



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO



FACULTAD DE CIENCIAS

BIBLIOTECA  
INSTITUTO DE ECOLOGIA  
UNAM

INFLUENCIA DE LA DESCOMPOSICION DE LA  
FRACCION FOLIAR DE LA HOJARASCA EN EL  
CRECIMIENTO DE PLANTULAS DE ESPECIES  
ARBOREAS DE UNA SELVA TROPICAL HUMEDA

TES 01000241498

**TESIS PROFESIONAL**

PARA OBTENER EL TITULO DE

**B I O L O G O**

**P R E S E N T A :**

**MARIA GUADALUPE BARAJAS GUZMAN**



MEXICO, D.F.

FACULTAD DE CIENCIAS  
SECCION ESCOLAR

MAYO 1992

CUANDO UNO AMA RESPETA.  
ES TRISTE VER LA FALTA  
DE AMOR DEL HOMBRE POR  
LA NATURALEZA.

A MIS PADRES  
MARIA LUISA Y JOSE SAUL  
GRACIAS POR LA CONFIANZA  
Y EL CARINO DEPOSITADOS  
EN MI.

A MIS HERMANOS  
ESTE TRABAJO TAMBIEN  
ES DE USTEDES.

A MI ABUELA DELFINA GONZALEZ.

A

F E R N A N D O

## INDICE.

Agradecimientos

Resumen

I.-Introducción.

1

Importancia de la descomposición de la fracción foliar como generadora de recursos.

II.-Objetivos.

4

III.-Hipotesis.

4

IV.- Antecedentes.

5

4.1) Caída y descomposición de la fracción foliar en Comunidades Vegetales.

5

4.2) Importancia de los nutrientes en el crecimiento de las plantas.

10

V.-Descripción de la zona de estudio: Los Tuxtlas, Veracruz.

5.1)Localización, geología, suelos y clima.

14

5.2)Vegetación.

14

VI.-Materiales y métodos.

6.1)Descripción de las especies estudiadas.

18

6.2)Obtención de plántulas y trasplante.

21

6.3)Asignación de tratamientos y muestreo.

21

6.4)Análisis de resultados.

22

VII.-Resultados.

7.1)Descomposición de la fracción foliar:

en plántulas de *N. ambigua*.

25

en plántulas de *C. baillonii*.

30

en plántulas de *S. donnell-smithii*.

30

7.2)Crecimiento de las plantulas:

de *N. ambigua*.

33

de *C. baillonii*.

37

de <i>S. donnell-smithii</i> .	45
VIII.-Discusión.	
8.1) Descomposición de la fracción foliar.	51
8.2) Crecimiento de las plántulas.	52
8.3) Metodología.	56
IX.-Conclusiones.	58
X.-Bibliografía.	59

## AGRADECIMIENTOS.

Expreso mi más profundo agradecimiento al Dr. Fco. Javier Alvarez Sánchez director de este trabajo, por su tiempo, comentarios y amistad; así como al jurado calificador: Dr. Emmanuel Rincón S., Dra. Alma Orozco S., M. en C. Irene Pisanty B. y de manera especial a la M. en C. Silvia Iriarte-Vivar B. por toda la ayuda otorgada a este trabajo.

Agradezco de manera especial al Instituto de Biología de la U.N.A.M. por las facilidades proporcionadas para el desarrollo de este trabajo en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtles", así como a la Dirección General de Asuntos del Personal Académico por la beca otorgada para la realización de esta tesis.

A los compañeros del Laboratorio de Ecología, gracias por todo el apoyo brindado. No quiero dejar de mencionar a Miriam Muñoz, Yukiko Sakurai, Graciela Sánchez, Irene Sánchez, Patricia Guadarrama y Ricardo León.

Gracias también a Gerardo, y Ricardo Barajas por su colaboración en el desarrollo de este estudio, así como, al Sr. Jorge Barajas por todo el apoyo e interés en mi desarrollo académico.

Esta tesis fue realizada gracias al apoyo de la Dirección General de Asuntos del Personal Académico a través del proyecto "Ecología del suelo en la selva tropical húmeda" (IN-203789).

## RESUMEN.

La selva tropical húmeda es una comunidad muy interesante, considerando su estructura y funcionamiento. Es un sistema con una gran variedad de formas de vida y crecimiento, dentro de la cual operan procesos biológicos y perturbaciones naturales como factores selectivos en características de la historia de vida de las especies.

La vegetación de este sistema contiene cantidades importantes de nutrientes, los cuales regresan al suelo a través de la caída de hojarasca. Esta constituye una de las principales vías de retorno de minerales, además de la precipitación y la lluvia efectiva (agua de percolación).

En este estudio se analizó la influencia de la descomposición de la fracción foliar en el crecimiento de plántulas de tres especies arbóreas (*N. ambigens*, *C. bailloni* y *S. donnell-smithii*), bajo tres tratamientos experimentales (fracción foliar de *F. yoponensis*, de *P. oxyphyllaria* y las hojas mixtas); también se evaluó la tasa de descomposición de la fracción foliar.

Se encontró que las características físico-químicas de la fracción foliar determinaron en gran medida la velocidad de descomposición; siendo *F. yoponensis* la que presentó la tasa de descomposición más alta, siguiéndole la fracción foliar mixta, mientras que la más baja correspondió a *P. oxyphyllaria*.

En cuanto al crecimiento de las plántulas, la descomposición de la fracción foliar no causó diferencias en el mismo durante el tiempo de duración del experimento. *N. ambigens* fue la única especie que presentó incremento en biomasa. Por otra parte, *C. bailloni* y *S. donnell-smithii* no crecieron, aunque ecológicamente resulta más importante el hecho de que permanecieron.

Finalmente la asignación de recursos hacia tallo, raíz y hojas fue significativamente diferente en las tres especies.



## INTRODUCCION.

Uno de los sistemas vegetales más ricos y complejos es la selva alta perennifolia (Miranda & Hernández, 1963), también conocida como bosque tropical perennifolio (Rzedowski, 1978) o selva húmeda. Es el tipo de vegetación más exuberante de todos los que existen en la tierra su distribución geográfica está restringida a las zonas intertropicales y México marca el extremo boreal de su área en América (Rzedowski, 1978).

Estas comunidades se caracterizan por presentar a lo largo del año altas temperaturas y humedad abundante, resultando de ello que la época de crecimiento abarque prácticamente todo el año; en consecuencia la productividad primaria y la tasa de reciclaje de nutrientes son altas (Jordan, 1984).

La vegetación de la selva húmeda contiene cantidades importantes de nutrientes, los cuales regresan al suelo debido a la caída de hojarasca, formada en un 70% por hojas (Alvarez, 1984; Esteban, 1986), la cual constituye una de las principales vías de retorno de minerales (Gosz et al., 1978), además de la precipitación y la lluvia efectiva, ésta última se refiere al lavado de troncos, ramas, superficies foliares, exudados y una serie de estructuras que provocan el aumento en el contenido de nutrientes de la lluvia (Parker, 1983). La presencia de la hojarasca sobre el suelo significa una reserva orgánica, ya que mediante el proceso de descomposición, los nutrientes son liberados e incorporados al suelo (Golley, 1983; Antuña-Camporro, 1983).

La temperatura y la humedad son los factores ambientales que modulan el proceso de descomposición (Jordan,

1984; Golley, 1983). ya que regulan la eficiencia y velocidad de los procesos enzimáticos (Swift et al., 1979). La humedad no sólo afecta el proceso directamente a través de la lixiviación de los compuestos más solubles, sino también en las condiciones adecuadas que permiten el crecimiento de las poblaciones de desintegradores (Singh & Gupta, 1977), los cuales son los reguladores bióticos del proceso de descomposición, ya que llevan a cabo la transformación química de los compuestos de la hojarasca (Reiners, 1983; Golley, 1983).

La incorporación de los nutrientes es rápida o lenta según sea la tasa de renovación del órgano vegetal en que se encuentren, ya que cada órgano presenta diferencias en su contenido de nutrientes (Gaytan, 1987). Se sabe que las hojas, flores y frutos presentan un alto contenido de nutrientes, y la madera es más pobre (Escarré et al., 1984). Se ha visto que a altas concentraciones de nutrientes corresponden altas tasas de descomposición (Tanner, 1981; Edwards, 1982; Becerra, 1986) y que la materia orgánica se vuelve más apetitosa a los desintegradores cuando la proporción carbono/nitrógeno es baja (Whitkamp, 1966, en Esteban, 1986).

Así pues, el suelo está formado por la materia orgánica (hojarasca) que se encuentra en varios estados de descomposición, por partículas minerales de varios tamaños, formas y características químicas, junto con las poblaciones de organismos que viven ahí, las raíces de las plantas, el agua, los gases y los minerales disueltos completan el habitat del suelo (Paul & Clark, 1988). El tamaño de la biomasa microbiana usualmente tiene una correlación directa con la tasa de crecimiento de las plantas (la productividad primaria) y con los niveles de materia orgánica

en el suelo, de esta manera las interacciones de los diferentes grupos causan la transferencia de nutrientes y energía (Wood, 1989).

Si bien es comprensible la importancia del flujo de nutrientes para el crecimiento de las plantas, la mayoría de los estudios de crecimiento en las selvas altas se ha concentrado hasta ahora en los gradientes de disponibilidad de luz, particularmente en relación con la respuesta de las diferentes especies a claros de diferentes tamaños (Whitmore & Wong, 1959; Evans et al., 1960; Bjorkman & Ludlow, 1972; Iriarte, 1987; Fetcher et al., 1987; Smith, 1987). Es claro que la baja irradiación en el sotobosque impone limitaciones a la ganancia de carbono, pero se sabe muy poco sobre la importancia de otros recursos, entre ellos los nutrientes. Dado que el balance de carbono en las plantas es un proceso importante para el entendimiento de la estructura y función de los ecosistemas, se pretende evaluar con este trabajo, si la liberación de nutrientes de la fracción foliar de la hojarasca causa diferencias en el crecimiento de plántulas de algunas especies arbóreas.

## OBJETIVOS.

1) DETERMINAR LA INFLUENCIA DE LA DESCOMPOSICION DE LA FRACCION FOLIAR DE Pseudolmedia oxyphyllaria y Ficus yoponensis EN EL CRECIMIENTO DE PLANTULAS DE Nectandra ambigens, Cymbopetalum baillonni y Stemmadenia donnell-smithii

2) ANALIZAR Y COMPARAR EL CRECIMIENTO DE LAS PLANTULAS BAJO TRES TRATAMIENTOS DE DESCOMPOSICION DE FRACCION FOLIAR EN CONDICIONES DE SELVA NO PERTURBADA.

3) OBTENER LA TASA DE DESCOMPOSICION DE LA FRACCION FOLIAR DE Pseudolmedia oxyphyllaria y Ficus yoponensis.

## HIPOTESIS.

1) LA LIBERACION DE RECURSOS DE LA FRACCION FOLIAR ES DIFERENTE DADAS LAS CARACTERISTICAS FISICO-QUIMICAS DE LA MISMA.

2) SI LA LIBERACION DE RECURSOS ES CUANTITATIVAMENTE DIFERENTE, LA ABSORCION DE LOS MISMOS PODRIA SER CAUSA DE CRECIMIENTO DIFERENCIAL DE LAS PLANTULAS CRECIDAS EN SUELO CON DIFERENTE COMPOSICION FOLIAR DE LA HOJARASCA.

## ANTECEDENTES.

4.1) Caída y descomposición de la fracción foliar en Comunidades Vegetales.

Los estudios en comunidades vegetales enfocados a estimar la producción de hojarasca y su aportación de elementos minerales son diversos. Cruz Acosta (1964) encontró en un bosque húmedo montano bajo, a 1980 msnm entre 5.0 y 7.7 toneladas de detritus por hectárea. y en otros tipos de bosque de Costa Rica registró promedios de 4.6 hasta 10.5 t/Ha. Jenny (1950) encontró para una pluviselva a 30 msnm en Colombia 5.0 t/Ha. Woods y Gallegos (1970) citan entre 6.9 y 21.16 t/Ha para diferentes tipos de bosque en la zona del Canal de Panamá. Cornforth (1970) reporta valores entre 3.94 y 4.16 t/Ha de hojas en el suelo en bosques de Mora excelsa de Trinidad. Klinge (1973) estudiando una pluviselva centro-amazónica encontró un promedio de 6.6 t/Ha (peso seco) de detritus fino en el suelo que varía según la época del año como también según el lugar entre 3.3 y 10.8 t/Ha. Brasell (1980) estudio la distribución temporal de hojarasca en bosques tropicales de Australia encontrando como promedio de caída 9.25 t/Ha/año. resultado que es similar a otros encontrados para bosques tropicales (Proctor, 1984).

En la tabla 1 se muestran valores de caída de hojarasca en algunas selvas tropicales del mundo. La variabilidad de la producción de hojarasca y su distribución irregular en el suelo muestran claramente que estos ecosistemas son sistemas dinámicos con variaciones temporales como también espaciales.

En cuanto a la aportación de elementos minerales por parte de la hojarasca Madge (1965), Swift et al. (1979), y Anderson y Swift (1983), encontraron que la hojarasca proveniente de diferentes especies no se descompone a la misma velocidad, ya

TABLA 1.-VALORES DE CAIDA DE HOJARASCA DETERMINADAS  
PARA ALGUNAS SELVAS DEL MUNDO.

AUTOR	ACUMULACION t ha <sup>-1</sup>	CAIDA t ha <sup>-1</sup> año <sup>-1</sup>	LUGAR
Jenny <i>et. al.</i> (1949)	5.04	8.5	Colombia
Laudelot y Meyer (1954)	3.9	12.3	Zaire
Hopkins (1966)	3.0	7.2	Nigeria
Cornforth (1970)	4.16	6.8	Trinidad
Bernhard (1970)	2.5	8.1	Costa de Marfil
Ogawa (1978)	3.2	10.6	Malasia
Kira (1978)	4.5	11.1	Malasia
Puig (1979)	3.9	8.7	Guyana
Wooi-khoon y Jin- Eong (1983)	3.1	7.4	Isla Penang
Alvarez (1988)	3.3	9.5	México

Tomada de Alvarez, 1988.

que estos tiempos variables son producto de las características químicas de cada una de las especies y de las condiciones particulares del lugar donde se lleve a cabo la descomposición; a este respecto John (1973) obtuvo diferentes valores promedios de descomposición en una selva de marcada estacionalidad en Ghana. Por otra parte, Martínez (1984) también observó diferentes valores de descomposición en Chamela, Jalisco, en una comunidad de selva baja caducifolia; otros estudios fueron realizados por Klinge (1973), Vizcaíno (1983), Alvarez (1984), Esteban (1986), y González-Iturbe (1988).

