encontrar la relación entre la caída de la hojarasca y diferentes fases de regeneración en un bosque de Nueva Guinea no encuentran diferencias entre bosques, lo cual explican como consecuencia de deficiencias metodológicas. Edwards (1977) en un segundo intento, en tres áreas con el mismo tamaño de muestra incluye dos zonas de selva madura y un claro. No registraron diferencias estadísticas entre el claro con 7.9 ton ha<sup>-1</sup>año<sup>-1</sup> y los otros sitios con 7.1 y 7.7 ton ha<sup>-1</sup>año<sup>-1</sup>.

La diferencia en los valores de producción de hojarasca y de productividad primaria neta obtenidos en cada uno de los sitios, puede ser explicada como resultado de la variación en la disponibilidad de los recursos, así como de las condiciones físicas, que regulan esta disponibilidad (Mooney & Gulmon, 1987). Es decir, la cantidad y calidad de los recursos que pueden ser aprovechados por las plantas, posiblemente dependan de las variaciones microambientales en cada uno de los sitios. Además la producción de un sitio puede estar determinada por las características particulares de las especies existentes en cuanto a su respuesta a los gradientes ambientales.

Algunos datos disponibles sugieren que la productividad en las fases iniciales de la sucesión puede ser menor del 50% que la de la selva en la fase tardía (Bormann & Lilien, 1979). En los resultados mencionados, la diferencia entre la producción de hojarasca y la PPD entre el acahuatl y los sitios de selva no llegan a ser tan extremas ya que la producción del acahuatl corresponde al 70% y 90% del Vigía y el sitio recuperatoria, lo cual puede deberse a que el acahuatl en estudio presenta una edad avanzada.

La magnitud del decremento en las fases iniciales depende del tipo e intensidad de la perturbación, el potencial regenerativo de la comunidad y la disponibilidad de los propágulos. En este último caso, Bormann (1982) cita que cuando el banco de semillas o cualquier fuente de regeneración vegetativa han sido destruidos se prolonga el periodo de baja productividad.

Los sitios de selva y el del ecotono adena de diferir en la producción anual de hojarasca presentar una asignación diferente al tejido foliar y al leñoso. Corneil (1985) sugiere que en las fases iniciales, la mayor parte de la productividad se encuentra en el follaje y en otros tejidos decaídos y es comparativamente poco lo que asigna a tejidos de construcción. Lo cual concuerda con los resultados obtenidos en el sitio de vegetación sucesional, en el cual se tiene que la fracción de las hojas alcanza el mayor porcentaje con respecto a la producción total de hojarasca en comparación con los sitios de selva. Esto puede ser explicado si se considera que los componentes fisiológicos de la FFM (índice del área foliar, la producción foliar, la longevidad foliar y la tasa fotosintética) varían por la disponibilidad de los recursos como lo son, el agua y los nutrientes. Finalmente, se ha observado que precisamente a la fase inicial se observa un ariado en el cual el tejido leñoso está bien representado aun cuando el follaje puede tener valores mayores al 50% (Honerado, Higginbotham & Chapman, 1974) como es el caso de los sitios de selva que presentan la mayor cantidad de masa.

La disponibilidad de recursos es ecológicamente muy importante ya que en lugar de desarrollo de diferentes estrategias de ciclos de los árboles, lo cual se ve reflejado en un establecimiento diferencial de especies con características particulares como los patrones fenológicos, la tasa de recambio foliar, la tasa de crecimiento entre otras, que a su vez determinan variaciones en la producción de hojarasca. Esto puede explicar la presencia de especies características de fases sucesionales tempranas como las más importantes, tanto en el aporte a la producción total de hojarasca y en cuanto a los valores de importancia en el ecotono como son *C. obtusifolia*, *A. mirandae*, *L. guatemalensis* y *L. insipida*, las cuales han sido caracterizadas como especies secundarias. Con frecuencia se ha descrito a este grupo ecológico con altas tasas de recambio foliar, alta velocidad de crecimiento y en general altos niveles de producción de materia seca, pero son escasos los estudios cuantitativos.

En términos de los recursos, particularmente la luz dada su importancia en la dinámica foliar (Addicott & Lyon, 1973) se debe esperar encontrar diversas estrategias en los árboles en un gradiente sucesional. La relación entre la dinámica foliar y los cambios en las condiciones lumínicas ya ha sido demostrado por Bourn & Rajarishnan (1981) para árboles templados en la India y poco se sabe de árboles de zonas tropicales. Estos autores compararon la dinámica foliar de dos especies sucesionales tempranas con la de dos especies tardías. Las primeras nunca perdieron la totalidad de sus hojas mientras que las segundas quedaban defoliadas en una época del año. Respecto a las tendencias temporales de la producción y caída de hojas, es éste y otros trabajos se ha detectado que las pioneras tienen una mayor constancia a lo largo del año y además una vida foliar mas corta, en tanto que las tardías presentan un pico durante la época seca seguido por una disminución notable (Longman & Jenik, 1974).



