



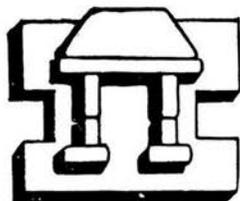
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
IZTACALA

DESCOMPOSICION DE LA FRACCION FOLIAR DE LA
HOJARASCA DE CUATRO ESPECIES ARBOREAS EN
DOS MICROAMBIENTES DE UNA SELVA ALTA
PERENNIFOLIA

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G O
P R E S E N T A :
RAMIRO GOMEZ VALENCIA

DIRECTOR: DR. FCO. JAVIER ALVAREZ SANCHEZ



IZTACALA

MEXICO, D. F.

2002



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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 esta 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.



U.N.A.M. CAMPUS

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue realizado con el financiamiento de los proyectos DGAPA 218096 y CONACYT 1039 PN.

Agradezco al Dr. Fco. Javier Álvarez Sánchez el haber dirigido ésta tesis, así como sus comentarios y sugerencias durante todo este tiempo.

Así mismo, doy las gracias al Dr. Diodoro Granados, al Dr. Sergio Cházaro, al M. en C. Francisco Galindo y al M. en C. Daniel Muñoz Iniestra por la revisión del manuscrito de éste trabajo.

Doy las gracias al personal de los laboratorios de Ecología y del Especializado de Ecología de la Facultad de Ciencias de la UNAM, y de la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas por todo el apoyo logístico y humano, que no solo fue el mejor sino que hizo más amena la chamba. En especial, agradezco la ayuda, en laboratorio y en el campo, de Oswaldo Nuñez, Juan Carlos González, Ricardo León, Patricia Guadarrama, Irene Romero, Adrián Gutiérrez, Irene Sánchez y Marco Antonio Romero.

Agradezco las recomendaciones y comentarios al trabajo escrito de Guadalupe Barajas y de Irene Sánchez Gallén, quien me ayudó realmente a aclarar dudas respecto a los análisis estadísticos, al igual que Pilar Chiappa del Instituto Nacional de Psiquiatría. El trabajo en campo no hubiera sido igual sin la ayuda prestada por el Sr. Lucio Sinaca de quien no sólo aprendió el autor un poco sobre la selva sino con quien también pasó grandes momentos. Así mismo, agradezco a su familia, en particular a su esposa Flora, toda la hospitalidad brindada.

Son insuficientes las palabras para agradecer todo el apoyo (sobre todo moral) y la paciencia que mis padres, Ramiro y Ma. del Carmen, han tenido para conmigo, pero aún así muchísimas gracias. Además, el ejemplo que representan ambos para mí, es la base para que yo haya alcanzado esta pequeña meta. A mis hermanas Ady, Paty y Yola gracias por todos esos momentos alegres y entrañables; también a mi abuelita Petra agradezco todo el

cariño con que me ha obsequiado siempre. A todos aquellos familiares que ya no están, en especial a mi tía Marina y mis demás abuelos un reconocimiento póstumo.

Gracias a tod@s mis amig@s: A quienes conocí en la carrera: Mauricio, Yenia, Ricardo, Verónica, Mayra, Karina, Norma, Israel, Federico, Carlos Vital, Miguel Ayala. A los de la banda inflástica de Iztacala: Gerardo (hussein), Gerardo (greñas), Pancho, Saúl, Israel, Socorro, Héctor, Ricardo y Horacio. A los de la Facultad de Ciencias: Jazmín, Ninel, Marcela, Dulce e Irene (la misma de arriba). A los más recientes: Luis Morales, Alejandra y Ana Lilia (etólogas). A los del Grupo 2 de AI: Liliane, Lilian, Lola, Ximena, Efraín (padre) y Efraín (hijo) y recientemente Sandra.

Es el turno de agradecer a una gran mujer y gran amiga: Claudia González Cortés, no sólo por su ayuda y comentarios, sino por el espacio y tiempo compartidos, en tiempos desolados y alegres; por el apoyo y por permitirme ser parte de su vida. Gracias por la burbuja Chimp.

**A mis padres;
en especial a quien se fue hace poco pero
que permanecerá siempre conmigo,
a quien extraño mucho pero
que me acompaña en cada instante,
para ti, mamá.**

"...El tiempo pasa, el verano se va, el otoño se aproxima y perdemos algunas de nuestras hojas, algunas nacen en otro verano y otras permanecen por muchas estaciones.

Pero lo que nos deja más felices es que las que cayeron continúan cerca, alimentando nuestra raíz con alegría. Son recuerdos de momentos maravillosos de cuando se cruzaron en nuestro camino..."

Jorge Luis Borges - Fragmento de El árbol de los amigos

" Este momento que ansía volver me lleva a sentir las pasiones de ayer, extraño el bosque la selva y el mar, humanas razones para llorar..."

El Gran Silencio – Fragmento de Decadencia

ÍNDICE

IZT.

RESÚMEN	2
I. INTRODUCCIÓN	4
II. ANTECEDENTES	6
A. - CAÍDA DE HOJARASCA Y CICLAJE DE NUTRIMENTOS	6
B. - DESCOMPOSICIÓN DE LA HOJARASCA	6
1. Factores Biológicos	6
2. Factores Climáticos	8
3. Factores Edáficos	9
4. Calidad del recurso	9
C. - EL COCIENTE C/N	10
D. - <i>ASTROCARYUM MEXICANUM</i> COMO COLECTOR DE HOJARASCA	11
III. OBJETIVOS	13
IV. HIPÓTESIS	14
V. ZONA DE ESTUDIO	15
A. - LOCALIZACIÓN	15
B. - CARACTERÍSTICAS FÍSICAS	15
1. <u>Fisiografía y Geología</u>	15
2. <u>Suelos</u>	17
3. <u>Hidrología</u>	18
4. <u>Clima</u>	18
C. - VEGETACIÓN	19
<u>Descripción de las especies estudiadas.</u>	19
VI. MÉTODOS	25
A. - DISEÑO EXPERIMENTAL Y TRABAJO DE CAMPO	25
B. - TRABAJO DE LABORATORIO	26
C. - ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	26
1. <u>Peso seco remanente</u>	26
2. <u>El cociente C/N</u>	27
VII. RESULTADOS	29
A. - PESO SECO REMANENTE	29
1. <u>Análisis estadísticos</u>	32
2. <u>Tasas de descomposición</u>	37
B. - EL COCIENTE C/N	37
VIII. DISCUSIÓN	43
A. - LA IMPORTANCIA DE LA CALIDAD DEL RECURSO	43
B. - EFECTO DEL MICROAMBIENTE	47
C. - EL CASO DE LA APERTURA DE MALLA	50
D. - CONSIDERACIONES FINALES Y RECOMENDACIONES	51
IX. CONCLUSIONES	54
X. LITERATURA CITADA	56
ANEXO	64

RESÚMEN

La descomposición puede ser definida como el cambio de la materia orgánica hasta sus constituyentes químicos elementales, debido a la acción conjunta de tres agentes principales: el clima, la biota del suelo y la propia calidad del recurso. Esto da como resultado una cascada de recursos durante todo el proceso.

La importancia ecológica de este proceso radica en sus productos finales: a) la liberación de nutrimentos (N, P, K, Ca, Mn, Mg) al sistema, parte de los cuales serán retomados por la vegetación; b) el mantenimiento del almacenaje de C en el suelo; c) la formación del nuevo suelo mediante la humificación.

En este trabajo se evaluó la descomposición de la fracción foliar hojarasca de cuatro especies arbóreas, en una selva alta perennifolia, por el método de las bolsas de malla, a partir del peso seco remanente (PSR) y el cociente C/N. Se estimaron las tasas de descomposición basándose en el modelo exponencial negativo. Se determinó el efecto de la calidad del recurso (cuatro especies arbóreas), del microambiente (piso de la selva y copa de la palma *Astrocaryum mexicanum*) y del diámetro de malla de las bolsas (1.5 y 3.5 mm).

La calidad del recurso (factores físicos y químicos que determinan la susceptibilidad de cualquier sustrato de ser degradado) fue el factor con mayor efecto en la descomposición y el orden en el que las especies desaparecieron fue: (más rápido) *Ficus yoponensis* (-0.0219 día^{-1}) > *Poulsenia armata* (-0.0132 día^{-1}) > *Nectandra ambigens* (-0.0022 día^{-1}) \geq *Pseudolmedia oxyphyllaria* (-0.0021 día^{-1}) (más lento). Se discute que esto fue debido a las diferentes concentraciones de sustancias lábiles (ej. carbohidratos solubles) y recalcitrantes (ej. lignina).

En cuanto a los microambientes, fue en el suelo donde se hallaron las tasas más altas de descomposición (promedio de -0.0124 día^{-1} vs. -0.0073 día^{-1} en la copa de *A. mexicanum*), sin embargo, esto fue apreciado mejor en *F. yoponensis* y *P. armata*, es decir, en las especies de degradación rápida. Este resultado puede estar relacionado con las características microclimáticas y de la fauna y microbiota de cada microambiente.

El efecto de las bolsas de malla fue poco significativo. Las bolsas con malla gruesa presentaron de forma general las tasas más altas de descomposición (promedio de -0.0106 día^{-1} vs. -0.0091 día^{-1} en la malla fina), sin embargo, de manera específica esto no siempre se cumplió.

Se identificó una primera etapa de rápida descomposición, presuntamente relacionada con la lixiviación, en la cual, por lo general, no hubo diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos.

Aunque el cociente C/N no fue un buen pronosticador de la descomposición, resultó ser una herramienta útil en la comprensión de este proceso, esto debido al seguimiento que se hizo en este trabajo en dos especies con tasas de descomposición contrastantes (*F. yoponensis* y *N. ambigens*). Los valores iniciales del cociente C/N fueron aproximadamente 100/1 para *F. yoponensis* y 58/1 para *N. ambigens*. *F. yoponensis* presentó un decremento rápido al comienzo del experimento y lento hacia el final, mientras que en *N. ambigens* disminuyó muy poco a través del tiempo; esto fue relacionado con la forma estructural en que tanto el C como el N se encontrarían en las hojas. Comparando los microambientes, se observó en el suelo que el decremento en el cociente C/N fue de manera constante, mientras que en las muestras sobre *A. mexicanum* se observaron picos relacionados probablemente con pulsos de liberación de N.

I. INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas están subdivididos en tres componentes principales: el subsistema vegetal, el subsistema de los herbívoros y el subsistema de los desintegradores (Swift y Anderson 1989). Los tres han sido estudiados de forma aislada y el último ha recibido, recientemente más atención, en particular en los ecosistemas de bosque (tropical y templado) por su vinculación con el ciclo del C (Álvarez-Sánchez y Harmon, *en prensa*).

Debido a lo anterior, la descomposición de la materia orgánica juega un papel importante en el ciclaje de nutrientes en el ecosistema (Kato 1989).

La pérdida anual de hojas, ramas, flores, frutos y fragmentos de los árboles son las formas más usuales de caída de hojarasca. El fragmento foliar de la hojarasca abarca hasta el 70% del total sobre el suelo lo que representa una importante entrada de nutrientes al suelo (Waring y Schlesinger 1985). De ésta manera, se mantiene el ciclo interno de los nutrientes, que incluyen: 1) La aportación de los nutrientes por la caída de hojarasca, 2) la disponibilidad de nutrientes debido a la descomposición de la materia orgánica y 3) la captura de nutrientes por las raíces de las plantas (Ewel 1976, Waring y Schlesinger 1985).

La descomposición se refiere a los procesos químicos y físicos implicados en la reducción de la materia orgánica a sus constituyentes químicos elementales y por la que se transfieren nutrientes al suelo. Este proceso se puede dividir en cuatro fases (Álvarez-Sánchez, 2001):

- 1) Trituración: Fraccionamiento de tejidos.
- 2) Lixiviación: Pérdida de compuestos solubles por corrientes de agua.
- 3) Catabolismo: Transformación realizada por hongos y bacterias de los compuestos orgánicos a su forma inorgánica, así los nutrientes son liberados al sistema y utilizados por la vegetación.
- 4) Humificación: Neoformación de materia orgánica.

Tres agentes principales afectan el proceso de la descomposición: a) los agentes biológicos (que comprenden a la fauna del suelo y microbiota), b) los agentes climáticos (temperatura, humedad) tanto a gran escala como a nivel microambiental y c) la calidad del recurso; estos últimos determinan el crecimiento de las poblaciones animales y actividad de los mismos. Sin embargo, en condiciones climáticas similares las diferencias se verán determinadas por la calidad del recurso, como ocurre en los ecosistemas tropicales húmedos (Swift y Anderson 1989, Lavelle *et al.* 1993, Coûteaux *et al.* 1995). Aerts (1997) ha establecido que a escala global el clima, expresado como evapotranspiración actual (ETA), predice muy bien la descomposición.

A escala regional, los bosques tropicales se particularizan por tener tasas de descomposición más altas que en otros tipos de ecosistemas y debido a la fuerte actividad de los desintegradores, promovida por temperaturas y precipitaciones elevadas (Swift y Anderson 1989).

El presente trabajo es una aportación al estudio de la descomposición en la selva alta perennifolia, que permite además analizar el efecto de dos microambientes que comprenden dos estratos de la selva (piso y subdosel), de dos tratamientos metodológicos (diferente tamaño de malla) y el de la calidad del recurso. Respecto al primero, la selva alta perennifolia ofrece una heterogeneidad espacial compleja que en el caso de Los Tuxtlas se ve reforzada por la abundancia de *Astrocaryum mexicanum*, una palma en cuyo follaje es interceptada hojarasca, cuyos valores alcanzan hasta los 27 Mg ha⁻¹ año⁻¹ (Álvarez-Sánchez y Guevara 1999). Esta hojarasca interceptada en el subdosel constituye un sustrato que se desintegra *in situ*, aportando recursos al suelo a través del flujo caular.