En México existen algunos trabajos en los que se ha cuantificado la caída de hojarasca, entre ellos podemos citar a: Correa (1981), Vizcaíno (1983), Martínez (1980, 1984), Esteban (1986), Alvarez (1982, 1984) y Sánchez (1989); estos dos últimos autores realizaron su trabajo en la selva alta perennifolia de la región de "Los Tuxtlas" en Veracruz, en donde la caída de hojarasca es un proceso heterogéneo en el espacio y en el tiempo, ocurriendo todo el año con máximos en la temporada de secas y nortes, y cuya fracción más importante es la foliar (62.80%) (Alvarez, 1984; Sánchez, 1988); ésta se distribuye según la especie de manera local, moderada y amplia (Alvarez, 1984). Los patrones de caída por especie se han podido agrupar siguiendo la clasificación de grupos ecológicos de especies de selva húmeda, es decir, especies que requieren de la luz que pasa a través de los claros para su regeneración y especies que no la requieren. Este último grupo se refiere a las especies tolerantes (Denslow, 1980; Hartshorn, 1980; Whitmore, 1984; Martínez-Ramos, 1985). El primer grupo puede subdividirse en especies intolerantes a la sombra que necesitan de grandes claros, donde completan todo su ciclo de vida (pioneras) y especies que son tolerantes en algunos

estadios de su ciclo de vida pero que requieren de claros para su maduración (Denslow, 1980; Hartshorn, 1980; Martínez-Ramos, 1985). La caída de hojas está altamente correlacionada con el área basal de los árboles ( $r=0.93$ ) (Alvarez, 1984) y es un reflejo directo de la abundancia de los individuos: así pues, las especies que aportaron una mayor cantidad de hojarasca en el sistema corresponden a aquellas que en los estudios de estructura tienen área basal, cobertura y volumen de la copa mayores, sólo cinco especies aportaron más de la mitad (54.0%) de la caída total de hojarasca, siendo éstas: Nectandra ambigens, Pseudolmedia oxyphyllaria, Vatairea lundelli, Poulsenia armata y Ficus yoponensis.

Por lo que respecta a la distribución espacial de la caída de hojas, el patrón local se presenta en especies poco abundantes cuya producción de hojarasca únicamente se localiza agregadamente en algunos lugares, entre ellas se encuentran: F. yoponensis y Dussia mexicana; las especies con distribución moderada de sus hojas son más abundantes y Cymbopetalum baillonni es ejemplo de ellas; la distribución amplia corresponde a especies muy abundantes, como es el caso de N. ambigens y P. oxyphyllaria.

La descomposición de la hojarasca en este sistema fue significativamente diferente entre las especies y entre las épocas de secas y lluvias, pero no es diferente entre la que ocurre en la selva y los claros (Álvarez, 1984); las diferencias a nivel de especie fueron muy marcadas, ya que la descomposición en N. ambigens fue 3 veces más lenta con respecto a las hojas de P. oxyphyllaria, y 7 veces más lenta con respecto a las de F. yoponensis, de manera que los rangos de tiempo de descomposición en las especies están entre 4 meses y 2 años (Alvarez, 1984).



Asimismo, el contenido de nutrientes en la hojarasca varió significativamente entre 9 especies en la selva, con excepción del potasio el cual fue el único elemento que varió significativamente a través del año, en tanto que el flujo promedio de nutrientes de las especies presentó diferencias significativas en el caso del nitrógeno, calcio, magnesio y potasio (González-Iturbe, 1988).

Con estos resultados Alvarez (1988) propuso tres modelos de disponibilidad potencial de nutrientes en la selva los cuales ponen en evidencia la heterogeneidad con la cual se depositan y liberan los recursos en el suelo de la selva.

a) El primero de ellos es disponibilidad larga por aporte permanente, ya que la caída de hojarasca en estas especies ocurre todo el año con un pico máximo hacia finales de la temporada seca del año e inicio de las lluvias.

b) El segundo es disponibilidad larga con mayor aporte estacional, son las especies más abundantes y las que dominan en el dosel de la selva, la caída de hojarasca ocurre durante todo el año con un valor más alto al final de la temporada seca, la descomposición ocurre lentamente (por lo menos año y medio), la distribución de la hojarasca es amplia en el suelo de la selva y aportan el mayor flujo de nutrientes debido a su alta producción de hojarasca.

c) El tercer modelo es el de disponibilidad parcial, se trata de especies que tienen por lo menos dos picos de caída de hojarasca al año, uno en las lluvias y otro en las secas, siendo este último más alto, su descomposición es rápida (menos de un año) y sus hojas poseen los contenidos más altos de nutrientes, aunque su flujo es menor debido a su baja producción de hojarasca, esta se deposita localmente en la selva, es decir, se

restringe a la sombra de la cobertura del árbol, los cuales están generalmente aislados.

#### 4.2) Importancia de los nutrientes en el crecimiento de las plantas.

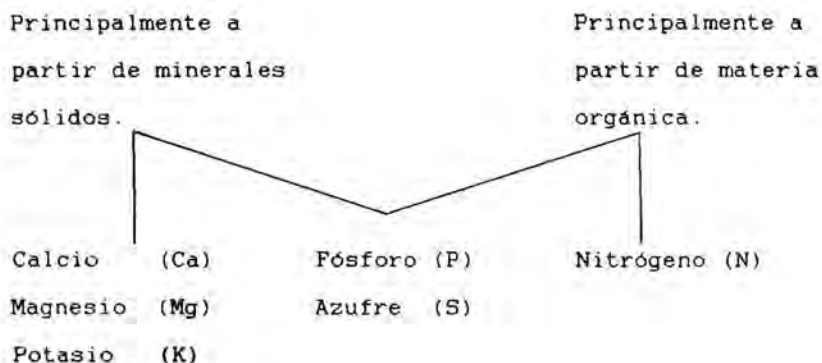
El suelo proporciona a las plantas varios factores esenciales para su crecimiento, entre ellos se encuentran, el soporte mecánico, los nutrientes, el agua y el oxígeno para la respiración de las raíces (Thompson, 1982); así mismo, se han reconocido dieciséis elementos fundamentales para el crecimiento de las plantas, tres de ellos, carbono, hidrógeno y oxígeno, son suministrados por el agua y el aire. Los trece restantes se consideran nutrientes vegetales y se agrupan en seis macronutrientes (N, P, S, Ca, Mg, y K), necesarios en grandes cantidades, y siete micronutrientes (B, Cl, Cu, Fe, Mn, Mo, y Zn), de los que las plantas sólo necesitan pequeñas porciones (Rojas, 1984).

Las plantas utilizan los elementos de cuatro formas básicas: a) para formar parte de unidades estructurales, tales como el carbono en la celulosa o el nitrógeno en las proteínas; b) para incorporarlos en moléculas orgánicas importantes para el metabolismo, como el magnesio en la clorofila o el fósforo en el trifosfato de adenosina; c) para utilizarlos como activadores enzimáticos, necesarios como catalizadores de algunas reacciones enzimáticas; d) en los iones, para contribuir a mantener el equilibrio osmótico, por ejemplo, el potasio en las células protectoras o estomáticas; el magnesio se utiliza como activador enzimático en varias de las etapas enzimáticas de degradación de la glucosa en el proceso de la respiración.

Los macronutrientes pueden a su vez clasificarse según la

fuente principal de suministro, sea la materia mineral o la descomposición de la materia orgánica del suelo.

### MACRONUTRIENTES



Sólo una pequeña parte de cada nutriente presente en el suelo se encuentra disponible para las plantas, el resto se halla tan firmemente ligado a la fracción mineral y a la materia orgánica, que es inaccesible mientras no sea afectado por los procesos de descomposición (Thompson, 1982) Estos ocurren lentamente, durante períodos largos, y los nutrientes son liberados de modo gradual.

Las plantas absorben elementos del suelo en forma iónica, el calcio, el magnesio y el potasio son absorbidos como iones  $\text{Ca}^{++}$ ,  $\text{Mg}^{++}$  y  $\text{K}^{+}$ , el nitrógeno en forma de  $\text{NH}_4^{+}$  o  $\text{NO}_3^{-}$ , el fósforo, principalmente como  $\text{H}_2\text{PO}_4^{-}$  y el azufre en forma de  $\text{SO}_4^{--}$ . La mayor parte de los cationes (iones cargados positivamente) absorbidos se hallan almacenados en las superficies de las partículas de arcilla y humus (materia orgánica). Existe un intercambio entre los iones en estos últimos lugares de almacenamiento y los que se encuentran disueltos en el agua del

suelo. Una cantidad mucho menor de aniones (iones con carga negativa) puede almacenarse de manera similar. la mayor parte de los aniones utilizables provienen de porciones estructurales de los materiales orgánicos que se descomponen durante el año (Thompson, 1982). Las partículas minerales ligeramente solubles son otra fuente tanto de cationes como de aniones; así mismo, el fraccionamiento de los minerales del suelo en partículas más pequeñas, proceso lento pero significativo, proporciona también materiales solubles utilizables por las plantas como nutrientes (Gardner, 1980).

El nitrógeno, el fósforo y el azufre en los suelos, son elementos constitutivos de la materia orgánica. Aproximadamente, el 95% del nitrógeno total, del 5 al 60% del fósforo total y del 10 al 80% del azufre total del suelo se encuentran presentes en la materia orgánica. Las plantas pueden obtener estos tres nutrientes sólo después de la descomposición biológica (Thompson, 1982). La fuente abastecedora de nutrientes del suelo de casi todo el nitrógeno y de cantidades variables de fósforo y azufre depende, en consecuencia, de la cantidad total de materia orgánica y de su velocidad de descomposición con respecto al tiempo que las plantas necesitan estos nutrientes.

Los pelos de la raíz obtienen nutrientes mediante un cambio de cationes y de aniones entre la superficie de las raíces y las superficies de las partículas de la arcilla y del humus. Hay también un cambio similar entre la superficie de la raíz y la solución del suelo. Cuando la planta absorbe cationes y aniones, encuentra la mayor parte de cationes en las superficies de la arcilla y del humus, mientras que la mayor parte de aniones la halla en la solución del suelo (Gardner, 1980), no obstante, las plantas pueden sufrir deficiencia de uno o más nutrientes si la

velocidad de reposición de los mismos es demasiado lenta, lo que seguramente influye en su crecimiento y desarrollo.

Así, aparentemente la disponibilidad de recursos no es constante en la selva, ya que la fluctuación en la caída de hojarasca como la observada en la selva de "Los Tuxtles", en el espacio y en el tiempo, y entre especies tiene un efecto sobre el contenido de nutrientes en el suelo, en el mosaico foliar de la hojarasca, el cual varía en calidad y cantidad dependiendo de las características anteriores: pensando que la conjunción de estos comportamientos pudiera influir en algún grado aspectos relacionados con el crecimiento de las plantas, es que se plantearon los objetivos mencionados anteriormente.

## DESCRIPCION DE LA ZONA DE ESTUDIO.

## 5.1) Localización, geología, suelos y clima.

El trabajo se realizó en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", la cual se localiza a 95°04'-95°09' de longitud y a 18°34'-18°36' de latitud norte, en la porción sur del estado de Veracruz (figura 1). Abarca una superficie de 700 hectáreas, localizadas al oriente de la Sierra de San Martín Tuxtla y ocupa un rango altitudinal de 150 a 530 msnm (Estrada et al., 1985). La estación se encuentra sobre un macizo de origen volcánico aparecido en el Terciario Superior; el sustrato geológico adyacente está constituido básicamente por rocas basálticas y andesíticas mezcladas de cenizas volcánicas; entre los afloramientos de estos materiales se encuentran rocas sedimentarias tales como calizas, arcillas y areniscas (Flores, 1971).

El área natural de la estación presenta un clima Af(m)w''(i'')g según la clasificación de climas de Koeppen modificada por García (1964), el cual es cálido húmedo con una precipitación anual de 4700 mm y una temperatura media anual de 27°C. Se tiene una época de lluvias que va de junio a febrero, y una época de secas de marzo a mayo (figura 2). De septiembre a febrero el área es afectada por el desplazamiento de masas de aire frío y húmedo provenientes del norte, conocidos localmente como nortes. (Estrada et al., 1985).

## 5.2) Vegetación.

El tipo de vegetación que se encuentra en el área natural de la estación es selva alta perennifolia (sensu Miranda y Hernández X.) . con algunas variantes en su composición y