La corta vida de las hojas de las especies pioneras y el consecuente rápido recambio puede estar asociado con la tendencia para ganar un rápido crecimiento en un medio lumínico favorable. La presencia de hojas jóvenes quizá ayude a maximizar la fotosíntesis puesto que la eficiencia fotosintética tiende a decaer con la edad (Mooney, 1972; Este rápido crecimiento de las pioneras, relacionado con la habilidad para una mayor producción foliar se traduce en una eficiente conversión de energía por unidad de área (Coombe & Hadfield, 1962 y Johnson & Tieszer, 1976)

Finalmente, a manera de resumen podemos hacer algunas generalizaciones acerca del efecto del ambiente sobre la caída de la hojarasca. Las variaciones en las condiciones microambientales determina el establecimiento diferencial de especies con distintos requerimientos. Por otra parte, dado que la disponibilidad de los recursos varían tanto espacial como temporalmente, se generan respuestas fisiológicas particulares, como es la producción total de biomasa, la asignación proporcional a diferentes estructuras vegetales o bien la respuesta fenológica de las especies. Esto tiene efecto sobre la variabilidad en las tendencias temporales de la caída de la hojarasca. Aún quedan por evaluar otros elementos que posiblemente estén relacionados con esta respuesta como son el elemento endógeno, la dinámica demográfica y la acción de factores bióticos.

## VII.- CONCLUSIONES

La cuantificación de la caída de hojarasca comúnmente se ha empleado como un estimador de la productividad primaria neta. Este método estima la porción de la vegetación en forma de partes muertas, como la hojarasca que aunque no es una verdadera evaluación de la FPN, da una indicación de la dinámica de la producción del ecosistema.

La caída de hojarasca en esta selva muestra una enorme heterogeneidad no solo en los valores totales de producción para cada sitio sino también en la variación temporal de la caída de hojarasca y de las patrones fenológicos de las especies.

La periodicidad de la caída de la hojarasca está determinada en gran parte por la estacionalidad de la caída de hojas, aunque también está afectada por la caída de los fragmentos leñosos, -en particular en la época de "nortes"-, así como de las estructuras reproductivas aunque en menor grado.

La composición de especies fue diferente en cada uno de los sitios, así como el aporte de cada una a la producción anual, presentándose además una notable asincronía entre las mismas.

Las variaciones estacionales en la caída de hojarasca está relacionada con la estacionalidad de los factores climáticos, esto es, la producción es continua pero muestra un pico marcadamente estacional el cual coincide con la época de menor precipitación. La variación en la caída total en diferentes periodos posiblemente sea resultado de cambios en la cantidad relativa de las diferentes especies, así como en el cambio en la composición de especies.

En general, la caída de la hojarasca ocurre durante todo el año con variaciones en el aporte a nivel específico y con periodos bien definidos de alta producción, lo que representa un continuo en el proceso de descomposición y liberación gradual de nutrientes al suelo, que son potencialmente susceptibles de ser aprovechados por las plantas.

Es posible que factores externos sean los que causen estas variaciones, pero la variación entre especies sugiere la existencia de un complejo sistema de control de la caída de hojas el cual puede ser muy diferente de una especie a otra. Las diferencias observadas en la productividad entre los sitios de selva y el acahual puede en alguna medida reflejar parte de esta heterogeneidad.

Posiblemente, el no registrar diferencias estadísticas entre los valores totales de los sitios de selva signifique que las variaciones estructurales y en la composición de especies tiene un efecto poco significativo sobre la productividad. Asimismo, la diferencia entre los sitios de selva y el de vegetación secundaria implique que es la fase de regeneración lo que tiene una mayor influencia sobre la productividad primaria neta.

Sin embargo, es muy importante el considerar que los valores del peso total no reflejan la variación en la distribución temporal tanto de la caída total de hojarasca como de la pérdida de hojas por especie, en respuesta a las diferentes respuestas fenológicas.

Es posible que la asincronía en estas respuestas fenológicas reflejen variaciones en la disponibilidad de los recursos como Mooney & Gulmon sugieren (1983), o bien, que aunque los cantidad y calidad de estos recursos estén homogéneamente repartidos la respuesta fenológica se da como una consecuencia de la forma en que las especies asimilan y asignan esos recursos.

## BIBLIOGRAFIA

- ADDICOTT, T. 1976. Abscission strategies in the behavior of tropical trees. In Tomlinson P.B and M.H Zimmermann (Eds.) Tropical Trees as Living Systems 381-400 pp.
- ADDICOTT, F.T. & LYON J.L. 1973. Physiological ecology abscission In: Kozlowsky T.T. Shedding of plant parts. Academic Press, N.Y., pp. 85-124.
- ALMEIDA, M.R. 1962. Productividad primaria de tres praderas de especies tropicales para (*Erechthia mutica*), grama amarga (*Paspalum conjugatum*) y pangola (*Digitaria decumbens*). Bol. Soc. Bot. Mexico, 41: 3-13.
- ALVAREZ, S.J. 1982. Caída de hojarasca en un Selva Húmeda Tropical de los Tuxtlas, Veracruz. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. D.F. 62 pp.
- ALVAREZ, S.J. 1984. Dinámica de la caída de la hojarasca en una Selva Alta Perennifolia: Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. D.F. 147 pp.
- ALVAREZ, S.J. 1988. Estimación de la caída y descomposición de la hojarasca y su relación con la dinámica de una selva mexicana. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. D.F. 105 pp.
- ALVIN, F. 1964. Tree growth periodicity in tropical climate. In: Zimmermann M.H. The formation of wood in forest trees. Academic Press. N. Y. 479-496.
- ANDRLE, R.F. 1964. A biogeographical investigation of the Sierra of Tuxtlas. Tesis Doctoral. Louisiana State University. Microfilms Ann. Arbor. Mich. 236 pp.
- BAKER, J. & I. BAKER. 1935. The seasons in a tropical rain forest. Partz. Bot. Jour. Linn. Soc. 39: 507-517.
- BECERRA, R. 1986 . Descomposición foliar de cuatro especies arbóreas en una selva húmeda tropical. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 79 pp.
- BERNHARD, F. 1970. Etude de la litiere et de sa contribution au cycle des elements mineraux en forêt ombrophile de Côte D'Ivoire. Oecol. Plant. 5: 247-266
- BERNHARD-REVERSAT, F. 1972. Decomposition de la litiere de fenilles en forêt ombrophile de Basse Côte d'Ivoire. Oecologia Plantarum 7:279-300.
- BOOJH, R. & P.S. RAMAKRISHNAN. 1982. Growth strategy of trees related to successional status. II Leaf Dynamics. Forest Ecology and Management 4:375-386.