II. ANTECEDENTES

A. - CAÍDA DE HOJARASCA Y CICLAJE DE NUTRIMENTOS

La producción de hojarasca es un proceso fundamental en los ecosistemas, ya que constituye el enlace entre la producción primaria y la descomposición de la materia orgánica (Álvarez-Sánchez y Guevara 1993). Éste proceso es una vía principal en el ciclaje de nutrientes y el principal vehículo de regreso de éstos al suelo. Además, es posible usar la caída de hojarasca como un estimador de la producción primaria neta (Vitousek 1982, Vogt *et al.* 1986, Proctor 1983).

En general, se menciona que los bosques tropicales producen aproximadamente 5 Mg ha⁻¹ año⁻¹ de materia orgánica seca, que entran al sistema de desintegradores (Golley 1983).

Después de la caída de hojarasca, el mantillo acumulado en la superficie del suelo representa un almacén provisional de elementos que se liberan gradualmente, garantizando el aporte permanente de nutrientes al suelo, donde los desintegradores juegan un papel determinante en el reciclamiento de parte de la materia orgánica hacia los acervos de depósito o hacia los autótrofos nuevamente (Aber y Melillo 1991, Hernández *et al.* 1992). Los bosques tropicales, generalmente se desarrollan en suelos con baja disponibilidad de nutrientes, éstos se hallan almacenados en la biomasa producto de una rápida descomposición y absorción.

B. - DESCOMPOSICIÓN DE LA HOJARASCA

1. Factores biológicos

La descomposición de la materia orgánica es el proceso mediante el cual hay una transferencia de nutrientes al suelo por la acción de organismos desintegradores, comenzando con los invertebrados y terminando con los microorganismos del suelo.

INVERTEBRADOS DEL SUELO. En la primera etapa de la descomposición las partículas con un rango de tamaño que oscila desde una parte floral hasta un tronco de árbol deben ser

fragmentadas a piezas pequeñas y mezcladas. En esta parte del proceso intervienen una gran diversidad de invertebrados del suelo. Dentro de lo más importantes tenemos a los colémbolos y ácaros que superan los $4 \times 10^5 \text{ m}^{-2}$ y prevalecen en bosques de coníferas. Por su parte las lombrices de tierra (anélidos), son más abundantes en zonas tropicales que en templadas, y su biomasa supera los $250 \text{ g (peso fresco) m}^{-2}$. A pesar del gran número de organismos del suelo en los bosques boreales y de coníferas, la biomasa total de animales del suelo se incrementa por un factor de seis de los bosques boreales a los tropicales. También, las termitas son muy abundantes en bosques cálidos y tropicales (Waring y Schlesinger 1985, Frago 1997).

La fauna del suelo puede dividirse en mesofauna que agrupa a Nematoda, Enchytraeidae, Acari, Collembola y larvas de Diptera y la macrofauna que consiste de organismos mayores, como Oligochaeta, Gastropoda, Crustacea, Diplopoda, Orthoptera entre otros grupos. El propósito de esta división es el comparar las características de los organismos desintegradores en una variedad de sistemas (Kitazawa 1971). Barajas (1996), en una selva húmeda en Los Tuxtlas, Veracruz, halló 19 grupos de meso y macrofauna y cadenas tróficas más complejas y diversas en hojas de lenta descomposición.

MICROBIOTA. Ésta se encarga de la mineralización, donde se liberan los constituyentes básicos que serán transformados a sus formas inorgánicas por hongos y bacterias. Posteriormente los nutrientes serán consumidos, absorbidos por los organismos o lavados fuera del sistema. La descomposición por la microbiota puede haber comenzado en el dosel y continuar en el piso del bosque. Las hifas penetran la estructura celular de los tejidos vegetales mientras las bacterias son predominantemente colonizadoras de superficies (Edwards 1977, Golley 1983, Waring y Schlesinger 1985).

Los procesos de descomposición se llevan a cabo por la liberación, por las bacterias y los hongos del suelo, de enzimas extracelulares degradativas, que obtienen la energía metabólica a partir de los productos - CO_2 y H_2O - de la degradación enzimática de la materia orgánica muerta. Con frecuencia hay una secuencia de desintegradores implicada. Por ejemplo, en la degradación de la proteína vegetal participan muchas formas de bacterias y hongos, incluyendo las bacterias nitrificantes, *Nitrosomas* y *Nitrobacter* (Burns 1982):

MINERALIZACIÓN		NITRIFICACIÓN	
Proteína vegetal	→	Aminoácidos	→→→
	↘H ₂ O		↘CO ₂
		NH ₄ ⁺	→
		↘O ₂	↘CO ₂
		NO ₂	→
		↘O ₂	↘H ₂ O
		NO ₃ ⁻	→
		↘CO ₂	↘H ₂ O

2. Factores Climáticos

TEMPERATURA Y HUMEDAD. La actividad microbiana se incrementa exponencialmente con el incremento de la temperatura. Esta relación con frecuencia muestra una Q_{10} de dos, es decir, un doble en actividad por 10°C de incremento en la temperatura. Las altas temperaturas resultan en una rápida descomposición en bosques tropicales contra una lenta en bosques templados (Singh y Gupta 1977).

La mayoría de los bosques crecen en regiones mésicas, de tal manera que la humedad del suelo no siempre es una limitante para la actividad microbiana. Sin embargo, cuando la precipitación no es bien distribuida a lo largo del año, la humedad del suelo puede limitar la descomposición durante la temporada seca; además la lixiviación es facilitada en la temporada de lluvias (Schlesinger y Hasey 1981, Swift *et al.* 1981, Cornejo *et al.* 1994).

EFECTOS MICROAMBIENTALES. Tanto la temperatura como la humedad operan en el ámbito de individuo. El rango en el tamaño de los organismos desintegradores determina fluctuaciones significativas en estos factores en escalas que varían de micrones y segundos (efectos microambientales) a metros y décadas. Los efectos microambientales van en relación con la estratificación en el ambiente de bosque, la cual puede ser vertical (estratos del dosel) y horizontal (estructura de mosaico en la cubierta de hojarasca en la superficie del suelo de la selva) ocasionando heterogeneidad microclimática. La alta diversidad en la composición de las comunidades del subsistema de los desintegradores es en parte producto de esta variabilidad en el microambiente en tiempo y espacio (Swift y Anderson 1989, Nadkarni y Matelson 1991).

3. Factores Edáficos

El suelo puede influir de diversas formas, directa o indirectamente en los procesos de descomposición de un bosque. De manera directa cuando los factores físicos del ambiente edáfico afectan las tasas de degradación de material orgánico enterrado. La tasa de descomposición de la hojarasca enterrada puede ser afectada por el pH del suelo, su contenido de materia orgánica y concentración de nutrimentos, y su carácter físico. Los mismos efectos pueden encontrarse en la hojarasca de la superficie, los cuales se han demostrado al medir y comparar la descomposición de un tipo de hojarasca en la superficie de varios tipos de suelo (Swift y Anderson 1989).

Tanner (1981) demostró una clara diferencia entre la tasa de descomposición en dos sitios de bosque de montaña en Jamaica para la fracción foliar de la hojarasca de ocho especies arbóreas diferentes. La descomposición fue más lenta en suelos ricos en humus, con bajo pH, con alta capacidad de intercambio catiónico, y con una gran capacidad de retención de agua. Por su parte, Vitousek y Sanford (1986) demostraron una dependencia entre el ciclaje de nutrimentos y la cantidad y tipo de arcillas. Éstas limitan la descomposición al recubrir los sustratos orgánicos y a los microorganismos.

Indirectamente, el tipo de suelo puede influenciar la descomposición vía la composición de la comunidad de desintegradores y la calidad del recurso que entra al suelo. La composición de la comunidad de desintegradores es afectada por variaciones en la estructura física del suelo tales como el contenido de arcillas, el espacio poroso, la capacidad para retener humedad, etc. Por su parte, el espectro que abarca la calidad del recurso de plantas que crecen en distintos tipos de suelo puede variar, lo que afecta las características de la descomposición del sitio (Swift y Anderson 1989).

4. Calidad del recurso

Bajo condiciones climáticas similares, las tasas de descomposición son reguladas por la calidad del sustrato, que puede ser definida como: la susceptibilidad del recurso de ser degradado y que es determinada por la forma de vida de las plantas, el ambiente en el que crecen y las diferentes estrategias de las plantas en la asignación relativa de carbono y nitrógeno para crecer y en la producción de compuestos para protección de las mismas; una

vez en el piso del bosque la hojarasca sigue influenciada por la composición química y, además, por la estructura física del mantillo (Swift *et al.* 1979, Heal *et al.* 1997). La calidad del sustrato es muy importante en cualquier fase de la descomposición, ya que la baja concentración de algún elemento puede limitar la actividad microbiana impidiendo la liberación de nutrimentos que a su vez determinan la tasa de consumo por los organismos del suelo. La calidad del mantillo está determinada por el contenido inicial de N o el cociente C/N, aunque, el P o el cociente C/P puede también afectar las tasas de descomposición (Schlesinger y Hasey 1981, Aerts 1997).

Otra característica de la composición del mantillo y que afecta la descomposición es el contenido inicial de lignina/N (Aerts 1997), que depende de la proporción de cada uno de los componentes que forman el mantillo (hojas, ramas, frutos, etc.) y que varían en calidad. Por ejemplo, las raíces finas (con mayor contenido de lignina) generalmente se descomponen más lentamente que las hojas (Aber y Melillo 1991).

C. - EL COCIENTE C/N

El uso de cocientes entre la concentración de C orgánico y otros nutrimentos es de gran ayuda para seguir la inmovilización de los nutrimentos llevada a cabo por la microbiota. El cociente C/N en la hojarasca es importante debido a que el C es la fuente de energía para la fijación de N y también para la desnitrificación. De esta manera, cuando el cociente C/N es bajo entonces se inmovilizará más N, y si por el contrario el N se halla en altas concentraciones habrá más liberación de N, el cual estará disponible para las plantas (Skujins 1976, citado por Ettershank *et al.* 1978, Álvarez-Sánchez 2001).

De acuerdo con lo anterior, existe una fuerte relación entre la respiración microbiana y la mineralización de nitrógeno, por lo tanto se sugiere que la disponibilidad de carbono es importante en el ciclaje de N. Durante el crecimiento de la masa fúngica y microbiana, el N (entre otros nutrimentos) es retenido en el tejido microbiano mientras el C es respirado como CO₂; de ésta manera el cociente C/N decrecerá a lo largo de todo el proceso de degradación. Hacia el final de dicho proceso mucho del residuo consiste de tejido microbiano que ha reemplazado el sustrato original. La inmovilización se lleva a cabo más rápidamente cuando la degradación es más rápida, aunque la cantidad total inmovilizada

por unidad de peso puede ser mayor para hojarasca que se degrade lentamente, como la madera (Berg y Staaf 1982, Waring y Schlesinger 1985).

Además de utilizarse el cociente C/N como herramienta para dar seguimiento a los dos elementos durante el proceso de descomposición, ha sido largamente usado como indicador de la calidad del recurso y para predecir tal proceso, sin embargo, hoy en día son empleados una variedad de cocientes y no sólo el cociente C/N tales como los cocientes C/P, lignina/P y lignina/N (Coûteaux *et al.* 1995, Heal *et al.* 1997).

D. - *ASTROCARYUM MEXICANUM* COMO COLECTOR DE HOJARASCA

Astrocaryum mexicanum es una palma de la subfamilia Arecoideae y la única especie en México. Esta palma se localiza a una altitud de 0 a 700 msnm. En la zona de estudio, es la especie arbórea de mayor abundancia dentro de la altura de uno a ocho metros y representa cerca de un 100% de cobertura en los sitios maduros de selva (Popma *et al.* 1988, Martínez-Ramos 1991, Martínez-Ramos 1997).

Toda la planta se encuentra cubierta por espinas. Por esto, y por su arquitectura y su abundancia, gran cantidad de hojarasca es interceptada en su follaje. Álvarez-Sánchez y Guevara (1999) estimaron la cantidad de la interceptación de hojarasca para dicha palma a lo largo de dos años, en la misma zona de estudio donde se realizó este trabajo. En el primer año reportaron $4.4 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ o 47.9% de la caída total de hojarasca reportada para ese año. En el año siguiente, se registró más de seis veces el valor anterior ($27.1 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) que equivale al 239.4% de la caída hojarasca reportada en ese año. Los autores consideran que existe una subestimación en los cálculos de la productividad primaria neta a partir del mantillo debido a la labor de interceptación de ésta palma (Fig. 1).

Como ya se mencionó, la heterogeneidad climática en la selva puede ser horizontal (como mosaico en el suelo) y vertical (estratos de la selva). Debido a esto último, *A. mexicanum* representa un sistema microambiental distinto del piso de la selva, en el que la entrada de nutrimentos a partir de la caída de hojarasca vía la descomposición y el flujo caulinar merece ser estudiado.



Figura 1. Vistas de *Astrocaryum mexicanum*: a) Detalle de la interceptación de la hojarasca y b) apreciación general de la copa de la palma (tomada de Álvarez-Sánchez y Guevara, 1999).