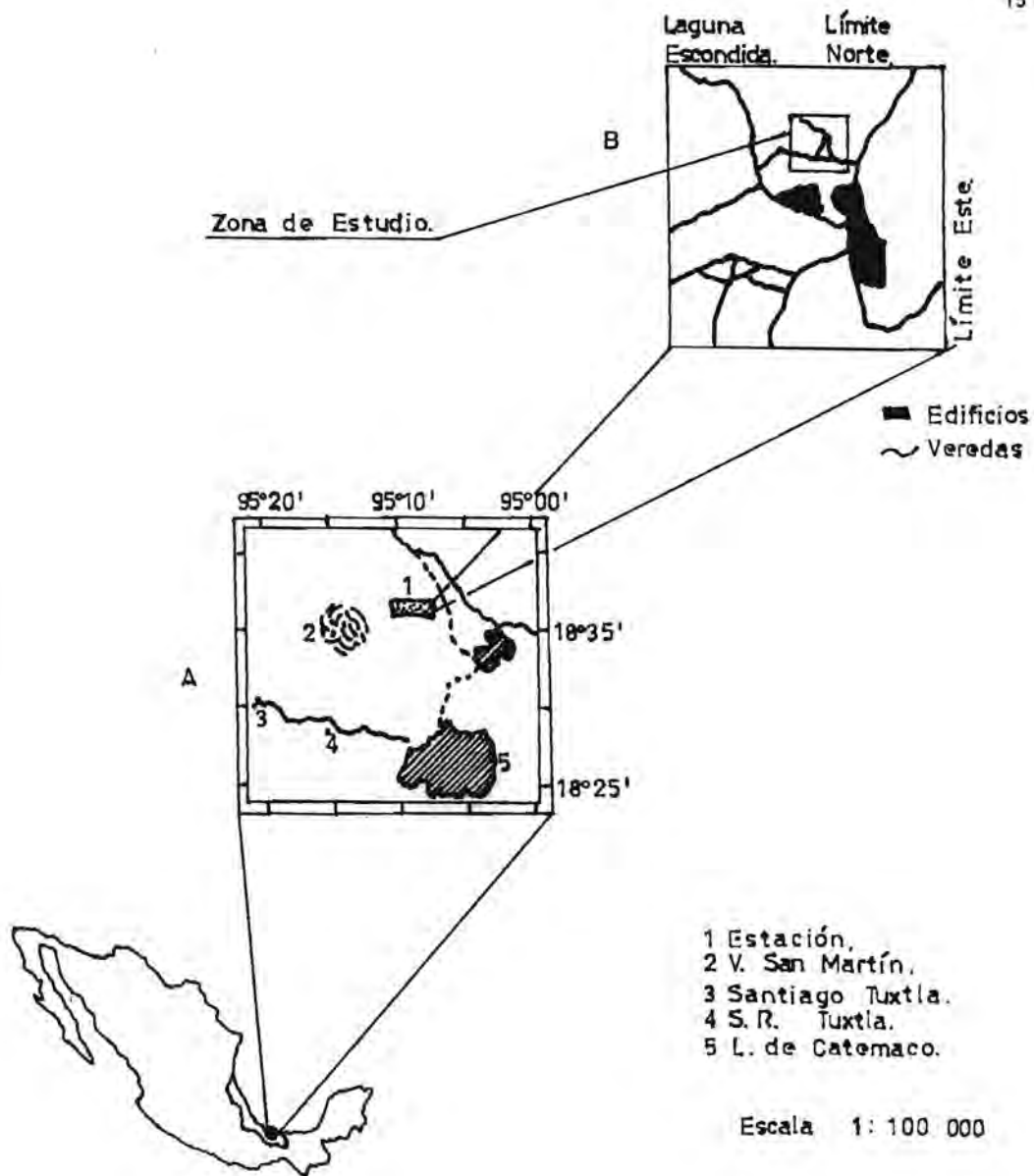
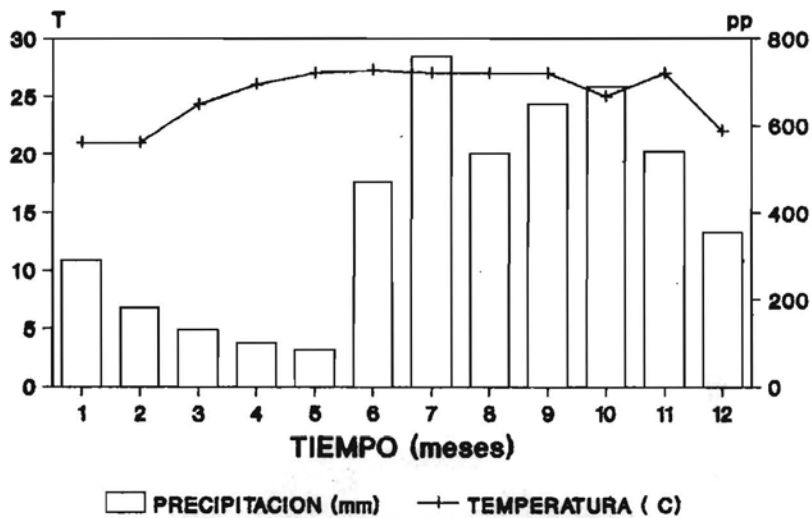


Fig 1 A Localización de la Estación de Biología Los Tuxtlas (Tomada de Lot 1976). B Ubicación de la Zona de Estudio.



**Fig.2.-** Climograma de la región de Los Tuxtlas, con promedios de 18 años (Tomado de Alvarez, 1984).



estructura, dependiendo principalmente de los cambios topográficos y diferentes comunidades secundarias, resultado de la perturbación de la vegetación primaria presente (Lot-Helgueras, 1976). Los elementos arbóreos dominantes alcanzan alturas de 30 a 40m, la mayoría de los cuales exhiben contrafuertes amplios. Es notable la elevada abundancia de palmas y plantas trepadoras, así como de plántulas de los elementos arbóreos del dosel en el piso de la selva (Estrada et al., 1985).

La estructura de la selva particularmente en la zona donde se realizó el estudio, corresponde a una parte de selva que se localiza al norte de los edificios de la estación y al oeste del camino Catemaco-Montepío (figura 1); se caracteriza por una baja densidad, 2976 individuos con un DAP > 1.0 cm, 346 individuos con un DAP > 10.0 cm, por hectárea (excluyendo las enredaderas). El área contiene 234 especies, 11208 individuos con una altura > 0.5m, de estos 55.1% son árboles, 9.4% arbustos, 3.4% palmas, 20.1% enredaderas, 6.8% hierbas y 5.1% son formas de crecimiento desconocidas (Bongers & Popma, 1988); Astrocaryum mexicanum domina en el sotobosque, Pseudolmedia oxyphyllaria en el estrato medio y Nectandra ambigens en el dosel (Carabias, 1979; Bongers, Popma, Carabias & Meave, 1988).

## MATERIALES Y METODOS.

## 6.1) DESCRIPCION DE LAS ESPECIES ESTUDIADAS.

Nectandra ambigens (Blake), Cymbopetalum bailloni (R. E. Fr.) y Stemmadenia donnell-smithii (Rose), fueron estudiadas a nivel de crecimiento, en tanto que en Ficus yoponensis (Desvaux) y Pseudolmedia oxyphyllaria (Donn. Sm.) lo que se evaluó fue la descomposición de sus hojas.

Martínez Ramos en 1985 hizo una propuesta para caracterizar a las especies de la selva de "Los Tuxtlas", y en ella se distinguen tres grupos ecológicos esenciales:

-Pioneras: especies que requieren de los claros para establecerse y reproducirse.

-Nómadas: especies que generalmente se establecen en la sombra de la selva, pero que dependen estrictamente de los claros para alcanzar la fase reproductiva.

-Tolerantes: especies que completan su ciclo de vida bajo el dosel de la selva, no están condicionados por los claros y nunca alcanzan el dosel superior.

Las pioneras se dividen en tempranas (especies con una longevidad menor a 30 años) y tardías (especies con una longevidad máxima probable de 50 años).

Stemmadenia donnell-smithii (Apocynaceae) se encuentra ubicada dentro de las pioneras tardías. Las semillas de estas especies producen plántulas pequeñas de germinación epígea, con cotiledones que se expanden rápidamente y son fotosintéticamente funcionales. El establecimiento de estas plántulas y su desarrollo al estadio juvenil, es una fase de alto riesgo de muerte, mientras que la velocidad de crecimiento en las pioneras es notablemente mayor que en las nómadas y tolerantes (Martínez,

1985).

El fruto de Stemmadenia donnell-smithii está formado por folículos geminados de 4 a 9 cm de largo y de 5 a 7 cm de ancho, reniformes, pardo verdosos y de 100 a 120 semillas por fruto, las cuales son turbinadas con numerosas costillas longitudinales, pardas, cubiertas por un arilo anaranjado o rojo (Ibarra, 1985).

Nectandra ambigens (Lauraceae) y Cymbopetalum bailloni (Annonaceae) se ubican dentro del grupo de las nómadas; estas especies producen semillas que en general, poseen viabilidad corta y germinación rápida (< 3 meses), que parece no estar regulada por mecanismos foto o termoblásticos, ya que lo que necesitan son altas concentraciones de humedad (Moreno, 1976). Según Martínez Ramos, estas especies se pueden dividir en tres grupos:

a) Especies que producen frutos (o infrutescencias) carnosas con muchas semillas pequeñas, las cuales se diseminan y colonizan claros, al igual que las especies pioneras, Cymbopetalum bailloni pertenece a este grupo.

b) Especies que producen frutos carnosos con pocas semillas grandes, las cuales germinan rápidamente bajo la sombra de la selva, formando una densa población de plántulas alrededor del árbol progenitor; este es el caso de Nectandra ambigens y

c) Especies que producen semillas pequeñas dispersadas por viento, las plántulas y juveniles se encuentran espacialmente aisladas, pero parecen crecer vigorosamente favorecidos por los claros.

La infrutescencia de N. ambigens tiene un tamaño de 10 a 25 cm de largo, el fruto es drupáceo de 25 a 35 mm de largo y de 23 a 26 mm de ancho, elipsoide, negro, brillante y con una semilla por fruto; endocarpo de 18 a 28 mm de largo y de 16 a 20

mm de ancho, elipsoides, pardo amarillentos y semillas con cotiledones morado rosados (Ibarra, 1985). La plántula es criptocotilar, con germinación hipógea; las hojas son alternas y simples, elípticas, coriáceas y brillantes por el haz, con el ápice acuminado y el margen entero, las cuales tienen un olor almizclado, como el aguacate, el tallo de la plántula es cilíndrico, leñoso y con las cicatrices de las catáfilas conspicuas (Del Amo, 1978). Los frutos de *C. baillonni* van de 15 a 25 cm de largo y de 6 a 10 cm de ancho, son cilíndricos, rojos, lustrosos y con 18 a 35 semillas por fruto, las cuales tienen un tamaño de 13 a 18 mm de largo, 8.5 a 9 mm de ancho y 5.5 a 7 mm de grueso, cilíndricas, aplanadas, pardo rojizas y cubiertas por un arilo rojizo (Ibarra, 1985); éstas dan lugar a plántulas de germinación epígea, con cotiledones que son fotosintéticamente funcionales, y se encuentran espacialmente aisladas.

Por lo que respecta a la caída de hojas en *Ficus yoponensis*, esta es local, es decir, se restringe a la sombra de la cobertura del árbol, los cuales están generalmente aislados (Alvarez, 1984); es una especie que tiene por lo menos dos picos de caída de hojarasca al año, uno en las lluvias y otro en la sequía, siendo este último más alto; su descomposición es rápida (menos de un año) y sus hojas poseen altos contenidos de nutrientes, aunque su flujo es menos debido a la baja producción de hojarasca.

La caída de hojas en *Pseudolmedia oxyphyllaria* es amplia, ya que es una especie muy abundante y ocurre durante todo el año, con su valor más alto al final de la temporada seca, la descomposición ocurre lentamente (por lo menos año y medio) (Alvarez, 1984), y aportan una gran cantidad de nutrientes debido a su alta producción de hojarasca.

## 6.2) OBTENCION DE PLANTULAS Y TRASPLANTE.

Se colectaron semillas de Nectandra ambigens (Blake) (dos progenitores, ya que las semillas producidas por un sólo individuo no alcanzaban para montar el experimento), Cymbopetalum bailloni (R. E. Fr.) y Stemmadenia donnell-smithii (Rose), de un progenitor respectivamente, las cuales se pusieron en charolas con tierra tamizada para su germinación. N. ambigens germinó en la sombra bajo el dosel de la selva, en tanto que, C. bailloni y S. donnell-smithii lo hicieron en condiciones de luz.

Una vez obtenidas las plántulas, se eligieron 120 al azar por especie y se trasplantaron a bolsas de plástico negro con suelo tamizado y homogeneizado (no esterilizado), en cantidad aproximada de 2 kg por bolsa.

## 6.3) ASIGNACION DE TRATAMIENTOS Y MUESTREO.

En la hectárea se construyó un exclusorio bajo el dosel de la selva con malla de mosquitero blanca, una superficie de 16 m<sup>2</sup> y una altura de 2.5 m; su función fue la de proteger a las plántulas de la herbivoría, de la caída de hojarasca y de la lluvia de semillas.

Para la asignación de tratamientos, se colectaron hojas de Ficus yoponensis (Desvaux) y Pseudolmedia oxyphyllaria (Donn. Sm.), provenientes del suelo (recién caídas) y de ramas o individuos (árboles) caídos, se limpiaron y posteriormente se eligió al azar una muestra de 200 hojas, de las cuales se obtuvo la media con su desviación estandar del largo y ancho de las mismas, de manera que del total de las hojas colectadas sólo

aquellas que estaban dentro de los rangos calculados fueron tomadas en cuenta para los tratamientos; estos fueron, fracción foliar de *F. yoponensis*, de *P. oxyphyllaria*, una mezcla de ambas y el control (suelo desnudo).

Se colocaron 15 g de peso fresco de fracción foliar, en cada una de las bolsas de plástico negro sobre una malla de mosquitero circular, para hacer más fácil la colecta del material en los muestreos.

De las 120 plántulas por especie, grupos de 30 se colocaron en cada uno de los tratamientos dentro del invernadero en bloques separados por especie y por tratamiento, los cuales se fueron rotando periódicamente para eliminar el efecto de posición. Al inicio del experimento las plántulas de *Nectandra ambigens* tenían 9 semanas de edad, y las de *Cymbopetalum baillonni* y *Stemmadenia donnell-smithii* 7 semanas respectivamente.

Dado que la temporada de fructificación de *N. ambigens* no coincide con las otras dos especies trabajadas, el experimento con la primera se inició en enero de 1990, terminando en noviembre del mismo año, en tanto que, con *C. baillonni* y *S. donnell-smithii* se trabajó de julio de 1990 a marzo de 1991.

A lo largo del experimento se realizaron 5 muestreos (cosechas) a intervalos de 2 meses aproximadamente, consistiendo de 6 réplicas por tratamiento, esto es, 24 plántulas por especie en cada muestreo.

#### 6.4) ANALISIS DE RESULTADOS.

##### EVALUACION DE LA DESCOMPOSICION DE LA FRACCION FOLIAR.

La descomposición de la fracción foliar se evaluó a

través del porcentaje de peso remanente, el cual se obtuvo colectando la fracción foliar de las bolsas de plástico negro en cada cosecha, y calculando el porcentaje que quedaba con respecto al original. Posteriormente se ajustó a un modelo y se calculó la pendiente, la cual representa la tasa promedio de descomposición.

#### EVALUACION DEL CRECIMIENTO DE LAS PLANTULAS.

El crecimiento de las plántulas se evaluó a través de la medición de la altura, el diámetro del tallo, el área foliar, la longitud de la raíz, y la biomasa (peso seco) subdividida en raíces, tallo y hojas; para la altura se consideró un punto de referencia constante en las tres especies, midiéndose a partir del plano que separa el tallo de las raíces; el diámetro del tallo se registró a los 10 cm de altura, en tanto que para el área foliar se dibujaron previamente las hojas y se utilizó un "Li-cor optical planimeter" Model LI-3000. La biomasa (peso seco, secado a 90°C durante 48 hrs) de raíces, tallo (incluyendo pecíolos) y hojas, la biomasa total se obtuvo sumando estos valores.