- BONGERS, F. J. P. & J. MEAVE DEL CASTILLO & J. CARABIAS. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of tuxtlas, Mexico. Vegetatio 74: 55-60.
- BORMANN, F.H. & G.E. LIRENE. 1979. Patterns and process in a forested ecosystems. Springer Verlag, N.Y.
- BRACHO, R. & FUIG. 1984. Productividad y fenología del Bosque Mesófilo de Montaña de Gómez Farías, Tamaulipas. Resúmenes del IX Congreso Mexicano de Botánica. Michoacán, México.
- BRAY, J.R. & E. GORHAM. 1964. Litter production in forest of the world. Adv. Ecol. Res. 2:101-157.
- BRUNING, . 1968. On the limits of vegetable productivity in the tropical rain forest and the boreal coniferous forest. J. Indian Bot. Soc. 46:314-322.
- BUDOWSKI, G. 1963. Forest succession in tropical lowlands. Turrialba 13:42-44.
- CALDWELL, M.M. 1979. Root structure: the considerable cost of belowground function. In: Solbrig, O. S. Jain, G.E. Johnson & H.F. Raven (Eds.) Topics in plant population biology.
- CARABIAS, J. 1979. Analisis de la vegetación de Selva Alta Perennifolia y comunidades derivadas de esta en una zona calido-húmeda de México. Los Tuxtlas. Veracruz. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. D.F. 68 pp.
- CARABIAS, J. & S. GUEVARA. 1985. Fenología de una selva tropical húmeda y en una comunidad derivada: Los Tuxtlas, Ver. En: Gómez-Pompa, A. & S. del Amo(Eds.) INIREP. Alhambra. México. pp.27-66.
- CARREON, A.Y. 1983. Producción de hojarasca en un bosque Mesófilo de Montaña del estado de Michoacán. México. Tesis Profesional. Escuela de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México. 77 pp.
- CARRILLO, A. 1982. Producción primaria neta aérea del estrato herbáceo y efecto del ganado sobre su composición florística en la Reserva de la Biosfera "La Michilia" Durango. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. D.F. 187 pp.
- CHABOT, B.F. & D.J. HICKS. 1982. The ecology of leaf life spans. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13:229-259
- CHIZON, S.E. 1984. Relación suelo-vegetación en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Ver. (Un análisis de la distribución de los diferentes tipos de suelo en relación con la cubierta vegetal que soporta) Tesis profesional. ENEP. Zaragoza. Universidad Nacional Autónoma de México.

- COMBES, D.E. & W. HADFIELD. 1962. An analysis of the growth of *Mussaenda decolorata*. Journal of Ecology. 50:221-234pp.
- CORNFORTH, J.S. 1970. Leaf-fall in a tropical rain forest. J. Appl. Ecol. 7: 603-608.
- CORREA, C. 1961. Cuantificación de la producción de hojarasca en un bosque Caducifolio de Xalapa, Veracruz, México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 42 pp.
- CRDAT, T.B. 1969. Seasonal flowering behavior in Central Panama. Ann. Missouri Bot. Gard. 56:295-307.
- EDWARDS, F.J. 1977. Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. II. The production and disappearance of litter. J. of Ecol. 65:971-992.
- EDWARDS, F.J. & P.J. GRUBE. 1977. Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea I. The distribution of organic matter in the vegetation and soil. Journal of Ecol. 65:975-992.
- ESTRADA, A., R. COATES & M. MARTINEZ-RAMOS. 1985. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: Un recurso para el estudio y conservación de las selvas del trópico húmedo. En: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II. Gomez-Pompa, A. & S. del Amo (Eds.). INIREB. Alhambra, México. pp.379-393.
- EWEL, J. 1976. Litter fall and leaf decomposition in a tropical forest succession in eastern Guatemala. J. Ecol. 64(1): 293-302.
- EWEL, J.J. 1977. Differences between wet and dry successional tropical ecosystems. Geo. Ecol. Trop. 1(2):103-117.
- FLORES, J. 1971. Estudio de la vegetación del cerro "El Vigía" de la Estación Biología Tropical "Los Tuxtlas", Ver. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 95 pp.
- FRANKIE, G.W. H.G. BAKER & P.A. OPLER. 1974. Comparative phenological studies in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. J. of Ecol. 62:881-919.
- GARCIA, E. 1964. Modificaciones al sistema de clasificación de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la república). OFFSET. LA-Rios, México, D.F. 71 pp.
- GENTRY, A.H. 1983. Lianas and the "paradox" of contrasting latitudinal gradients in wood and litter production. Tropical Ecol. 24(1): 63-67.
- GONZALEZ-ITURBE, A. 1988. Contenido de nutrientes en la hojarasca de especies arbóreas de una selva alta perennifolia. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 80 pp.