III. OBJETIVOS

El objetivo general de este trabajo fue evaluar el proceso de descomposición de las hojas de cuatro especies arbóreas que se lleva a cabo en el dosel inferior constituido por *A. mexicanum* Liebm. (Arecaceae) y a nivel del suelo, en una selva alta perennifolia.

Los objetivos particulares que se fijaron fueron los siguientes:

- 1) Determinar el efecto de la calidad del recurso en la descomposición de la fracción foliar de la hojarasca de cuatro especies: *Ficus yoponensis* Desv. (Moraceae), *Nectandra ambigens* (Blake) C. K. Allen (Lauraceae), *Poulsenia armata* (Miq.) Standl (Moraceae) y *Pseudolmedia oxyphyllaria* Donn. Sm. (Moraceae).
- 2) Determinar que efecto tiene el microambiente (suelo y *A. mexicanum*) en dicho proceso.
- 3) Determinar si las aberturas de malla (1.5 y 3.5 mm) afectan las tasas de descomposición.
- 4) Evaluar la dinámica del cociente C/N en *F. yoponensis* y *N. ambigens* tanto en el suelo cómo en *A. mexicanum*.
- 5) Analizar el efecto de éstas dos especies y de los dos microambientes en la dinámica del cociente C/N.
- 6) Obtener las tasas de descomposición para todos los casos por medio del modelo exponencial negativo.

IV. HIPÓTESIS

Las hipótesis planteadas en el presente trabajo son las siguientes:

La descomposición será más lenta en el estrato formado por *A. mexicanum* con respecto al suelo, debido a una menor acumulación de la humedad.

Las hojas pertenecientes a *F. yoponensis* y a *P. armata* se degradarán más rápido que en *N. ambigens* y *Ps. oxyphyllaria* debido a las diferencias en su composición química y a las características físicas, que en el caso de las primeras las hace más susceptibles de degradarse por su mayor cantidad de nutrimentos y de metabolitos primarios.

El tamaño de abertura de malla influirá en la degradación. Se espera que la descomposición en las bolsas de malla gruesa se promueva una mayor entrada de organismos desintegradores.

Debido a que la concentración de N en la materia residual se va incrementando a través del proceso de descomposición y que es inmovilizado en el tejido microbiano mientras el C orgánico es respirado como CO₂, se esperará un decremento en la proporción C/N a lo largo del proceso. La inmovilización ocurre más rápidamente cuando la degradación es rápida. Podría suponerse entonces que el cociente C/N decrecerá de manera más rápida en aquellos casos donde la descomposición sea más rápida.

V. ZONA DE ESTUDIO

A. - LOCALIZACIÓN

El presente trabajo se realizó en la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, ubicada en la Sierra de Los Tuxtlas, al sureste del estado de Veracruz. La Estación se encuentra entre los 95°04' y 95°09' de longitud oeste y los 18°34' y 18°36' de latitud norte. La altitud varía entre los 150 m en el este, hasta 650 msnm en el oeste. La estación posee una superficie de 700 ha (Dirzo *et al.* 1997b) (Fig. 2).

B. - CARACTERÍSTICAS FÍSICAS

1. Fisiografía y Geología

La sierra de Los Tuxtlas está conformada por un gran número de conos volcánicos, lo que contribuye a que el relieve sea muy escarpado, principalmente en la vertiente oeste. La sierra se origina a partir de los 200 msnm. y se eleva hasta poco más de 1700 m (Martin-Del Pozzo 1997).

En la región de los Tuxtlas existe un relieve principalmente volcánico, constituido por el macizo de San Andrés o de los Tuxtlas. Esta región se encuentra en la provincia morfotectónica de la planicie costera del Golfo de México. La litología del área es de edad cenozoica y descansa de manera heterogénea sobre rocas provenientes del Cretácico. Los sedimentos más antiguos que afloran en el área son arcillas tobáceas y areniscas marinas de la Formación La Laja del Oligoceno. En el Mioceno se depositaron las Formaciones Concepción Inferior y Concepción Superior, que son ricas en micro y macrofauna (Martin-Del Pozzo 1997).

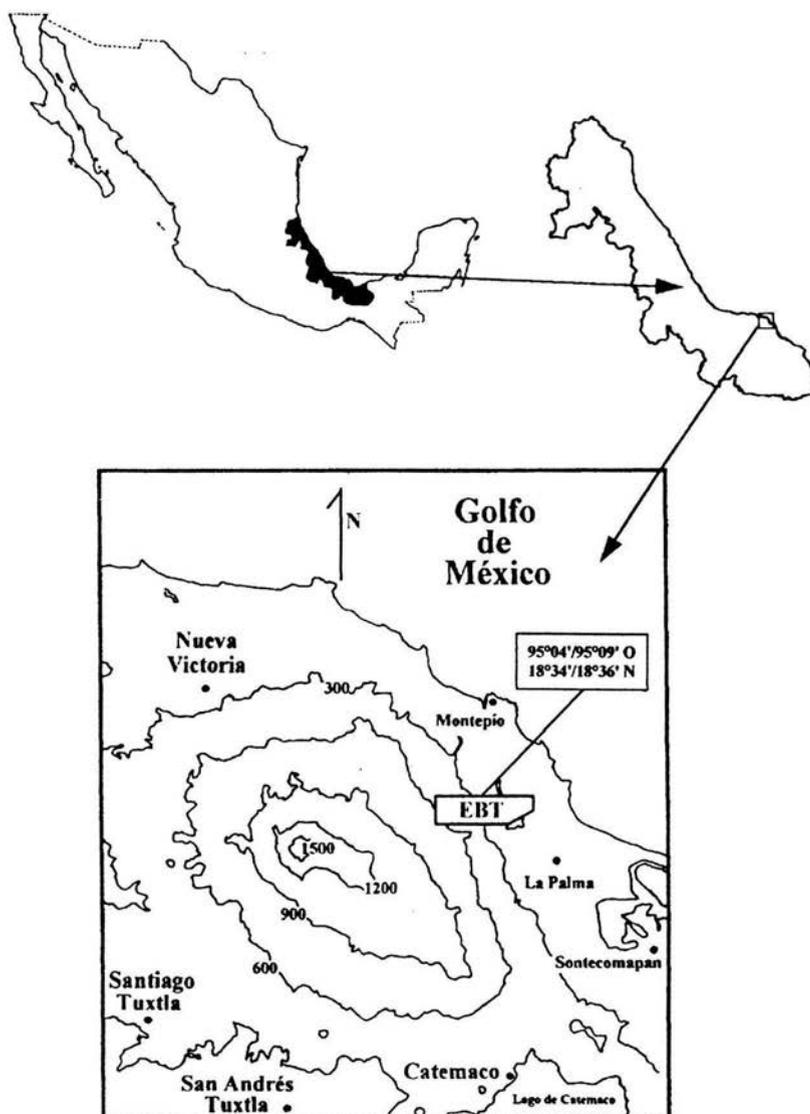


Figura 2. Ubicación geográfica de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtles”, Veracruz.

2. Suelos.

Los tipos de suelo que se han reportado son Feozem húmico y lúvico, Gleysoles éutricos y Arenosoles lúvicos o en términos de asociaciones: Andosol-Regosol, Andosol-Luvisol-Feozem y Litosoles (Chizón 1984).

Los suelos de la zona de estudio tienen una buena aireación y son poco ácidos, lo que propicia una fuerte actividad biológica que descompone en una forma rápida la hojarasca, la cual, en general, es de tipo mejorante pues aporta altos contenidos de nitrógeno

De acuerdo con un estudio edafológico realizado en la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas, se reconocieron tres categorías de suelos que se diferencian por la acción de factores locales tales como topografía y drenaje, aunque derivan del mismo material de origen y sustentan un mismo tipo de vegetación (Sommer-Cervantes, Flores-Delgadillo y Gutiérrez-Ruiz, *datos no publicados*):

- a) Suelos que se ubican a una altitud promedio de 470 msnm, y se encuentran en la estación más cercana al volcán de San Martín. Los suelos son someros y pedregosos (la zona es conocida como el pedregal).
- b) Suelos ubicados a altitudes promedio de 340 msnm, que se presentan sobre pendientes escarpadas (25 a 55%). Los suelos no son pedregosos, pero existe una clara barrera a la infiltración de agua aproximadamente a 90 cm de profundidad y compuesta por cenizas volcánicas compactadas. Esta barrera determina la presencia de un drenaje superficial pendiente abajo, mismo que sirve de transporte a muchos materiales edáficos, ya sea en suspensión o solución para depositarlas en las partes bajas.
- c) Suelos de la zona baja a una altitud de 215 msnm aproximadamente. Pendientes moderadamente escarpadas (13 a 25%) ubicadas en el área conocida localmente como la hectárea (cerca del límite SE de la estación) y el Jardín Botánico. Se presenta cierta pedregosidad y una capa de cenizas compactadas a 90 cm de profundidad aproximadamente; y en ciertos lugares el flujo de agua está totalmente impedido, favoreciéndose manchones de condiciones reductoras en el ambiente edáfico.

Flores-Delgadillo *et al.* (1999) mencionan que los suelos del lugar son jóvenes y que poseen una estructura que va de fina a masiva compacta, con textura limosa en el horizonte superior y arcillosa a mayor profundidad, con un porcentaje de arena del 10% y una porosidad del 40%. El contenido de humedad varía con la profundidad y es de hasta 6% a los 40 cm. El pH varía entre 6.8 y 6.2, mientras que la capacidad de intercambio catiónico fluctúa entre los 11.4 a 34.4 meq/100 g. La materia orgánica presente en el suelo oscila del 0.12 al 6.8%.

3. Hidrología

Dentro de los recursos hídricos lénticos más importantes de ésta zona se encuentran los lagos de Catemaco, La Escondida, El Zacatal, La Encantada, las lagunas de Sontecomapan y del Ostión y lago cráter de San Martín. En cuanto a los lóticos, los principales son río Grande de San Andrés, de La Palma, Salto de Eyipantla, arroyos Agrio y Coyame y manantiales de aguas carbonatadas (Torres-Orozco *et al.* 1997).

4. Clima

La región de los Tuxtlas está influida por la presencia de la sierra del mismo nombre, la altitud y la exposición de los lugares con respecto a los vientos húmedos provenientes del Golfo de México. Se localizan tres zonas térmicas:

- a) Al suroeste se encuentra la muy cálida donde la temperatura media anual (TMA) es mayor a 26 °C; ésta es la zona, con menor humedad.
- b) En dirección noroeste y donde la altitud es menor de 200 msnm la TMA oscila entre 26 y 24 °C, que es la que predomina en la mayor parte de la región.
- c) A altitudes entre 600 y 1000 msnm la TMA es de 22 °C.

El clima es cálido húmedo del tipo A (C) con TMA de 22 °C, y la temperatura media del mes más frío es de 18 °C (García 1981).

La precipitación media anual es de 4900 mm. De junio a febrero es la época de lluvias, mientras que de marzo a mayo es la época más seca, sin embargo, esto es relativo ya que llueve todo el año. Los meses de invierno se caracterizan por la presencia de "nortes" (invasiones de masas de aire frío que provienen del norte de los Estados Unidos de América

y del sur de Canadá, y que al cruzar las aguas del Golfo de México modifican su temperatura y recogen humedad) debido a su cercanía con la costa, los cuales aportan aproximadamente el 15% del total de la precipitación anual y ocasionan que la temperatura descienda hasta los 10° C (Soto y Gama 1997).

IZT.



C. - VEGETACIÓN

El tipo de vegetación corresponde al de una selva alta perennifolia (SAP) (Miranda y Hernández 1963, En: Ibarra-Manríquez *et al.* 1997), que es equivalente al bosque tropical perennifolio (Rzedowski 1978, En: Ibarra-Manríquez *et al.* 1997), y similar al *tropical rain forest* (Richards 1952, En: Ibarra-Manríquez *et al.* 1997) y al *tropical wet forest* (Holdridge 1967, En: Ibarra-Manríquez *et al.* 1997). La selva presenta un dosel que tiene alturas de 30 a 35 m, aunque puede llegar a 40 m, con especies como *F. yoponensis*, *F. tecolutensis* o *Ceiba petandra*. A pesar de que el número de especies de palmas es muy bajo, su gran abundancia imprime una fisonomía característica a la comunidad; tal es el caso de *Astrocaryum mexicanum*, *Chamaedorea pinnatifrons* y *C. alternans* (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997).

En esta comunidad existen tres estratos poco diferenciados: el primero o inferior de 0 a 10 m de altura, dominado principalmente por *A. mexicanum*, *Faramea occidentalis*, *Trophis racemosa*, *T. mexicana* y *Guarea bijuga*; el segundo o medio de 10 a 20 m de altura que comprende principalmente a *Ps. oxyphyllaria*, *Cymbopetalum bailloni*, *Dendropanax arboreus* y *Stemmadenia donnell-smithii*; y finalmente un tercero o estrato superior de 20 a 35 m donde se encuentran principalmente *N. ambigens*, *P. armata*, *Dussia mexicana* y *Brossimum alicastrum* (Bongers *et al.* 1988, Ibarra-Manríquez *et al.* 1997).

Descripción de las especies estudiadas.

Ficus yoponensis Desv. (Moraceae).

Conocido como amate en la región, *F. yoponensis* es un árbol que alcanza los 35 m de altura. Se encuentra distribuido desde México (Chiapas, Oaxaca, Veracruz) hasta Panamá y Venezuela y se le puede hallar a alturas entre 50 y 600 msnm (Ibarra-Manríquez y Sánchez 1997).