Para conocer la distribución de la biomasa de las plántulas se consideraron las proporciones de biomasa de tallo, raíz y hojas (PBT, PBR y PBH respectivamente). Se obtuvo también la tasa de crecimiento relativo promedio:

$R = \ln W_f - \ln W_i / t_f - t_i$  (Hunt, 1978); donde:

R = tasa de crecimiento relativo ( $g\ g^{-1}\ día^{-1}$ )

$t_f$  = tiempo final

$t_i$  = tiempo inicial

ln = logaritmo natural

$W_f$  = peso final

$W_i$  = peso inicial

## CORRELACIONES.

Se realizaron correlaciones utilizando el coeficiente de correlación de Pearson ( $r$ ), entre la ganancia de biomasa (peso seco g) de las plántulas y la pérdida de peso de la fracción foliar de la hojarasca (peso seco g).

$$r = \frac{n \sum xy - \sum x \sum y}{\sqrt{n \sum s^2 s'^2}}, \text{ donde:}$$

$r$  = coeficiente de correlación

$n$  = número de observaciones de la variable

$s^2$  = desviación patrón de  $y$ , variable dependiente

$s'^2$  = desviación patrón de  $x$ , variable independiente

## COMPARACION ESTADISTICA DE LOS TRATAMIENTOS.

Se aplicó un ANOVA simple (una vía), para evaluar estadísticamente las diferencias que presentaron las plántulas entre tratamientos, mediante la prueba de F. Posteriormente se realizó la prueba de Tukey para la comparación múltiple de medias.

Los análisis estadísticos se realizaron con el paquete de rutinas estadísticas STATGRAPHICS (Zar, 1984).



## RESULTADOS.

### 7.1) DESCOMPOSICION DE LA FRACCION FOLIAR.

#### Nectandra ambigens.

La descomposición de la fracción foliar correspondiente a los tratamientos en las plántulas de Nectandra ambigens (figura 3), resultó ser significativamente diferente ( $p < 0.001$ ) entre tratamientos observándose que las hojas de Ficus yoponensis fueron las que presentaron la tasa de descomposición más alta  $0.02 \text{ g día}^{-1}$  siguiéndole la mixta con una tasa de  $0.012 \text{ g día}^{-1}$  y finalmente las hojas de Pseudolmedia oxyphyllaria con una tasa de  $0.008 \text{ g día}^{-1}$ .

Al ajustar las curvas a modelos, la descomposición de las hojas de F. yoponensis fue exponencial ( $r^2=90.31$ ), ya que es durante los primeros días que se presenta la mayor pérdida de peso (figura 4), en tanto que las hojas de P. oxyphyllaria y la fracción foliar mixta se ajustaron a un modelo lineal ( $r^2=79.34$  y  $r^2=84.90$  respectivamente), lo cual implica aparentemente que la liberación del recurso es constante a lo largo del tiempo (figuras 5 y 6).

Se puede observar que la pendiente de las curvas de F. yoponensis y la mixta son muy pronunciadas de la primera a la segunda cosecha, ya que precisamente en este tiempo pierden una gran cantidad de peso (60% F. yoponensis y 48.28% la mixta), en tanto que P. oxyphyllaria presentó la pendiente más pronunciada de la cuarta a la quinta cosecha, ya que perdió el 39.62% del peso; resulta interesante notar que de la tercera a la cuarta cosecha no hay pérdida de peso en este tratamiento (figura 3).

La descomposición no fue del 100%, así que se tuvo 1.18% de fracción foliar de F. yoponensis como remanente, 4.24% de

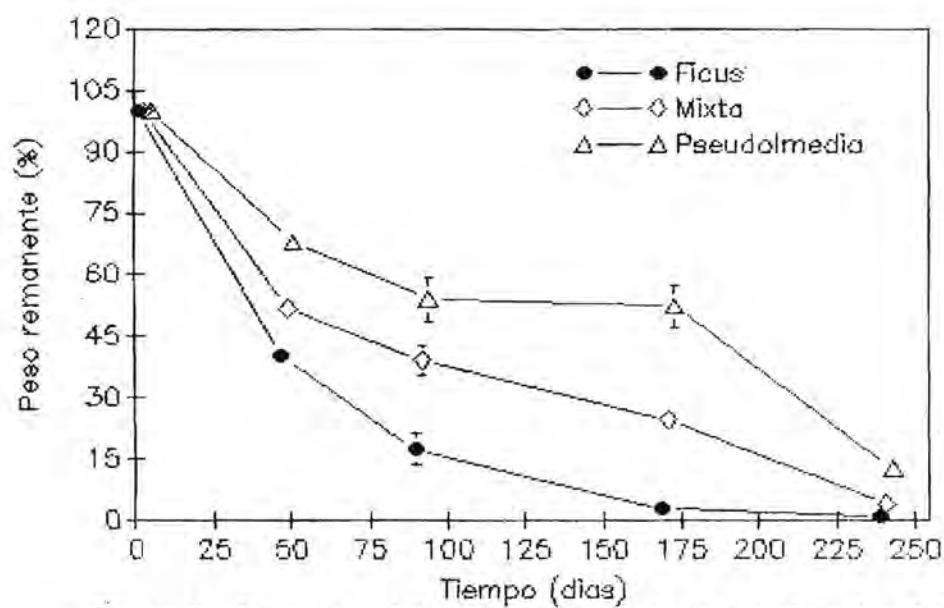


Figura 3.—Descomposición de los tratamientos de fracción foliar en plántulas de *Nectandra ambigens* ( $\bar{X} \pm E.S.$ ).

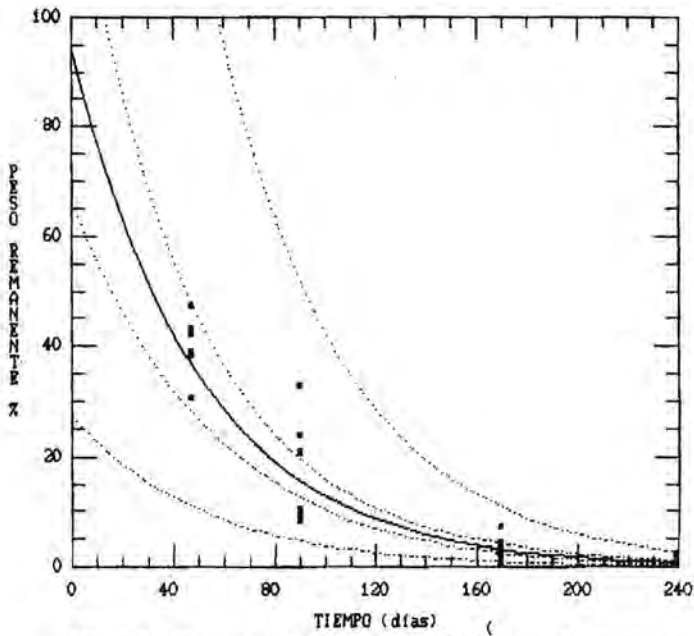


Figura 4.- Descomposición de la fracción foliar de *F. yaponensis*.  
Modelo ajustado exponencial ( $r^2 = 90.31$ ).

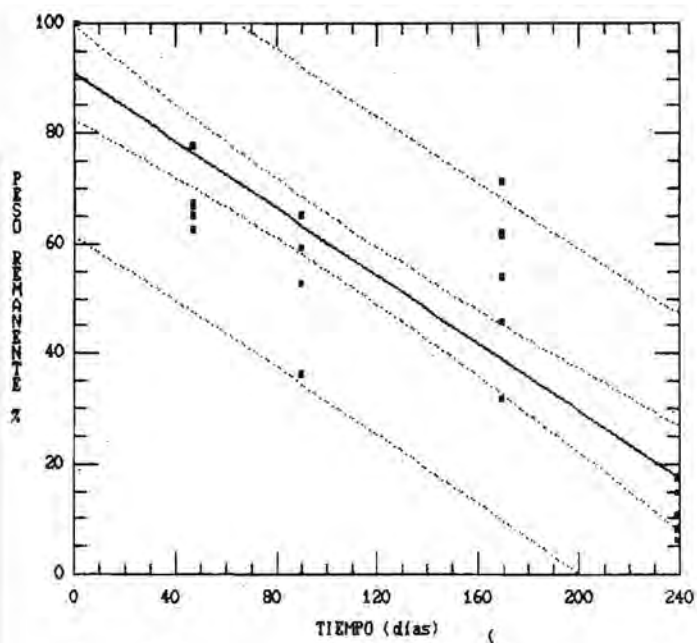


Figura 5.- Descomposición de la fracción foliar de *P. oxyphyllaria*.  
Modelo ajustado lineal ( $r^2 = 79.34$ ).

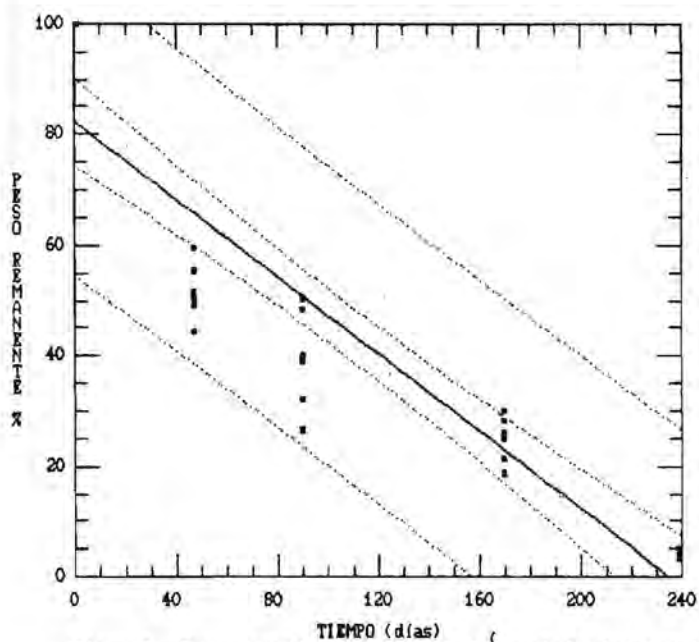


Figura 6.- Descomposición de la fracción foliar de las hojas mixtas.  
Modelo ajustado lineal ( $r^2 = 84.90$ ).

mixta y 12.69% en *P. oxyphyllaria* al final del experimento.

#### Cymbopetalum baillonii.

Por lo que respecta a los tratamientos en las plántulas de *Cymbopetalum baillonii* (figura 7), se observó que el curso de la descomposición de las hojas fue similar al que se presentó en las plántulas de *N. ambigens*, siendo las tasas de  $0.015 \text{ g día}^{-1}$  para las hojas de *F. yoponensis*, de  $0.011 \text{ g día}^{-1}$  para la mixta y de  $0.005 \text{ g día}^{-1}$  para *P. oxyphyllaria*.

En el ajuste a modelos no hubo cambios, ya que *F. yoponensis* se ajustó a una curva exponencial ( $r^2=85.07$ ), *P. oxyphyllaria* y la fracción foliar mixta se ajustan a un modelo lineal ( $r^2=81.49$  y  $r^2=87.23$  respectivamente). La pérdida de peso más importante para los tres tratamientos se dió de la primera a la segunda cosecha, 71.25% para *F. yoponensis*, 40.99% la mixta y 34.65% en el tratamiento con *P. oxyphyllaria*; nuevamente en este último la descomposición se detuvo, pero ahora de la segunda a la tercera cosecha; la fracción que quedó al final del experimento fue de 3.14%, 12.46% y 30.59% en el mismo orden.

#### Stemmadenia donnell-smithii.

La descomposición de las hojas de los tratamientos en plántulas de *Stemmadenia donnell-smithii* (figura 8), siguió el mismo patrón que en las dos especies anteriores, siendo las tasas de  $0.02 \text{ g día}^{-1}$  para hojas de *F. yoponensis*,  $0.01 \text{ g día}^{-1}$  en la mixta y de  $0.005 \text{ g día}^{-1}$  para *P. oxyphyllaria*; en cuanto al ajuste, este es exponencial para *F. yoponensis* ( $r^2=88.82$ ), lineal para *P. oxyphyllaria* ( $r^2=65.08$ ) y la mixta ( $r^2=90.08$ ).

La pérdida más notable de peso para *F. yoponensis* (61.76%) y *P. oxyphyllaria* (35.75%) ocurrió de la primera a la

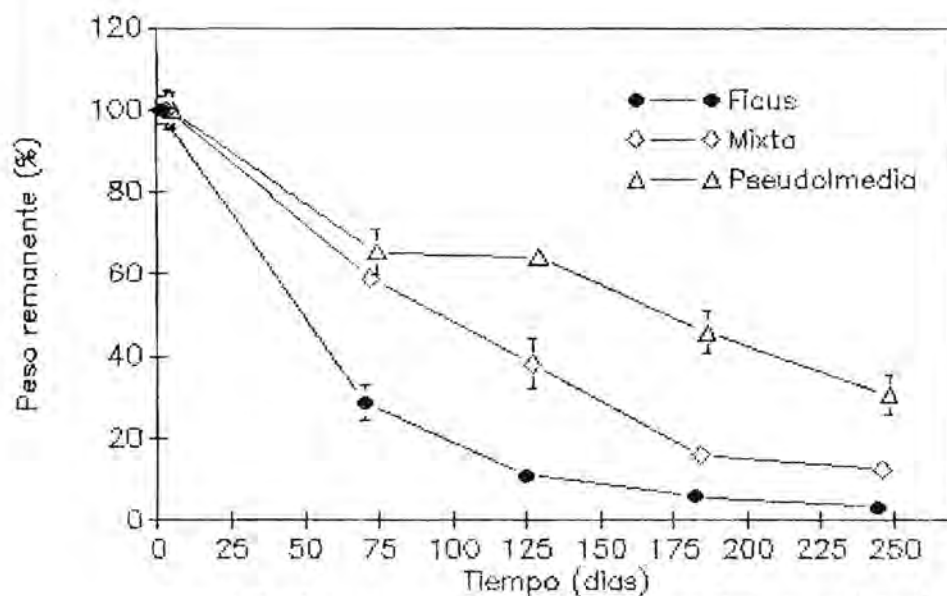


Figura 7 -Descomposición de los tratamientos de fracción foliar en plantulas de *Cymbopetalum baillonii* ( $\bar{x} \pm E.S$ ).

