

201
24

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Productividad de Raíces en una Selva
Húmeda Tropical

TESIS

Que para obtener el título de

B I O L O G O

presenta :

Irene Sánchez Gallén

México, D.F.

mayo 1992

TESIS CON
FALSA LE ORIGEN



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.

INDICE

Agradecimientos

RESUMEN

I. INTRODUCCION	1
II. ANTECEDENTES	11
1. Antecedentes generales	11
2. Estudios en México	13
3. Antecedentes del trabajo	14
III. OBJETIVOS	15
IV. ZONA DE ESTUDIO	16
1. Geología	16
2. Suelos	17
3. Clima	20
4. Vegetación	24
V. METODOLOGIA	26
1. Descripción del método	26
1.1. Distribución vertical. Perfiles	26
1.2. Estimación de la productividad. Tubos	27
1.2.1. Trabajo de campo	27
1.2.2. Trabajo de laboratorio	30
2. Análisis de resultados	31
2.1. Perfiles	31
2.2. Tubos	33
VI. RESULTADOS	36
1. Distribución vertical	36
2. Productividad	48
VII. DISCUSION Y CONCLUSIONES	65
1. Distribución vertical	65
2. Productividad	67
VIII. BIBLIOGRAFIA	73

RESUMEN

Los sistemas radicales siempre han sido relegados a un segundo plano en estudios ecológicos de cualquier índole, sin embargo, no es posible conocer y describir la historia de vida de las plantas, profundizar en estudios de competencia, desarrollar estrategias de manejo de recursos apropiadas, etc., sin tomarlos en cuenta.

El presente trabajo tiene como objetivo describir la distribución radical, estimar la productividad hipogea, determinar su comportamiento y conocer la relación que existe con los factores físicos que la determinan.

En una zona de selva húmeda tropical en Los Tuxtlas, Veracruz, se llevaron a cabo 5 perfiles y 9 colectas bimensuales de raíces, a lo largo de dos años de estudio. Por razones prácticas, las raíces encontradas en los perfiles fueron clasificadas en rango 1 y rango 2 (menor o igual a 5 mm y mayor de 5 mm de diámetro, respectivamente). Para el caso de las colectas y con base en la bibliografía, se separaron en clase I, clase II y clase III (menor o igual a 1 mm de diámetro, entre 1 mm y 3 mm, y mayores de 3 mm, respectivamente).

El análisis de la distribución radical indica que en promedio alrededor del 60% de las raíces se distribuyen en los primeros 40 cm de profundidad, y que es entre los 10 y 20 cm donde se tiene el 20% de las raíces correspondientes al rango 1. Asimismo, agrupando los perfiles en dos grupos (sujetos a perturbación y perfiles sin perturbación) se hallaron diferencias significativas en cuanto a la distribución del rango 1 ($\chi^2 = 200.9$, $p < 0.001$). Al comparar la distribución entre profundidades si se detectaron diferencias significativas para ambos rangos ($\chi^2_{\text{rango 1}} = 426.5$, $\chi^2_{\text{rango 2}} = 47.52$, $p < 0.005$).

La asignación de recursos a lo largo del tiempo fue diferencial para cada clase ya que el ANOVA indicó que hubo diferencias significativas entre las tasas de incremento del peso por colecta en las dos clases diamétricas. En el caso de la clase I, mediante la prueba de Tukey, se obtuvieron dos grupos claramente definidos ($p < 0.05$) por la precipitación: las colectas correspondientes al ciclo de secas y aquellas del ciclo de lluvias y nortes; para la clase II resultaron dos grupos, sin embargo, parece ser que se relacionan más con otra variable diferente a la precipitación. Mediante la prueba de comparación de dos medias (t-Student) se obtuvieron diferencias significativas entre las clases I y II para todas las colectas.

Al llevar a cabo el análisis de la relación entre la precipitación y la productividad, se obtuvo un modelo potencial significativo ($F_{clase I} = 17.85, p < 0.001$; $F_{clase II} = 7, p < 0.05$) para ambas clases considerando un mes de retraso. En cuanto a la temperatura media, el modelo potencial con dos meses de retraso para la clase I fue significativo ($F = 18.355, p < 0.005$). Para la clase II, el modelo más significativo fue el lineal con tres meses de retraso ($F = 9.13, p < 0.05$).

La clase I contribuye en mucho (70%) a la productividad hipogea. Esta se estima alrededor de 1.3 tonha-año⁻¹, valor por debajo de lo esperado para zonas de estructura vegetal semejante.

La clase III sólo se presentó cinco veces durante todo el estudio por lo que no se consideró para ninguno de los análisis.

Se discute el posible papel de la eutrofia, la precipitación, la temperatura y la metodología aplicada como explicaciones a los resultados obtenidos.

I. INTRODUCCION

Las selvas húmedas tropicales son de los tipos de vegetación que se localizan en la zona tropical húmeda la cual se caracteriza por sus altas y constantes precipitaciones y temperaturas (García, 1987; Toledo et al., 1989).

En México el trópico cálido húmedo cubre cerca de 18 millones de hectáreas, lo que equivale a aproximadamente 9% del territorio nacional. Generalmente, el tipo de vegetación que se establece en esta zona son las selvas altas perennifolias y las selvas medianas subperennifolias (Toledo et al., 1989).

Las selvas altas perennifolias se caracterizan por tener una alta diversidad biológica (Toledo, 1976). La gran cantidad de especies que habitan en estos sistemas es reflejo de una alta productividad biológica y de un funcionamiento muy complicado. Cada especie tiene sus propias características y juega un papel determinado en este complejo. En sistemas como este, donde hay un gran número de individuos, su sobrevivencia está regulada y determinada por relaciones muy finas con el ambiente y con otros individuos, es por ello que resultan ser muy frágiles y difíciles de recuperarse ante perturbaciones externas a ellos (Pickett y White, 1985; Toledo et al., 1989).

Actualmente, una de las mayores preocupaciones a nivel mundial es generar nuevas propuestas para el manejo, conservación y regeneración de estos recursos no renovables (Gómez-Pompa, et al., 1976) y evitar la sustitución de estos sistemas naturales

por sistemas agrícolas poco eficientes o la explotación dirigida y no racional de ciertas especies arbóreas de importancia maderera ya que todo esto repercute en la desaparición de las selvas (Jordan, 1989). México es un ejemplo de esta degradación ya que antes de 1970 poseía alrededor de 10 millones de hectáreas ocupadas por selvas y actualmente sólo le resta 1 millón, concentradas en la Lacandona, el Uxpanapa y en Los Tuxtlas (Toledo *et al.* 1989).

El establecer estrategias de regeneración o uso de los sistemas implica tener un amplio conocimiento de lo que está pasando dentro de ellos, es por eso que el análisis de la dinámica de los sistemas es una de las vías más utilizadas para abordar el estudio de su regeneración. Conociendo la dinámica profundizamos en el análisis del ciclo de la materia, energía y nutrientes los cuales son indicadores de la eficiencia del sistema en transformar los recursos que capta en biomasa y, a través de este estudio, es posible hacer predicciones y propuestas concretas que conlleven a un mejor aprovechamiento de estos recursos (Jordan, 1989).

Uno de los parámetros de la dinámica de un sistema es la productividad primaria neta (PPN), que consiste en toda aquella energía fijada por fotosíntesis que pasa a formar parte de la biomasa de la planta (tal como hojas, ramas, frutos, flores y raíces). La PPN más la respiración del sistema es a lo que se le denomina productividad primaria bruta (PPB) (Golley, 1979; Jordan, 1983). El sistema tiene una productividad neta (PNE) que resulta de la resta de la PPN menos la respiración total del

conjunto de heterótrofos, cuando el sistema se encuentra en el equilibrio la PNE es equivalente a cero (i.e. el equivalente a todo aquello que se fija por fotosíntesis se pierde por respiración) (Golley, 1979). La productividad representa una tasa de producción de biomasa y se expresa en unidades de peso por área por tiempo, a diferencia de la biomasa producida (o producción de biomasa) que se mide en unidades de peso por área. En el primer caso, se obtiene el valor de la cantidad de biomasa que está entrando y saliendo del sistema a lo largo de un tiempo dado, mientras que en el segundo caso, es la biomasa presente en el sistema en un momento dado (Golley, 1979; Begon *et al.*, 1986). Por lo que hasta cierto grado no son comparables y de hecho, los métodos para su estudio son diferentes.

La PPN se estima a partir de la biomasa producida en el tiempo, esta se puede dividir en epigea (todo por arriba del suelo) e hipogea (todo por abajo). Desde que se iniciaron los estudios sobre productividad la zona epigea ha sido la que ha recibido mayor atención y desarrollo, y la hipogea se ha quedado muy relegada. Inicialmente, se consideró suficiente el asignarle un porcentaje constante con respecto a lo obtenido para la epigea, que era del 20% (Newbould, 1968). Sin embargo, estudios más recientes y detallados han demostrado que en zonas particulares de vegetación perenne (como estepas, praderas, bosque decídúo y tundra ártica) la asignación de recursos hacia la parte hipogea puede ser de entre 50 y 80% del total de la PPN, esto implica que muchos de los estudios de productividad han estimado muy por abajo del valor real lo que representa el sistema hipogeo (Newbould, 1968; Caidwell, 1980).

El sistema radicular está constituido por raíces primarias y secundarias. Las raíces primarias forman parte principal de la estructura de sosten y las secundarias de la de absorción de nutrimentos y agua. Una raíz se desarrolla a partir de un primordio radical que es un grupo de células meristemáticas que se originan por debajo de una raíz o tallo previamente existentes. Este desarrollo da lugar a una estructura con una morfología muy variable dependiente de las condiciones ambientales y de la especie a la que pertenezca (Bell, 1991). El sistema radical presenta alta plasticidad de respuesta por lo que es fácilmente modificable aunque dentro de una misma especie es más o menos uniforme (Cody, 1986).

Todo lo anterior lleva como consecuencia que al comenzar un estudio de la productividad hipogea (PH) surjan diversos problemas con los que el investigador se debe de enfrentar, principalmente pueden ser de tipo metodológico que a su vez acarrearán muchos problemas de interpretación (Santantonio *et al.*, 1977; Head, 1971; Bray, 1963; Klinge, 1973a, b, c; Klinge *et al.*, 1975; Caldwell y Virginia, 1989; Kummerow *et al.*, 1983).

A continuación se hace una síntesis de los diversos métodos utilizados para su estudio, es necesario recalcar que no existe aún una metodología general, lo que origina posteriores problemas de comparación entre los diversos autores.

La estimación de la productividad hipogea generalmente se hace con base en la excavación de todo el sistema radical o la extracción de muestras, llamadas "cores", obtenidas en un

momento dado o colectadas a lo largo del tiempo (Caldwell y Virginia, 1989).

La excavación provee de una descripción profunda de la morfología de los sistemas radicales y puede ser útil para estudiar la sobreposición de raíces de plantas vecinas en un momento dado. Pero es un estudio puntual que no refleja las fluctuaciones, en cuanto a biomasa, que pudiese presentar la planta. Para cubrir esta deficiencia se utiliza el sistema de extracción de muestras de suelo con raíces. Este método nos permite conocer la dinámica de las raíces y, principalmente, de las finas -aquellas que se encuentran entre 0.05cm y 0.2cm de diámetro (Klinge, 1973a)-, que son las que presentan un recambio continuo, y por lo tanto, constituyen el mayor gasto a nivel radical.

Otra metodología, recientemente utilizada, consiste en el uso de tubos de plástico, enterrados y colectados a diferentes lapsos de tiempo. El método aplicado en este trabajo es una modificación de este tipo de metodología ya que en el primer caso todos los tubos a ser colectados durante el periodo de estudio son enterrados verticalmente al mismo tiempo, mientras que en el segundo caso se enterró un número menor horizontalmente y fueron colectados y enterrados a diferentes intervalos de tiempo, esto asegura que no habrá un saturamiento de raíces en los tubos, que se conoce la edad de producción, lo que puede dar una idea de las tasas de recambio de raíces si se estimara la necromasa, permite una estimación de la producción mínima pero también implica problemas tales como probable alteración del desarrollo radical

por la perturbación continua (Kummerow, *comm. pers.*).

Al igual que para la productividad epigea (Alvarez, 1988) existen factores que limitan la productividad hipogea. Debido a que gran parte de las raíces se encuentran en una matriz de suelo dentro de la cual se desarrollan, las propiedades físicas del suelo (permeabilidad, impedancia, aireación, textura y estructura) son, junto con las propiedades químicas (capacidad de intercambio catiónico (CIC), concentración de nutrimentos, disponibilidad de nutrimentos, agua y oxígeno) uno de los factores principales a considerar en la discusión del desarrollo radical (Baver *et al.*, 1980; Gregory *et al.*, 1990).

Las asociaciones mutualistas y microorganismos del suelo también pueden ser importantes en la producción de raíces (Richards, 1987; Gregory *et al.*, 1990).

La temperatura ambiental y la precipitación de un sistema influyen sobre las propiedades físicas y químicas del suelo, por lo que son parámetros que se deben de considerar (Gregory *et al.*, 1990). Cuenca *et al.* (1983) señalan una estrecha relación directa entre la precipitación y la producción obtenida.

La disponibilidad de agua está inversamente relacionada con el potencial hídrico del suelo. Al haber menor disponibilidad de agua se produce un incremento en el potencial hídrico que genera una menor penetración radical debido a que incrementa la impedancia mecánica (o resistencia) del suelo. El alargamiento de las raíces decrece en proporción logarítmica con el aumento

de la impedancia (Baver *et al.*, 1980).

La temperatura del suelo es un factor importante que controla la actividad microbiana y los procesos implicados en la producción de biomasa. La descomposición de la materia orgánica y la mineralización de las formas orgánicas del nitrógeno aumentan con la temperatura. La cantidad de materia orgánica residual es mayor a bajas temperaturas, y parece ser que para estos procesos existe un valor óptimo de temperatura del suelo, por debajo y por arriba del cual la actividad se reduce (Baver *et al.*, 1980; Shaver y Billings, 1975).

El comportamiento general de la temperatura en el suelo está en función de la estructura del suelo y la profundidad, generalmente, en las capas someras de suelo (0 a 10 cm) se presenta una mayor oscilación térmica a lo largo del día, mientras que conforme aumentamos la profundidad, la oscilación comienza a disminuir, hasta tal grado (p.e. a 20 cm) que llega a ser homogénea a lo largo del día, la magnitud de dicha oscilación está en función de la textura del suelo (Baver *et al.*, 1980).