Sus hojas son simples, dispuestas en espiral, oblanceoladas, elípticas o estrechamente elípticas, glabras y con abundante exudado blanco, 5 a 18 cm de largo y 3 a 7 cm de ancho, con la base aguda y el ápice acuminado o cortamente acuminado (Ibarra-Manríquez y Sánchez 1997).

Con respecto a la caída de hojarasca, las hojas de ésta especie contribuyen de manera significativa a la formación de hojarasca en el piso de la selva, ocupando un lugar preponderante con respecto a otras especies ($0.2 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$). Existen dos máximos de producción anuales (uno en el periodo de menor precipitación y otro durante las lluvias) con un recambio más intenso en las plantas localizadas en los sitios con vegetación secundaria que en aquellas que se encuentran en la vegetación bajo dosel cerrado (Álvarez-Sánchez y Guevara 1993).

La descomposición de las hojas dura menos de seis meses debido al alto contenido de nutrientes (ricas en Ca, K y P) (Ver Tabla 1), característica que fluctúa temporalmente y presenta su máxima concentración durante la época de lluvias (Álvarez-Sánchez y Guevara 1993, González-Iturbe 1988).

Nectandra ambigens (Blake) C. K. Allen (Lauraceae).

Los árboles de esta especie alcanzan una altura de 30 m y un dap de 80 cm. Se encuentra distribuido en la vertiente del Golfo desde el norte de Oaxaca hasta el sur de Tabasco y el norte de Chiapas y en la vertiente del Pacífico desde Nayarit probablemente hasta Chiapas. Forma parte del estrato superior y a veces es dominante en las selvas altas y medianas subperennifolias. Crece tanto en suelos derivados de materiales calizos como de origen ígneo (Pennington y Sarukhan 1998).

Bongers *et al.* (1988) determinaron que la densidad de individuos de esta especie en la zona de estudio es de 76 individuos ≥ 5 de altura y de 42 individuos ≥ 10 cm de dap. El Valor de Importancia en esta especie llega ser de hasta un 40% cuando ocupa el primer lugar de dominancia (Dirzo *et al.* 1997a).

Tiene yemas de 7 a 10 mm de largo, agudas, desnudas, seríceas, verde grisáceas, pubescentes. Estípulas ausentes. Hojas dispuestas en espiral, simples; láminas de 11 X 3.8 a

30 X 9.5 cm, oblongas o elípticas a veces ligeramente asimétricas con el margen entero, ápice acuminado, base aguda, verde oscuras y brillantes en el haz, verde grisáceas en el envés, glabras en ambas superficies; láminas con glándulas transparentes; nervación prominente en el envés; peciolos de 1 a 2.54 cm de largo, seríceos en hojas jóvenes, glabros en las adultas; las hojas tienen un fuerte olor a aguacate cuando se estrujan; las hojas jóvenes tienen un fuerte color rosado o rojizo (Pennington y Sarukhan 1998). Esta especie es la que más aporta hojas a la caída de hojarasca (30%) (Álvarez-Sánchez y Guevara 1993).

Los árboles de esta especie cambian todas sus hojas entre marzo y mayo antes de florecer y sus hojas tienen una lenta descomposición debido a la baja concentración de nutrimentos (Ver Tabla 1) (González-Iturbe 1988, Álvarez-Sánchez y Guevara 1993, Álvarez-Sánchez y Becerra 1996).

Poulsenia armata (Miq.) Standl (Moraceae).

Este árbol alcanza alturas de hasta 25 m y un dap de hasta 60 cm, el tronco es generalmente derecho, ocasionalmente acoralado, ramas horizontales o ascendentes, capa redonda o irregular, densa. En cuanto a su distribución, esta especie abarca en la vertiente del Golfo desde la región de Los Tuxtlas, Veracruz hasta el Noroeste de Chiapas. Forma parte de selvas altas o medianas perennifolias en zonas con clima Af o Am muy húmedo y crece sobre suelos derivados de material volcánico ("Los Tuxtlas" y la costa de Oaxaca) o bien derivados de material calizo a metamórfico (norte de Chiapas y zona lacandona); su amplitud altitudinal va desde el nivel del mar hasta 300-500 msnm. Está asociado con especies como *Brossimum alicastrum*, *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Guatteria anomala*, *Termindia amazonia* (Pennington y Sarukhan 1998).

Las yemas de las hojas son de 3 a 6 cm de largo, agudas, cubiertas por dos estípulas espinosas, agudas, glabras, verdes. Estípulas dos, de 3 a 6 cm de largo, linear lanceoladas, espinosas, glabras, caedizas. Hojas dispuestas en espiral, simples; láminas de 10 X 7.5 a 30 X 24 cm, casi orbiculares a ovadas con el margen repando o entero, ápice obtuso con un corto acúmen, base truncada o cordada: verde oscuras o amarillento brillantes en la haz y verde pálidas en el envés: con pequeñas espinas cortas y agudas a lo largo de los nervios,

coriáceas; peciolo de 1 a 2.5 cm de largo; glabras; hojas verde amarillentas cuándo jóvenes. Los árboles de esta especie son perennifolios (Pennington y Sarukhan 1998).

Esta especie es de las que más hojas aportan al piso de la selva (0.3 Mg ha⁻¹ año⁻¹), además tienen un contenido de nutrientes alto (Ver Tabla 1) y se descomponen rápidamente (González-Iturbe 1988, Álvarez y Guevara 1993, Álvarez-Sánchez y Becerra 1996).

Pseudolmedia oxyphyllaria Donn. Sm. (Moraceae).

Conocido en la región como tomatillo este árbol alcanza alturas de hasta 30 m y el dap es de hasta 1 m. Su tronco es derecho con ramas ascendentes y luego colgantes, copa redondeada y densa. Se encuentra en la vertiente del Golfo desde el norte de Puebla y Veracruz hasta el sur de la Península de Yucatán y en la vertiente del Pacífico desde Michoacán hasta Chiapas. Forma parte a veces abundantemente de selvas altas o medianas, perennifolias y subperennifolias. En suelos de origen volcánico se encuentra asociada a especies tales como *Ulmus mexicana* y diversas lauráceas; en suelos de origen calizo se encuentra en selvas de *Manilkara zapota* y *Brossimum alicastrum* o de *Guatteria anomala*, *Dialium guianense* y *Termindia amazonia* (Pennington y Sarukhan 1998).

Bongers *et al.* (1988) determinaron que es una de las especies más abundantes en la zona de estudio encontrándose hasta 400 individuos > 0.5 m de altura y 50 individuos > 10 cm de dap por hectárea. En una parcela de una hectárea donde se censaron todas las plantas mayores a 1 cm dap esta especie alcanzó el segundo lugar tanto en una jerarquización que utilizó los índices de distribución como en una basada en las coberturas totales de las especies.

Las hojas tienen yemas de 6 a 15 mm de largo, agudas, verde grisáceas, cubiertas de pelos simples sedosos. Estípulas dos, de 6 a 13 mm de largo, agudas, pubescentes, caedizas. Hojas alternas simples; láminas de 5 X 1.8 a 15 X 4.5 cm, estrechamente elípticas u oblongas, con el margen entero, ápice acuminado, base redondeada o cuneada; verde amarillentos a verde oscuras y brillantes en la haz, verde pálidas o grisáceas en el envés, glabras en ambas superficies; nervación central amarillenta o rojiza y prominente en el envés, ligeramente coriáceas; peciolos de 2 a 5 mm, glabros o pubescentes. Los árboles de esta especie son perennifolios (Martínez-Ramos *et al.* 1997, Pennington y Sarukhan 1998).

La caída de hojas puede ocurrir en cualquier momento del año, con un pico muy claro en la época de secas (37.04 % del total en abril) y un mínimo de 2.48% (en agosto). Las hojas en el suelo se descomponen a tasas muy lentas ya que las hojas tienen bajo contenido de nutrientes (Ver Tabla 1) (González-Iturbe 1988, Álvarez y Guevara 1993, Álvarez-Sánchez y Becerra 1996).

En suma, las especies utilizadas constituyen las que más hojarasca producen en la zona de estudio (Álvarez-Sánchez y Guevara 1993) (Tabla 1). Además *N. ambigens* y *P. oxyphyllaria* tienen hojas recalcitrantes con alta concentración de metabolitos secundarios, lignificados, mientras que *F. yoponensis* y *P. armata* tienen hojas lábiles y con menor concentración de metabolitos secundarios (Osuna, com. pers.).

Tabla 1. Concentración media de nutrimentos (% de peso seco) para dos años de la fracción foliar de la hojarasca de las especies estudiadas en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz (de González-Iturbe 1988). Se muestran también la contribución anual promedio ($\text{Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) a la caída de hojarasca (Álvarez y Guevara 1993).

	<i>Nectandra ambigens</i>	<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	<i>Ficus yoponensis</i>	<i>Poulsenia armata</i>
Mg	0.24	0.20	1.12	0.37
N	2.55	2.23	2.34	2.12
K	0.07	0.30	0.35	0.40
Ca	1.64	1.75	3.53	2.22
P	0.09	0.06	0.11	0.12
Caída de hojarasca	1.25	0.39	0.20	0.30

VI. MÉTODOS

A. - DISEÑO EXPERIMENTAL Y TRABAJO DE CAMPO

Se usó un diseño factorial (cuatro factores). Los factores fueron: especie: (*N. ambigens*, *Ps. oxyphyllaria*, *F. yoponensis*, *P. armata*), tiempo de exposición (11 cosechas para el caso de *N. ambigens* y *Ps. oxyphyllaria*; 7 para *F. yoponensis* y *P. armata*), microambiente (dosel inferior conformado por *A. mexicanum* y suelo) y tamaño de apertura de malla (fina y gruesa). Cada combinación de tratamiento tuvo cinco réplicas (excepto en *P. oxyphyllaria* que sólo tuvo cuatro debido a la escasez de hojas en la época de colecta).

Se colectó hojarasca de las cuatro especies, la cual fue secada a temperatura ambiente, sólo para quitar el exceso de humedad. Se elaboraron bolsas de malla de 20 X 20 cm con apertura de dos diferentes tamaños (1.5 y 3.5 mm de diámetro); posteriormente, fueron llenadas con 15 gramos (peso fresco) de hojarasca de cada una de las cuatro especies. Para *F. yoponensis* y *P. armata*, se usaron menos bolsas, debido a la rápida degradación de éstas dos especies (Álvarez-Sánchez y Becerra 1996) (Fig. 1, Anexo).

Para este trabajo se utilizó el método de bolsas de malla que es el más usado en los estudios de descomposición. Se trata de un método directo cuya ventaja radica en permitir la recuperación del material en descomposición y la realización de comparaciones entre especies y sitios, así como hacer manipulaciones experimentales (Wieder y Lang 1982).

El experimento consistió en colocar las bolsas en el piso de la selva y entre el follaje de *A. mexicanum* en partes iguales. Para el primer caso se hizo una selección al azar de las bolsas correspondientes a este sitio y se colocaron en dos parcelas de 7 hileras cada una. Cada hilera medía 4 m de longitud y en cada una de ellas se colocaron 20 bolsas. Cada hilera distaba 50 cm una de otra. Para las bolsas correspondientes al subdosel (sobre *A. mexicanum*), se realizaron 2 transectos de 60 metros cada uno. En estos transectos se hizo una selección aleatoria para escoger a los individuos (70) en que se colocarían las bolsas correspondientes. Las bolsas se distribuyeron en partes iguales en ambos transectos y se colocaron dos bolsas aleatoriamente por individuo (Fig. 2, Anexo).

En total, se elaboraron 676 bolsas de malla codificadas de acuerdo al tratamiento aplicado. La primera colecta consistió de muestras que no sufrieron exposición y sólo se

secaron por 48 horas a una temperatura de 80° C para obtener el peso seco; de esta forma fueron el control del experimento.

Se realizaron 10 colectas (6 para *F. yoponensis* y *P. armata*), que abarcaron de septiembre de 1996 a abril de 1997, comprendiendo finales de época de lluvias, nortes y época seca. Los primeros 6 fueron aproximadamente cada dos semanas y los restantes fueron mensuales (esto debido a que las primeras etapas del proceso de descomposición ocurren rápidamente). A partir de la colecta 7, sólo permanecían bolsas de *N. ambigens* y de *P. oxyphyllaria*. En cada cosecha se colectaron cinco repeticiones por tratamiento. En el campo, el material fue extraído de las bolsas de mallas y colocado en bolsas de papel para poder transportarlo al laboratorio.

B. - TRABAJO DE LABORATORIO

Este trabajo se realizó en los laboratorios de Ecología y Especializado de Ecología de la Facultad de Ciencias de la UNAM. La hojarasca de cada colecta fue secada por 48 horas a una temperatura de 80° C en una estufa y se registró el peso seco obtenido en una balanza analítica; con este dato se calculó el porcentaje de peso seco remanente por bolsa.

A una parte de las muestras pertenecientes a *F. yoponensis* y *N. ambigens*, tratadas con malla grande y cuatro repeticiones por tratamiento (material correspondiente a 144 bolsas), se les destinó a evaluación de contenido de carbono y de nitrógeno, la cual fue realizada en el Instituto de Ecología, A. C. en la ciudad de Xalapa.

La técnica de determinación del nitrógeno total fue el método con el semimicro Kjeldahl. Mientras que el carbono orgánico se obtuvo por el método de la combustión seca (reducción a cenizas por calcinación a 550 grados en la mufla) (Aguilar *et al.* 1987). Una vez obtenidos estos valores se calculó el cociente C/N.

C. - ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

I. Peso seco remanente.

Con los datos registrados se procedió a realizar dos análisis de varianza de cuatro vías, donde los efectos principales fueron especie, tiempo de exposición, microambiente y

apertura de malla; la variable dependiente fue el porcentaje de peso seco remanente. El primer análisis de varianza comprendió a las cuatro especies estudiadas durante 87 días de exposición. Por su parte, el segundo análisis de varianza tomó en cuenta sólo a *N. ambigens* y *Ps. oxyphyllaria* durante 205 días de tiempo de exposición. Cuando el análisis mostraba diferencias significativas en los efectos principales o en la interacción entre factores se llevó a cabo una prueba de comparación múltiple de medias mediante la prueba de Tukey (Wieder y Lang 1982, Sokal y Rohlf 1979, Daniel 1991, Zar 1999).

Los datos se ajustaron a un modelo exponencial negativo para cada tratamiento, en donde el porcentaje de peso seco remanente era la variable dependiente y el tiempo de exposición la variable independiente:

$$X_t/X_0 = e^{-kt}$$

donde X_0 es el porcentaje de peso seco remanente inicial, X_t es el porcentaje de peso remanente en el tiempo t y (k) es la constante de descomposición. Se escogió este modelo debido a que explica de manera convincente lo ocurrido en el proceso de la descomposición y además nos permite obtener parámetros de descomposición de gran utilidad: A partir de (k) se puede obtener la vida media calculando $0.6931/k$ y el tiempo necesario para que haya una pérdida del 95% por medio de $3/k$ (Olson 1963, Wieder y Lang 1982).

2. El cociente C/N.

A las hojas *N. ambigens* y *F. yoponensis* se les evaluó el contenido de C y N totales. Para este análisis, se usaron muestras de malla gruesa y sólo hubo cuatro repeticiones por cada combinación de tratamientos. Con los valores de C y N, se obtuvo el cociente C/N, el cual fue la variable dependiente que se graficó en función del tiempo de exposición (variable independiente). Se realizaron dos análisis de varianza, uno de tres vías donde los efectos principales fueron especie (*F. yoponensis* y *N. ambigens*), tiempo de exposición (hasta 72 días) y microambiente (suelo y *A. mexicanum*), y otro de dos vías (únicamente muestras de *N. ambigens*) donde los factores fueron microambiente (suelo y *A. mexicanum*) y tiempo de exposición (hasta 205 días). Se realizó una prueba de Tukey a los efectos

principales y a las interacciones con diferencias significativas en el ANDEVA (Sokal y Rohlf 1979, Daniel 1991, Zar 1999).

Las pruebas estadísticas se realizaron con el *software* STATISTICA edición 98.

VII. RESULTADOS

A. - PESO SECO REMANENTE

En las figuras 3 y 4 se ilustran los resultados de peso seco remanente en función del tiempo para los diferentes tratamientos. En adelante, las especies estudiadas serán referidas por los nombres genéricos. *Ficus* y *Poulsenia* tuvieron una pérdida mayor de peso que las otras dos especies. Esto se aprecia desde el primer muestreo (11 días), cuando las muestras de *Ficus* perdieron casi el 50% del peso original, mientras que *Poulsenia* mantuvo entre el 59 y 68% del peso original. Las otras especies perdieron en el primer muestreo entre el 15 y el 20% del peso original para *Nectandra* y entre el 7 y el 15% para *Pseudolmedia*. En general, conforme se incrementa el tiempo de exposición, ocurre una diferenciación entre los tratamientos.

Ficus parece desintegrarse más rápido que las demás especies, ya que en la última etapa (87 días) perdió aproximadamente el 96% en las muestras sobre el suelo de malla gruesa, y casi 78% en las muestras en la copa de *A. mexicanum* en la misma apertura de malla (Fig. 3). En las muestras de malla fina se perdió poco más del 90% en las muestras del suelo y más del 76% en las que estaban sobre *A. mexicanum* (Fig. 4).

Poulsenia hacia el final del experimento disminuyó para el caso de las muestras en malla gruesa sobre el suelo a 23.8% y sobre *A. mexicanum* a 33.6% (Fig. 3); para el caso de las muestras de malla fina permaneció con 31.7% y 30.6% del peso original para el caso del suelo y de la palma, respectivamente (Fig. 4).

Tanto en *Ficus* como *Poulsenia*, las muestras sobre el suelo tuvieron una mayor pérdida de materia. En cuanto al tamaño de malla, solamente en *Ficus* es más clara una mayor pérdida de materia en las muestras dentro de bolsas de malla gruesa tanto en el suelo como en *A. mexicanum*.

En las especies de lenta degradación, los valores hasta los 87 días fueron como sigue: en *Nectandra*, las muestras de malla gruesa sobre el suelo mantuvieron un 60.7% de la masa original a los 72 días y sobre la palma permaneció un 57.1% a los 87 días (Fig. 3).

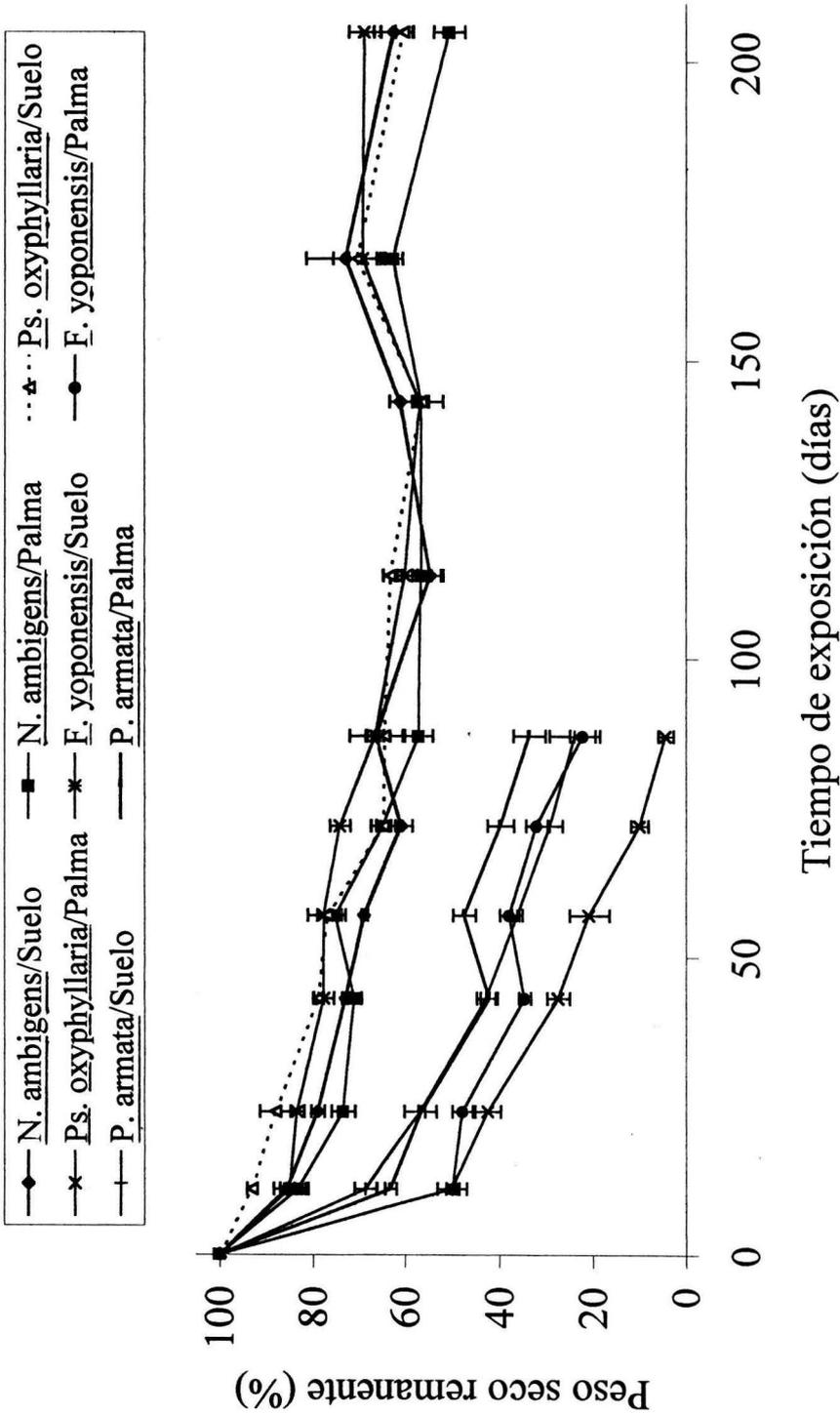


Figura 3. Porcentaje del peso seco remanente en función del tiempo de exposición para cuatro especies y dos microambientes, para el caso de las bolsas de malla gruesa (\pm EE).

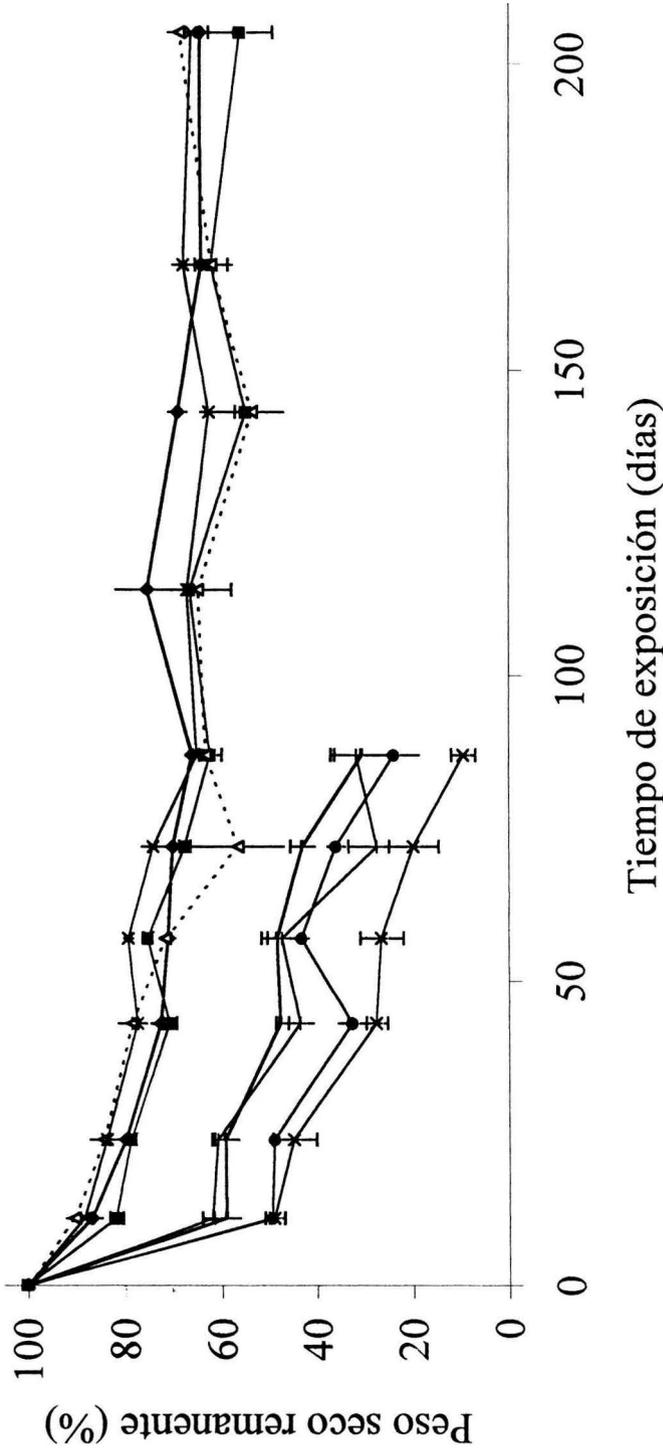


Figura 4. Porcentaje del peso seco remanente en función del tiempo de exposición para cuatro especies y dos microambientes, para el caso de las bolsas de malla fina (\pm EE).

En las bolsas de malla fina, los valores más bajos de peso seco remanente fueron 66.1% en el suelo y 62.3% sobre *A. mexicanum* (Fig. 4).

Por su parte, las muestras de *Pseudolmedia* mostraron como máxima pérdida de materia valores de 64.4% en el suelo y 66.5% sobre *A. mexicanum*, esto para el caso de la malla gruesa (Fig. 3). En las muestras en la malla fina, los valores más bajos fueron a los 72 días para el suelo (56.6%) y a los 87 días para las palmas (65.1%) (Fig. 4).

Después de este periodo y hasta el final del experimento, la pérdida de materia en estas dos especies se va haciendo muy gradual en cualquiera de los tratamientos. Tanto en *Nectandra* como *Pseudolmedia*, después de 200 días de iniciado el experimento, aún permaneció en las bolsas entre el 50 y el 70% del peso original, para ambos tipos de malla.

En cuanto a microambientes, sólo en las muestras de malla fina se logran ver ciertas diferencias entre los dos microambientes, habiendo una mayor pérdida pero ligera de materia en el suelo en las muestras de *Pseudolmedia* y el caso contrario en las de *Nectandra*, es decir, una pérdida ligeramente mayor sobre *A. mexicanum*. En general, parece que para estas especies después de los 87 días, la pérdida de material es menor en comparación con lo perdido hasta antes de esta fecha.