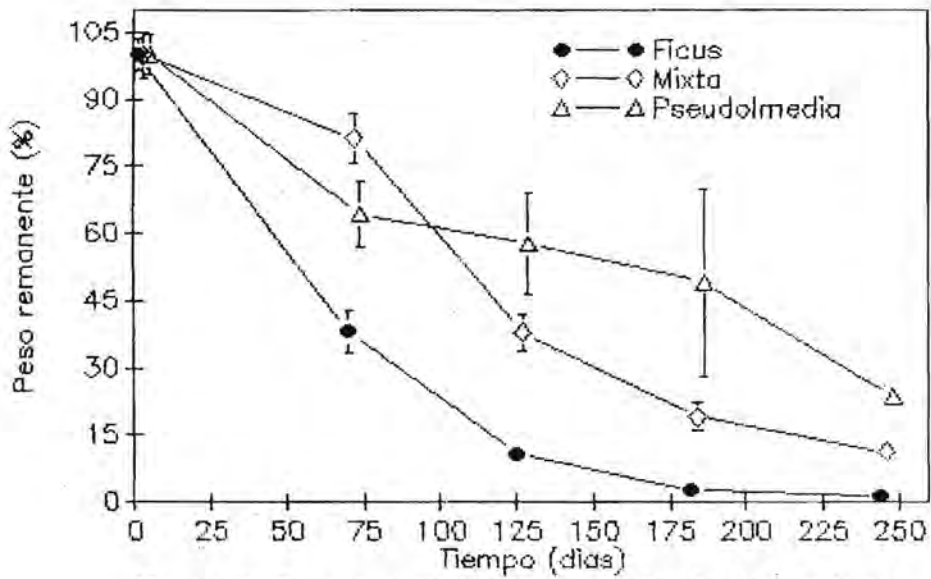


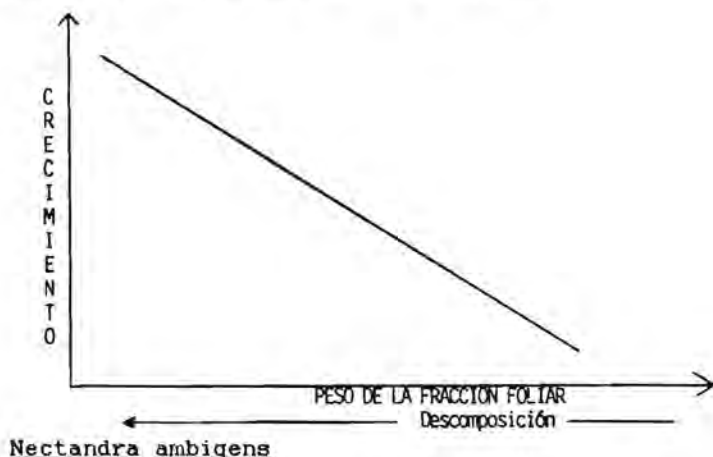
Figura 8.-Descomposición de los tratamientos de fracción foliar en plantulas de Stemmadenia donnell-smithii (%E.S)



segunda cosecha, en tanto que la mixta perdió el 43.32% de la segunda a la tercera cosecha. El porcentaje de peso remanente fue de 1.53% para *F. yoponensis*, 11.30% para las hojas mixtas y 23.70% para *P. oxyphyllaria*.

## 7.2) CRECIMIENTO DE LAS PLANTULAS.

Dado que en el proceso de descomposición se tiene una pérdida de peso y el crecimiento involucra una ganancia del mismo, la correlación de ambos eventos es negativa ya que a mayor descomposición se tiene menor peso de la fracción foliar y por lo tanto mayor crecimiento de las plántulas (esto parte del supuesto de que todo lo que se descompone es absorbido).



El índice de correlación de Pearson para las plántulas de *N. ambigens* en el tratamiento de *F. yoponensis* fue de  $r=-0.72$ , y la regresión lineal resultó significativa ( $p<0.001$ ); lo mismo ocurrió con el tratamiento de *P. oxyphyllaria* donde el valor de  $r=-0.73$ , resultó en un ajuste también significativo ( $p<0.001$ ); por lo que respecta al tratamiento con las hojas mixtas la correlación no fue muy alta  $r=-0.65$ , aunque la regresión sí fue

significativa ( $p < 0.01$ ).

En las curvas de crecimiento de las plántulas de *N. ambigens* (figura 9), se observó un incremento importante en el peso en el intervalo de la primera a la segunda cosecha en los tres tratamientos y el testigo, a la vez que se registró un decremento considerable del peso de las hojas en descomposición (60% hojas de *F. yoponensis*, 48.28% hojas mixtas y un 33% en las correspondientes a *P. oxyphyllaria*, ver figura 3) y de los cotiledones (figura 10).

En el tratamiento con *P. oxyphyllaria* las tasas de crecimiento relativo (R) máximas ocurrieron conjuntamente con los dos momentos más importantes en la descomposición:  $0.029 \text{ g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$  y  $0.0057 \text{ g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$  en ganancia de peso, y el porcentaje de pérdida de peso por parte de las hojas fue de un 33% y un 39.62% respectivamente. En cuanto al tratamiento con hojas de *F. yoponensis* la R máxima de las plántulas se dió en el intervalo de la primera a la segunda cosecha ( $0.019 \text{ g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ ), y es en estos momentos cuando las hojas en descomposición perdieron gran parte de su peso (60%) y se ve su R mínima ( $-0.003 \text{ g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ ) en la última cosecha (figura 9) cuando ya prácticamente han desaparecido por completo las hojas (peso remanente 1.18%).

En el tratamiento con hojas mixtas la R máxima se presentó de la primera a la segunda cosecha ( $0.0215 \text{ g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ ) y la mínima en la tercera. En el control (suelo desnudo), las plántulas obtuvieron su R máxima en la segunda cosecha ( $0.016 \text{ g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ ), y a partir de la tercera cosecha se mantuvo constante (figura 9): es importante observar que no se presentaron tasas de decremento en peso, como ocurrió en los otros tres tratamientos.

La proporción de peso del tallo y raíz con respecto al peso total de la plántula tendió a disminuir en los tres

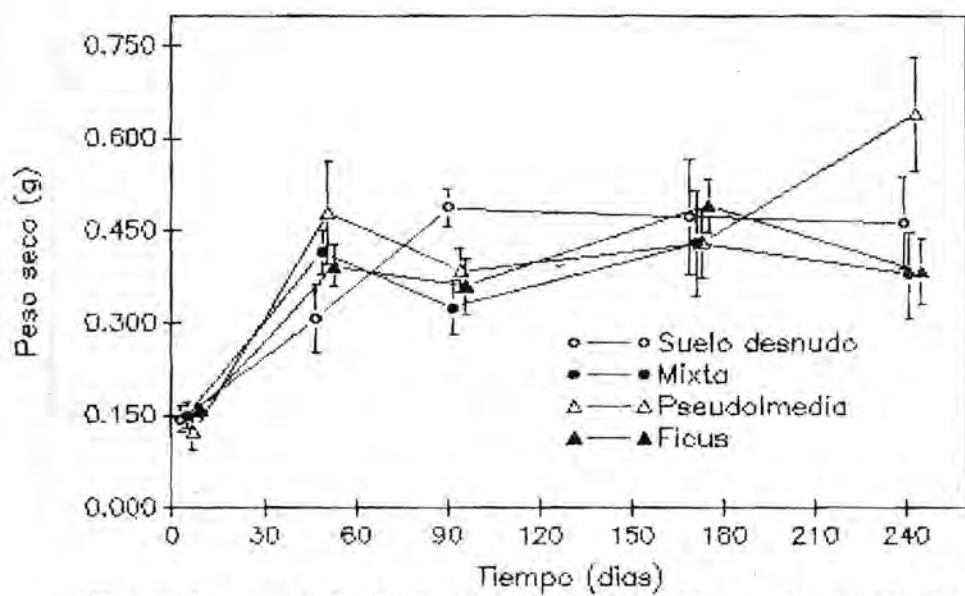


Figura 9.-Crecimiento de las plantulas de *Nectandra ambigens* ( $\bar{X} \pm E.S.$ ).

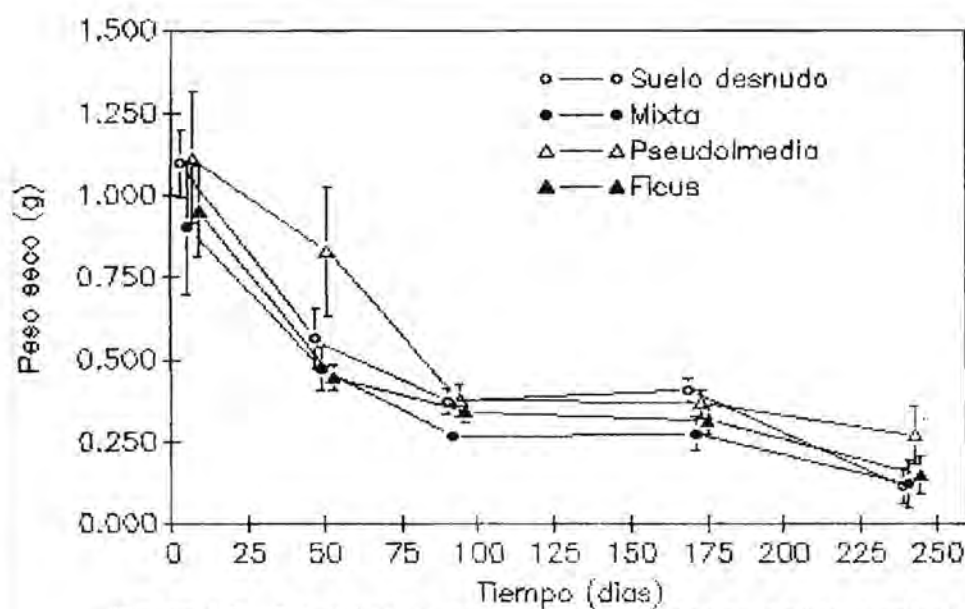


Figura 10.—Perdida de peso en los cotiledones de las plantulas de *Nectandra ambigua* (R. & S.).

tratamientos y el testigo, de la primera a la segunda cosecha (21.0% y 8.0% respectivamente, para *N. ambigens* en fracción foliar de *F. yoponensis*); como se observa en los histogramas (figura 11), la de hojas aumentó notablemente en el mismo período (30% para el mismo tratamiento experimental).

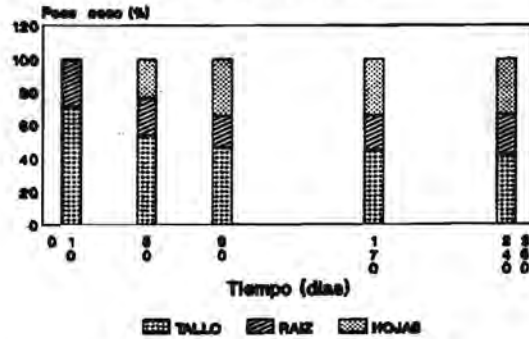
El ANOVA realizado no mostró diferencias significativas entre tratamientos para ninguna variable de crecimiento ( $p > 0.05$ ), ni para las proporciones de raíz, tallo y hojas (tabla 2), aunque sí entre cosechas ( $p < 0.001$ ), siendo diferente el primer período de crecimiento de los restantes tres (tabla 3).

#### Cymbopetallum baillonni

El índice de correlación para las plántulas de *C. baillonni* con el tratamiento de hojas de *F. yoponensis* fue de  $r = 0.74$  (obsérvese que el valor de  $r$  es positivo) y la regresión lineal no fue significativa ( $p > 0.05$ ); en el tratamiento con *P. oxyphyllaria* la  $r = 0.46$  (nuevamente el valor es positivo) y el ajuste resultó no significativo ( $p > 0.05$ ); con las hojas mixtas la  $r = -0.13$  (el valor de la  $r$  ya es negativo) y la regresión es no significativa ( $p > 0.05$ ).

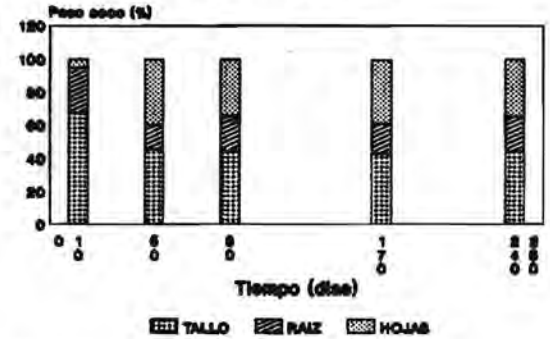
El crecimiento de las plántulas de *C. baillonni* (figura 12) es muy diferente al de *N. ambigens*, ya que a pesar de que se registró una importante pérdida de peso en las hojas de los tratamientos (71.25% para *F. yoponensis*, 40.99% la mixta y 34.65% en *P. oxyphyllaria*), todas las tasas de crecimiento relativo fueron negativas en el intervalo de la primera a la segunda cosecha, a excepción del testigo, en donde seguramente las plántulas están tomando los pocos recursos del suelo desnudo y mantienen una  $R$  muy pequeña, pero positiva y observándose en la última cosecha su valor mínimo (figura 12).

**PROPORCION DE PESOS  
SUELO DESNUDO**



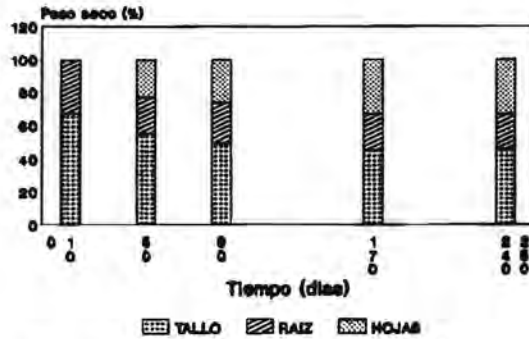
PLANTULAS DE *Nectandra ambigua*

**PROPORCION DE PESOS  
HOJARASCA MIXTA**



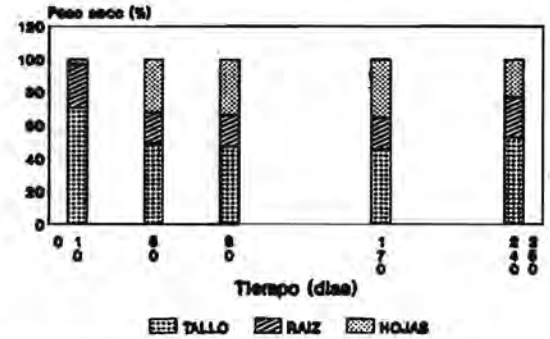
PLANTULAS DE *Nectandra ambigua*

**PROPORCION DE PESOS  
HOJARASCA *Pseudotsedra***



PLANTULAS DE *Nectandra ambigua*

**PROPORCION DE PESOS  
HOJARASCA *Ficus***



PLANTULAS DE *Nectandra ambigua*

Figura 11.- Proporción de tallo, raíz y hojas respecto al peso total de la plántula.

TABLA 2.-VALORES DE F DE LOS PARAMETROS DE  
 CRECIMIENTO DE LAS PLANTULAS DE  
*Nectandra ambigens* ENTRE TRATAMIENTOS.

PARAMETROS EVALUADOS	F	p
PESO TOTAL	0.824	0.4830 N.S.
TALLO (g)	2.049	0.1108 N.S.
RAIZ (g)	2.258	0.0854 N.S.
HOJAS (g)	0.303	0.8230 N.S.
COTILEDONES (g)	1.367	0.2565 N.S.
RAIZ (cm)	0.474	0.7008 N.S.
ALTURA (cm)	1.258	0.2920 N.S.
TALLO DIAMETRO (mm)	2.224	0.0891 N.S.
AREA FOLIAR (cm <sup>2</sup> )	0.265	0.8505 N.S.
PBT (%)	0.140	0.9344 N.S.
PBR (%)	0.812	0.5059 N.S.
PBH (%)	0.248	0.8615 N.S.