- HAINES, E. & R.E. FOLSTER. 1977. Energy flow through litter in a Panamanian forest. J. of Ecol. 65:147-160.
- HOZUMI, K., H. YODA & T. FIRA. 1969. Production ecology of tropical rain forest in southwestern Cambodia II. Photosynthetic production in an evergreen seasonal forest. Nat. Life. SE. Asia 6: 57-81.
- IBARRA-MANRIQUEZ, G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 264 pp.
- JANZEN, H.D. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. Evolution 21:620-637.
- JANZEN, D.H. 1975. Ecology of plants in the tropics. The institute of Biology's Studies in Biology No. 56 Arnold. Londres
- JIMENEZ, A.E. & P. MARTINEZ. 1979. Estudios ecológicos del agroecosistema cafetalero: II. Producción de materia orgánica en diferentes tipos de estructura. Piética 4 (3): 109-126.
- JOHNSON, D., D.W. COLE & S.F. GESSEL. 1975. Processes of nutrient transfer in a tropical rain forest. Piotropica 7 (3): 208-215.
- JOHNSON, D. A. & L. TIESZER. 1976. Above ground biomass allocation leaf growth and photosynthesis patterns in tundra plant forms in Arctic Alaska. Oecologia 24:159-173.
- JORDAN, C.F. 1971b. Productivity of a tropical forest and its relation to a world pattern of energy storage. J. ecol. 59: 127-142.
- JORDAN, C.F. 1983a. Productivity of tropical rain forest ecosystems and the implications for their use as future wood and energy sources. In: Golley, F.B. (Ed.), Tropical rain forest ecosystems, structure and function. Elsevier, Amsterdam. pp 117-136.
- JORDAN, C.F. 1983b. Nutrient regime in the wet tropics: physical factors. In: Physiological ecology of plants in the wet tropics. E. Medina, H. Mooney and C. Vazquez-Yanes (Eds.) Junk Publishers. Netherlands.
- JORDAN, C.F. & P.G. MURPHY. 1978. A latitudinal gradient of wood and litter production and its implication regarding competition and species diversity in trees. The Amer. Midl. Nat. 99(2):415-434.
- KINERSON, R.S., K.O. HIGGINBOTHAM & R.C. CHAPMAN. 1974. The dynamics of foliage distribution within a forest canopy. J. Appl. Ecol. 11: 347-353.

- KIRA, T. 1969. Primary productivity of tropical rain forest. Malayan forester. 32:375-384.
- KIRA, T. 1978. Community architecture and organic matter dynamics in tropical lowland rain forest of southeast Asia with special reference to Pasoh Forest, West Malaysia. In: Tropical Trees as Living Systems. P.R. Tomlinson and M. Zimmermann (Eds.) Cambridge University Press. USA. pp.561-590.
- KIRA, T., K. OGAWA, K. YODA & K. OGUINO. 1967. Comparative ecological studies on three rain types of forest vegetation in Thailand IV. Dry matter production with special reference to the Khao Chong rain forest. Nat. Life, Southeast Asia. 5:149-174.
- KIRA, T. & T. SHEDEL. 1967. Primary production and turnover of organic matter in difernt forest ecosystem of the western Pacific Jap. J. of Ecol. 17:70-87.
- KIRA, T., K. SHINOSAKI & K. HOZUMI. 1969. Structure of forest canopies as related to their primary productivity. Plant Cell Physiol. 10:139-142.
- KLINGE, H. & W.A. RODRIGUES. 1968. Litter production in an area of Amazonian Terra Firme forest. Part I. Litter fall, organic carbon and total nitrogen contents of litter. Amazoniana 1:289-302.
- KLINGE, H. 1977. Preliminary data on nutrient release from decomposing leaf litter in a neotropical rain forest. Amazoniana 6:193-202.
- KUNKEL-WESTPHAL, T. & KUNKEL. 1979. Litter fall in a Guatemalan primary forest, with details of leaf-shedding by some common tree species. J. of Ecol. 67:665-686.
- LONGMAN, K. & J. JENIH. 1974. Tropical Forest and its Environment Longman. Londres. 196 pp.
- LOPEZ, J. 1981. Ecología de manglares y de otras comunidades de halófitas en la costa de laguna de Mecocan, Tabasco. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. D.F.
- LOT-HELGUERAS, A. 1976. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, pasado, presente y futuro. En: Gómez-Pompa, A., C. Vázquez-Yanes, S. del Amo y A. Butanda (Eds.) Regeneración de Selvas. I INIREB. CECSA. Xalapa, Veracruz. México. pp. 31-69.
- LUGO, A. 1970. Photosynthetic studies on four species of rain forest seedlings. In: Odum, H.T. & R.F. Pigeon (Eds.) A tropical rain forest Div. Tech. Inf. US. At Energ. Comm.