1. Análisis estadísticos.

El primer análisis de varianza (hasta los 87 días) reveló diferencias significativas en todos los efectos principales: especie, microambiente, tiempo de exposición y abertura de malla, y en las interacciones especie-microambiente, especie-tiempo de exposición, microambiente-tiempo de exposición y especie-microambiente-tiempo de exposición; de acuerdo con esta última interacción se puede hablar de una dependencia entre los factores especie, microambiente y el tiempo de exposición. El efecto de la abertura de malla actúa de manera independiente de los demás efectos (Tabla 2).

La prueba de Tukey ($\alpha = 0.05$) mostró que para las muestras del suelo, con excepción del tiempo 0 cuando todas las especies fueron iguales, en el resto de los tiempos no hubo diferencias significativas entre *Nectandra* y *Pseudolmedia*.

En las muestras sobre la palma se observó un patrón diferente. De nuevo, no hubo diferencias significativas entre las especies en el tiempo 0. En los tiempos 11 y 43 días no hubo diferencias significativas entre *Nectandra* y *Pseudolmedia* y en los tiempos 24, 57, 72 y 87 días se formaron dos grupos; uno que comprendía a *Ficus* y *Poulsenia* y otro que agrupaba a *Nectandra* y *Pseudolmedia*.

En *Ficus* solamente en los tres últimos tiempos (57, 72 y 87 días) hubo diferencias significativas entre microambientes, siendo la pérdida de peso mayor en el suelo. En *Poulsenia* y *Pseudolmedia* únicamente a los 72 días hubo diferencias significativas entre los microambientes siendo la pérdida de peso mayor en el suelo. En *Nectandra* no hubo diferencias significativas entre microambientes a ningún tiempo de exposición.

En cuanto a tiempos de exposición se formaron diferentes grupos en cada combinación de tratamientos que en general fueron para *Ficus* y *Poulsenia* grupos de fechas pequeños y con pocos traslapes entre ellos, mientras que en *Nectandra* y *Pseudolmedia* hay la formación de grupos de fechas grandes y con la tendencia a ser más grandes a medida que aumenta el tiempo de exposición y también hay más traslape de fechas. Lo anterior sugiere que grupos cortos y sin traslapes significan tasas de descomposición rápidas, por el contrario grupos más grandes y traslapados indican tasas de descomposición lentas.

Anteriormente se mencionó que las diferencias en el efecto apertura de malla ocurrían de manera independiente de los demás factores, por lo que éstas comprenden el grueso de los datos. Tales diferencias entre aberturas de malla reflejan que la pérdida de materia sería mayor en las muestras correspondientes a la malla gruesa, aunque esto no sería constante en todos los tratamientos.

En el segundo análisis de varianza (para *Nectandra* y *Pseudolmedia* hasta los 205 días) se demostró que sólo hubo diferencias significativas en dos de los cuatro efectos principales: especie y tiempo de exposición así como en las interacciones especie-microambiente, especie-tiempo, microambiente-tiempo, especie-malla, tiempo de exposición-malla y especie-microambiente-tiempo de exposición (Tabla 3).

Al igual que en el caso anterior existe una dependencia entre los factores especie, microambiente y el tiempo de exposición de la última interacción. Además, el efecto de la

Tabla 2. Resumen del análisis de varianza para los datos de proporción de peso seco remanente, que comprende a las cuatro especies hasta los 87 días (*: $\alpha < 0.05$, **: $\alpha < 0.01$, *: $\alpha < 0.001$).**

Efecto	g. l. Efecto	g. l. Error	F	nivel-p	
1. Especie	3	420	1326.89294	0	***
2. Microambiente	1	420	36.7747498	2.958E-09	***
3. Tiempo de exp.	6	420	833.346008	0	***
4. Malla	1	420	4.56450701	0.03321844	*
1 X 2	3	420	20.2450542	2.8456E-12	***
1 X 3	18	420	41.0802383	0	***
2 X 3	6	420	15.8099155	2.1199E-16	***
1 X 4	3	420	2.28253055	0.07853799	ns
2 X 4	1	420	0.00103539	0.97434586	ns
3 X 4	6	420	1.32064688	0.24647498	ns
1 X 2 X 3	18	420	2.03125811	0.0076655	**
1 X 2 X 4	3	420	1.36424994	0.25318712	ns
1 X 3 X 4	18	420	0.99040824	0.4695996	ns
2 X 3 X 4	6	420	0.31094486	0.93122482	ns
1 X 2 X 3 X 4	18	420	0.86740339	0.61904675	ns

abertura de malla en la pérdida de masa depende tanto de la especie como del tiempo de exposición (Tabla 3).

Para el caso de la triple interacción (tiempo de exposición-microambiente-especie) la prueba de Tukey mostró que en el suelo no existieron diferencias significativas a ningún tiempo de exposición entre las especies, mientras que sobre la palma solamente hubo diferencias significativas en el último periodo (205 días) entre ambas especies, siendo la proporción de peso remanente menor en *Nectandra*.

En *Nectandra* no se registraron diferencias significativas a ningún tiempo de exposición entre ambos microambientes, mientras que en *Pseudolmedia* sólo se encontraron diferencias en el tiempo 72 entre ambos microambientes siendo la pérdida de peso seco mayor en el suelo. A medida que el experimento se prolongó se formaron grupos de tiempo más grandes, hasta de ocho fechas en algunos casos, indicando pérdidas de peso seco casi sin variación y el tiempo 0 días siempre formó un grupo aparte.

Con respecto a las interacciones con la abertura de malla, se encontró lo siguiente:

a) Especie X abertura de malla:

Únicamente en la malla gruesa hubo diferencias significativas entre las dos especies, siendo la pérdida de masa mayor en *Nectandra*. Sólo en *Nectandra* hubo diferencias significativas entre las dos mallas, siendo mayor la pérdida de masa en la malla gruesa.

b) Tiempo de exposición X abertura de malla:

El patrón de grupos de tiempo es muy parecido al anterior, es decir, se forman grupos de tiempo mayores conforme transcurre el tiempo. Por otro lado, únicamente a los 114 días hubo diferencias significativas entre ambos tipos de malla, siendo mayor la pérdida de masa en las muestras de malla gruesa.

Tabla 3. Resumen del análisis de varianza para los datos de proporción de peso seco remanente, que comprende a *Nectandra* y *Pseudolmedia* hasta los 205 días (*: $\alpha<.05$, **: $\alpha<.01$, *: $\alpha<.001$).**

Efecto	g. l.	g. l.	F	nivel-p	
	Efecto	Error			
1. Especie	1	308	19.648037	1.29624E-05	***
2. Microambiente	1	308	1.59497774	0.207571656	ns
3. Tiempo de exp.	10	308	124.884697	0	***
4. Malla	1	308	2.86752796	0.09139467	ns
1 X 2	1	308	15.6660671	9.3879E-05	***
1 X 3	10	308	2.17583442	0.019129222	*
2 X 3	10	308	2.53788853	0.005941983	**
1 X 4	1	308	5.56296968	0.018968698	*
2 X 4	1	308	0.68059796	0.410019398	ns
3 X 4	10	308	2.48486876	0.007075646	**
1 X 2 X 3	10	308	1.87900376	0.047473527	*
1 X 2 X 4	1	308	2.2360971	0.135844752	ns
1 X 3 X 4	10	308	0.80229384	0.626635611	ns
2 X 3 X 4	10	308	0.50951082	0.883105218	ns
1 X 2 X 3 X 4	10	308	1.29992223	0.229508206	ns

2. Tasas de descomposición.

Las tasas de descomposición (k) para las cuatro especies, en los dos sustratos y los dos tipos de malla ocuparon un rango entre -0.0017 y -0.0352 (el segundo valor es 20 veces mayor al primero), encontrándose las más altas en *Ficus* y *Poulsenia* (> -0.0106), mientras que *Nectandra* y *Pseudolmedia* registraron las más bajas (< -0.0027) (Tabla 4). Con respecto a los microambientes las tasas más altas siempre ocurrieron en el suelo excepto en el caso de *Nectandra*. Las hojas dentro de bolsas de malla gruesa tuvieron las tasas de descomposición más altas, excepto en *Poulsenia* sobre *A. mexicanum* donde la tasa más alta ocurrió cuando se usó la malla fina, y en *Pseudolmedia* sobre *A. mexicanum* donde las tasas fueron prácticamente iguales.

Los otros dos parámetros (tiempo requerido para perder 50% ($0.6931/k$) y 95% ($3/k$) del peso seco) al ser obtenidos mediante k sugieren patrones similares a las tasas de descomposición. Sin embargo, es interesante observar las diferencias en unidades de tiempo (días) en cada caso. Los rangos de datos de éstos dos parámetros para las dos especies de rápida descomposición van de 20 ($0.6931/k$) y 85 días ($3/k$) en *Ficus* en suelo con bolsas de malla gruesa, a 65 y 283 días, respectivamente, para *Ficus* sobre *A. mexicanum* en bolsas de malla gruesa.

Para las otras dos especies, para el mismo caso, el rango va de 258 ($0.6931/k$) a 1118 días ($3/k$) (poco más de tres años) en *Nectandra* sobre *A. mexicanum* en la malla gruesa, a 420 días y 1816 días (casi cinco años), respectivamente, en *Nectandra* en suelo en la malla fina (Tabla 4).

B. - EL COCIENTE C/N

Existe una clara diferencia en la proporción C/N inicial entre ambas especies. *Ficus* tuvo los valores más altos con un cociente C/N de aproximadamente 100, en contraste con *Nectandra* cuyos valores variaron de 54.39 a 61.92 (Fig. 5).

A los 11 días se puede apreciar como en *Ficus* existió una disminución en la proporción C/N en ambos microambientes, registrándose valores de 59.58 para las muestras sobre *A. mexicanum* y 56.87 para las del suelo. Después de un decremento constante, el

cociente C/N se situó en 38.34 para las muestras del suelo a los 72 días. En cambio, las muestras sobre la palma mostraron un comportamiento diferente, ya que posteriormente se observaron dos picos, nunca sobrepasando un valor de 70. El valor final del cociente C/N se colocó en 42.49 a los 87 días en este microambiente (Fig. 5).

En las muestras de *Nectandra* en el suelo, el cociente C/N disminuyó de manera gradual hasta los 87 días (C/N = 39.69); a partir de este punto se observó que se estabilizó hasta los 205 días con valores alrededor de 40. Un patrón diferente se observó en las muestras sobre *A. mexicanum*; después del valor inicial hay un leve incremento que no sobrepasa un valor de 56, sin embargo posteriormente se observaron varios incrementos y decrementos (Fig. 5).

Una vez transformados los datos a logaritmo natural para que se ajustasen a una distribución normal, se procedió a realizar un primer análisis de varianza (hasta los 72 días) que mostró que hubo diferencias significativas en los efectos principales: especie, microambiente y tiempo de exposición, y en las interacciones especie-microambiente, especie-tiempo de exposición, microambiente-tiempo de exposición y en la triple interacción especie-microambiente-tiempo de exposición, es decir, se registró una interdependencia en los tres factores (Tabla 5).

El análisis *post hoc* de Tukey reveló que en la triple interacción (especie-microambiente-tiempo de exposición), tanto en las muestras en el suelo como en las que correspondieron a *A. mexicanum* solamente hubo diferencias significativas en el primer muestreo (0 días) entre ambas especies. En este caso el cociente C/N fue mayor en *Ficus*.

En *Nectandra* únicamente a los 72 días hubo diferencias significativas entre ambos microambientes, siendo la proporción C/N menor en las muestras del suelo; en el caso de *Ficus* hubo diferencias significativas entre las muestras del suelo y las de la palma a los 24, 57 y 72 días, siendo menor la proporción C/N en el suelo.

En cuanto a los tiempos de exposición, en *Nectandra* se formaron grupos grandes, de hecho, en las muestras sobre *A. mexicanum* no hubo diferencias significativas entre los tiempos. En *Ficus* se formaron grupos pequeños.

Tabla 4. Tasas de descomposición (k) (día^{-1}), tiempo necesario (días) para que desaparezca el 50% del peso seco, el 95% (días) y el coeficiente de determinación* (R^2) obtenidos mediante $X_t/X_0 = e^{-kt}$, para las cuatro especies, los dos microambientes y los dos tamaños de apertura de malla.

Especie	Sitio	Malla fina			Malla gruesa			R^2
		k (día ⁻¹)	Vida Media (días)	95% de pérdida (días)	k (día ⁻¹)	Vida Media (días)	95% de pérdida (días)	
<i>F. yoponensis</i> ^{a1}	suelo	-0.0253	27.418	118.694	-0.0352	19.708	85.314	0.805
	<i>A. mexicanum</i>	-0.0134	51.625	223.486	-0.0137	50.747	219.682	0.769
<i>P. armata</i> ^{a1}	suelo	-0.0142	48.751	211.041	-0.0165	42.115	182.315	0.813
	<i>A. mexicanum</i>	-0.0114	60.884	263.565	-0.0106	65.303	282.699	0.768
<i>N. ambigens</i> ^{a2}	suelo	-0.0017	419.385	1815.518	-0.0019	371.539	1608.395	0.349
	<i>A. mexicanum</i>	-0.0025	274.803	1189.622	-0.0027	258.196	1117.734	0.648
<i>Px.</i> <i>oxyphyllaria</i> ^{b2}	suelo	-0.0021	322.537	1396.263	-0.0024	285.174	1234.518	0.592
	<i>A. mexicanum</i>	-0.0019	363.078	1571.768	-0.0019	364.542	1578.104	0.531

Nota: a: $n = 5$; b: $n = 4$; 1: hasta 87 días; 2: hasta 205 días; *: $P < 0.01$.