PBT, PBR y PBH = PROPORCION DE BIOMASA DE TALLO, RAIZ y  
 HOJAS, RESPECTIVAMENTE.

TABLA 3. \_CRECIMIENTO POR TRATAMIENTO Y A TRAVES DEL TIEMPO EN LAS PLANTULAS DE *N. ambigens*.

TRATAMIENTO	TIEMPO DIAS	n	PESO SECO (g) $\bar{x}$	$\sigma$
SUELO DESNUDO	0	6	0.143	0.05
	47	6	0.306	0.13
	90	6	0.487	0.076
	169	6	0.472	0.23
	239	6	0.463	0.18
HOJAS MIXTAS	0	6	0.151	0.05
	47	6	0.415	0.087
	90	6	0.325	0.11
	169	6	0.430	0.208
	239	6	0.378	0.17
HOJAS <u>Pseudolmedia</u>	0	6	0.123	0.07
	47	6	0.479	0.207
	90	6	0.384	0.085
	169	6	0.429	0.138
	239	6	0.639	0.22
HOJAS <u>Ficus</u>	0	6	0.158	0.033
	47	6	0.392	0.083
	90	6	0.359	0.11
	169	6	0.490	0.106
	239	6	0.383	0.13



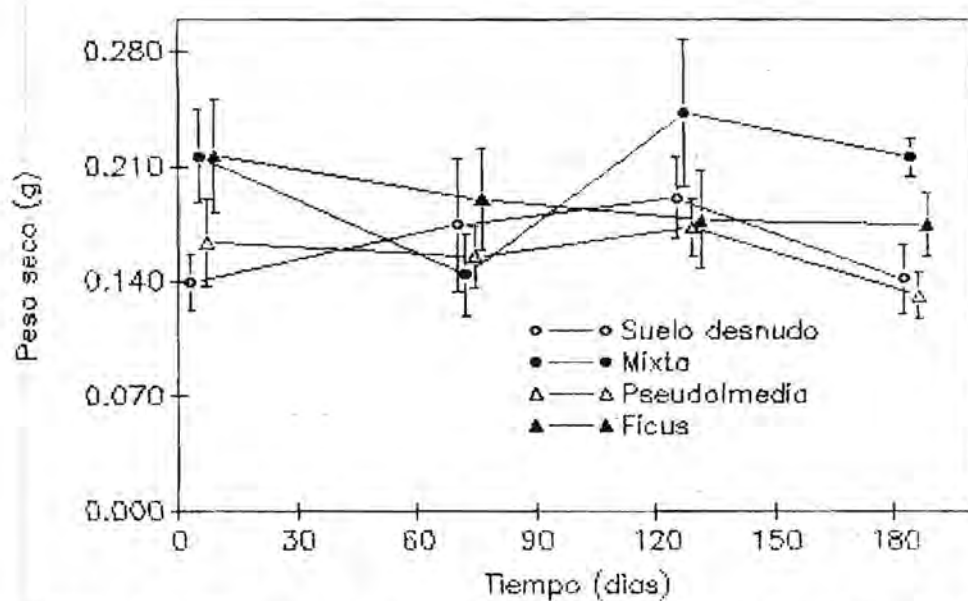


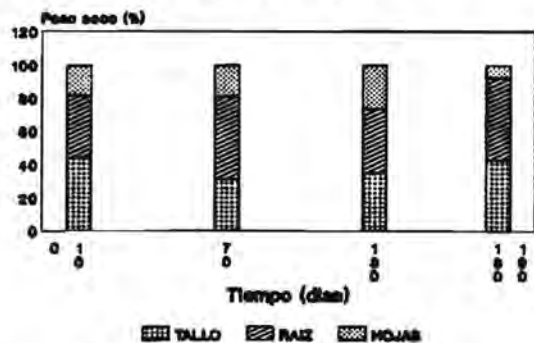
Figura 12 -Crecimiento de las plantas de *Cymbopetalum baillonii* ( $\pm$ E.S.).

En el tratamiento con hojas de *P. oxyphyllaria* se observó la R máxima de la segunda a la tercera cosecha, que de cualquier manera es muy baja ( $0.00196 \text{ g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ , ver figura 12); de hecho no se presentó crecimiento en este tratamiento. Con respecto a las plántulas que crecieron con las hojas de *F. yoponensis* se registró un decremento suave pero constante en el peso a lo largo del tiempo, ya que todas las R fueron negativas ( $-0.0018 \text{ g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ ,  $-0.0012 \text{ g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$  y  $-0.00024 \text{ g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ ), en el tratamiento de las hojas mixtas se observó la R máxima en el intervalo de la segunda a la tercera cosecha ( $0.0095 \text{ g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ ), y aunque en la última cosecha la R fue negativa ( $-0.0021 \text{ g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ ) el peso de las plántulas se mantuvo por arriba de los otros dos tratamientos y el testigo.

En cuanto a la proporción de peso del tallo, raíz y hojas con respecto al peso total de la plántula, éstas tienden a mantenerse constantes a lo largo del tiempo en los tres tratamientos, en tanto que en el control (suelo desnudo) bajó la asignación de recursos que se da a las hojas y muchos de ellos se asignan a raíz (en hojas de 18.18% a 7.84% y en raíz de 37.37 a 49.36%) (figura 13).

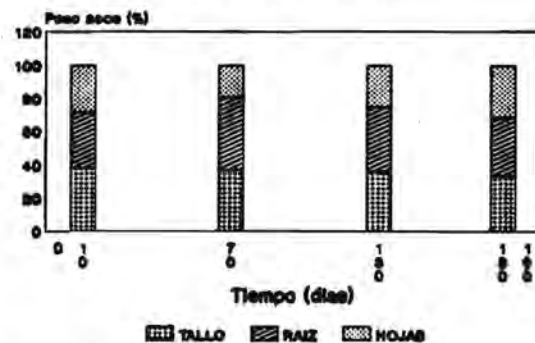
*C. baillonni* sí presentó diferencias significativas entre tratamientos en cuanto a peso total ( $p < 0.05$ ), ya que el tratamiento con la fracción foliar mixta fue diferente al de *P. oxyphyllaria*, pero no así con respecto al testigo y a *F. yoponensis*; en altura el tratamiento con mixta fue diferente ( $p < 0.01$ ) al testigo y a *P. oxyphyllaria*, pero no con *F. yoponensis*; el área foliar presentó diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre el tratamiento con mixta y *P. oxyphyllaria*, finalmente las hojas (g) de *C. baillonni* fueron diferentes ( $p < 0.05$ ) entre el tratamiento con mixta y el testigo (tabla 4

**PROPORCIÓN DE PESOS  
SUELO DESNUDO**



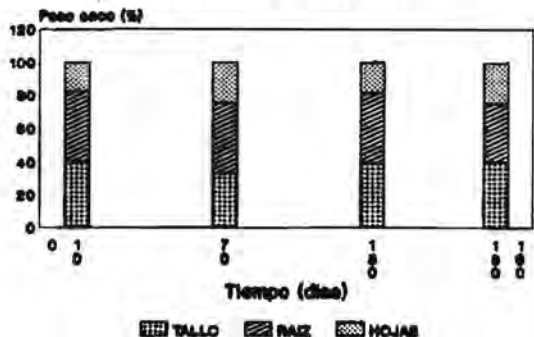
PLANTULAS DE *Cymbopetalum bellonni*

**PROPORCIÓN DE PESOS  
HOJARASCA MIXTA**



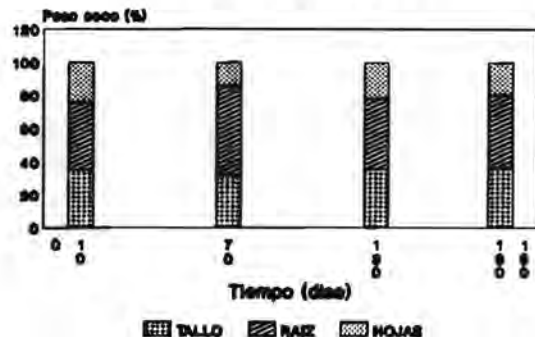
PLANTULAS DE *Cymbopetalum bellonni*

**PROPORCIÓN DE PESOS  
HOJARASCA *Pseudolmedia***



PLANTULAS DE *Cymbopetalum bellonni*

**PROPORCIÓN DE PESOS  
HOJARASCA *Ficus***



PLANTULAS DE *Cymbopetalum bellonni*

Figura 13.- Proporción de tallo, raíz y hojas respecto al peso total de la plántula.

TABLA 4.-VALORES DE F DE LOS PARAMETROS DE  
 CRECIMIENTO DE LAS PLANTULAS DE  
Cymbopetalum baillonii ENTRE TRATAMIENTOS.

PARAMETROS EVALUADOS	F	p
PESO TOTAL	2.943	0.0371 *
TALLO (g)	2.475	0.0675 N.S.
RAIZ (g)	1.460	0.2317 N.S.
HOJAS (g)	3.475	0.0192 *
COTILEDONES (g)	0.997	0.3979 N.S.
RAIZ (cm)	1.136	0.3386 N.S.
ALTURA (cm)	4.102	0.0088 * *
TALLO DIAMETRO (mm)	0.916	0.4365 N.S.
AREA FOLIAR (cm <sup>2</sup> )	2.803	0.0442 *
PBT (%)	0.758	0.5387 N.S.
PBR (%)	1.449	0.2776 N.S.
PBH (%)	1.583	0.2450 N.S.

PBT, PBR y PBH = PROPORCION DE BIOMASA DE TALLO, RAIZ y  
 HOJAS, RESPECTIVAMENTE.

Sin embargo, no se presentaron diferencias significativas entre cosechas ( $p > 0.05$ ), lo cual indica que no hubo crecimiento en estas plántulas (tabla 5).

Stemmadenia donnell-smithii

Los índices de correlación entre el crecimiento de S. donnell-smithii y la pérdida de peso en los tres tratamientos (F. yoponensis, P. oxyphyllaria y la fracción foliar mixta) fueron de  $r = -0.415$ ,  $r = -0.316$  y  $r = -0.63$  respectivamente, y por tanto las regresiones lineales no fueron significativas ( $p > 0.05$ ).

Las curvas de crecimiento se observan en la figura 14, y puede mencionarse que las plántulas en suelo desnudo tuvieron un sólo período de crecimiento de la segunda a la tercera cosecha ( $0.0069 \text{ g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ ) y su R mínima fue en la última cosecha ( $-0.0062 \text{ g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ ). En el tratamiento con fracción foliar mixta hubo dos períodos de crecimiento, siendo el más importante el de la última cosecha ( $0.0038 \text{ g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ ). En cuanto al tratamiento con P. oxyphyllaria las plántulas tuvieron su R máxima de la primera a la segunda cosecha ( $0.0056 \text{ g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ ) y en F. yoponensis fue en la tercera cosecha ( $0.0053 \text{ g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ ). Cabe hacer mención que el control a diferencia de los otros dos experimentos presentó pendientes positivas y negativas en el transcurso del estudio.

Las proporciones de tallo, raíz y hojas no presentaron diferencias significativas ( $p > 0.05$ ), ya que se mantuvieron constantes en el tiempo en todos los tratamientos y el control (figura 15).

S. donnell-smithii no presentó diferencias significativas ( $p > 0.05$ ) en ninguna de las variables de crecimiento evaluadas (tabla 6), y el crecimiento que presentaron a través del tiempo tampoco fue significativo ( $p > 0.05$ ) (tabla 7).

TABLA 5. CRECIMIENTO POR TRATAMIENTO Y A TRAVES DEL TIEMPO EN LAS PLANTULAS DE *C. baillonii*.

TRATAMIENTO	TIEMPO DIAS	n	PESO SECO (g) $\bar{x}$	$\sigma$
SUELO DESNUDO	0	6	0.139	0.04
	70	6	0.174	0.098
	125	6	0.190	0.06
	182	6	0.141	0.053
HOJAS MIXTAS	0	6	0.216	0.069
	70	6	0.144	0.06
	125	6	0.242	0.11
	182	6	0.215	0.03
HOJAS <u>Pseudolmedia</u>	0	6	0.164	0.065
	70	6	0.155	0.045
	125	6	0.172	0.04
	182	6	0.131	0.03
HOJAS <u>Ficus</u>	0	6	0.216	0.085
	70	6	0.190	0.076
	125	6	0.177	0.07
	182	6	0.175	0.048

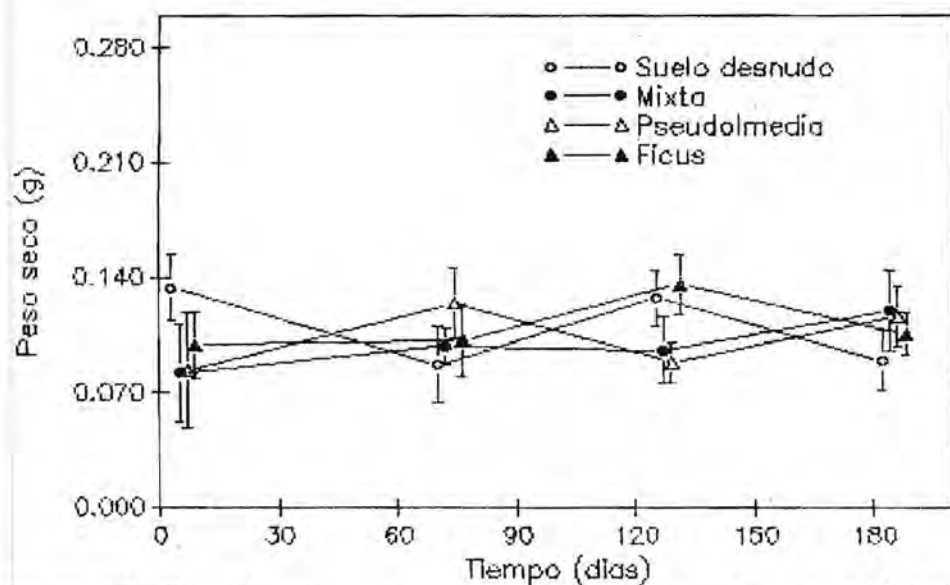
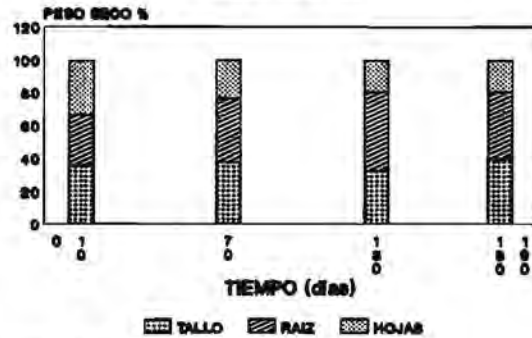


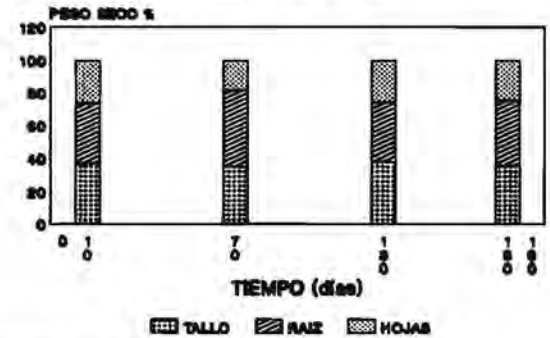
Figura 14.—Crecimiento de las plantulas de *S. donnell-smithii* ( $\bar{X} \pm E.S.$ ).