Otra característica que influye en el desarrollo radical es la fertilidad del suelo, que está en función de sus propiedades físicas y químicas. Suelos con 5% de materia orgánica, 50% de poros (25% de los cuales deben ser grandes para la aireación, y 25% chicos para el almacén de agua) y 45% de minerales se les puede considerar suelos fértiles; por ejemplo, suelos con muy poca porosidad y muchos minerales no son

considerados fértiles (Baver et al., 1980).

Gran parte de los estudios llevados a cabo con nutrimentos mencionan que suelos fértiles favorecen la asignación de recursos hacia las partes epigeas. Debido a que los nutrimentos no son un recurso limitante no existe competencia por ellos y, por lo tanto, no hay una tendencia a la proliferación radical para eficientizar su aprovechamiento (Chapin, 1980; Vitousek y Sanford, 1986; Gower, 1987).

Al comparar la producción de raíces con respecto a la fertilidad de los suelos de varios trabajos, Vitousek y Sanford (1986) encontraron que existía una relación inversa entre la fertilidad del sitio y la producción radical. Sin embargo, Kellman (1970) encontró que en suelos arenosos muy deslavados y con un mayor contenido nutricional, eran los nutrimentos responsables de la proliferación radical, hecho que Eissenstat y Caldwell (1988) reafirman.

Estas respuestas tan diversas están relacionadas con las historias de vida y, por lo tanto, con la asignación de recursos que cada una de las especies vegetales presenta como resultado de un proceso evolutivo. Por lo tanto, los patrones de morfología radical (arquitectura), de crecimiento de la planta, de reproducción, etc., que se observan son resultado de ese proceso (Baylis, 1974; Chapin, 1980; Cody, 1986) aunque también hay respuestas más inmediatas.

Especies que han evolucionado en ambientes ricos en

nutrimentos presentan mayores tasas de absorción de nutrimentos y de crecimiento relativo que aquellas que son de ambientes pobres, son especies que tienen una mayor asignación de recursos hacia el desarrollo de las partes epigeas, no almacenan, todo es invertido en el crecimiento: mientras que, especies que se han desarrollado en ambientes pobres en nutrimentos (con baja disponibilidad nutricional) presentan historias de vida muy opuestas: el sistema radical recibe una mayor asignación de recursos, con lo que se promueve su desarrollo, con esto se asegura la captura de nutrimentos esporádicos que pudiesen aparecer, la tendencia siempre es hacia almacenar, y no pueden competir con aquellas plantas de ambientes ricos en cuanto a la captura de nutrimentos, pero en casos de escasez resisten mucho más que aquellas. Además son capaces de establecer interacciones mutualistas como son las micorrizas y los nódulos de bacterias nitrificantes, eficientizando aún más la captura de nutrimentos (Chapin, 1980; Begon *et al.*, 1986; Vitousek y Sanford, 1986).

Así, la producción hipogea puede verse limitada por infinidad de factores tanto bióticos como abióticos, los cuales deben ser considerados. Si se comparan las producciones hipogeas de zonas con tipos de vegetación semejantes a las selvas cálidas húmedas, con condiciones ambientales semejantes, se tiene una gran variedad de datos (tabla 1) que puede ser explicada por los factores antes mencionados. Se incluyó en la tabla dos zonas (8 y 9) de estructura diferente con el fin de referencia.

Sitio	Zona de Estudio	Lat	Pp Total Anual (mm)	Temp Media Anual (°C)	BRFT (Kg ha ⁻¹)	Referencia
1	Terra Firme- Brasil	35 S	1 500	27.2	13 725	Vogt ET AL., 1986
2	Campina- Brasil	35 S	1 500	27.2	15 905	Vogt ET AL., 1986
3	Premontana- Costa Rica	10 N	2 700	22.0	1 287	Vogt ET AL., 1986
4	Meseta- Costa de Marfil	5 N	2 100	26.5	9 600	Vogt ET AL., 1986
5	Valle- Costa de Marfil	6 S	1 739	26.5	8 800	Vogt ET AL., 1986
6	Bosque de montana- Nueva Guinea	6 S	3 985	---	2 800	Vogt ET AL., 1986
7	Bosque de montana- Nueva Guinea	6 S	3 985	---	4 000	Vogt ET AL., 1986
8	Selya baja cadu.- Mexico	19 N	700	---	32 000	Castellanos ET AL., 1991
9	Tundra- Alaska	--	---	---	4 320	Shaver y Billings, 1975

Tabla 1. Comparación de la biomasa radical fina en varias zonas de estudio. Las metodologías aplicadas para la evaluación de tal parámetro son muy diversas, así como la definición de raíces finas. (Lat = latitud; Pp total anual = precipitación total anual; Temp media anual = temperatura media anual; BRFT = Biomasa radical fina total). Los sitios 1 a 7 corresponden a zonas de vegetación de Bosque Tropical de Hojas Anchas (según Vogt ET AL., 1986).

II. ANTECEDENTES

1. Antecedentes generales

Históricamente, puede decirse que han existido tres fases en el estudio de los sistemas radicales (Hermann, 1977):

- a) Descripciones de la anatomía y morfología de las raíces.
- b) Estudios sobre los aspectos ecológicos y fisiológicos del crecimiento radical.
- c) Trabajos sobre las raíces como parte del sistema completo.

El estudio de la producción de raíces se inició a principios de siglo (Weaver, 1917 *in* Böhm, 1979). De manera general, los primeros investigadores que abordaron este tipo de trabajos fueron aquellos con una formación agronómica, interesados en el conocimiento de la fisiología radical con el objeto de incrementar el rendimiento de algún cultivo en particular.

A mediados de siglo, la mayoría de los trabajos sobre sistemas carecen de datos sobre el componente hipogeo, lo que representa sesgos en las estimaciones finales a las que llegan. Actualmente se incluye el estudio de las raíces como parte de todo el sistema a pesar de las dificultades metodológicas que

ello implica (Harris et al., 1977).

Con la publicación de un estudio bibliográfico comparativo de producción radical entre varios sistemas y formas de crecimiento, Bray (1963) inicia la tercera etapa en los estudios sobre raíces.

Persson (1978, 1979, 1980), Kummerow et al. (1978, 1983), son algunos de los investigadores que se han dedicado al estudio de la producción radical de sistemas templados. Persson (1978, 1979, 1980) ha llevado a cabo estudios sobre producción de raíces en zonas templadas en bosques de *Pinus*, encontrando que aquellas raíces por debajo de los 2 mm de diámetro predominan, y que las menores de 1 mm representan el 80% de la longitud de todas las raíces encontradas. Asimismo, menciona que casi todas estaban distribuidas en los primeros 10 cm de profundidad, esto debido a las condiciones de temperatura del lugar. Kummerow (1978, 1983) por su parte, en un chaparral de California encontró que la distancia de muestreo a los arbustos estaba inversamente relacionada con la cantidad de raíces encontradas pertenecientes a dicho arbusto. Se dió una fuerte relación entre la precipitación y la producción radical y, principalmente, la de las raíces de 1 mm de diámetro; por otro lado, comparando las raíces vivas de las muertas se observó un patrón definido, al haber un aumento en las raíces muertas hubo un descenso en las raíces vivas.

Sin embargo, existen pocos estudios sobre raíces en sistemas tan complejos como las selvas, con el fin de obtener una estimación total de la productividad de todo el sistema. Ejemplos de estos son los estudios de la región de Rio Negro, San Carlos, en el Amazonas (Jordan y Escalante, 1980; Cuenca *et al.*, 1983) y otros en las selvas de Africa (Jenik, 1971). Jordan y Escalante (1980) reportan un mayor crecimiento radical en zonas superficiales donde hay un contacto directo raíz-hojarasca, esto fue interpretado como una condición para eficientizar la captura de nutrimentos; mientras que Cuenca *et al.*, 1983 consideran que la precipitación es el factor que dispara la producción de raíces finas que se concentra en las raíces con diámetros menores de 1 mm. Jenik (1971) hace un estudio de los diversos sistemas morfológicos radicales y concluye que existe una gran variedad de formas que se presentan en respuesta a las diferentes condiciones ambientales.

2. Estudios en México

En México, el campo de las raíces ha estado muy polarizado a estudios con enfoques agrícolas en algunas especies de importancia económica. Sólo hasta fechas recientes se han realizado trabajos en sistemas naturales. Kummerow *et al.* (1990) llevaron a cabo un estudio en la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco, donde a partir de colectas puntuales evaluaron

la masa de raíces finas vivas y muertas. Estos autores encontraron que la selva de Chamela es una de las zonas más productivas del mundo con una producción radical estimada de 4.23 Mgha⁻¹ para las raíces finas. Asimismo, mencionan que alrededor del 50% de las raíces finas y pequeñas se encuentran distribuidas en los primeros 10 cm de profundidad, aparentemente como respuesta a la disponibilidad de nutrimentos. Por otro lado, Castellanos *et al.* (1991) reportan 31 Mgha⁻¹ para la biomasa hipogea con un cociente Raíz:Tallos de 0.42. Casi dos tercios de todas las raíces se encontraron en la zona de 0 a 20 cm de profundidad y de ese valor 29% correspondían a las raíces de diámetros menores a 5 mm.

3. Antecedentes del trabajo

Como una fase dentro del proyecto "Regeneración de Ecosistemas Tropicales: La Selva Húmeda Tropical" del Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias, UNAM, Alvarez (1982) realizó un estudio sobre la productividad epigea de la selva de Los Tuxtlas contribuyendo al conocimiento de su dinámica y de su regeneración. Posteriormente el mismo autor concluyó que la zona producía alrededor de 16 tonha⁻¹año⁻¹ (Alvarez, 1991) correspondientes a la caída de hojarasca. Sin embargo, también consideró que una parte importante e ignorada fue la estimación de la productividad hipogea. Es bajo este marco que se desarrolló el presente trabajo.

III. OBJETIVOS

1. Estimar la productividad de raíces finas en una zona de la selva primaria de Los Tuxtlas.
2. Describir la distribución vertical radical.
3. Establecer la influencia de algunos factores ambientales (precipitación y temperatura) en la productividad hipogea.
4. Describir el patrón fenológico radical.

IV. ZONA DE ESTUDIO

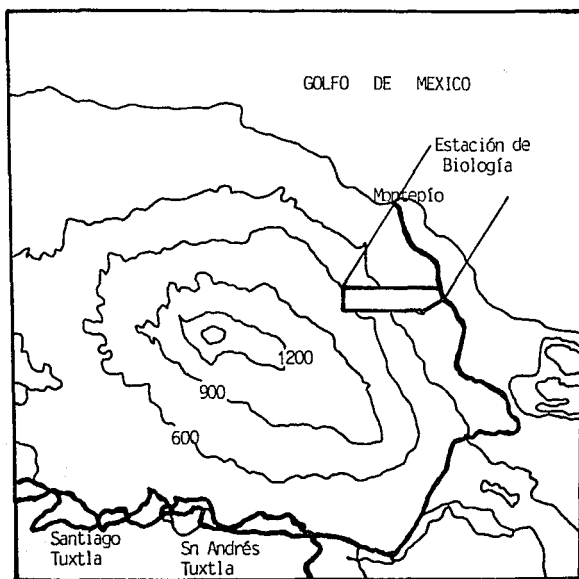
El presente trabajo se llevó a cabo en la región de Los Tuxtlas, al sureste del estado de Veracruz, dentro de los terrenos de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" dependiente del Instituto de Biología, UNAM. Esta se ubica entre los $95^{\circ}04'$ y $95^{\circ}09'$ de longitud oeste y entre los $18^{\circ}34'$ y $18^{\circ}36'$ de latitud norte. Abarca un área aproximada de 700 hectáreas, con un rango altitudinal de 150 a 530 msnm (Estrada et al., 1985) (figura 1).

1. Geología

La Estación se encuentra sobre un macizo de origen volcánico datado del Oligoceno al Reciente. El sustrato está constituido principalmente por rocas basálticas y andesíticas (Estrada et al., 1985). Las elevaciones más importantes en la región son el Volcán de San Martín con una altura de 1 700 m, la Sierra de Santa Martha con 1 650 m y el Volcán de San Martín Pajapan con 1 145 m. Dentro de la Estación, el Cerro El Vigía, con 530 m es la formación más elevada (Lot-Helgueras, 1976).

Con base en la etapa morfológica de conservación de las estructuras volcánicas se pueden definir tres periodos de actividad volcánica (Ríos-Macbeth, 1956):

- 1) Los primeros eventos volcánicos han sido datados en el Oligoceno. Las erupciones fueron muy intensas y del tipo explosivo.



Escala
1 : 300 000



Figura 1. Localización de la zona de estudio.

2) El segundo periodo (Plio-Pleistoceno) se caracterizo por emisiones de magma más fluidas de tipo basico que generaron derrames basálticos que se ¹ vaciaron en varias cuencas ribereñas (el grosor de esta cubierta varía de tres a más de 50 m).

3) Los conos de escoria bien preservados localizados en la parte NE de San Andrés Tuxtla sugieren otra fase volcánica.

2. Suelos

En un estudio sobre la composición de los suelos Chizón (1984) concluyó que el tipo de suelo mas abundante es un regosol eútrico, con una gran acumulación de materia orgánica en las capas superficiales. Por otro lado, otros autores (Sousa (1968) y Rico (1972) en Estrada *et al.*, 1985) reportan suelos lateríticos de migajón arcilloso, moreno-rojizos, con un pH ligeramente ácido y profundidad variable.

García (1988) llevó a cabo una descripción detallada del tipo de suelo, basándose principalmente en textura, color y localización altitudinal, y encontró cuatro grupos básicos:

- A) Profundo y moderadamente profundo, bien drenado, negro, limo arenoso.
- B) Superficial, bien drenado, negro, limo arenoso.
- C) Complejo de suelos: profundos, moderadamente profundos, superficiales, drenaje imperfecto, negro y arcilloso.
- D) Complejo de suelos: profundos, moderadamente profundos y superficiales; moderadamente bien a drenaje imperfecto. Rojizos y limoarenosos.

El tipo A es el más característico de la región y se distribuye entre 500 y 1 700 msnm. Dentro del rango altitudinal en el que se localiza el área de estudio, de 0 a 600 msnm, se encuentran tanto el grupo D, como el C, predominando este último (García, 1988).