—◆— Ficus-Palma —■— Ficus-Suelo —▲— Nectandra-Palma ...×... Nectandra-Suelo

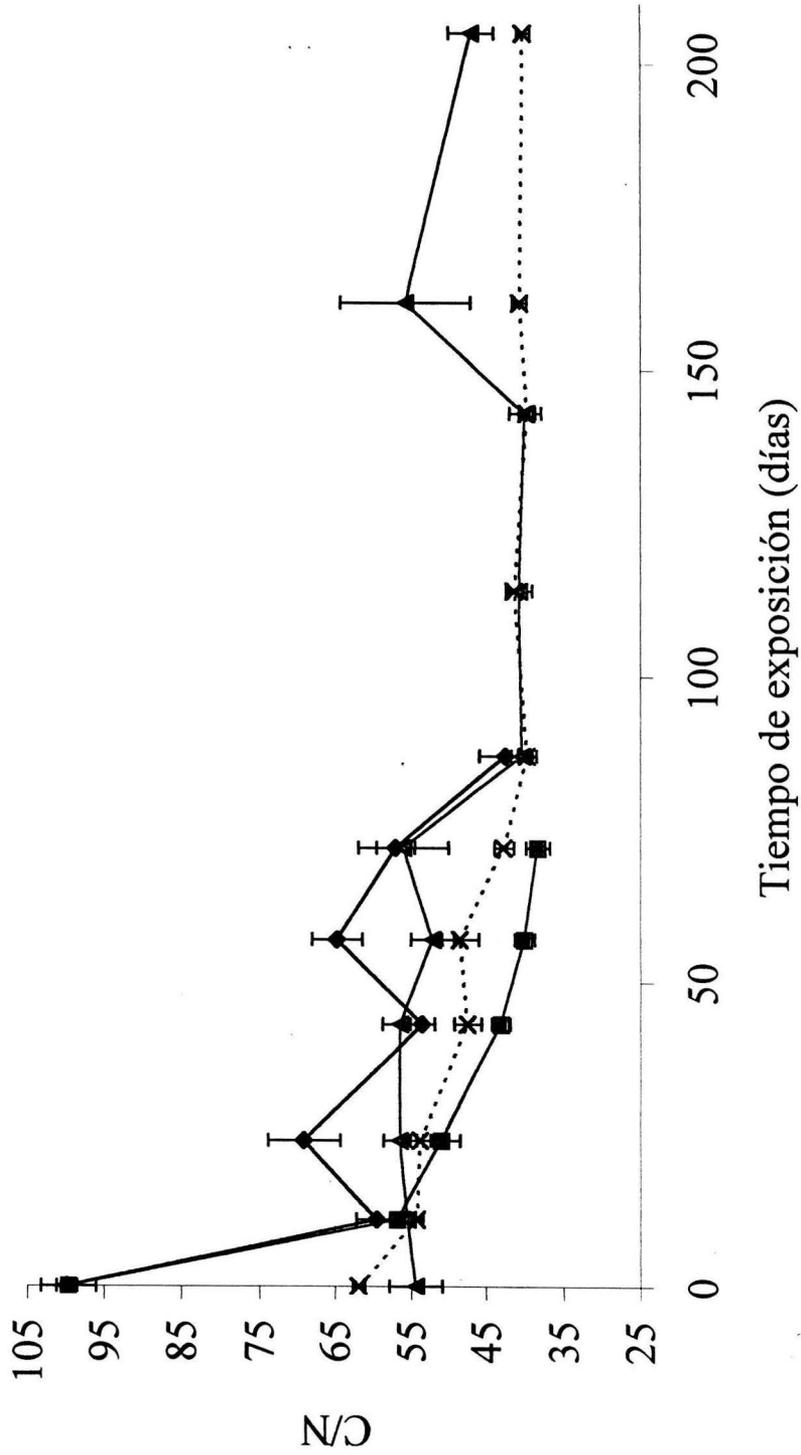


Figura 5. Dinámica del cociente C/N de la fracción foliar de la hojarasca de dos especies arbóreas y dos microambientes durante el tiempo de exposición (± EE).

Un análisis de varianza de dos vías aplicado a las muestras de *Nectandra* para el tiempo total del experimento, reveló que los efectos principales tiempo de exposición y microambiente tuvieron diferencias significativas, y además se demostró una dependencia mutua entre ambos factores cuando la interacción tiempo de exposición-microambiente presentó diferencias significativas (Tabla 6).

La prueba de Tukey mostró que las diferencias entre los microambientes sólo se encontraron a los 161 días, siendo menor la proporción C/N en el suelo. En cuanto a los tiempos de exposición, se formaron grupos grandes que comprendían varias fechas con tendencia a ser mayores en las muestras sobre *A. mexicanum*, además, estos grupos constituían periodos de tiempo alternados debido a los picos en los valores.

Tabla 5. Resumen del análisis de varianza para los datos de logaritmo natural del cociente C/N que comprende a *Ficus* y *Nectandra* hasta los 72 días. (*: $\alpha < .05$, *: $\alpha < .001$).**

Efecto	g. l.	g. l.	F	nivel-p	
	Efecto	Error			
1. Especie	1	71	26.4211311	2.322E-06	***
2. Microambiente	1	71	71.0931091	2.6468E-12	***
3. Tiempo de exp.	5	71	55.6305504	3.3365E-23	***
1 X 2	1	71	20.3187218	2.5242E-05	***
1 X 3	5	71	24.9596386	2.0017E-14	***
2 X 3	5	71	10.514555	1.4053E-07	***
1 X 2 X 3	5	71	2.47736835	0.03985524	*

Tabla 6. Resumen del análisis de varianza para los datos de logaritmo natural del cociente C/N que comprende a *Nectandra* hasta los 205 días (: $\alpha < .01$, ***: $\alpha < .001$).**

Efecto	g. l.	g. l.	F	nivel-p	
	Efecto	Error			
1. Microambiente	1	66	12.6376991	0.00070463	***
2. Tiempo de exp.	10	66	13.1586914	2.658E-12	***
1 X 2	10	66	2.84448934	0.0053038	**

VIII. DISCUSIÓN

A. - LA IMPORTANCIA DE LA CALIDAD DEL RECURSO

Lavelle *et al.* (1993) proponen un modelo jerárquico de los factores bióticos y abióticos que regulan el proceso de la descomposición de la materia orgánica en los ecosistemas de bosque. En dicho modelo, la microbiota y la macrofauna se encontrarían en el primer nivel, la calidad del recurso ocuparía el siguiente puesto, seguida por las características edáficas y finalizando con las condiciones climáticas.

Sin embargo, en los bosques tropicales húmedos tal modelo estaría modificado, debido a que los factores edáficos y climáticos tendrían menor peso, ya que representan condiciones favorables y constantes para el desarrollo de organismos desintegradores en el ecosistema. De hecho, la calidad de los recursos posiblemente sea el factor determinante más importante en la dinámica de la descomposición en estos sistemas (Janzen 1974, Swift *et al.* 1979, Aerts 1997).

En las especies aquí estudiadas observamos un comportamiento de pérdida de material en concordancia con el hallado por Álvarez-Sánchez y Becerra (1996), es decir, un grupo de especies de lenta degradación formado por *Nectandra* y *Pseudolmedia*, otro que sólo comprende a *Poulsenia* y otro a *Ficus*; éstas últimas especies, de rápida degradación, tendieron a formar un solo grupo en las muestras sobre la palma a medida que avanzaba la degradación.

Por otro lado, las tasas de descomposición obtenidas por el método exponencial negativo (Olson 1963) resultaron similares a las obtenidas por Álvarez-Sánchez y Becerra (1996), así como también concuerdan con el rango de las tasas registradas en otros bosques tropicales alrededor del mundo (Spain y Le Feuvre 1987, Songwe *et al.* 1995, Scowcroft 1997, Didham 1998).

El amplio rango que existe entre las tasas de descomposición de las especies estudiadas en este trabajo (de 0.0017 a 0.0352) posiblemente se debe a la variación estructural y de composición química, ya que tales variaciones determinan la

susceptibilidad por parte del recurso de ser atacado por la fauna desintegradora (Alexander 1977, Swift *et al.* 1979).

Hay evidencias de que los mecanismos de defensa anti-herbivoría tanto mecánicos (ej. dureza) como químicos (ej. presencia de taninos), que existen en las hojas de las plantas, actúan de manera directa en la calidad del recurso, aún después de la abscisión de la hoja (Coley 1987, Gallardo y Merino 1993, Grime *et al.* 1996). Otra circunstancia que afecta la calidad del recurso es la concentración de nutrientes, la cual difiere entre especies: se asume que una alta calidad en cuanto a la concentración de nutrimentos en el recurso va a ser preferida por los organismos desintegradores debido a que son esenciales para sus funciones (Thaiutsa y Granger 1979, Heal *et al.* 1997). Los bosques húmedos siempre verdes, además de mostrar una más amplia diversidad de especies que los bosques templados, presentan una mayor variación independiente en las concentraciones de nutrientes, lignina y polifenoles en especies diferentes que crecen en el mismo tipo de suelo (Swift y Anderson 1989, Aerts 1997).

Aunque en este trabajo no se estimó algún índice de dureza, cualitativamente las hojas de *Nectandra* y de *Pseudolmedia* presentaban mayor dureza y rigidez que las otras especies. Por otro lado, González-Iturbe (1988) obtuvo datos de las concentraciones de nutrientes (promedio de dos años) para las mismas especies; sus resultados señalan una alta concentración de magnesio para *Ficus* en relación con las demás especies. La concentración de potasio es mayor en *Poulsenia*, seguida de *Ficus* y *Pseudolmedia*, mientras que en *Nectandra* el contenido de este elemento es bastante inferior. *Ficus* posee la mayor concentración de calcio, en segundo lugar *Poulsenia* y en tercero las otras dos especies. En cuanto al fósforo, las mayores concentraciones las tienen *Ficus* y *Poulsenia*, seguidas de *Nectandra* y finalmente *Pseudolmedia*. Por último, el contenido de nitrógeno es mayor en *Nectandra*, el segundo lugar lo ocupa *Ficus*, después *Pseudolmedia* y *Poulsenia* al final.

Basándose en lo anterior, se puede mencionar, que las especies de rápida degradación (*Ficus* y *Poulsenia*) ocupan los primeros lugares en concentraciones de nutrientes - con la excepción del nitrógeno - y lo contrario sucede con las especies de lenta degradación (*Nectandra* y *Pseudolmedia*), lo que coincide con lo expuesto arriba.

Sin embargo, hay que resaltar que los datos de contenido inicial de nitrógeno obtenidos en este estudio difieren de los de González-Iturbe (1988); si bien la concentración de este elemento sigue siendo mayor en *Nectandra* (1.5 - 1.7) con respecto a *Ficus* (0.83), ambos datos son más elevados en el trabajo citado (2.55 y 2.34, para *Nectandra* y *Ficus* respectivamente). Por lo tanto es probable que haya variación en el contenido de los demás elementos. Estas diferencias pueden deberse a aspectos metodológicos o a que González-Iturbe (1988) consideró la media de dos años, lo cual ocultaría acumulaciones periódicas de este elemento.

Heal *et al.* (1997) advierten que el nitrógeno es uno de los factores más comunes que limita la descomposición de la hojarasca, ya que determina el crecimiento y la transferencia en la biomasa microbiana que mineraliza al C orgánico. Por esto, la hojarasca con una alta concentración de N tiende a descomponerse más rápido que la que contiene concentraciones más bajas de este elemento (Fog 1988). Sin embargo, una especie de lenta descomposición, como lo es *Nectandra*, tuvo una concentración de N mayor que *Ficus*. Probablemente, esto se debió a que el N en *Nectandra* forma parte de compuestos recalcitrantes como la lignina y polifenoles (Coûteaux *et al.* 1995).

A pesar de que en este estudio no se realizó una evaluación del contenido de lignina ni de polifenoles, se obtuvo el cociente C/N inicial, el cual ha sido largamente usado como indicador de la calidad de la hojarasca. Heal *et al.* (1997) señalan que a medida que aumenta este cociente disminuye la calidad del recurso. Sin embargo, el cociente C/N inicial obtenido en este trabajo para *Ficus* (rápida descomposición) y *Nectandra* (lenta descomposición), que fue de 99.8 y 58.2 respectivamente, parece contradecir lo expuesto anteriormente. Por otro lado, Sollins *et al.* (1984) hallaron que la materia orgánica con los niveles más bajos del cociente C/N era la más propensa a protección física, debido a la absorción a los materiales arcillosos que, posiblemente, provocaría una mayor complejidad química que la materia orgánica con altos valores del cociente C/N. Sin embargo, esto no fue demostrado en el presente estudio.

De hecho, se maneja que el nivel óptimo del cociente C/N para el crecimiento microbiano es alrededor de 25 (Heal *et al.* 1997). El cociente C/N ha sido aceptado como un índice general de la calidad de la hojarasca, cuya importancia radica en que el C es la

fuente de energía de los microorganismos para la fijación del N y también para la desnitrificación (Skujins 1976 citado por Ettershank *et al.* 1978, Waksman 1924 citado por Heal *et al.* 1997). Sin embargo, hay que tomar en cuenta la forma en que se encuentra el C en las células vegetales, la concentración de otros nutrientes y la composición de varios compuestos vegetales secundarios (Heal *et al.* 1997).