- LUGO, E. J., GONZALEZ-LIBOY, E., CINTRON & E. DUBSER. 1978. Structure, productivity and transpiration of a subtropical dry forest in Puerto Rico. Biotropica 10(4):278-291.
- MADGE, D.S. 1965. Leaf fall and litter disappearance in a tropical forest. Fedobiologia 5:273-286.
- MALAISSÉ, D.S., R. FRESON, G. GOFFINET & M. MALAISSÉ-MOUSSET. 1975. Litter fall and litter breakdown in Miombo. In: Golley F.B. and E. Medina (Eds.) Tropical Ecological systems. Ecol. Stud. Vol. 11. Springer-Verlag. N.Y.
- MARTINEZ-RAMOS, M. 1980. Aspectos sinecológicos del proceso de renovación natural de una selva alta perennifolia. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. D.F. 181 pp.
- MEAVE DEL CASTILLO, 1987. Longevidad de las hojas de tres especies de árboles perennifolios de selva tropical húmeda. Tesis Profesional. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 144 pp.
- MEDINA, E. & KLINGE. 1983. Productivity of tropical forest and tropical woodlands. Enciclopedia of Plant Physiology Lange, O.L., F.S. Nobel, C.E. Osmond and H. Ziegler (Eds.) New Series Vol. 12D. Springer Verlag. N.Y. pp. 281-303.
- MIRANDA, F. & E. HERNANDEZ. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Bol. Soc. Bot. Méx. 29: 29-72.
- MOONEY, H. 1972. The carbon balance of plants. Ann. Rev. Ecol. Syst 3: 315-346.
- MOONEY, H. & S.L. GULMON. 1983. The determinants of plants productivity- natural vs. man-modified communities. In: Mooney, H and M. Boddraw (Eds.). Disturbance and ecosystems components of response. Ecological Studies 44. Springer-Verlag. Berlin. pp.146-158.
- NEWBOULD, P. 1967. Methods of estimating the primary production of forest. IPB Handbook No. 2. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 62 pp.
- NEWHOUSE, M. E. & H.A. MADGWICK. 1968. Comparative seedling growth of four hardwood species. Forest science 14: 27-30.
- NYE, P.H. 1961. Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest. Plant and soil 8 333-346.
- ODUM, H.T. 1970. Summary: An emerging view of the ecological systemat El Verde. In: Odum, H.T and R.F. Pigeon (Eds.). A tropical rain forest. Div. Tech. Inf. U.S. At. Energ. Comm.

- ODUM, H.T. & C. JORDAN. 1970. Metabolism and evapotranspiration of the lower forest in a giant plastic cylinder. In: A Tropical Rain Forest: A study of Irradiation and Ecology at El Verde, Puerto Rico. Odum, H.T and R. Pigeon (Eds.) U.S. Atomic Energy Commission. Washington, D.C. pp. 1165-1199.
- OGAWA, H. 1978. Principles and methods of estimating primary production in forest. In: Biological Production in a Warm temperate evergreen oak forest of Japan. Kira, T., Ono and Hasekawa (Eds.). IBP. Univ. Tokyo Press, Tokyo, Japan.
- PEET, K.R. 1981. Changes in biomass and production during secondary forest succession. In: West, H.H. Shugart and D.B. Botkin (Eds.) Forest succession: concepts and application. Springer-Verlag. N.Y. pp.324-336.
- PIÑERO, D., J. SARUKHAN & E. GONZALEZ. 1977. Estudios demográficos en plantas. *Astrocaryum mexicanum*. Liebm. I. Estructura de poblaciones. Bol. Soc. Bot. Mex. 37: 69-118.
- PROCTOR, J. 1963. Tropical forest litter fall I. Problems of data comparison. In: Sutton, S.L., T.C. Whitmore and A.C. Chadwick. (Eds.). Tropical rain forest Ecology and management. Blackwell Scientific Publications. Oxford pp.257-273.
- PROCTOR, J. 1964. Tropical forest litterfall II: The data set. Lucs Philosophical Literary Society. pp. 93-113.
- PROCTOR, J. J.M. ANDERSON, S.C. FOGDEN & H.W. WALLACK. 1983. Ecological studies in four contrasting lowland rain forest in Gunung Molo National Park, Sarawak. II. Litterfall, standing crop and preliminary observations on herbivory. J.Ecol. 71 (1):261-283.
- PURATA, V. S. 1964. Studies on secondary succession in Mexican Tropical Rain Forest. Tesis Doctoral. Institute of Ecological Botany. University of Uppsala.
- RATHCKE, B. & E. LACEY. 1965. Phenological patterns of terrestrial plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 16:179-214.
- RIOS-MACBETH, F. 1952. Estudio geológico de la región de Los Tuxtles, Ver. Asoc. Mex. Geol. Petrol. Bol. 4:325-376.
- RICO, B. 1972. Estudio de la sucesión secundaria en la Estación de Biología Tropical, Los Tuxtles. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 28 pp.
- RODIN, L.E. & N.I. BRAZILEVICH. 1967. Production and mineral cycling in terrestrial vegetation. Oliver and Boyd. Edinburg. 288 pp.

- ROJO. 1957. Microambiente y fenología de especies arbóreas de la selva en Los Tuxtlas. Veracruz. Tesis profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 98 pp.
- ROS, T.A.V. 1963. Fenología de una comunidad secundaria derivada de selva alta perennifolia. Tesis Profesional. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 87 pp.
- SHUKLA, R.P. & RAMAKRISHNAN. 1964. Leaf dynamics of tropical trees related to sucesional status. New Phytol 97: 697-706.
- SOHAL, R. & F.J. ROHLF. 1961. Biometry W.H. Freeman & Co., San Francisco. 659 pp.
- SOTO, M. 1978. Algunos aspectos climáticos de la región de los Tuxtlas. Veracruz. En: Regeneración de Selvas. Vol. I Gómez-pompa, A., C. Varquez-Janes, S. del Amo y A. Butanda (Eds.). INIREB. CECOSA. Xalapa. Veracruz. México. pp.31-69.
- SOUSA, S. M. 1968. Ecología de las leguminosas de Los Tuxtlas, Ver. En. Inst. Ecol. Ser. Bot 39 97-112 Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- SPAIN, A.V. 1964. Litter fall and the standing crop of litter in three tropical Australian rain forest. J. of Ecol. 72:947-961.
- SFRUGEL, D.G. 1965. Natural disturbance and ecosystems energetics. In: Pickett, S. and P.S. White (Eds.). The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press. Londres.
- STEEL, R.G. & J.H. TORRIE. 1960. Principles and procedures of statistics: A biometrical approach. Mc Graw Hill. Kogakusha. Ltd. Tokyo. 633. pp.
- STEPHENS, G.R. & P.E. WAGBONER. 1970. Carbon dioxide exchange of a tropical rain forest. Part I. Bioscience 20:1050-1053.
- TOLEDO, V. 1976. La estacionalidad de las flores por los colibríes de una selva tropical húmeda en México. Biotropica 7 (1):63-70.
- VIZCAINO, C.M. 1983. Patrones temporales y espaciales de producción de hojarasca en una selva baja caducifolia en la costa de Jalisco. México. Tesis Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 137 pp.
- VITOUSEK, F. 1982. Nutrient Cycling and nutrient use efficiency. The Amer. Nat. 119:553-572.
- YODA, K. 1967. Community respiration. Nat. Life SE. Asia 5: 83-148pp.