El grupo C se caracteriza por un color café oscuro (7.5 YR3/3) a lo largo de todo el perfil. Los suelos más profundos muestran tres horizontes. Los suelos moderadamente profundos (de 40 a 90 cm) tienen dos horizontes y los suelos someros presentan una sola capa con una profundidad promedio de 40 cm) (García, 1988).

La textura varía de arcillo-limoso a arcilloso. En muchos casos los horizontes más bajos muestran una mayor cantidad de arcilla. El pH es casi neutro (6.5-7). Los valores de materia orgánica varían de 0.72 a 15.5% (García, 1988).

Estos datos no son suficientes para indicar el tipo de suelo, particularmente porque esa región está caracterizada por un mosaico de tipos de suelo. Pero ciertas características los relacionan a los gleysoles y a los faeozemos (García, 1988).

El grupo D, un complejo de suelos se encuentra entre los 60 y 500 msnm con tres clases de profundidad promedio (30 cm, 90 cm y > 120 cm de profundidad). El color café rojizo oscuro (5YR 3/2) es el predominante. La textura varía mucho aunque hay una tendencia a areno-arcillo-limoso y arcillosa. Los valores de pH fluctúan entre 6.5 a 7 (considerados neutros) y los niveles de

materia orgánica son altos (2.91 a 13.57%). Ciertas características los relacionan con los gleysoles y luvisoles (García, 1988).

Otro estudio de suelos de la zona se ha realizado a través de un proyecto interinstitucional, apoyado por la Dirección General de Asuntos del Personal Académico, que involucra a los Institutos de Geografía, Geología y al Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias (Sommers *et al.*, en prep.).

Dicho trabajo abarca toda la zona correspondiente a la Estación de Biología así como de lugares aledaños (San Lázaro, Volcán San Martín). Los resultados que aquí se presentan son preliminares para el área de estudio.

La mayoría de las raíces se concentran en los primeros 70 cm de profundidad. La estructura va de regularmente fina (45 cm corresponde al límite máximo inferior) hasta masiva y compacta (alrededor de los 110 cm de profundidad). La textura es limosa en el horizonte superior y pasa a ser arcillosa a mayores profundidades, el porcentaje de arenas es de alrededor del 10%. El porcentaje de porosidad a lo largo de la profundidad es del 40 %, aproximadamente. La textura es considerada intermedia, lo cual permite un buen drenaje con un balance de partículas que no representa un impedimento para la penetración radical o para la economía del aire y del agua en el suelo; sin embargo, no puede despreciarse la influencia que puede tener una capa compactada de cenizas descrita en el campo (Sommers *et al.*, en prep.).

El porcentaje de humedad es del 8% para los primeros 40 cm de profundidad, entre los 40 y 100 cm es de 16% y de los 160 a 200 cm es del 4% (Sommers *et al.*, en prep.).

El pH va de neutro a ligeramente ácido (6.8 a 6.2) lo que implica que el grado de desaturación de las arcillas es moderado. La capacidad de intercambio catiónico (CIC) es intermedia y varía de 11.4 a 34.4 meq/100g, es decir, el almacén potencial de nutrientes de estos suelos es adecuado (Sommers *et al.*, en prep.).

Los porcentajes de materia orgánica son medios y van de 0.12 a 6.8%. La materia orgánica presenta un patrón de acumulación en los primeros 60 cm de profundidad (Sommers *et al.*, en prep.).

Resumiendo, estos suelos presentan características físicas (textura, estructura, pH, CIC) adecuadas para el desarrollo vegetal. Los análisis de nutrientes aún no se han finalizado, sin embargo, el contenido de materia orgánica implica suelos moderadamente fértiles.

3. Clima

Según la clasificación de Köppen modificada por García (1987), el clima de la región es del grupo Af(m)w"(i')g, es decir, cálido húmedo con precipitación total anual de 4 700 mm, con presencia de canícula, poca oscilación térmica y marcha de temperatura tipo ganges.

Al igual que gran parte del país, la zona está dominada principalmente por los vientos alisios que son intensos en verano debido a la influencia de los ciclones tropicales acarreado consigo altas precipitaciones (de 100 a 600 mm mensuales), esta época comienza en junio y puede extenderse hasta octubre (principios de otoño) (García, 1987). En el presente trabajo se le denomina "época de lluvias".

En invierno los alisios restringen su influencia aumentando la frecuencia de las masas de aire frío y húmedo provenientes del norte ("nortes"); esta temporada va de noviembre a febrero (Soto, 1976).

La precipitación se reduce sustancialmente durante los meses de marzo, abril y mayo con respecto al resto del año (precipitación por debajo de los 80 mm) esto implica una estación de sequía (Alvarez *et al.*, en prep.).

La temperatura media fluctúa alrededor de 24.3 °C, la máxima se presenta en el mes de junio (27.1 °C) y la mínima en enero (21.1 °C). Básicamente, la fluctuación térmica es entre 5 y 8 °C a lo largo del año.

Con base en los datos climatológicos de la Estación Meteorológica de Sontecomapan (18°30' latitud N, 95°02' longitud W) que abarcan de 1976 a 1989, se elaboraron dos climogramas. El primero corresponde al promedio anual de los datos de temperatura media y de precipitación, y el segundo comprende exclusivamente los años de estudio (julio de 1987 a junio de 1989) (figuras 2 y 3, respectivamente).

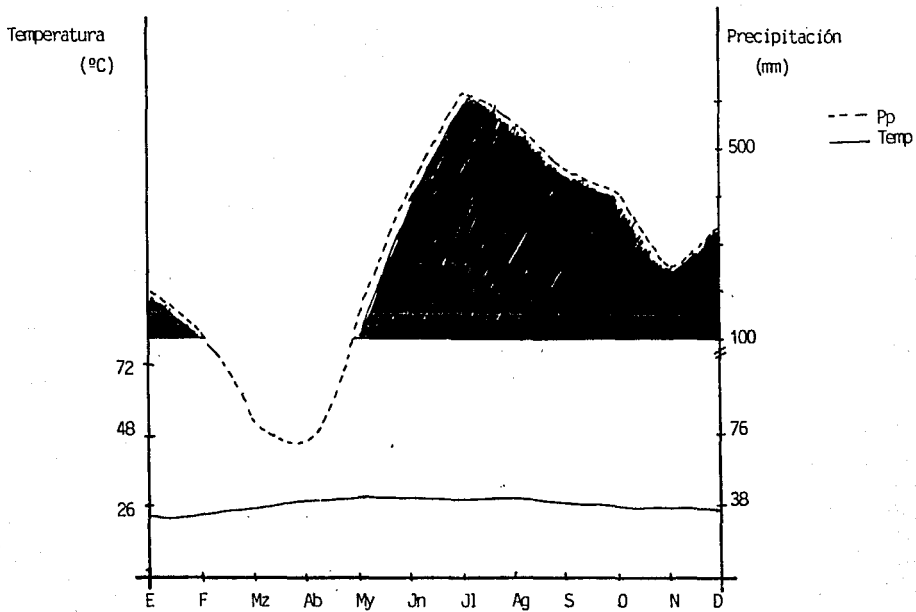


Figura 2. Climograma de la región de Los Tuxtlas, Ver. Datos promedio de los años 1976 a 1989 de la estación climatológica de Sontecomapan.

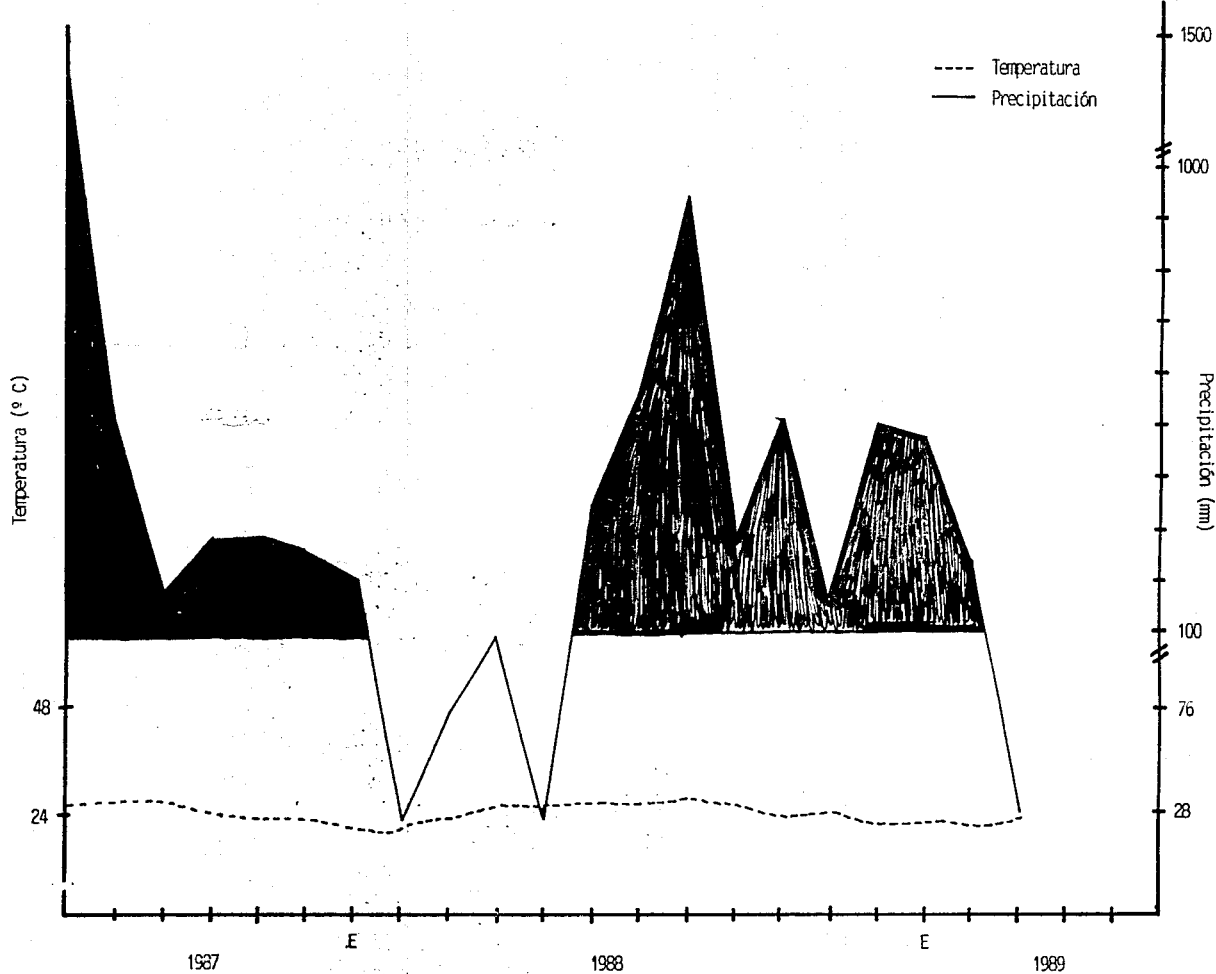


Figura 3. Climograma de la estación climatológica de Sontecomapan, Ver., para el periodo de estudio.

4. Vegetación

De acuerdo con la clasificación de Miranda y Hernández (1963) la vegetación de la zona corresponde a una selva alta perennifolia.

Estructural y fisonómicamente la selva puede dividirse en tres estratos (Piñero *et al.*, 1977; Carabias, 1979):

I. Estrato bajo, con una altura máxima de 10 m y caracterizado por especies tolerantes a la sombra como: *Astrocaryum mexicanum*, *Faramea occidentalis* y *Trophis racemosa*.

II. Estrato medio, abarca de 10 a 20 m y comprende especies tales como *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Stemmadenia donnell-smithii* y *Croton glabellus*.

III. Estrato alto, va de 20 a 35 m y en él se encuentran especies muy características del dosel: *Nectandra ambigens*, *Dussia mexicana* y *Poulsenia armata*.

Sin embargo, Popma *et al.* (1988), en un estudio de la estructura vertical de una hectárea de selva mencionan que la altura máxima es de 30 m presentándose sólo un estrato claramente definido a los 7.5 m representado principalmente por palmas (predominando *Astrocaryum mexicanum*). Concluyen que la estructura vertical de la selva consiste en un gradiente de alturas donde, sólo en casos muy especiales, se puede observar estratificación.

La zona está caracterizada por una gran riqueza florística ya que comprende 436 especies correspondientes a 97 familias de angiospermas (Ibarra-Manriquez, 1985).

Aunque en otro estudio, Bongers *et al.*, 1988 a través del censo de una hectárea de selva (zona dentro de la cual se realizó este trabajo) reportan 234 especies de las cuales el 55.1% fueron árboles, 9.4% arbustos, 3.4% palmas, 20.1% lianas y 6.8% hierbas. Mencionan que existe una baja densidad (2 976 individuos con un DAP \geq 1.0 cm por una hectárea) y una baja diversidad ($H=4.65$) en comparación con otras comunidades tropicales semejantes en fisonomía y estructura.

Asimismo, en el interior de la selva existen especies propias de zonas con vegetación secundaria ("acahual") que ya forman parte importante de la fisonomía de la región (como *Myriocarpa longipes*, *Decropia obtusifolia*, *Eupatorium galeotii* y *Heliocarpus appendiculatus*) (Sánchez, 1989).

V. METODOLOGIA

1. Descripción del Método

1.1. Distribución vertical. Perfiles de Raíces

A lo largo de los dos años de estudio (que comprenden de julio de 1987 a junio de 1989) se eligieron subjetivamente cinco zonas de selva primaria. En tres de ellas se excavó una trinchera de 1 m² de superficie por 1.3 m de profundidad; y en las dos restantes se aprovechó el borde de un camino en construcción.

Inicialmente, ya fuese en la trinchera o en la orilla del camino, se procedió a emparejar una cara de suelo, seleccionada arbitrariamente. Sobre esta pared se colocó un marco de madera de 1m de ancho por 1.5 m de alto con una mica transparente firmemente fijada (Böhm, 1979). La mica transparente fue con anterioridad cuadriculada con celdas de 10 cm X 10 cm.

Llevado a cabo lo anterior, se procedió a calcar los perímetros de todas las raíces expuestas, para lo cual se utilizaron plumones de punto fino y tinta indeleble.

Los perfiles originales se redujeron a las dimensiones de una hoja tamaño carta (21.5 cm X 28 cm) para facilitar su manejo e interpretación.

1.2. Estimación de la productividad. Tubos

1.2.1. Trabajo de Campo

Se emplearon 60 tubos de plástico polivinil (PVC) (7.5 cm de diámetro X 20 cm de largo) perforados con agujeros de 5 mm de diámetro, separados entre sí cada 2 mm.