**PROPORCIÓN DE PESOS**  
SUELO DESNUDO



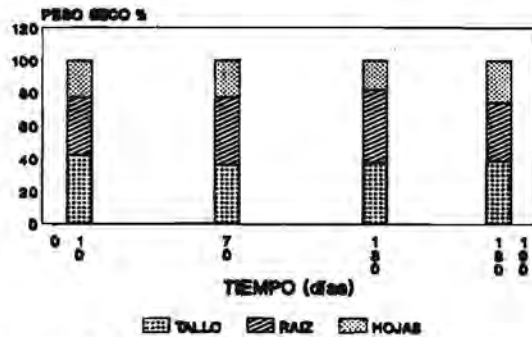
PLANTULAS DE *Stemmadenia donnell-smithii*

**PROPORCIÓN DE PESOS**  
HOJARASCA MIXTA



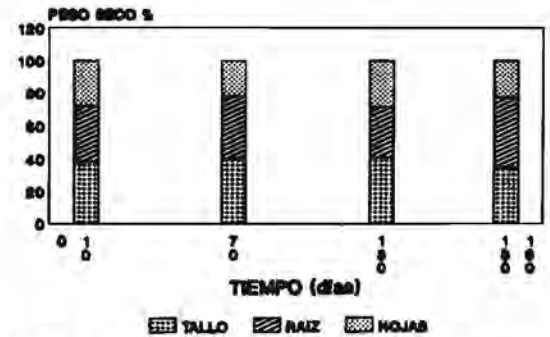
PLANTULAS DE *Stemmadenia donnell-smithii*

**PROPORCIÓN DE PESOS**  
HOJARASCA *Pseudolmedia*



PLANTULAS DE *Stemmadenia donnell-smithii*

**PROPORCIÓN DE PESOS**  
HOJARASCA *Ficus*



PLANTULAS DE *Stemmadenia donnell-smithii*

Figura 15.- Proporción de tallo, raíz y hojas respecto al peso total de la plántula.



TABLA 6.-VALORES DE F DE LOS PARAMETROS DE  
 CRECIMIENTO DE LAS PLANTULAS DE  
*Stemmadenia donnell-smithii* ENTRE TRATAMIENTOS.

PARAMETROS EVALUADOS	F	P
PESO TOTAL	0.269	0.8473 N.S.
TALLO (g)	0.648	0.5862 N.S.
RAIZ (g)	0.201	0.8953 N.S.
HOJAS (g)	0.326	0.8067 N.S.
COTILEDONES (g)	0.027	0.9941 N.S.
RAIZ (cm)	0.975	0.4083 N.S.
ALTURA (cm)	1.063	0.3687 N.S.
TALLO DIAMETRO (mm)	0.279	0.8408 N.S.
AREA FOLIAR (cm <sup>2</sup> )	0.256	0.8570 N.S.
PBT (%)	1.019	0.4186 N.S.
PBR (%)	0.341	0.7963 N.S.
PBH (%)	0.307	0.8199 N.S.

PBT, PBR y PBH = PROPORCION DE BIOMASA DE TALLO, RAIZ y  
 HOJAS, RESPECTIVAMENTE.

TABLA 7. \_CRECIMIENTO POR TRATAMIENTO Y A TRAVES DEL TIEMPO EN LAS PLANTULAS DE *S. donnell-smithii*.

TRATAMIENTO	TIEMPO DIAS	n	PESO SECO (g) $\bar{x}$	$\sigma$
SUELO DESNUDO	0	6	0.133	0.05
	70	6	0.087	0.057
	125	6	0.127	0.04
	182	6	0.089	0.045
HOJAS MIXTAS	0	6	0.082	0.073
	70	6	0.098	0.026
	125	6	0.096	0.048
	182	6	0.119	0.06
HOJAS <u>Pseudolmedia</u>	0	6	0.084	0.087
	70	6	0.124	0.052
	125	6	0.089	0.029
	182	6	0.116	0.045
HOJAS <u>Ficus</u>	0	6	0.099	0.049
	70	6	0.102	0.054
	125	6	0.136	0.045
	182	6	0.106	0.03

## DISCUSION.

## 8.1) DESCOMPOSICION.

Las discrepancias en la magnitud de material perdido durante la descomposición de la fracción foliar de la hojarasca, son atribuibles principalmente a la desigual fragmentación del material en los tres tratamientos experimentales, siendo esto reflejo de las diferencias en los constituyentes químicos de las hojas; *F. yoponensis* contiene una alta concentración de nutrientes (N, Ca, Mg, K y P) (Becerra, 1986; González-Iturbe, 1988) y también muchos carbohidratos (Osuna, en prep.), los cuales son compuestos muy solubles. Estas características probablemente propician un ambiente más favorable para el crecimiento de las poblaciones de desintegradores, o bien, se pierden con relativa facilidad debido a la lixiviación (Brinson, 1977; Swift *et al.*, 1979), ocasionando que la tasa de descomposición sea muy alta, sobre todo en los primeros 50 días cuando el área se encontraba muy húmeda por efecto de la época de nortes (en el caso de las plántulas de *N. ambigens*) y de lluvias (plántulas de *C. bailloni* y *S. donnell-smithii*), de manera que la humedad favoreció el crecimiento de la fauna desintegradora, y ambos factores aceleraron el proceso de descomposición.

La tasa de pérdida de peso más baja es la de *P. oxyphyllaria*, ya que esta especie presenta en relación a *F. yoponensis* un menor contenido de nutrientes (N, Ca, Mg, K, y P) (Becerra, 1986; González-Iturbe, 1988), y con respecto al tiempo en que no hay pérdida de peso en este tratamiento, quizá los constituyentes químicos sean los que estén regulando el proceso, ya que si bien, en las plántulas de *N. ambigens* podría justificarse por ser la época de secas, no ocurre así en el caso

de *C. baillonii* y *S. donnell-smithii*, en donde la etapa del experimento abarco la época de lluvias y nortes.

Al combinar las hojas de ambas especies es probable que *F. yoponensis* promueva de alguna manera un ambiente favorable para el crecimiento de las poblaciones de desintegradores, lo cual repercute en una velocidad mayor de la tasa de descomposición comparada con la de *P. oxyphyllaria* sola, pero menor que la que presenta *F. yoponensis*.

Así como el clima tienen influencia en las fases iniciales de la descomposición, los resultados indican que presumiblemente en las fases finales, los constituyentes difíciles de desintegrar, como son la celulosa, los ácidos grasos, los taninos y la lignina sean los que regulen la magnitud y velocidad en la pérdida de peso de las hojas (Meetenmeyer, 1978; Melillo, 1982; Taylor *et al.*, 1989); así pues, la marcada reducción en las pérdidas de peso, pueden ser atribuidas a incrementos en términos relativos de los constituyentes insolubles, siendo estos, compuestos de alto peso molecular y resistentes a la biodegradación por lo que su desintegración es muy lenta (King & Heath, 1967).

Dado que la tendencia en el curso de la descomposición en las tres especies trabajadas siguió el mismo patrón (figuras 3, 7 y 8), se infiere que el fenómeno de la descomposición de la fracción foliar es independiente del crecimiento de las plántulas.

## 8.2) CRECIMIENTO.

La ganancia en biomasa en *N. ambigens* durante la fase inicial, seguramente se debió en gran parte al consumo de las

reservas contenidas en los cotiledones y en menor medida a la liberación de recursos por parte de la fracción foliar (a pesar de las correlaciones significativas) , ya que como se mencionó anteriormente se presentaron diferencias muy marcadas en la descomposición (figura 3) , y la respuesta de las plántulas en cuanto a crecimiento es muy similar (figura 9), incluso en el control, lo que reafirma la idea de la absorción de las reservas de los cotiledones, al menos en esta fase inicial.

En el control las plántulas crecen hasta los 90 días y después tienden a mantenerse, este comportamiento es interesante ya que en los tratamientos se observan después de la segunda cosecha, pendientes negativas y positivas que podrían justificarse, entre otros factores, a errores aleatorios en el muestreo, a la variabilidad dentro de la población, o bien, se puede pensar en una "inaccesibilidad temporal" de los recursos (Bartholomew et al., 1953; Vitousek & Sanford, 1986) para las plántulas, aunque también es claro que los cambios que se dan en biomasa no son ya tan marcados como en la fase inicial; este fenómeno es un hecho conocido en plántulas de árboles tropicales, debido probablemente a que la tasa de respiración excede o se iguala a la tasa de fotosíntesis en las condiciones de poca accesibilidad a la luz en que se encuentran (Blackman, 1968; Córdova, 1979); este proceso es evidente en las plántulas de *C. baillonii* y *S. donnell-smithii*, ya que ninguna presentó incrementos considerables en biomasa en relación a *N. ambigens* que si los tuvo, y en este caso si se pueden justificar los incrementos y decrementos en peso por la gran variabilidad que presentan las plántulas (figuras 12 y 14), sobre todo en el caso de *C. baillonii* en donde las diferencias encontradas no fueron debidas a los tratamientos, sino a las discrepancias en peso al

momento de iniciar el experimento (figura 12, tabla 5), recuérdese que las correlaciones resultaron no significativas.

Así que, *N. ambigens* fue la única especie que sí presentó ganancia en peso en la fase inicial del trabajo, para después detener su crecimiento y entrar en una etapa de latencia o "supresión de crecimiento". Richards (1957) señala que esta capacidad de las plantas es una característica especializada, de manera tal que tan pronto como las condiciones son favorables (apertura de claros y entrada de luz), éstas plantas tienen la capacidad de responder a un rápido crecimiento, lo cual nos lleva a pensar que efectivamente *N. ambigens* creció debido a la toma de reservas de los cotiledones y en mucho menor medida al proceso de fotosíntesis, ya que si bien es cierto, que éste debe llevarse a cabo simplemente para mantener a la planta (tasa de respiración es igual a la tasa fotosintética), es también claro que la cantidad de luz que penetra a través del dosel y el sotobosque no es la suficiente para que siga creciendo (Sarukhán, 1978; Córdova, 1979).

Ahora bien, un punto de compensación de luz (tasa de respiración - tasa fotosintética) bajo permite a la planta continuar su crecimiento en condiciones de baja luminosidad (Smith, 1987), y en la literatura se encuentran numerosos casos que sugieren que un punto alto de saturación de luz está correlacionado con un punto alto de compensación y viceversa (Larcher, 1980); esto significa que una planta que es capaz de explotar eficientemente altos niveles de luz, será una planta pobremente adaptada a persistir en condiciones de baja luminosidad y tenderán a disminuir en tamaño ya que se fija un nivel insuficiente de carbono para balancear la respiración como es el caso de *C. bailloni* y *S. donnell-smithii*, las cuales

al ser colonizadoras de claros requieren de incrementos importantes de luz, para poder crecer, así, aunque hubiese una mayor concentración de nutrientes (como lo demuestra la descomposición), las plántulas captaron poco y por ende el factor limitante para ellas fue la luz.

Tanto *C. bailloni*, como *S. donnell-smithii* presentan cotiledones que son fotosintéticamente funcionales, lo cual puede ser indicativo del tipo de ambiente que colonizan (claros), característica que nos explica, que no se halla presentado ningún período de crecimiento considerable, puesto que ellas no poseen reservas almacenadas para crecer como es el caso de *N. ambigens*. Sin embargo, es importante considerar que las plántulas no murieron, se mantuvieron y ello es indicativo de la plasticidad de estas especies (ya que persistieron a pesar de las condiciones a que fueron sometidas), característica que seguramente les permite estar presentes en el piso de la selva y en cuanto se abre un claro crecen rápidamente, para después mezclarse con la comunidad madura de la selva.

De manera que la descomposición de la fracción foliar no influyó en el crecimiento de las plántulas, siendo otros factores los inmiscuidos en la ganancia o no ganancia en biomasa de las especies estudiadas; las reservas de los cotiledones en *N. ambigens* en su crecimiento inicial y la luz en etapas posteriores, para *C. bailloni* y *S. donnell-smithii* fue la luz en todo el período experimental.

En cuanto a la asignación de recursos las tres especies son diferentes, ya que *N. ambigens* en las primeras etapas de su crecimiento, asigna sus recursos principalmente a hojas (figura 11), presentandose una reducción importante en la proporción de peso del tallo, es importante extender el área foliar para captar

la poca luz que penetra, pero no a expensas de la raíz, ya que es ella la responsable de la absorción de nutrientes y agua; en tanto que, *C. baillouii* (al menos en el control) asigna sus recursos en la etapa final del crecimiento analizado a raíces, disminuyendo el flujo hacia hojas (figura 13), probablemente para explorar el medio en busca de los mismos (Chapin, 1980). En *S. donnell-smithii* no hubo modificación en la asignación de los recursos ya captados.

Así pues, a pesar de que las tasas de descomposición de la fracción foliar resultaron muy diferentes, lo cual seguramente influyó en que hubiese una mayor concentración de nutrientes, las plántulas captaron poco, debido probablemente a que las deficiencias en su aparato fotosintético para captar la suficiente luz en las condiciones trabajadas, no les permitieron fijar un nivel suficiente de carbono y crecer.

### 8.3) Metodología.

El carácter experimental del estudio trae como consecuencia que se tenga más precisión en los resultados, sin embargo, nos aleja de la realidad, ya que no se tomaron en cuenta procesos tan importantes en la historia de vida de las especies como son la competencia y la herbivoría. Así que, es importante realizar estudios a futuro multifactoriales, lo cual permitirá entender dicha historia.