- YODA, K. 1974. Three dimensional-distribution of light intensity in a tropical rain forest of west Malasya, Jpn. J. Ecol. 24:247-254.
- WHITTAKER, R.H. & G. LIKENS. 1975. The biosphere and man. In: Lieth, H. & R. Whittaker (Eds.) Primary productivity on the biosphere. Springer-Verlag, Berlin pp 305-326.
- WANNER, 1970. Soil respiration, litter fall and productivity of tropical rain forest. J. Ecol. 58:543-547.
- WATSON, D.J. 1956. Leaf growth in relation to crop yields. In: Milthorpe, F. (Ed.) The growth of leaves. Butterworths, Londres. 178-191.
- WOODS, F.W. & C.M. GALLEGOS. 1970. Litter acumulation in selected forest of the Republic of Panamá. Biotropica 2(1):46-50.

APENDICE I. Atributos Estructurales de las Especies del Cerro del Vigía.

ESPECIE	No. IND	A.B.	DEN REL	AB REL	V.I.
<i>Alchornea latifolia</i>	12	55440.40	0.006431	0.170957	20.54%
<i>Tipha mexicana</i>	55	45511.111	0.143171	0.002375	10.81%
<i>Pterocarpus rohrii</i>	8	19969.28	0.017621	0.100012	11.04%
<i>Rheedia adullis</i>	40	5978.527	0.089105	0.030102	11.03%
<i>Astrocaryum mexicanum</i>	49	1215.826	0.107929	0.006137	11.41%
<i>Dendropanax arboreus</i>	8	14286.24	0.017621	0.072122	6.97%
<i>Pouteria durandii</i>	21	7210.569	0.046255	0.006401	9.27%
<i>Parama occidentalis</i>	25	2567.572	0.055066	0.012962	8.00%
<i>Licania sp.</i>	15	6771.666	0.035039	0.034185	6.72%
<i>Beetandora umbigera</i>	4	10174.21	0.008610	0.051083	6.03%
<i>Gnaphalium glaberrimum</i>	6	3505.667	0.017621	0.009022	5.05%
<i>Vochylia guatemalensis</i>	1	9180.16	0.002202	0.046440	4.95%
<i>Tourpinia occidentalis</i>	5	6912.611	0.011619	0.001066	4.00%
<i>Guararibes guatemalensis</i>	11	2450.332	0.024209	0.012410	3.65%
<i>Platymicium pinnatum</i>	2	5175.453	0.004405	0.001196	3.53%
<i>Clarisia biflora</i>	5	4021.082	0.011013	0.004019	3.54%
<i>Psychotria foyouana</i>	13	1982.679	0.006607	0.003465	3.11%
<i>Psidium guajava</i>	8	1526.667	0.012623	0.000060	2.75%
<i>Hylocarpus longipet</i>	10	619.5196	0.022022	0.001127	2.53%
<i>Croton schiedeanus</i>	7	1045.857	0.015410	0.000221	2.47%
<i>Boltonia mirandea</i>	1	2450.332	0.001201	0.000470	2.47%
<i>Trichilia pallida</i>	10	271.2923	0.022022	0.001674	2.32%
<i>Spondias mombin</i>	2	3755.125	0.004405	0.010957	2.04%
<i>Colatola lasvigata</i>	5	2015.135	0.011013	0.001013	2.12%
<i>Psychotria similis</i>	7	655.3258	0.015410	0.000717	1.97%
<i>Coccoloba hondurensis</i>	3	2493.212	0.006607	0.012132	1.97%
<i>Ilex aff. valeri</i>	7	2825.852	0.004405	0.014366	1.87%
<i>Neea psychotrioides</i>	3	2525.954	0.006607	0.011094	1.86%
<i>Pterocarpus sp.</i>	1	3141.65	0.002202	0.015661	1.81%
<i>Ficus voponensis</i>	2	2599.816	0.004405	0.010124	1.75%
<i>Cordia megalantha</i>	2	2536.004	0.004405	0.012964	1.74%
<i>Lonchocarpus orientis</i>	1	2604.87	0.002202	0.012457	1.57%
<i>Guarea glabra</i>	2	2514.501	0.004405	0.011179	1.56%
<i>Piper aequale</i>	5	209.2224	0.012215	0.001056	1.43%
<i>Guarea bijuga</i>	5	455.2504	0.011013	0.002348	1.34%
<i>Amphitecna tuxtliensis</i>	5	445.7260	0.011013	0.002350	1.32%
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	1	2166.5	0.002202	0.010537	1.31%
<i>Virola guatemalensis</i>	5	417.8867	0.011013	0.002109	1.31%
<i>Amelocera haiti</i>	2	1450.541	0.004405	0.007369	1.16%
<i>Parlatia sp.</i>	5	117.2422	0.011013	0.000591	1.16%
<i>Cupania detata</i>	1	1778.58	0.002202	0.000976	1.12%
<i>Guararibes funebris</i>	4	337.1299	0.008610	0.001701	1.05%
<i>Tourpinia sp.</i>	1	1570.88	0.002202	0.001636	1.01%
<i>Urera elata</i>	4	209.0769	0.008610	0.001082	0.90%
<i>Bunchocia lindensis</i>	4	167.4020	0.008610	0.000845	0.97%
<i>Poulsenia armata</i>	3	580.5231	0.006607	0.002971	0.96%
<i>Trichilia moschata</i>	3	526.3683	0.006607	0.002657	0.93%
<i>Tridimiri</i>	3	308.5608	0.006607	0.001557	0.82%