Cada tubo se llenó con tierra tamizada de la zona de estudio. Este tamizado aseguró que no existiera ningún elemento semejante a raíces. Los tubos fueron enterrados horizontalmente a 20 cm de profundidad, es decir, abarcaban el rango de 12.5 cm a 20 cm y separados entre sí cada 10 m a lo largo de 6 líneas con 10 tubos cada una. Estas líneas fueron separadas cada 10 m abarcando un área aproximada de media hectárea de selva (figura 4).

Los tubos fueron colectados cada dos meses cortando las raíces cuidadosamente a su alrededor con un cuchillo filoso. Su contenido fue vaciado en bolsas marcadas de plástico negro (ya que son resistentes y fáciles de conseguir) y cerradas con una liga. Después, cada tubo era nuevamente llenado y enterrado. Esta operación se repitió durante el periodo de estudio (julio 1987 a junio 1989) llegando a completar nueve colectas (tabla 2).

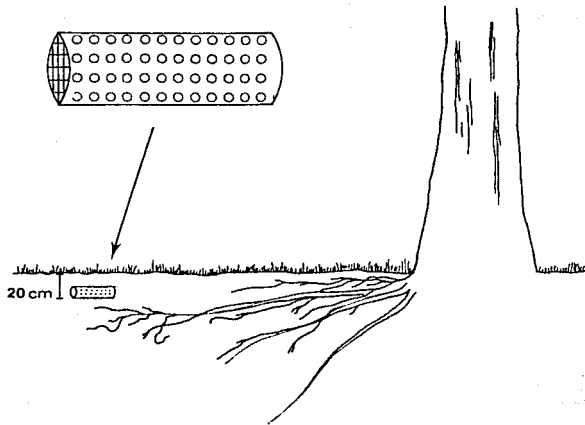


Figura 4.- Todos los tubos fueron colocados de manera horizontal. Y fueron distribuidos en 6 hileras de 100 m de largo (con 10 tubos cada una), y separadas entre sí, por 10 m.

Colecta	Fecha	Días transcurridos	Epoca
1	Septiembre 1987	62	Lluvias
2	Noviembre 1987	133	Nortes
3	Marzo 1988	233	Secas
4	Mayo 1988	299	Secas
5	Agosto 1988	387	Lluvias
6	Octubre 1988	452	Lluvias
7	Enero 1989	559	Nortes
8	Abril 1989	638	Secas
9	Junio 1989	695	Secas

Tabla 2. Distribución de las colectas de tubos a lo largo de los dos años de estudio.

**ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA**

1.2.2. Trabajo de Laboratorio

El contenido de cada tubo colectado fue llevado al laboratorio y almacenado bajo refrigeración hasta su procesamiento.

Cada muestra fue sumergida en agua durante 15 a 20 minutos aproximadamente, para luego proceder a una separación manual y cuidadosa de raíces, destruyendo los grumos de tierra formados. En este primer paso fue posible obtener las raíces de mayor tamaño. Posteriormente, la muestra casi disuelta en agua se pasó a través de un tamiz con una malla de 0.96 mm² de apertura (malla No. 18), que resultó ser muy adecuado para obtener las raíces más pequeñas sin una pérdida importante. Se utilizaron pinzas entomológicas para manipular las raicillas. En esta etapa se encontraron las raíces de diámetros más pequeños. Las raíces ya separadas fueron guardadas en frascos con alcohol al 25% (Böhm, 1979).

La clasificación de las raíces por especie no fue posible excepto en algunos casos, por lo que se decidió separarlas únicamente bajo el criterio de sus diámetros. Con este fin y con base en la bibliografía consultada además de los diámetros de las raíces obtenidas, las muestras de raíces se separaron en tres clases diamétricas, utilizando un calibrador: clase I, diámetro menor o igual a 1 mm; clase II, mayor de 1 mm y menor o igual a

3 mm y clase III, mayor de 3 mm. Estas clases así establecidas son comparables con otros estudios (Klinge, 1973a, b, c; Persson, 1980; Vogt *et al.*, 1986 ; Kummerow *et al.*, 1990) (tabla 3).

Las raíces ya separadas por diámetros fueron puestas en charolas de aluminio y colocadas en horno a una temperatura promedio de 95 °C por 48 hrs; posteriormente se guardaron en bolsas de papel de estraza.

Como información complementaria se realizó un muestreo de la vegetación trazando círculos de 2m de diámetro alrededor de cada tubo. Se contó el número de plántulas y se registró el diámetro a la altura del pecho y especie de los árboles. También se consideraron todos los árboles que se localizaban fuera del círculo pero cuyas raíces probablemente tenían influencia sobre los tubos.

2. Análisis de Resultados

2.1. Perfiles de raíces

Las raíces dibujadas sobre cada mica fueron clasificadas subjetivamente en dos grupos: rango 1, *c.a.* menores o iguales a 5 mm de diámetro y rango 2, *c.a.* mayores de 5 mm (tabla 3).

Por perfil, se contó el número de raíces mapeadas por

Perfiles		
Intervalo	Nombre	Denominación
menor o igual a 5 mm de diámetro	Rango 1	Delgadas
Mayor a 5 mm de diámetro	Rango 2	Gruesas

Tubos		
Intervalo	Nombre	Denominación
menor o igual a 1 mm de diámetro	Clase I	Raicillas
Mayor a 1 mm y menor o igual a 3 mm de diámetro	Clase II	Raíces finas
Mayor a 3 mm de diámetro	Clase III	Raíces medianas

Tabla 3. Rangos y clases de raíces. Denominación es el nombre con el que se les referirá en este estudio.

rango que se encontraban en cada 10 cm de profundidad. Se graficaron los resultados expresados en número total de raíces en función de la profundidad y se calcularon los porcentajes de la contribución correspondiente (del rango 1 y rango 2 al total de raíces encontradas). Se computó la densidad radical para el rango 1, que es el que comprende los diámetros predominantes y se graficó.

Con el fin de resumir la información de los cinco perfiles y facilitar su consulta se llevaron a cabo dos perfiles promedio: 1) número total de raíces promedio por rango ± 1 error estándar y 2) la densidad radical promedio ± 1 error estándar. Se decidió graficar el error estándar ya que tiene mayor valor estadístico que la desviación estándar (Raúl Carvajal, *com. pers.*)

Se aplicó una prueba de Ji-cuadrada (X^2) (Zar, 1984) para comparar dos grupos de perfiles donde se detectaron diferencias en la distribución de los valores absolutos de raíces a lo largo de la profundidad y para comparar entre profundidades.

2.2. Tubos

Se transformaron los datos de peso seco de cada clase diamétrica a logaritmo natural para llevar a cabo todos los análisis estadísticos, lo que implica que el análisis se hace

sobre los incrementos netos en peso y no sobre los pesos directamente.

El análisis de varianza (ANOVA) de un factor (colecta) (Zar, 1984) tanto para la clase I como para la clase II (dos ANOVAs en total) permitió detectar si existían diferencias significativas en cuanto a la producción de biomasa radical entre colectas. El análisis de los residuales no reflejó tendencias por lo que los resultados obtenidos a partir de los ANOVAs fueron utilizados para la discusión.

Se compararon los datos de las dos clases diamétricas para cada colecta utilizando la prueba de comparación de dos medias (t-Student) (Zar, 1984) para detectar diferencias significativas entre las dos clases por colecta (en total se hicieron nueve comparaciones).

Utilizando datos de precipitación total mensual y temperatura promedio mensual para los años de estudio se llevó a cabo un análisis de regresión lineal y potencial (Zar, 1984), además del ANOVA correspondiente, con el propósito de probar la existencia de una relación entre la variable ambiental y la producción. Se hizo atrasando los datos de peso, 1 a 5 meses.

Además, conociendo algunas de las especies predominantes de los sitios de muestreo se relacionó la presencia de éstas y

los resultados obtenidos de productividad por tubo.

La clase diamétrica III no fue utilizada para ningún análisis ya que sólo apareció cinco veces durante todo el estudio.

VI. RESULTADOS

1. Distribucion Vertical.

A partir de los resultados obtenidos del mapeo de raíces se elaboraron gráficas donde se muestra el número absoluto de raíces encontrado por rango en función de la profundidad. Asimismo, se graficó la densidad radical, expresada en número de raíces por cm^2 , en función de la profundidad (en cm). Debido a la mayor abundancia y *por ende*, importancia, que tienen las raíces del rango 1 (tabla 3) con respecto a las del rango 2, la densidad radical se calculó con base en el conteo de las primeras, por cada 10 cm de profundidad y se dividió entre el área muestreada por profundidad.

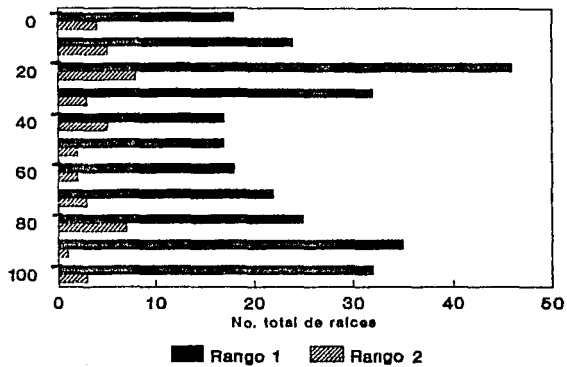
A continuación se describe cada perfil.

Perfil 1.

Se localiza en un corte de carretera de una zona de selva no perturbada fuera de la estación. Al graficar los valores totales del número de raíces se observa una mayor concentración en las capas superficiales (0 a 40cm, 70% del rango 1 y 69% del rango 2) (figura 5a). La densidad radical es muy semejante para cada estrato definido de profundidad ya que fluctúa entre 0.018 y 0.055 raíces cm^{-2} (figura 5b).

Profundidad (cm)

a



Profundidad (cm)

b

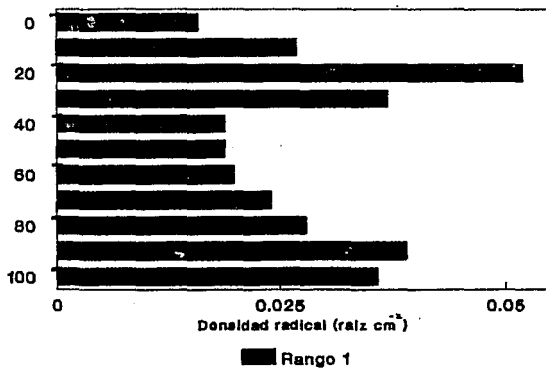


Figura 5a. Distribución vertical del número total de raíces encontradas en cada estrato (cada 10 cm de profundidad = 1 estrato) del perfil 1. b. Densidad radical para las raíces delgadas del perfil 1.

Perfil 2.

Se ubica dentro de una zona de selva no perturbada. La distribución radical total por cada 10cm de profundidad (figura 6a) indica que el mayor número de raíces se concentra en el rango de 0 a 40cm (71% del total de raíces del rango 1 y 73% de las del rango 2).

En este caso las fluctuaciones de densidad varían entre 0.02 y 0.16 raíces cm^{-2} , encontrándose la mayor densidad de 0 a 10cm de profundidad (figura 6b).

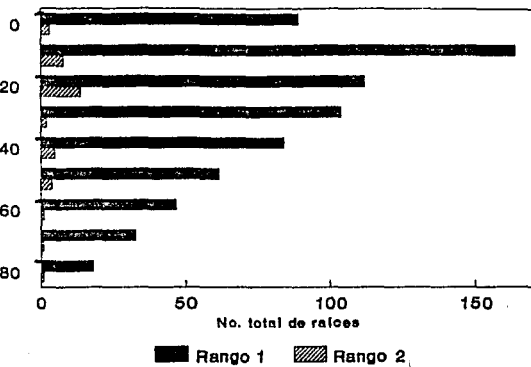
Perfil 3.

También se localiza dentro de una zona de selva no perturbada. Con respecto al número total de raíces por clase (figura 7a) se observa claramente que la zona de 0 a 40 cm se encuentra dominada por las raíces del rango 1 (86% del total de raíces del rango 1 en el perfil), descendiendo fuertemente conforme aumenta la profundidad. Las raíces correspondientes al rango 2 presentan un comportamiento general similar a las del rango 1 (74% se concentran en los primeros 40 cm de profundidad), sin embargo, en cuanto a números absolutos quedan muy por debajo de las raíces del rango 1.

La densidad radical se concentra en los primeros 30 cms. El valor máximo es de 0.18 y el mínimo de 0.02 raíces cm^{-2} (figura 7b).

Profundidad (cm)

a



Profundidad (cm)

b

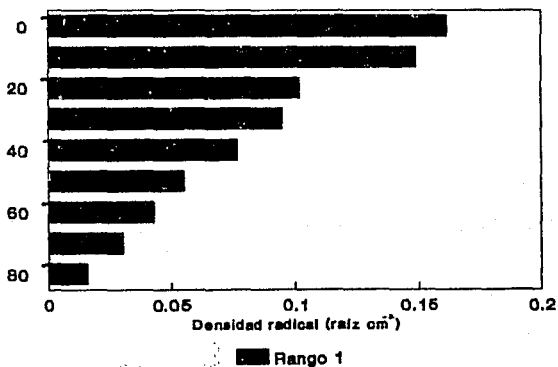


Figura 6a. Distribución vertical del número total de raíces encontradas en cada estrato (cada 10 cm de profundidad = 1 estrato) del perfil 2. b. Densidad radical para las raíces delgadas del perfil 2.