Por lo que respecta al análisis de crecimiento realizado, el enfoque no fue funcional debido a que no se ajustó a modelo alguno, por el problema de las pendientes positivas y negativas; de manera que el análisis de las R por intervalos nos llevó a la sobre o subestimación de la realidad, porque no fue un trabajo



fino, ya que no se controlaron todos los factores (por. ejem. laboratorio), y porque la variación en cada punto y el análisis en cada intervalo incluyó probablemente errores de muestreo, por lo cual no es tan válido hablar de una tendencia real del experimento, en cambio, se puede mencionar una tendencia general (por ejem. ganancia o no ganancia en biomasa). Aunque es posible realizar el análisis sin un muestreo destructivo, es decir, evaluar a los mismos individuos a través del tiempo reduciendo el número de variables, con lo cual se tendría mayor precisión.

Por otro lado, la construcción del exclusorio se realizó para evitar la herbivoría, lo que no pudo evitarse fue el que se acumulara hojarasca en el techo, la cual se constituyó en un filtro más para la entrada de luz y también en una vía más de entrada de recursos, ya que con la precipitación seguramente los compuestos más lixiviables caían a las bolsas que contenían a las plantas.

Finalmente la no esterilización del suelo nos permitió darnos cuenta (indirectamente), de que el suelo de Los Tuxtlas es rico en recursos; ya que las plántulas que crecieron en suelo desnudo no murieron y aunque se perdió precisión en este aspecto sí nos acerca a la realidad.

## CONCLUSIONES.

a) Las características físico-químicas de la fracción foliar determinaron en gran medida la velocidad de descomposición de la misma, ya que a pesar de que estuvieron sometidas a las mismas condiciones climáticas, las tasas de descomposición fueron diferentes.

b) La liberación de recursos de la fracción foliar no causó diferencias en el crecimiento de las plántulas de las especies estudiadas en condiciones de selva no perturbada, durante el tiempo de duración del experimento.

c) *N. ambigens* fue la única especie que presentó ganancia en biomasa, aunque después entro en un período de "supresión de crecimiento".

d) El crecimiento inicial en *N. ambigens* se debió a la absorción de reservas de los cotiledones.

e) *C. bailloni* y *S. donnell-smithii* no presentaron ganancia en biomasa durante todo el período del trabajo, sin embargo, más importante es el hecho de que permanecieron.

f) La asignación de recursos hacia tallo, raíz y hojas fue diferente en las tres especies.

g) Es importante realizar a futuro estudios multifactoriales, lo cual permitirá entender la historia de vida de las especies.

h) *C. bailloni* y *S. donnell-smithii* presentaron en comparación a *N. ambigens* una gran variabilidad, aún en individuos provenientes de un sólo progenitor, lo cual nos indica que para realizar estudios donde se pretenda evaluar alguna tendencia en el crecimiento es necesario trabajar con una gran cantidad de individuos.

## BIBLIOGRAFIA:

- Alvarez, J. 1982. Caída de hojarasca en una selva húmeda tropical de los Tuxtlas, Veracruz. Tesis profesional. Fac. de Ciencias. UNAM. México, D.F., 62 pp.
- Alvarez, J. 1984. Dinámica de la caída de hojarasca en una selva alta perennifolia: Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis maestría. Fac. Ciencias. UNAM. México, D.F., 147 pp.
- Alvarez, J. 1988. Estimación de la caída y descomposición de la hojarasca y su relación con la dinámica de una selva mexicana. Tesis doctorado. Fac. Ciencias. UNAM. México, D.F., 105 pp.
- Anderson, M. & M. Swift. 1983. Decomposition in tropical forest. In: Tropical Rain Forest: Ecology and Management S. L. Sutton, T. C. Whitmore & A. C. Chadwick (Eds.) Blackwell Scientific Publications, Great Britain. pp. 287-309.
- Antuña-Camporro, V. & M. Alvarez. 1983. Descomposición de las hojas y liberación de bioelementos en la hojarasca de un bosque de hayas (Fagus sylvatica) en Asturias. Revista de Biología de la Univ. de Oviedo, España. Vol. 1 (1): pp. 51-64.
- Bartholomew, W. et al. 1953. Mineral nutrient immobilization under forest and grass fallow in the Yangambi Region. Publications de L'INSTITUT NATIONAL POUR L'ETUDE AGRONOMIQUE DU CONGO BELGE, Brussels. Série Scientifique No. 57: pp. 1-27.
- Becerra, R. 1986. Descomposición foliar de cuatro especies arbóreas en una selva húmeda tropical. Tesis profesional.

Fac. Ciencias. UNAM. México, D.F., 79 pp.

- Blackman, G. 1968. The application of the concepts of growth analysis to the assessment of productivity. In: Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. Eckardt, F. (Ed.) UNESCO. Belgium. pp. 243-257.
- Bongers, F. et. al. 1988. Trees and gaps in a mexican tropical rain forest. Tesis doctorado. Univ. de Utrecht, Holanda. 185 pp.
- Brasell, M.; G. Unwin & G. Stocker. 1980. The quantity temporal distribution and mineral element content of litter fall in two forest types at two sites in tropical Australia. J. of Ecology 68: pp. 123-139.
- Brinson, M. 1977. Decomposition and nutrient exchange of litter in a aluvial swamp forest. Ecology 58: pp.601-609.
- Carabias, J. 1979. Análisis de la vegetación de la selva alta perennifolia y comunidades derivadas de ésta en una zona cálido húmeda de México. Los Tuxtlas, Ver. Tesis profesional. Fac. Ciencias. UNAM. México, D.F., 68 pp.
- Córdova, M. 1979. Efectos de la densidad, la distancia al árbol progenitor y la depredación en el crecimiento y sobrevivencia de plántulas de Nectandra ambigens Blake. Tesis profesional. Fac. Ciencias. UNAM. 132 pp.
- Cornforth, S. 1970. Leaf fall in a tropical rain forest. J. Appl. Ecol. 7: pp. 603-608.
- Correa, C. 1981. Cuantificación de la producción de hojarasca en un bosque caducifolio de Xalapa, Veracruz. México. Tesis profesional. Fac. Ciencias. UNAM. México,

D. F. 42 pp.

- Cruz, A. 1964. A preliminary study of organic detritus in a tropical forest ecosystem. Rev. Biol. Trop. 12: pp. 175-185.
- Chapin III, S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 11: pp. 233-260.
- Del Amo, S. 1978. Crecimiento y regeneración de especies primarias de la selva alta perennifolia. Tesis doctorado. Fac. Ciencias. UNAM. 259 pp.
- Denslow, J. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. Biotropica Suppl. 12: pp.47-55
- Edwards, J. 1982. Studies of mineral cycling in a Montane Rain Forest in New Guinea. V. Rates of cycling in throughfall and litter fall. Journ. of. Ecol. 70: pp. 807-827.
- Escarré, A. et. al. 1984. Ecología del bosque esclerófilo mediterráneo. Investigación y Ciencia 95: pp. 69-78.
- Esteban, R. 1986. Contenido mineral de la hojarasca en una selva baja caducifolia en la costa de Jalisco, México. Tesis profesional. ENEP-Zaragoza. UNAM. 49 pp.
- Estrada, A.; R. Coates-Coates & M. Martínez-Ramos. 1985. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: un recurso para el estudio y conservación de las selvas del trópico húmedo. In:Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II. Gómez-Pompa y S. del Amo (Eds.). INIREB. Alhambra. México. pp. 379-393.
- Evans, C. et. al. 1960. The distribution of light reaching the ground vegetation in a tropical rainforest. Journal of Ecology. 48: pp. 193-204.
- Fetcher, N. 1987. Efectos del régimen de luz sobre la fotosíntesis y el crecimiento en plántulas de árboles de un bosque

- lluvioso tropical de Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 35 (Supl.1): pp. 97-110.
- Flores, J. 1971. Estudio de la vegetación del Cerro "El Vigía" de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtles", Ver. Tesis profesional. Fac. Ciencias. UNAM. 95 pp.
- García, E. 1984. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen (para adaptarlo a las condiciones de la República). OFFSET La-Rios. México, D. F. 71 pp.
- Gardner, W. 1980. Física de suelos. UTEHA. México.
- Gaytan, P. 1987. Determinación del aporte de macronutrientes por las hojas de cuatro especies arbóreas del bosque mesófilo de montaña en Gómez-Farías, Tamaulipas, Méx. Tesis profesional. Fac. Ciencias. UNAM. México, D. F. 74 pp.
- Golley, F. 1983. Decomposition. In: Tropical Rain Forest Ecosystems. Golley, F. (Ed.) New York, USA. pp. 157-166.
- González-Iturbe, A. 1988. Contenido de nutrientes en la hojarasca de especies arbóreas de una selva alta perennifolia. Tesis profesional. Fac. Ciencias. UNAM. 80 pp.
- Gosz, R. et. al. 1978. The flow of energy in a forest ecosystem. Sci. Am. March: pp. 93-101.
- Hartshorn, G. 1980. Neotropical forest dynamics. Biotropica Suppl. 12: pp. 23-30.
- Hunt, R. 1978. Plant growth analysis. Arnold, London.
- Ibarra, G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtles, Ver. México. Tesis profesional. Fac. Ciencias. UNAM. 264 pp.
- Iriarte-Vivar, S. 1987. Análisis del crecimiento y la plasticidad fenotípica de plántulas de tres especies arbóreas

- de una selva alta perennifolia. Tesis profesional. Fac. Ciencias. UNAM, México. D. F. 126 pp.
- Jenny, H. et. al. 1949. Comparative study of decomposition rates of organic matter in a temperate and tropical regions. Soil Science, 68: pp. 419-432.
- John, D. 1973. Accumulation and decay of litter and net production of forest in tropical west Africa. Oikos 24: pp. 430-435.
- Jordan, F. 1983. Nutrient regime in the wet tropics: physical factors. In: Physiological Ecology of plants in the wet tropics. E. Medina, H. Mooney & C. Vázquez-Yanez (Eds.) Dr. W. Junk Publishers. Netherlands.
- King, H. & G. Heath. 1967. The chemical analysis of small samples of leaf material and the relationship between the disappearance and composition of leaves. Pedobiología 7: pp. 192-197.
- Klinge, H. 1973. Biomasa y materia orgánica del suelo en el ecosistema de la pluviselva Centro-Amazónica. Acta Cient. Venezolana 24: pp.174-181.
- Lot-Helgueras, A. 1976. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, pasado, presente y futuro. In: Regeneración de selvas. Vol. I. Gómez-Pompa, A.; S. del Amo; C. Vázquez Yanez y A. Butanda (Eds.). INIREB. CECSA. México. pp. 31-69.
- Larcher, W. 1980. Physiological plant ecology, 2nd. ed., Springer Verlag, New York.
- Madge, D. 1965. Litter fall and litter disappearance in a tropical forest. Pedobiología 5: pp. 273-278.
- Martínez, A. 1980. Tasas de descomposición de materia orgánica foliar de especies arbóreas de selvas en clima estacional.

- Tesis profesional. Fac. Ciencias. UNAM. Méx. D. F.  
126 pp.
- Martínez, A. 1984. Procesos de producción y descomposición de hojarasca en selvas estacionales. Tesis maestría. Fac. Ciencias. UNAM. México, D. F. 98 pp.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. In: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II. Gómez-Pompa, A., y S. del Amo (Eds.). INIREB. Alhambra. México. pp. 191-239.
- Miranda, F. & E. Hernández. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Bol. Soc. Bot. Méx. 28: pp. 29-72.
- Moreno, P. 1976. Latencia y viabilidad de semillas de vegetación primaria. In: Regeneración de selvas. Vol. I. Gómez-Pompa, A.; C. Vázquez-Yanez, S. del Amo, y A. Butanda (Eds.). pp. 527-545.
- Meentemeyer, V. 1978. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. Ecology 59 (3): pp. 465-472.
- Melillo, J. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. Ecology 63 (3): pp. 621-626.
- Parker, G. 1983. Throughfall and stemflow in the forest nutrient cycle. Advances in Ecological Research 13: pp. 57-133.
- Paul, A. & F. Clark, 1988. Soil Microbiology and Biochemistry. Academic Press, Inc. California. USA.
- Proctor, J. 1984. Tropical forest litterfall II. The data set. Luds Philosophical Literary Society. pp. 83-113.



- Reiners, A. 1983. Disturbance and basic properties of ecosystems energetics. In: Disturbance and Ecosystems Components Response. Mooney, H. and M. Godrow (Eds.) Ecological Studies 44. Springer-Verlag. Berlin. pp. 83-98.
- Richards, P. 1957. The tropical rain forest. Cambridge University Press. New York.
- Rojas, M. 1984. Fisiología Vegetal Aplicada. 2ª ed. Mc Graw Hill. 262 pp.
- Rzedowski, J. 1978. La vegetación de México. Limusa, México.
- Sánchez, G. 1989. Producción de hojarasca en una selva húmeda tropical: vegetación primaria y secundaria. Tesis profesional. Fac. Ciencias. UNAM. 81 pp.
- Sarukhán, J. 1978. Studies on the demography of tropical trees. In: Tropical trees as living system. Edited by P. B. Tomlinson and H. Zimmermann, Cambridge University Press.
- Singh, S. & S. Gupta. 1977. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. The Bot. Rev. 43 (4): pp. 428-449.
- Smith, A. 1987. Respuestas de hierbas del sotobosque tropical a claros ocasionados por la caída de árboles. Rev. Biol. Trop., 35 (Supl. 1): pp. 111-118.
- Swift, M. et. al. 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. Studies in ecology Vol. 5. Univ. of California press USA. 371 pp.
- Tanner, J. 1981. The decomposition of leaf litter in Jamaican montane rain forest. J. of Ecol. 69: pp. 263-275.
- Taylor, S. et. al. 1989. Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates: a microcosm test.

Ecology 70 (1): pp. 97-104.

- Thompson, L. 1982. Soil and soil fertility. New York. Mc Graw Hill.
- Vitousek, M. & R. Sanford. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. Ann. Rev. Ecol. Syst. 17: pp. 137-167.
- Vizcaino, M. 1983. Patrones temporales y espaciales de producción de hojarasca en una selva baja caducifolia en la costa de Jalisco, México. Tesis maestría. Fac. Ciencias. UNAM. 137 pp.
- Whitmore, T. 1984. Tropical rain forest of the far east. 2nd edn. Clarendon Press, Oxford, 352 pp.
- Whitmore, T. & K. Wong. 1959. Patterns of sunfleck and shade in tropical rain forest. Malayan Forester 22: pp 50-62.
- Wood, M. 1989. Soil Biology. Published in the USA by Chapman and Hall. New York.
- Woods, W. & C. Gallegos. 1970. Litter accumulation in selected forest of the Republic of Panamá. Biotropica 2 (1): pp. 46-50.
- Zar, H. 1984. Biostatistical Analysis. Prentice Hall. London.