<i>Trichostema mexicanum</i>	1	1104.100	0.001200	0.003574	0.78%
<i>Aegiphila cortasicensis</i>	3	141.6100	0.003600	0.00714	0.73%
<i>Daphnopsis atlantica</i>	2	86.57471	0.003600	0.00417	0.70%
<i>Salvia dentata</i>	2	272.9892	0.004400	0.00160	0.68%
<i>Senecio alvifolia</i>	1	884.2	0.002200	0.00564	0.67%
<i>Lunaria mexicana</i>	1	602.71	0.003000	0.00347	0.57%
<i>Piper amalago</i>	2	219.0034	0.004400	0.00100	0.55%
<i>Combretellum bailletii</i>	2	182.7660	0.004400	0.00010	0.53%
<i>Nectandra sp.</i>	1	571.95	0.002200	0.00200	0.51%
<i>Coctea dendrocarpa</i>	2	67.25057	0.004400	0.00333	0.47%
<i>Sapranthus microcarpa</i>	2	64.93001	0.004400	0.00017	0.47%
<i>Eugenia sp.</i>	2	51.29000	0.004400	0.00258	0.47%
<i>Bipolaris minutiflora</i>	2	40.80000	0.004400	0.00005	0.46%
<i>Bursera sinaruba</i>	1	466.00	0.002200	0.00257	0.46%
<i>Salvia megastachya</i>	2	39.61007	0.004400	0.00014	0.45%
<i>Berteriodendron guatemalense</i>	1	450.64	0.002200	0.00220	0.45%
<i>Hollinella viridiflora</i>	2	20.81575	0.004400	0.00100	0.45%
<i>Vitis sp.</i>	1	404.00	0.002200	0.00262	0.42%
<i>Platanus dendron lindeni</i>	1	161.00	0.002200	0.00011	0.31%
<i>Cissampelos digina</i>	1	115.70	0.002200	0.00000	0.20%
<i>Psychotria chianensis</i>	1	102.56	0.002200	0.00151	0.27%
<i>Aphano</i>	1	74.00	0.002200	0.00037	0.26%
<i>Scaevola yacuba</i>	1	66.00	0.002200	0.00017	0.15%
<i>Hipoc</i>	1	53.10	0.002200	0.00268	0.25%
<i>Croton sp.</i>	1	27.00	0.002200	0.00014	0.23%
<i>Hipoc</i>	1	26.50	0.002200	0.00010	0.23%
<i>Psychotria flava</i>	1	17.2	0.002200	0.00006	0.22%
<i>Cudrania alata</i>	1	11.45	0.002200	0.00007	0.20%
<i>Nectandra globosa</i>	1	10.00	0.002200	0.00005	0.23%
<i>Randia pterocarpa</i>	1	0.44	0.002200	0.00007	0.23%

TOTAL: Especies: 78 #Ind=454 1000000

APENDICE II. Atributos Estructurales de las Especies del Acahual.