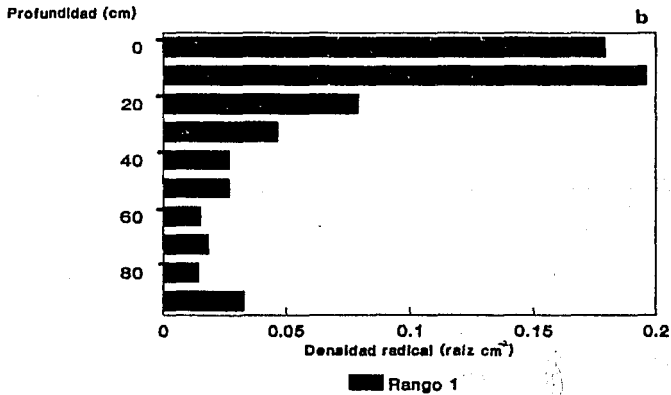
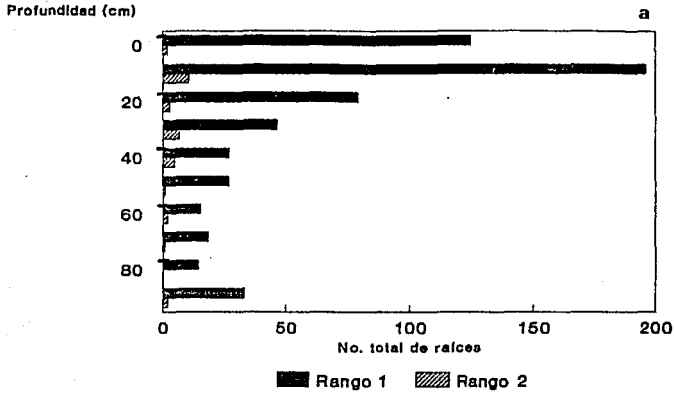


Figura 7a. Distribución vertical del número total de raíces encontradas en cada estrato (cada 10 cm de profundidad = 1 estrato) del perfil 3. b. Densidad radical para las raíces delgadas del perfil 3.

Perfil 4.

Este perfil se localiza en la misma zona de corte de carretera que el perfil 1. La distribución radical total por estrato es muy regular, concentrándose las raíces del rango 1, alrededor del 57%, en los primeros 40 cm de profundidad (figura 8a). De manera general, puede decirse que en este caso (figura 8b) se presenta una densidad radical uniforme por cada estrato (cada 10 cm de profundidad). Las densidades van de 0.03 a 0.065 raíces cm^{-2} .

Perfil 5.

Este perfil al igual que el 2 y 3 fue realizado dentro de una trinchera. En el caso de la gráfica para los valores totales (figura 9a) la distribución es semejante a aquella presentada en los perfiles 2 y 3 (alrededor del 96 % de las raíces del rango 1 se concentran en los primeros 40 cm). Se observaron dos grupos bien definidos en cuanto a la densidad radical (figura 9b): a) de 0 a 40cm de profundidad y b) de 40 a 70cm. Para el primer caso, la densidad va de 0.02 a 0.156 raíces cm^{-2} , mientras que para el segundo grupo se mantiene por debajo de 0.01 raíces cm^{-2} .

La realización de los perfiles se hizo básicamente en la temporada de secas de diferentes años abarcando zonas fisonómicamente semejantes; no obstante, existe una diferencia entre ellos, el hecho de que dos de ellos se hicieron en un corte de carretera y los demás en hoyos (tabla 4).

Las zonas del corte de carretera se vieron expuestas a

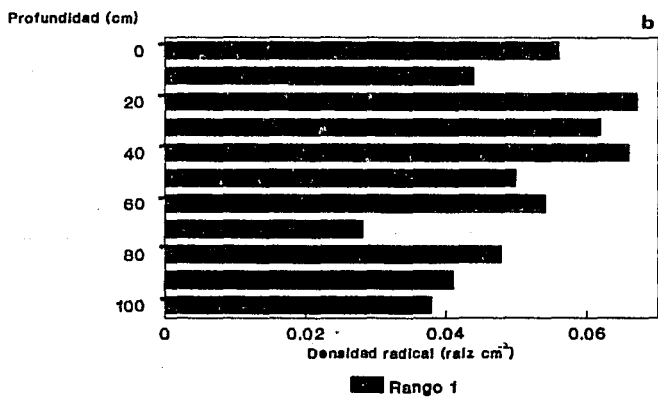
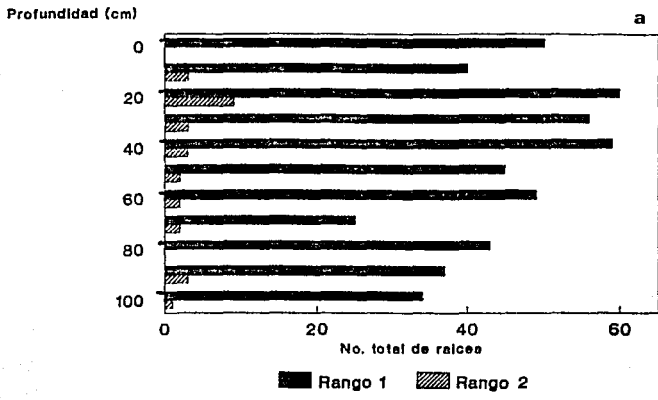


Figura 8a. Distribución vertical del número total de raíces encontradas en cada estrato (cada 10 cm de profundidad = 1 estrato) del perfil 4, b. Densidad radical para las raíces delgadas del perfil 4.

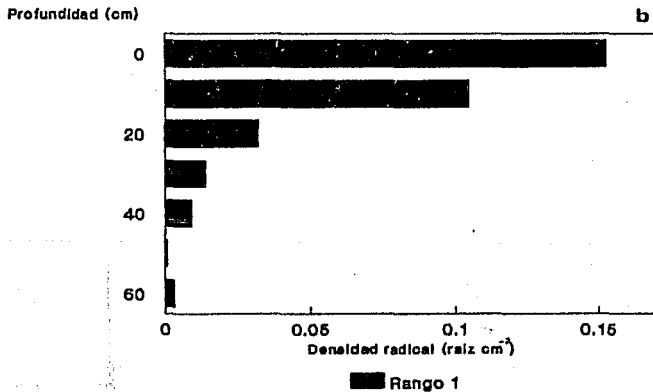
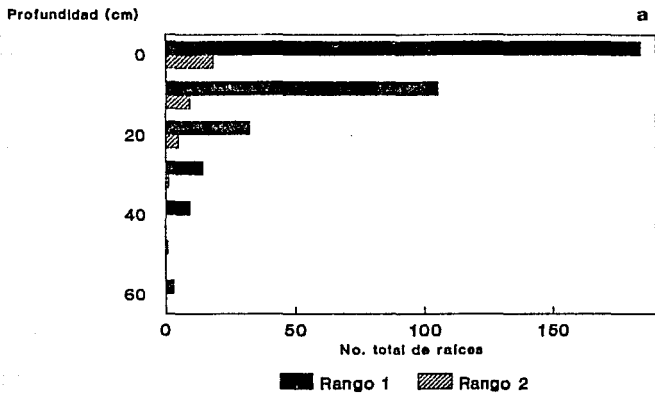


Figura 9a. Distribución vertical del número total de raíces encontradas en cada estrato (cada 10 cm de profundidad = 1 estrato) del perfil 5. b. Densidad radical para las raíces delgadas del perfil 5.

Número	Fecha	Epoca	Localización
1	Mayo 1987	Secas	Borde del camino
2	Febrero 1988	Hortes	Trinchera
3	Mayo 1988	Secas	Trinchera
4	Noviembre 1989	Hortes	Borde del camino
5	Abril 1990	Secas	Trinchera

Tabla 4. Ubicación y fecha de realización de los perfiles.

perturbación física (tal como lluvia y viento) por más tiempo que las zonas de trinchera, ya que el corte se había llevado a cabo alrededor de tres meses antes de hacer el perfil 1 y casi un año antes de hacer el perfil 4, mientras que para el caso de los perfiles 2, 3 y 5 no se llevó más de un día, después de abierto el hoyo, para proceder a hacer el perfil.

Después de estas observaciones se decidió llevar a cabo una prueba de Ji-cuadrada (X^2) comparando los cuatro perfiles (se eliminó el 5 debido a que presentaba poca profundidad) en dos grupos: el 1 y 4 por un lado, y el 2 y 3 por el otro, con respecto al número de raíces total del rango 1 y del rango 2. Se obtuvieron diferencias significativas ($X^2= 200.9$, $p < 0.001$) entre grupo de perfiles para el rango 1 y comparando la distribución del número de raíces por profundidad se detectaron diferencias significativas ($X^2=426.5$ y $X^2=47.52$, para rango 1 y 2, respectivamente; $p < 0.001$) tanto para las raíces del rango 1 como para las del 2 (tabla 5). La interacción de ambas fuentes de variación (perfil y profundidad) fue muy significativa ($X^2= 170$, $p < 0.001$) para el caso del rango 1. Es decir, la distribución radical de las raíces delgadas depende tanto del tipo de perfil (con perturbación o sin ella) y de la profundidad a la que se encuentre. Mientras que para el caso de las raíces gruesas su distribución está principalmente determinada por la profundidad y no por la perturbación de la zona.

Para fines prácticos, remitiré al lector a un perfil promedio tanto para números absolutos como para densidad radical (figuras 10 y 11, respectivamente), el cual resume de manera

Variable : Raíces Largo 1 (delegadas)			
Fuente de Variación	Devianza (X ²)	g.l.	p
Perfil	280.9	1	< 0.001 ***
Profundidad	426.5	8	< 0.001 ***
Perfil = Profundidad	170.0	8	< 0.001 ***

Variable : Raíces Largo 2 (excluidas)			
Fuente de Variación	Devianza (X ²)	g.l.	p
Perfil	0.609	1	n.s.
Profundidad	47.52	8	< 0.005 **
Perfil = Profundidad	10.489	8	n.s.

Tabla 5

1000000
 9000000
 8000000
 7000000
 6000000
 5000000
 4000000
 3000000
 2000000
 1000000
 0
 -1000000
 -2000000
 -3000000
 -4000000
 -5000000
 -6000000
 -7000000
 -8000000
 -9000000
 -10000000
 -11000000
 -12000000
 -13000000
 -14000000
 -15000000
 -16000000
 -17000000
 -18000000
 -19000000
 -20000000
 -21000000
 -22000000
 -23000000
 -24000000
 -25000000
 -26000000
 -27000000
 -28000000
 -29000000
 -30000000
 -31000000
 -32000000
 -33000000
 -34000000
 -35000000
 -36000000
 -37000000
 -38000000
 -39000000
 -40000000
 -41000000
 -42000000
 -43000000
 -44000000
 -45000000
 -46000000
 -47000000
 -48000000
 -49000000
 -50000000
 -51000000
 -52000000
 -53000000
 -54000000
 -55000000
 -56000000
 -57000000
 -58000000
 -59000000
 -60000000
 -61000000
 -62000000
 -63000000
 -64000000
 -65000000
 -66000000
 -67000000
 -68000000
 -69000000
 -70000000
 -71000000
 -72000000
 -73000000
 -74000000
 -75000000
 -76000000
 -77000000
 -78000000
 -79000000
 -80000000
 -81000000
 -82000000
 -83000000
 -84000000
 -85000000
 -86000000
 -87000000
 -88000000
 -89000000
 -90000000
 -91000000
 -92000000
 -93000000
 -94000000
 -95000000
 -96000000
 -97000000
 -98000000
 -99000000
 -100000000

Profundidad (cm)

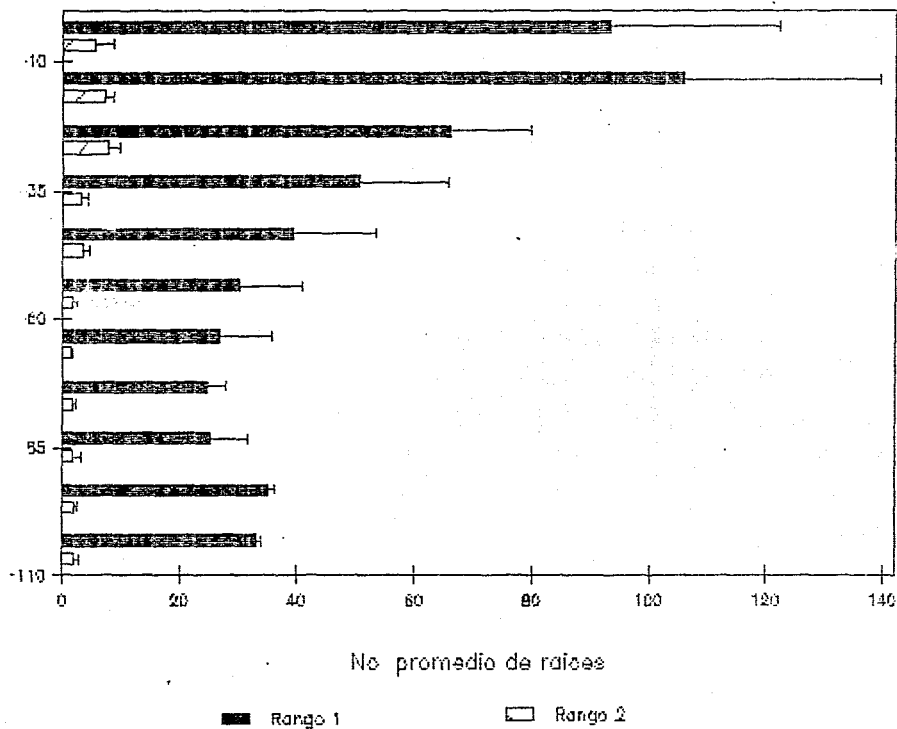


Figura 10. Perfil promedio del número total de raíces +/- 1 E.E. (n=5, para los primeros 7 estratos).

Profundidad (cm)

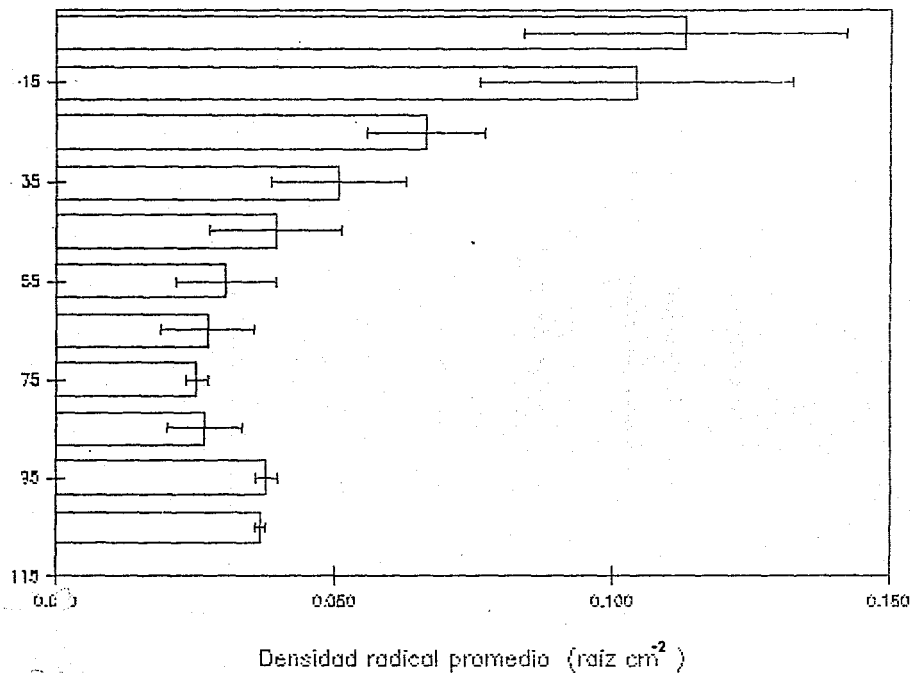


Figura 11. Densidad radical promedio (raíces cm⁻²) \pm 1 E.E. (n=5, para los primeros 7 estratos).

general lo observado en los perfiles descritos anteriormente (se grafican los promedios con $n=5$, ± 1 error estándar).

Un 60% de las raíces del rango 1 se encuentra en los primeros 40 cm de profundidad, y un 62% de las del rango 2; la mayor abundancia se registra en la región de los 10 a 20 cm (20% del total) para las raíces del rango 1 y en la de los 20 a 30 cm (20%) para las del rango 2. La mayor densidad se da en la capa de 0 a 10 cm con 0.11 raíces cm^{-2} , hay una disminución notable conforme se avanza en profundidad hasta llegar a un mínimo de 0.03 raíces cm^{-2} . Las variaciones entre réplicas (cada perfil, $n=4$), indicadas por los errores estándar, son máximas en los primeros 40 cm de profundidad; en profundidades inferiores el comportamiento tiende a ser menos variable.

2. Productividad

El análisis de lo obtenido en los tubos se hizo para cada clase diamétrica (clase I y clase II, ver tabla 3). La clase III no fue tomada en cuenta para ningún análisis ya que se presentó muy pocas veces.

El comportamiento de la producción a lo largo del tiempo se muestra en la figura 12, donde se grafican los valores promedio de 60 tubos para cada clase (± 1 E.S.) en función del tiempo (es decir, en función de los días que transcurrieron a partir de que se inició este trabajo, tabla 2).

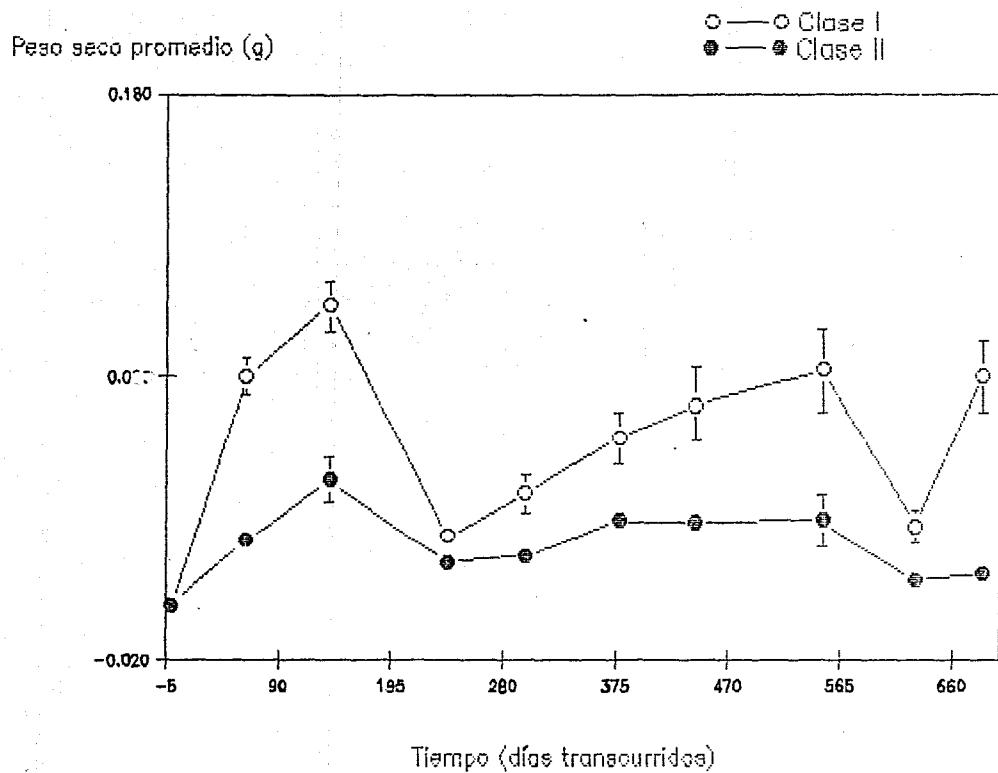


Figura 12. Variación temporal del incremento en la productividad hipogea. Se grafican los promedios de producción por colecta (± 1 E.E., $n=50$). Se observa un comportamiento estacional para ambos casos.

Los análisis restantes dentro de esta sección se hicieron utilizando los logaritmos naturales de los datos de peso seco de cada clase diamétrica ya que eso asegura que las condiciones para aplicar algunas de las pruebas paramétricas aquí utilizadas se cumplan, sobretodo en el caso del peso que es una variable continua (Elvira Cuevas, *com. pers.*).

El análisis de varianza (ANOVA) de una vía comparando colectas resultó muy significativo ($F_1 = 9.454$ y $F_2 = 7.222$; $p < 0.001$ para ambos casos) (tabla 6) tanto para la clase I como para la clase II. Lo que implica que por lo menos alguna de las colectas en estudio es diferente en cuanto a la tasa de incremento (ya que estamos utilizando una transformación de tipo logarítmica) del peso de raíces obtenido. Al llevar a cabo la prueba de Tukey ($p < 0.05$) para la clase I se obtuvieron dos grupos uno representado por las colectas hechas en lluvias y nortes y otro por aquellas realizadas en secas (tabla 6). Para el caso de la clase II, sí se dieron diferencias significativas entre colectas pero al separar los diferentes grupos por prueba de Tukey, no es muy clara la separación en función de la precipitación.

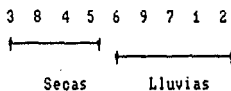
El aporte radical total depende principalmente de la clase I (figura 13), ya que durante los dos años de estudio la contribución porcentual de la clase II por colecta nunca superó a la de la clase I.

Con una prueba paramétrica de comparación de medias (t-Student) se comprobó que sí hubo diferencias significativas entre

Variable : Ln del peso clase I

Fuente de Variacion	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrado Medio	F	p
Colecta	0.30619	8	0.38274	9.454	< 0.001 ***
Residual	2.14973	531	0.00405		
Total	2.45592	539			

Prueba de Tukey



Variable : Ln del peso clase II

Fuente de Variacion	Suma de Cuadrados	g.l.	Cuadrado Medio	F	p
Colecta	0.05272	8	0.00659	7.222	< 0.001 ***
Residual	0.48452	531	0.00091		
Total	0.53724	539			

Prueba de Tukey

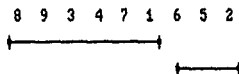


Tabla 6. Analisis de Varianza para los logaritmos naturales de los pesos de la clase I y clase II (raicillas y raices finas, respectivamente). Para el caso de la clase I se observa que las colectas se distribuyen en dos grupos: a) las pertenecientes a la epoca de lluvias y las de secas. En el caso de la clase II tambien hay dos grupos, sin embargo, el comportamiento de la precipitacion no parece ser la explicacion.

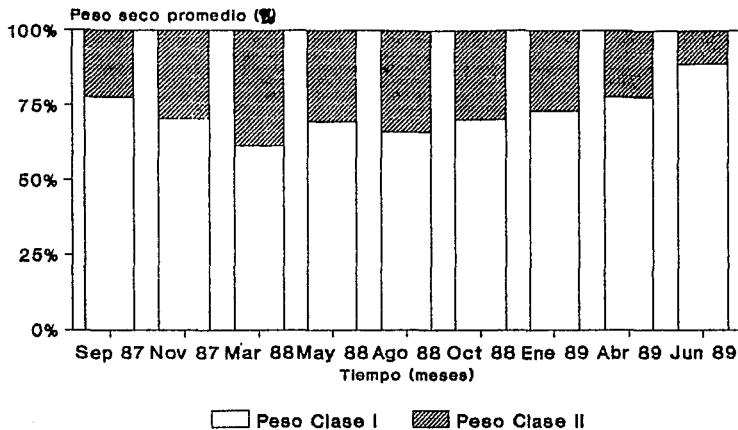


Figura 13. Aporte diferencial porcentual de cada clase al promedio producido por colecta. El aporte de las raicillas siempre fue superior al 60% del total.

los pesos de las dos clases para cada colecta (tabla 7). Es decir, la asignación de recursos y, como resultado, la producción de biomasa hipogea fue diferencial a lo largo del tiempo.

Un hecho importante a resaltar es que c.a. 80% del peso de la clase II fue sostenido siempre por 5 a 10 tubos. En el caso de la clase I esta contribución está distribuida de manera más uniforme entre los 60 tubos.

En ambos casos, los tubos que aportaban la mayor cantidad de biomasa variaron de colecta a colecta ya que ninguno mantuvo una aportación constante a lo largo de dos años.

Considerando que muchos de los tubos se localizaban cerca de un árbol, entonces la mayor proporción de las raíces encontradas provinieron del árbol más cercano (Kummerow *et al.*, 1990); esto permite asociar el comportamiento individual de cada tubo con la especie más cercana, lo cual es útil para explicar en cierta medida lo que se observa por tubo. Del registro de vegetación circundante que se llevó a cabo se observa que dos especies, *Pseudolmedia oxyphyllaria* y *Sapranthus microcarpus*, son las que predominan en gran parte de los sitios donde se encontraban los tubos localizados.

Al graficar el peso promedio por clase y la precipitación en función del tiempo se puede observar (figura 14) que los picos de producción ocurren después de los picos de precipitación, asimismo, cuando ocurre un descenso en la precipitación, se da un descenso en la producción, esto intuitivamente muestra una

Colecta	Prueba de t	p	n
1	7.81	< 0.001 ***	60
2	5.31	< 0.001 ***	60
3	5.51	< 0.001 ***	60
4	2.94	< 0.005 **	60
5	2.82	< 0.05 *	60
6	2.87	< 0.005 **	60
7	4.24	< 0.001 ***	60
8	3.58	< 0.001 ***	60
9	5.64	< 0.001 ***	60

Tabla 7. Valores de la prueba de t-Student por colecta. Siempre hubo diferencias significativas.

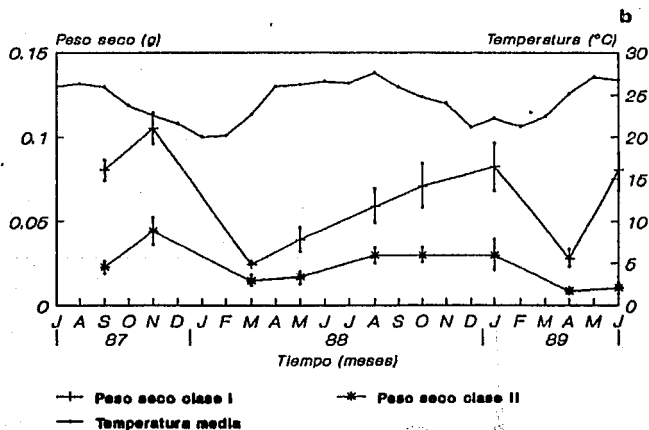
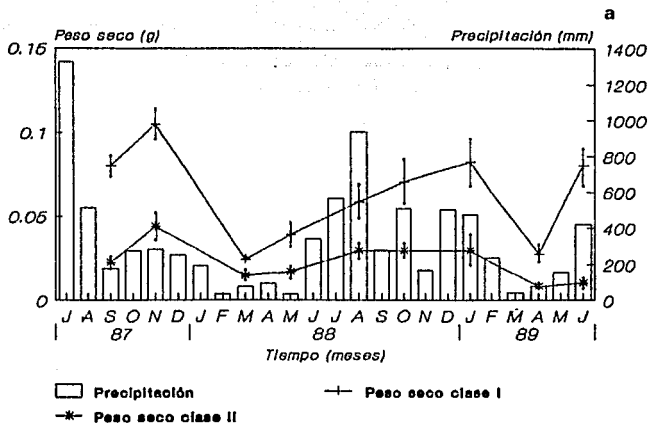


Figura 14 a. Se grafica los pesos promedio por clase (n=60, +/- 1 E.E.) por colecta y la precipitación de los años de estudio en función del tiempo. b. Se grafica la temperatura en lugar de la precipitación de la fig. 14a. En ambos casos se observa un efecto disparador para la producción por parte de la temperatura o precipitación.

relación entre la humedad del ambiente y el comportamiento de la producción de biomasa radical. Estos ascensos y descensos son claros y para determinar si existe alguna relación con la precipitación se llevó a cabo un análisis de regresión.

Utilizando la precipitación como la variable independiente y el peso seco promedio (por cada clase) como la variable dependiente se llevaron a cabo dos tipos de regresión: lineal y potencial. Se ensayo atrasando la precipitación de 0 a 5 meses, hasta obtener la máxima significancia del modelo. Para el caso del modelo lineal nunca fue significativo ($p > 0.05$) para ninguna de las clases. En el caso del modelo potencial y con un mes de retraso el modelo sí fue significativo para ambas clases ($F_1 = 17.85$, $p < 0.005$; $F_2 = 7$, $p < 0.05$) (tabla B).

Lo anterior implica que la relación sí es directamente proporcional hasta cierta magnitud de precipitación (100 mm, aproximadamente) (figura 15a, b), es decir, a mayor precipitación mayor biomasa; sin embargo, si se rebasa este "umbral" empieza a disminuir la respuesta del sistema a la cantidad de lluvia hasta cierto punto en que por más que llueva va a ser muy pequeño el aumento de la producción o no se va a dar en lo absoluto (zona de estabilización). Lo que sucede es que la producción ya alcanzada se mantiene, siempre y cuando, se mantenga la precipitación.

También, esta situación hace resaltar el hecho de que existe una época donde prácticamente hay un crecimiento radical muy pobre (por debajo de los 60 mm de precipitación), que puede

a

Regresión Potencial de Lnpeso clase I en precipitación.

Parámetros	Estimados	E.E. asociado
Ordenada al origen	-4.9857	0.4949
Pendiente	0.394	0.0932

Modelo potencial : $LnpesoI = -4.98 * (precipitación \wedge 0.39)$

Análisis de Varianza

Fuente de Variación	SC	g.l.	CM	F	p
Modelo	1.4511	1	1.4511	17.853	<0.005**
Error	0.5689	7	0.0813		
TOTAL	2.0201	8			

 $R^2 = 71.84\%$

b

Regresión Potencial de Lnpeso clase II en precipitación.