ESPECIE	A.D.	No. ind	AE REL	DEH REL	VI
Myriocarpa longipes	14000.00	266	0.005540	0.277951	36.34%
Cecropia obtusifolia	23442.72	63	0.103630	0.065830	19.95%
Robinsonella mirandae	18624.99	38	0.106167	0.039707	14.58%
Lonchocarpus guatemalensis	14045.06	61	0.000060	0.063740	14.38%
Heliconia pendiculata	14053.96	13	0.084671	0.013504	9.82%
Eupatorium galeottii	2700.638	60	0.015394	0.062695	7.81%
Ficus insipida	11905.75	7	0.068322	0.007314	7.56%
Casahuate nitida	3421.910	53	0.018505	0.055301	7.45%
Spondia mombin	3300.423	43	0.018613	0.044812	6.37%
Cupania dentata	5831.231	20	0.032209	0.027160	6.04%
Albizia purpusii	3162.279	34	0.018025	0.015527	5.36%
Inga sepindicoides	6636.019	14	0.037877	0.014629	5.25%
Croton zehedanus	4714.160	23	0.026872	0.024032	5.09%
Zanthoxylum kellermanii	2478.900	6	0.043681	0.006269	4.69%
Poulsenia armata	5265.829	12	0.030016	0.012532	4.26%
Piper xantani	1604.405	24	0.009601	0.025076	3.47%
Bursera simaruba	2644.070	10	0.015071	0.018903	3.39%
Brodiaea alicastrum	4460.38	1	0.001565	0.001044	2.76%
Trichospermum mexicanum	3825.934	11	0.016108	0.011494	2.76%
Piper amalago	516.8731	17	0.002968	0.017763	2.07%
Stemadenia donnell-smithii	675.8186	13	0.003852	0.013564	1.74%
Cymbopetalum baillonii	2052.008	4	0.011687	0.004179	1.59%
Ciparuna andina	550.8713	11	0.003140	0.011494	1.46%
Tetrorchidium rotundatum	1201.576	4	0.010209	0.004179	1.44%
Pseudolmedia oxyphyllaris	812.1500	3	0.004629	0.009404	1.40%
Cynometra retusa	2070.42	1	0.011601	0.001044	1.26%
Rollinia jimenezii	1545.474	3	0.008909	0.003134	1.19%
Urera castrochana	176.5649	9	0.001006	0.009404	1.04%
Swartzia guatemalensis	760.0643	5	0.004332	0.005224	0.96%
Amelia longipes	512.3596	4	0.005200	0.001179	0.94%
Erythrina forquensis	331.1560	7	0.001887	0.007314	0.92%
Dendropanax arboreus	306.8502	7	0.001749	0.007314	0.91%
Cytarexylum	1151.724	2	0.005565	0.002089	0.87%
Cytarexylum affine	1110.092	2	0.006227	0.002089	0.84%
Tratacha	1138.22	1	0.008488	0.001044	0.75%
Sapranthus microcarpus	884.04	1	0.005039	0.001044	0.61%
Pouteria durlandii	699.6713	2	0.003988	0.002089	0.61%
Neo sa	688.0499	2	0.001751	0.002089	0.56%
Jacaratia	466.3920	3	0.002656	0.003134	0.53%
Tabernaemontana	613.6958	2	0.003498	0.002089	0.56%
Acacia mayana	160.5897	4	0.000915	0.004179	0.51%
Acalypha diversifolia	130.3677	4	0.000743	0.004179	0.49%
Machaerium floribundum	284.0247	3	0.001619	0.003134	0.48%
Senna multijuga	607.87	1	0.003465	0.001044	0.45%
Boc gu	31.30418	4	0.000178	0.004179	0.44%
Dalbergia	117.7340	3	0.000671	0.003134	0.38%
Allophillus compostachis	88.06122	3	0.000501	0.003134	0.36%
Chamaedorea tepejilote	53.33680	3	0.000304	0.003134	0.34%
Piper hispidum	43.09597	3	0.000245	0.003134	0.34%
Inga brevipedicelata	199.3805	2	0.001136	0.002089	0.32%
Oreopanax	373.4	1	0.002128	0.001044	0.32%
Cordia megalantha	132.7901	2	0.000756	0.002089	0.28%
Sapium	288.39	1	0.001643	0.001044	0.27%

<i>Aegiphilia costaricensis</i>	48.7175	2	0.000277	0.002089	0.24%
<i>Aurelia</i> sp	31.91056	2	0.000191	0.002089	0.23%
<i>Bac do</i>	205.20	1	0.001170	0.001044	0.22%
<i>Hectandra ambigua</i>	15.35645	2	0.000087	0.002089	0.22%
<i>Casparia badura</i>	14.85312	2	0.000084	0.002089	0.22%
<i>Platymicium pinnatum</i>	14.72501	2	0.000083	0.002089	0.22%
<i>Pleurotodesmora</i>	15.10567	2	0.000077	0.002089	0.22%
<i>Psychotria chapensis</i>	147.14	1	0.000838	0.001044	0.19%
<i>Omphalea oleifera</i>	137.71	1	0.000764	0.001044	0.18%
<i>Tachosperma</i>	100.84	1	0.000630	0.001044	0.17%
<i>Iga si</i>	93.03	1	0.000530	0.001044	0.16%
<i>Ficus pertusa</i>	89.11	1	0.000509	0.001044	0.15%
<i>Sci me</i>	56.7	1	0.000323	0.001044	0.14%
<i>Copindus sapindicoides</i>	50.94	1	0.000290	0.001044	0.13%
<i>Nectandra reticulata</i>	47.38	1	0.000270	0.001044	0.13%
<i>Sax se</i>	45.84	1	0.000261	0.001044	0.13%
<i>Boreonia</i>	40.2	1	0.000240	0.001044	0.13%
<i>Rhedia edulis</i>	32.79	1	0.000186	0.001044	0.12%
<i>Solanum</i>	28.73	1	0.000162	0.001044	0.12%
<i>Turpinia occidentalis</i>	28.43	1	0.000162	0.001044	0.12%
<i>Sapindus capensis</i>	27.53	1	0.000156	0.001044	0.12%
<i>Piptocarpha</i>	26.94	1	0.000153	0.001044	0.12%
<i>Abuta panamensis</i>	19.02	1	0.000108	0.001044	0.12%
<i>Psychotria flava</i>	12.24	1	0.000069	0.001044	0.11%
<i>Pterocarpus rohrii</i>	10.71	1	0.000061	0.001044	0.11%
<i>Capparis mo</i>	10.16	1	0.000057	0.001044	0.11%
<i>Lunaria mexicana</i>	8.28	1	0.000052	0.001044	0.11%
<i>May de</i>	8.84	1	0.000050	0.001044	0.11%
<i>Malmea depressa</i>	6.94	1	0.000050	0.001044	0.11%
<i>Hollimedis viridiflora</i>	7.96	1	0.000048	0.001044	0.11%
<i>eugeniaeugeniiseugeniiseug</i>	5.09	1	0.000038	0.001044	0.11%
<i>Psychotria simiarum</i>	5.09	1	0.000029	0.001044	0.11%
<i>Genipa americana</i>	4.48	1	0.000025	0.001044	0.11%
<i>Hiperbaena</i>	3.0	1	0.000022	0.001044	0.11%
<i>Vimeria partelli</i>	2.86	1	0.000016	0.001044	0.11%

TOTALS Especies=88 175429.0 #ind=957