Parámetros	Estimados	E.E. asociado
Ordenada al origen	-5.7413	0.6845
Pendiente	0.3414	0.1290

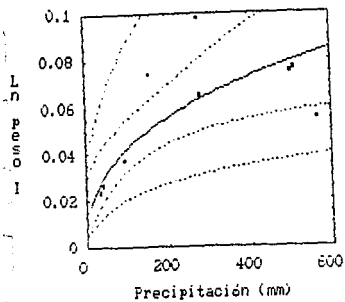
Modelo potencial : $LnpesoII = -5.74 * (precipitación \wedge 0.34)$

Análisis de Varianza

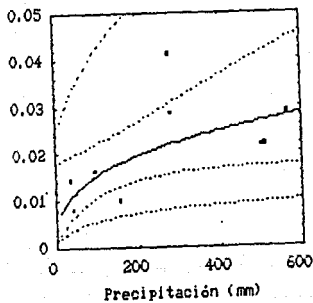
Fuente de Variación	SC	g.l.	CM	F	p
Modelo	1.0887	1	1.089	7.001	<0.05*
Error	1.0885	7	0.155		
TOTAL	2.1772	8			

 $R^2 = 50\%$

Tabla 8a. Modelo ajustado para los datos de Lnpeso de la clase I en función de la precipitación. Se presenta el ANOVA de la regresión, en este caso el modelo explica el 72% de la variabilidad de los datos. b. En este caso es para el ln peso de la clase II, el modelo sólo explica el 50% de la variabilidad.



a



b

Figura 15a. Línea ajustada al modelo de regresión potencial, obtenido para las raicillas y la precipitación ($\ln \text{pesol} = -4.99 + (\text{precipitación}^{0.39})$) ($p < 0.005$). a precipitación corresponde a un mes de retraso.

Figura 15b. Línea ajustada al modelo de regresión potencial, obtenido para las raíces finas y la precipitación ($\ln \text{pesol} = -5.74 + (\text{precipitación}^{0.34})$) ($p < 0.005$). La precipitación corresponde a un mes de retraso.

ser comparada con aquellas épocas de interrupción de crecimiento de otras comunidades tropicales (como las selvas bajas caducifolias).

Con respecto a la temperatura promedio ambiental los análisis de regresión lineal y potencial reflejan (tabla 9) que en el caso de la clase I, con 2 meses de retraso el modelo potencial es el más significativo ($F = 18.355$, $p < 0.005$). Al incrementarse la temperatura el cambio en la producción radical se incrementa de manera directamente proporcional, sin embargo, hay un umbral máximo para que este incremento se dé con la misma velocidad, al llegar a dicha temperatura umbral, la tasa de producción de raíces de la clase I cambia, disminuyendo su producción (figura 16 a).

La tasa de incremento de biomasa de la clase II, con un retraso de tres meses, responde significativamente de manera lineal al incremento en la temperatura ambiental ($F = 9.13$, $p < 0.05$) (figura 16 b).

Graficando el incremento neto en biomasa para cada peso en función de las colectas (figura 17) se observa que no alcanzan un punto estable y continúan incrementándose, es decir, presentan una pendiente mayor que 0, lo que implica a su vez que el muestreo no llegó a cubrir todo el ciclo de renovación radical que se da (Elvira Cuevas, *com. pers.*).

Por otro lado, los datos de producción obtenidos se extrapolaron a toneladas por hectárea por año, obteniéndose un

a

Regresión Potencial de Lnpeso clase I en temperatura

Parámetros	Estimados	E.E. asociado
Ordenada al origen	-15.38	2.9058
Pendiente	3.9	0.9114

Modelo potencial : $LnpesoI = -15.38 * (temperatura ^ 3.9)$

Análisis de Varianza

Fuente de Variación	SC	g.l.	CM	F	p
Modelo	1.4624	1	1.4624	18.36	<0.005**
Error	0.5577	7	0.0797		
TOTAL	2.0201	8			

R² = 72.39%

b

Regresión lineal Lnpeso clase II en temperatura

Parámetros	Estimados	E.E. asociado
Ordenada al origen	-0.0539	0.025
Pendiente	0.00103	0.1290

Modelo lineal : $LnpesoII = (temperatura * 0.00103) - 0.0539$

Análisis de Varianza

Fuente de Variación	SC	g.l.	CM	F	p
Modelo	0.0005	1	0.0005	9.13	<0.05*
Error	0.0004	7	0.00005		
TOTAL	0.00087	8			

R² = 56.6%

Tabla 9a. Modelo ajustado para los datos de ln peso de la clase I en función de la temperatura. Se presenta el ANOVA de la regresión, en este caso el modelo explica el 72% de la variabilidad de los datos. b. Modelo para el ln peso de la clase II, el modelo sólo explica el 57% de la variabilidad.

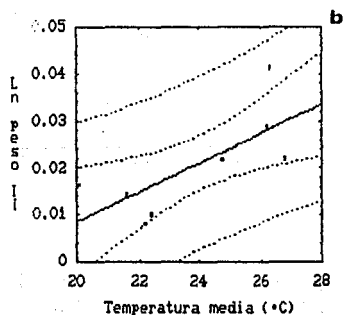
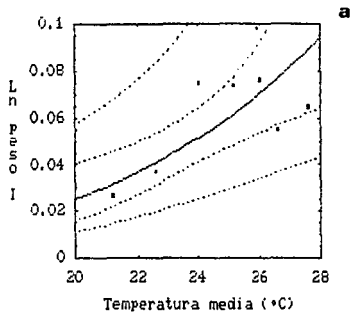


Figura 16a. Línea ajustada al modelo de regresión potencial, obtenido para las raicillas y la temperatura (InpesoI = $-15.38 + (\text{temperatura}^{3.91})$) ($p < 0.005$).

Figura 16b. Línea ajustada al modelo de regresión lineal, obtenido para las raíces finas y la temperatura (InpesoII = $(\text{temperatura} + 0.0013) - 0.0539$) ($p < 0.005$). La temperatura se encuentra con tres meses de retraso.

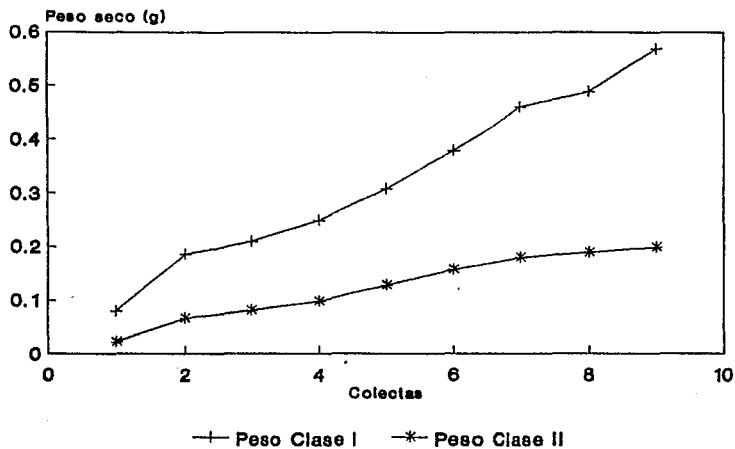


Figura 17. Peso seco acumulado de cada una de las clases diamétricas a lo largo del estudio.

valor de 0.29 tonha¹año⁻¹ para la productividad total. Este valor corresponde a la producción de raíces de la clase I y clase II de la zona de c.a. 10 a 20 cm. Si consideramos que las raíces que se encuentran en ese rango de profundidad contribuyen con un 20% del total (ver resultados de perfiles) de raíces dentro de los diámetros 0 a 0.5 cm se tiene que la productividad total anual es de 1.45 tonha¹año⁻¹.

Así, del total de la producción anual de la zona, 16 tonha¹año⁻¹, corresponden a la parte epigea (Alvarez, 1988; Alvarez, 1991) y 1.45 tonha¹año⁻¹ a la zona hipogea, es decir, 9% de la producción epigea. Sin embargo, según Sánchez (1989) la productividad epigea de la zona donde se llevó a cabo este estudio fue de 5.7 tonha¹año⁻¹, y en este caso la productividad hipogea representa 25% de ese valor.

VII. DISCUSION

1. Distribucion.

La distribución vertical radical encontrada en esta zona no difiere en gran medida de la hallada en otras zonas. La mayor densidad de raíces en las primeras capas de suelo esencialmente puede deberse a la concentración de nutrimentos, a la cantidad de agua y a la temperatura de estas capas, o a condiciones de anaerobiosis o de alta impedancia en las capas inferiores (impidiéndoles la colonización de esas áreas).

La concentración de nutrimentos promueve el desarrollo radical inmediato aunque a largo plazo (en términos evolutivos) parece ser que no favorece la selección de patrones de asignación de recursos hacia la zona hipogea ya que en zonas eutróficas el cociente Raíz:Tallo ¹⁰ es menor que en zonas oligotróficas. Sin embargo, el patrón de mayor densidad radical en las capas superficiales sí se repite aunque los valores en zonas eutróficas están muy por debajo de los de zonas oligotróficas.

Las capas superiores del suelo están en contacto directo con la hojarasca, fuente principal de nutrimentos en muchas de las zonas tropicales, que al ser desintegrada por los microorganismos del suelo libera gran cantidad de nutrimentos que se concentran inicialmente en estas capas para luego ser lavados por

las lluvias constantes. Las plantas que son capaces de invadir estas zonas de suelo aumentan sus probabilidades de obtener más nutrimentos y más rápidamente, por lo que se puede considerar tienen una mayor ventaja competitiva.

En el caso de la selva de Los Tuxtlas, se ha mencionado que físicamente es una región potencialmente fértil hasta los 60cm de profundidad (Rosa Ma. Guzmán, *com. pers.*), a pesar de que no se puede hablar claramente de disponibilidad nutrimentos (ya que no se midieron).

Aunque tampoco se haya medido la disponibilidad de agua, tal vez, durante la época de secas es posible considerar al agua como factor limitante de la distribución vertical radical ya que la capa de 0 a 10 cm está mucho más propensa a la pérdida de agua que las capas adyacentes por lo que gran parte de las raíces delgadas, que es el grupo más sensible a perturbaciones, se concentran de 10 a 30 cm de profundidad.

La temperatura parece tener una relación directa o potencial con la producción por lo que no se puede descartar como una explicación del comportamiento en cuanto a la distribución de las raíces. Sin embargo, en esta zona la temperatura es un factor muy constante que probablemente por debajo de los 20 cm de profundidad ya no varíe sustancialmente y, por lo tanto, no sea determinante en la distribución observada.

2. Productividad.

Al comparar los datos de productividad de las raíces finas obtenidos con los datos de producción para otras zonas semejantes (tabla 1) en cuanto a estructura y composición indican que los valores para esta selva caen por debajo de casi todas las demás estimaciones.

Se debe considerar el hecho de que debido a las metodologías aplicadas los datos tal vez no son comparables, en algunos casos se utilizaron monolitos, nucleadores y/o tubos a través de los cuales se hicieron estimaciones puntuales de la producción radical, es decir, una estimación de la biomasa radical en pie (cuánto hay), a diferencia de este estudio, donde sólo se consideró lo que se había producido de un periodo de colecta a otro, obviamente este valor intrínsecamente es menor que el primero.

Si se considera que esta zona, como diversos autores mencionan, es eutrófica, la formación de un sistema radical de gran proporción no se verá favorecido ya que la producción de un sistema radical como "explorador y cazador" de nutrimentos no es prioritario, a diferencia de la mayoría de las selvas donde se reportan bajos niveles de disponibilidad de nutrimentos.

Si se toma en cuenta lo anterior nuestro valor se reduce aún más,

y comparado con la asignación de recursos a la parte epigea se hace menor.

Asimismo, el corte y enterramiento continuo pudo haber afectado de una u otra forma el crecimiento radical (sobre todo raíces finas), ya que es una perturbación que altera de manera prolongada el desarrollo radical, por lo que también puede afectar los datos obtenidos de producción.

El comportamiento de la asignación de recursos dentro del sistema hipogeo, i.e. la repartición entre clases es muy interesante, a lo largo del tiempo la clase que predominó siempre fue la correspondiente a las raicillas, que se han reportado como de gran importancia en la absorción de nutrimentos y agua, ya que están muy poco o nada suberificadas.

Si las raicillas se mantienen a lo largo del tiempo van envejeciendo, se suberifican y pasan a formar parte de las raíces finas o de diámetros más grandes, sin embargo, los resultados obtenidos nos hacen suponer que esto no sucede así con gran parte de ellas y que las plantas continuamente están invirtiendo recursos en la producción de raicillas más que en su conservación lo que se ve reflejado en una alta tasa de recambio. Lo que de nuevo nos lleva a considerar a la zona como rica en nutrimentos ya que no hay una tendencia al almacenaje de recursos ni a la conservación, por largo tiempo, de estructuras vegetales, como

es el caso de especies que han evolucionado en ambientes pobres en nutrimentos.

Asimismo, parece ser que la precipitación al igual que la temperatura actúan como mecanismos disparadores y frenadores de la producción de ambas clases de raíces pero principalmente de las raicillas, hecho que coincide con otros casos ya reportados, la explicación se relaciona con la producción de hormonas y respuestas fenológicas no muy claras. El patrón definido en cuanto a la producción de biomasa en el tiempo, debido, tal vez, a la precipitación y por consecuencia agua en el ambiente, lleva a considerar el término stress hídrico en la selva como algo existente.

El aporte de cada tubo es muy variado y principalmente se debe explicar en función de las especies involucradas en el aporte radical hecho que hasta la fecha ha sido imposible conocer considerando la diversidad de la zona de estudio.

Es difícil establecer claramente qué especie de planta presenta una mayor influencia dentro del comportamiento de cada tubo, sin embargo, aquellos tubos que se encontraron bajo la influencia (cercana o lejana) de *Sapranthus microcarpus* y de *Pseudolmedia oxyphyllaria* destacan de los demás tubos debido a que sostienen una producción más constante, presentan picos de producción semejantes en cuanto a magnitud y temporalidad.

El presente trabajo representa una primera prospección para conocer que es lo que está ocurriendo en el suelo, por lo que abre muchos cuestionamientos sobre cuál es en realidad el factor que está delimitando la productividad hipogea de la zona, a que obedece el patrón de asignación de recursos observado, cuál es la tasa de recambio radical, cómo es el proceso de descomposición, hay asociaciones mutualistas, cómo influyen éstas en el desarrollo de los organismos.

El hecho de que la biomasa radical no forme parte destacada de la biomasa total del sistema puede tener diversas implicaciones en cuanto al sistema y perturbaciones, probablemente, aquellas perturbaciones de índole epigeo afectan más a este sistema que en el caso de perturbaciones hipogreas. Posiblemente, es un sistema aún fértil donde aquellas especies con adaptaciones muy particulares a las deficiencias de nutrimentos no se han desarrollado por lo que no se observa asignaciones importantes hacia esa zona.

Todo esto es importante considerar en caso de que se trate de desarrollar una propuesta de manejo con el fin de evaluar el impacto de lo que se fuese a llevar a cabo. Actualmente, parece ser que la tala y reemplazamiento de la zona por pastos para ganado o cultivos de maíz, chile y cítricos no han afectado su fertilidad, como ocurre claramente en la región del Amazonas, sin embargo, esto no implica que las consecuencias a

un mediano y largo plazo no sean desastrosas, principalmente debido a que lo que se está generando en esa zona es el empobrecimiento continuo con cultivos altamente demandantes de recursos y anuales constituidos por especies no nativas que no permiten el desarrollo de otro tipo de vegetación pero sí merman el lugar, ya que no forman parte de la dinámica del sistema pero sí son capaces de obstaculizarla.

CONCLUSIONES

- . Alrededor del 60% de las raíces de diámetros menores a 5 mm se encuentran entre los 0 y 40 cm de profundidad.
- . Las raíces delgadas presentan mayor sensibilidad a las perturbaciones que las gruesas.
- . Existe un alto recambio radical que se ve reflejado en la gran proporción de raicillas que no pasan a formar parte de las raíces finas.
- . Hay una relación de tipo potencial entre la productividad de raíces con la precipitación y la temperatura media.
- . La asignación de recursos se da principalmente hacia la producción de raicillas.

. La productividad hipogea representa entre el 9% y el 25% de la productividad de biomasa epigea producida en un año en una hectárea.

VIII. BIBLIOGRAFIA

- Alvarez, Sánchez Fco. Javier. 1988. *Estimación de la caída y descomposición de la hojarasca y su relación con la dinámica de una selva mexicana*. Tesis (Doctor en Ciencias). Fac. de Ciencias, UNAM. 105 p.
- Alvarez, S.J. 1991. Productividad primaria neta en una selva tropical húmeda. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 51: 3-12.
- Baver, L.D., W.H. Gardner y W.R. Gardner. 1980. *Física de suelos*. Unión Tipográfica editorial Hispano-Americana, SA de CV., Barcelona, Mexico. 529 p.
- Baylis, G.T.S. 1974. The magnolioid mycorrhiza and mycotrophy in root systems derived from it. En: Sanders, F.E., B. Mosse y P.B. Tinker. *Endomycorrhizas*. Proceedings of a Symposium held at the University of Leeds, 22 al 25 julio, Academic Press, USA. pp:
- Begon, M., J.L. Harper y W. Townsend. 1986. *Ecology: Individuals, populations, and communities*. Harper & Row, USA. 350 p.
- Bell, A.D. 1991. *Plant form. An illustrated guide to flowering plant morphology*. Oxford Univ. Press, Oxford. 342 p.
- Böhm, W. 1979. *Methods of Studying Root Systems*. Springer-Verlag, Berlin. 188 p.
- Bongers, F., J. Popma, J. Meave del Castillo y J. Carabias. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 74: 55-80.
- Bray, J.R. 1963. Root production and the estimation of net productivity. *Can. J. of Bot.* 41: 65-72.
- Caldwell, M.M. 1980. Root structure: the considerable cost of belowground function. En: Solbrig, O., S. Jain, G.B. Johnson y P.H. Raven (eds.). *Topics in Plant Population Biology*. Columbia Univ. Press, New York. pp. 117-136.
- Caldwell, M.M. y R.A. Virginia. 1989. Root systems. En: Jarcy, R.W., J.R. Ehleringer, H.A. Mooney y P.W. Rundel (eds.). *Plant Physiological Ecology*. Chapman and Hall, London, New York. pp. 367-398.
- Carabias, J. 1979. *Análisis de la vegetación de la Selva Alta Perennifolia y comunidades derivadas de ésta en una zona cálida húmeda de México, Los Tuxtlas, Veracruz*. Tesis (Biólogo). Fac. de Ciencias, UNAM. 68 p.

- Castellanos, J., M. Maass y J. Kummerow. 1991. Root biomass of a dry deciduous tropical forest in Mexico. *Plant and Soil* 131: 225-228.
- Cody, M.L. 1986. Structural niches in plant communities. En: Diamond, J. y T.J. Case (eds.) *Community ecology*. Harper & Row Publ., New York, USA. pp: 381-405.
- Cuenca, G., Aranguren, J. y R. Herrera. 1983. Root growth and litter decomposition in a coffee plantation under shade trees. *Plant and Soil* 71: 477-486.
- Chapin, F.S.III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 233-260.
- Chizón, S.C. 1984. *Relación suelo-vegetación en al Estación de Biología Tropical Los Tuxtles, Ver. (Un análisis de la distribución de los diferentes tipos de suelo en relación con la cubierta vegetal que soporta)*. Tesis (Biólogo). ENEP- Zaragoza, UNAM. 66 p.
- Einszenstat, D.M. y M.M. Caldwell. 1988. Seasonal timing of root growth in favorable microsites. *Ecol.* 69(3): 870-873.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada y M. Martínez-Ramos. 1985. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtles: Un recurso para el estudio y la conservación de las selvas del trópico húmedo. En: Gómez-Pompa, A. y S. del Amo (eds.). *Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México*. Vol. II. INIREB-Alhambra, México. pp. 379-393.
- García, E. 1987. *Modificaciones al Sistema de Clasificación de Koeppen (para adaptarlo a las condiciones de la República)*. OFFSET-Larios, México. 71 p.
- García, Aguirre Ma. Concepción. 1988. *Landscape ecological approach for forest conservation. A case study in Los Tuxtles, Veracruz, Mexico*. Tesis (Maestría). International Institute for Aerospace Survey and Earth Science, Enschede, The Netherlands. 163 p.
- Golley, F.B. 1979. Production primaire brute et nette, paramètres de croissance. En: *Recherches sur les ressources naturelles: écosystèmes forestiers tropicaux*. UNESCO-PNEFAO, France. pp: 252-290.
- Gómez-Pompa, A., C. Vázquez-Yanes y S. Guevara. 1972. The tropical rain forest: a nonrenewable resource. *Science* 177: 762-765.

- Gower, S.T. 1987. Relations between mineral nutrient availability and fine root biomass in two Costa Rican tropical wet forests: a hypothesis. *Biotropica* 19(2):
- Gregory, P.J., J.V. Lake y D.A. Rose (eds.) 1990. *Root development and function*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK. 206 p.
- Harris, W.F., R.S. Kinerson Jr. y N.T. Edwards. 1977. Comparison of belowground biomass of natural deciduous forest and loblolly pine plantations. *Pedobiologia* 17: 369-381.
- Head, G.C. 1971. Plants roots. En: Phillipson, J. (ed.). *Methods of Study in Quantitative Soil Ecology: Population, Production and Energy Flow*. pp: 14-23.
- Hermann, R.K. 1977. Growth and production of tree roots: a review. En: Marshall, J.K. (ed.). *The Belowground Ecosystem: a Synthesis of Plant-Associated Processes*. Range Science Dept., Science Ser. No. 26. Colorado State Univ., Fort Collins. pp. 7-28.
- Hopkins, B. 1966. Vegetation of the Dlokemeji Forest Reserve, Nigeria. IV. The litter and soil with special reference to their seasonal changes. *J. Ecol.* 54: 687-703.
- Huttel, C. 1975. Root distribution and biomass in three Ivory Coast rain forest plots. En: Golley, F.B. y E. Medina (eds.). *Tropical Ecological Systems: Trends in Terrestrial and Aquatic Research*. Ecological Studies 11, Springer-Verlag, New York. pp. 123-130.
- Ibarra-Manriquez, G. 1985. *Estudios preliminares sobre la flora lefosa de la Estacion de Biologia Tropical Los Tuxtles, Veracruz, Mexico*. Tesis (Biólogo). Fac. de Ciencias, UNAM. 264 p.
- Jenik, J. 1971. Root structure and underground biomass in equatorial forests. En: Devigneaud, P. (ed.). *Productivity of Forest Ecosystems*. Proc. Brussels Symp., UNESCO, Paris. pp. 323-331.
- Jenik, J. 1978. Roots and root systems in tropical trees: morphologic and ecologic aspects. En: Tomlinson, T.B. y M.H. Zimmerman (eds.). *Tropical Trees as Living Systems*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 323-349.
- Jordan, C.F. 1983. Productivity of tropical rain forest ecosystems and the implications for their use as future wood and energy sources. En: Golley, F.B. (ed.). *Tropical Rain Forest Ecosystems*. New York, USA. pp. 117-136.

- Jordan, C.F. 1985. *Nutrient Cycling in Tropical Forest Ecosystems. Principles and their Application in Management and Conservation*. John Wiley & Sons, New York, Toronto. 189p.
- Jordan, C.F. (ed.). 1989. *An amazonian rain forest. The structure and function of a nutrient stressed ecosystem and the impact of slash-and-burn agriculture*. UNESCO y The Parthenon Publishing Group, New Jersey, USA. 176 p.
- Jordan, C.F. y G. Escalante. 1980. Root productivity in an Amazonian rainforest. *Ecol. 61*: 14-18.
- Kellman, M. 1990. Root proliferation in recent and weathered sandy soils from Veracruz, Mexico. *J. Trop. Ecol. 6*: 355-370.
- Klinge, H. 1973a. Root mass estimation in lowland tropical rain forests of Central Amazonia, Brazil. I. *Trop. Ecol. 14*: 29-38.
- Klinge, H. 1973b. Root mass estimation in lowland tropical rain forests of Central Amazonia, Brazil. III. *Trop. Ecol. 16*: 28-38.
- Klinge, H. 1973c. Root mass estimation in lowland tropical rain forests of Central Amazonia, Brazil. IV. *Trop. Ecol. 18*: 29-38.
- Klinge, H., W.A. Rodrigues, E. Brunig y E.J. Fittkan. 1975. Biomass and structure in a central amazonian rain forest. En: Golley, F.B. y E. Medina (eds.). *Tropical Ecological Systems: Trends in Terrestrial and Aquatic Research*. Ecological Studies 11, Springer-Verlag, New York. pp. 115-122.
- Kummerow, J., D. Krause y W. Jow. 1978. Seasonal changes of fine root density in the southern californian chaparral. *Oecologia (Berl.) 37*: 201-212.
- Kummerow, J., B.A. Ellis, S. Kummerow y F.S. Chapin III. 1983. Spring growth of shoots and roots in shrubs of an alaskan muskeg. *Am. J. Bot. 70* (10): 1509-1515.
- Kummerow, J., J. Castellanos, M. Maass y A. Larigauderie. 1990. Production of fine roots and the seasonality of their growth in a Mexican deciduous dry forest. *Vegetatio 90*: 73-80.
- Lot-Helgueras, A. 1976. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtles, 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. pp. 31-69.
- Miranda, M. y E. Hernández. 1963. Los Tipos de Vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 28: 29-72.
- Newbould, P.J. 1968. Methods of estimating root production. En: Eckardt, F.E. (ed.) *Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level*. Natural Resources Research V. Proceedings of the Copenhagen Symposium. UNESCO. Liège, Bélgica. pp:187-190.
- Persson, H. 1978. Root dynamics in a young Scots pine stand in Central Sweden. *Oikos* 30: 508-519.
- Persson, H. 1979. Fine root production, mortality and decomposition in forest ecosystems. *Vegetatio* 41 (2): 101-109.
- Persson, H. 1980. Spatial distribution of fine-root growth, mortality and decomposition in a young Scots pine stand in Central Sweden. *Oikos* 34: 77-87.
- Pickett, S.T.A. y P. White. 1985. *The ecology of patch dynamics*. Academic Press, USA. 150 p.
- Piñero, D., J. Sarukhán y E. Gonzalez. 1977. Estudios demográficos en plantas, *Astrocaryum mexicanum* Liebm. I. Estructura de poblaciones. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 37: 69-118.
- Popma, J., Bongers, F. y J. Meave del Castillo. 1988. Patterns in the vertical structure of the tropical lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 74: 81-91.
- Richards, B.N. 1987. *The microbiology of terrestrial ecosystems*. Longman Scientific & Technical, New York, USA. 399 p.
- Ríos-Macbeth, F. 1952. Estudio geológico de la región de Los Tuxtlas, Ver. *Asoc. Mex. Geol. Petrol. Bol.* 4: 325-376.
- Sánchez, Ríos G. 1989. *Producción de hojarasca en una selva húmeda tropical: vegetación primaria y secundaria*. Tesis (Biólogo). Fac. de Ciencias, UNAM. 78 p.
- Santantonio, D., R.K. Hermann y W.S. Overton. 1977. Root biomass studies in forest ecosystems. *Pedobiologia* 17: 1-31.

- Shaver, G.R. y W.D. Billings. 1975. Root production and root turnover in a wet tundra ecosystem, Barrow, Alaska. *Ecol.* 56: 401-409.
- Soto, M. 1976. Algunos aspectos climáticos de la región de Los Tuxtlas, Veracruz. En: Gómez-Pompa, A., C. Vazquez-Yanes, S. del Amo. y A. Butanda (eds.). *Regeneración de Selvas I*. INIREB, CECSA, Xalapa. pp. 31-59.
- Toledo, V.M. 1976. Los cambios climáticos del Pleistoceno y sus *Efectos sobre la Vegetación Tropical Calida y Húmeda de México*. Tesis (Maestría). Fac. de Ciencias. UNAM. 73 p.
- Toledo, V.M., J. Carabias, C. Toledo y C. González-Pacheco. 1989. *La producción rural en México: alternativas ecológicas*. Fundación Universo Veintiuno, Mexico, 402 p.
- Vitousek, P.M. y R.L. Sanford. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 137-167.
- Vogt, K.A., C.C. Grier y D.J. Vogt. 1986. Production, turnover and nutrient dynamics of above- and below-ground detritus of world forests. *Adv. in Ecol. Res.* 15: 303-377.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, New Jersey. 718 p.