En este trabajo la única diferencia significativa entre ambas especies, basándose en el cociente C/N, obtenida por las pruebas estadísticas, fue precisamente en el tiempo 0. Después de esta fecha, los valores del cociente C/N para *Ficus* descendieron radicalmente hasta 56.9 en suelo y 59.6 en la palma; los valores para *Nectandra* se colocaron en 54.2 en el suelo y 55.4 en la palma. Este cambio en *Ficus* ocurre al mismo tiempo que se pierde gran cantidad de materia (casi hasta un 50% del peso original) producto muy probablemente de la lixiviación. Este decremento se debe a una baja en la concentración de C, el cual es posible que se encuentre en gran proporción en compuestos solubles (celulosa y hemicelulosa, proteínas y ácidos nucleicos) en esta especie (Berg y Staaf 1980). Reportes preliminares indican que *Ficus* tiene altas concentraciones de carbohidratos (M. Osuna, datos no publicados).

Hay que tomar en cuenta que de acuerdo con el modelo de cascada propuesto por Swift *et al.* (1979), los subproductos formados durante la descomposición variarán con respecto al recurso inicial, de tal manera que aunque *Ficus* en un inicio parecería difícil de degradar, en etapas subsecuentes esto cambiaría.

Por su parte *Nectandra* a partir de los 87 días parece no sufrir cambios en el cociente C/N (con excepción de un tiempo en las muestras en las palmas). Posiblemente, la actividad microbiana se ve impedida por la acumulación de compuestos recalcitrantes de alto peso molecular como la lignina (Coûteaux *et al.* 1995).

Es este hecho, el que la disminución del cociente C/N en *Ficus* sea más evidente, el que marca la diferencia principal entre ambas especies con respecto a este parámetro.

B. - EFECTO DEL MICROAMBIENTE

La diferencia más importante entre el piso de la selva y el estrato arbóreo dominado por *Astrocaryum mexicanum* en la zona de estudio se refiere al contexto espacial. El piso de la selva constituye un continuo de condiciones bióticas (poblaciones de meso y macro fauna desintegradora y de microbiota) y abióticas (temperatura, humedad relativa) homogéneas (sin descartar la variabilidad espacial debida por ejemplo a grado de pendientes, sitios abruptos o afloramiento del material parental, etc.), por lo menos para los sitios escogidos. Por otro lado, cada palma representa una isla, en la cual hay que considerar que los aspectos bióticos y microambientales pueden diferir entre individuos de *Astrocaryum* (debido por ejemplo a la arquitectura de la palma), además de que sufren más cambios en humedad por mayor efecto del aire sobre su copa.

Los datos obtenidos ofrecen una perspectiva general de la magnitud del proceso de la descomposición en ambos ambientes.

A este respecto, cabe resaltar que en los casos donde hubo diferencias significativas entre microambientes la pérdida de peso fue mayor en el suelo.

Esto es particularmente evidente en *Ficus* en donde a partir de los 57 días comenzó a perderse más material en el suelo. En la otra especie de rápida descomposición (*Poulsenia*), ésta diferencia sólo se notó a los 72 días; lo mismo ocurrió en *Pseudolmedia*, salvo que en esta especie tal fecha representa un tercio del tiempo que esta especie estuvo expuesta. En *Nectandra* no se observaron diferencias en la pérdida de material entre los microambientes.

Lo anterior indica una dependencia entre la calidad del recurso y el microambiente. Sin embargo, destaca el hecho de que la degradación en *Nectandra* no resultó diferente entre microambientes y de que *Pseudolmedia* solo haya mostrado en una fecha esta diferencia a pesar de la extensión del periodo de exposición. Es claro que para estas especies es necesario diseñar tiempos de exposición más largos, ya que los 205 días de exposición no bastaron para cubrir la degradación completa, lo que impide saber si existiría una diferenciación en etapas avanzadas de la descomposición cómo ocurre en *Ficus*.

No hay que descartar, la posibilidad de que el empaquetamiento de las hojas en las bolsas de malla reduzca las tasas de descomposición, sobre todo de *Nectandra* y de

Pseudolmedia. Al llenar las bolsas con 15 gramos de hojarasca, el material sufre una compresión que aunada a las características intrínsecas del material reduciría la velocidad de degradación del mismo (Scowcroft 1997).

No existen datos concretos referentes a la descomposición de la hojarasca interceptada en el sotobosque o dosel inferior en las selvas. Sin embargo, existen algunos trabajos referentes al papel ecosistémico que juegan las palmas en las selvas como trampas de hojarasca y como entrada alterna de nutrientes (Raich 1983, Rickson y Rickson 1986, Álvarez-Sánchez y Guevara 1999). Álvarez-Sánchez y Guevara (1999), quienes trabajaron en "Los Tuxtlas", demostraron que *A. mexicanum*, además de abundante, es una palma eficiente para interceptar hojarasca.

También hay algunos estudios que evaluaron la descomposición de la hojarasca basándose en los estratos de la selva. Edwards (1977) estimó la pérdida de material debida a reabsorción en el árbol en hojas antes de la abscisión y obtuvo un 10% como promedio y destaca la importancia de que la lixiviación de los compuestos orgánicos e inorgánicos constituye un flujo significativo desde el dosel hacia el suelo. Nadkarni y Matelson (1991) evaluaron la descomposición de hojarasca de plantas vasculares con bolsas de malla en el dosel de un bosque tropical húmedo en Costa Rica, la cual resultó considerablemente más lenta que la ocurrida en suelo. Las autoras señalan que lo anterior puede deberse a condiciones ambientales de sequedad y a bajas densidades de macroinvertebrados en el dosel (citando a Nadkarni y Longino 1990), condiciones que, posiblemente, serían parecidas en *Astrocaryum*. Clark *et al.* (1998), en la misma zona de estudio, evaluaron la descomposición de briofitas epífitas en dosel y suelo. Las tasas de descomposición fueron mayores en el suelo y, además, al comparar los resultados con los obtenidos por Nadkarni y Matelson (1991), demostraron que la pérdida de masa era mayor en las plantas vasculares que en las briofitas; argumentan que esto es debido al efecto que ejerce la calidad de la hojarasca en la descomposición, ya que las briofitas contienen concentraciones relativamente altas de compuestos tipo lignina y compuestos alifáticos polimerizados, ambos recalcitrantes al ataque microbiano.

Los resultados del cociente C/N en este trabajo mostraron diferencias significativas entre las muestras sobre las palmas y en el piso de la selva; éstas últimas presentaron los



valores más bajos. En *Nectandra* las diferencias se observaron sólo a los 161 días (valores de 40.7 en suelo y 55.7 en la palma) como producto de una liberación radical del nitrógeno después de haber estado inmovilizado. En *Ficus*, las diferencias ocurrieron a los 24, 57 y 72 días, debidas a pulsos de liberación de N y de acumulación de C en las muestras sobre la palma.

IZT.

De acuerdo con lo anterior, se puede apreciar que la diferencia principal de la dinámica del cociente C/N entre ambos microambientes, más que en magnitud, se debe a la forma en que se desarrollan los cambios. El cociente C/N en las muestras del suelo en ambas especies tiende a disminuir (con mayor rapidez en *Ficus*); en cambio en las muestras sobre las palmas existe una serie de picos que provocan las diferencias significativas por tiempo arriba descritas. Además, las pruebas estadísticas demostraron que en las palmas los tiempos forman grupos grandes lo que sugiere que no hay un cambio significativo del cociente C/N a través del tiempo y por ende que la actividad microbiana es baja o es interrumpida por las condiciones microclimáticas. De hecho, es en el suelo donde es más clara la inmovilización del N a través del tiempo, la cual va en aumento constante. Así mismo, tal inmovilización es mejor apreciada en *Ficus* que en *Nectandra*, ya que en esta especie es sólo durante los primeros 72 días cuando se nota claramente en las muestras del suelo, después hay un retraso probablemente debido a la acumulación de compuestos recalcitrantes en las muestras. Otros estudios en suelo ya han señalado el carácter descendente del cociente C/N a través del tiempo en la hojarasca sobre el suelo, así como su relación con la inmovilización del nitrógeno (Gosz *et al.* 1973, Schlesinger 1977, Staaf y Berg 1982, Melillo *et al.* 1989).

En la inmovilización del nitrógeno, la actividad microbiana juega un papel importante. En ese caso, en las muestras sobre las palmas, la actividad microbiana (si la hubo) se vio afectada por las condiciones microambientales. Por ejemplo, las condiciones más secas actuarían de manera directa sobre las poblaciones de hongos y bacterias, lo que traería como consecuencia la mortalidad de estos microbios y una liberación del nitrógeno en forma de amonio. De hecho, J. Álvarez-Sánchez y R. Rico (datos no publicados) han determinado que existe un flujo caulinar en las palmas, el cual contiene nitratos en una concentración significativamente mayor con respecto a la que se presenta en el agua de lluvia que cae directamente al suelo de la selva.

También es probable que los picos de inmovilización de nitrógeno registrados en las muestras sobre *Astrocaryum* puedan deberse a deposición atmosférica de este elemento como lo advierten Nadkarni y Matelson (1991).

Las condiciones microclimáticas arriba mencionadas no sólo afectan a las poblaciones microbianas, sino también a las desintegradoras. No obstante, tales condiciones promueven la diversidad biológica como lo sugieren los datos de Iglesias *et al.* (2001) quienes reportaron a *Trimalaconothrus magnisetosus* (Acari: Oribatei: Malaconothridae) como especie nueva asociada a la hojarasca de *Nectandra* interceptada en *A. mexicanum* en "Los Tuxtlas".

C. - EL CASO DE LA APERTURA DE MALLA

El efecto de la apertura de malla fue el de menor impacto en la descomposición en comparación con los otros factores utilizados. De manera general, la pérdida de peso fue mayor en las muestras dentro de bolsas de malla gruesa, sin importar la especie ni el microambiente, además, el tipo de malla no afectó el orden en el que las especies se degradaron ni tampoco el de los microambientes. Además, si se considera el efecto de las mallas en combinación con los demás factores existen ocasiones en que no hay diferencias entre mallas. Por ejemplo, al comienzo del experimento no hubo diferencias entre mallas, posteriormente ocurrió una separación de los efectos, que fue más evidente en *Ficus*; de hecho en *Nectandra* y *Pseudolmedia*, no se observaron diferencias claras entre mallas.

Se puede resumir lo anterior señalando que, aunque de modo poco significativo, existe una barrera en el diámetro de la malla utilizada para los macroinvertebrados de la hojarasca encargados de la fragmentación del material, produciendo este hecho, el retraso de la descomposición en la malla fina.

Swift y Anderson (1989) señalan en esta revisión el efecto que produce el diámetro de malla en la descomposición de la fracción foliar de dos especies tropicales de Panamá (*Gustavia superba* (H. B. K.) Berg y *Anacardium excelsum* (Bert y Bulb)). Ellos utilizaron tres tamaños de malla: 10 mm, 2mm y 80µm. Las diferencias obtenidas fueron claras: a mayor diámetro de malla mayor descomposición (patrón más marcado en *A. excelsum*). Los autores además identificaron un primer periodo sin diferencias entre tipos de malla, que

adjudican a la lixiviación y a la actividad microbiana. Así mismo, Spain y Le Feuvre (1987), en una selva tropical australiana, obtuvieron que para las hojas de *Pinus caribea* (de lenta descomposición) no se encontró un efecto entre dos tamaños de malla: 5 y 0.3 mm. Sin embargo, en *Eucalyptus alba* y en una mezcla de hojas de la selva (de rápida descomposición), sí lo hubo, en etapas posteriores, dando como resultado mayor pérdida de material en la malla gruesa, situación similar a la del presente estudio, concretamente al caso de *Ficus*.

Es probable que los diámetros de malla utilizados en este trabajo - 1.5 y 3.5 mm - en realidad no constituyan una diferencia considerable en cuanto al impedimento del paso de la fauna desintegradora a través de la malla, es decir, que el rango entre uno y otro no sea lo suficientemente amplio que permita comparación; con la excepción, posiblemente, de las muestras de *Ficus*.

Se han descrito diferentes desventajas relacionadas con el uso de las bolsas de malla en los experimentos en descomposición. El método, probablemente, produzca errores conceptuales ya que se enfoca al recurso residual y no toma en cuenta el destino de los componentes lábiles que se pierden de la bolsa, o el material que pudiera entrar o salir de la bolsa debido a la manipulación de la misma. También, como se mencionó anteriormente, el empaquetamiento de las hojas podría alterar los resultados (Spain y Le Feuvre 1987, Heal *et al.* 1997, Scowcroft 1997).

Sin embargo, se reconoce la importante contribución del método de las bolsas de malla al estudio de la descomposición debido a su simplicidad y conveniencia, que permiten la recuperación de la mayoría del material en descomposición y la realización de comparaciones entre especies y sitios, así como hacer manipulaciones experimentales (Wieder y Lang, 1982, Heal *et al.* 1997).

D. - CONSIDERACIONES FINALES Y RECOMENDACIONES

1. Se ha mencionado ya el efecto de los diferentes factores considerados en este trabajo en el proceso de la descomposición, pero no se ha tratado la dinámica del proceso más que por medio del modelo exponencial negativo, el cual como lo advierten Wieder y

Lang (1982), junto con el doble exponencial, ofrece mayor realismo en los aspectos tanto matemáticos como biológicos, y permite obtener diversos parámetros (vida media, constante de descomposición, etc.) de la descomposición que resultan ser útiles herramientas cuando se comparan tratamientos.

El modelo propone una tasa de descomposición constante. Una visión complementaria radica en la observación del proceso directamente de los resultados obtenidos del peso seco remanente. Se ha mencionado que hay una primera etapa en la degradación que ocurre de manera rápida, la cual se ha adjudicado a la lixiviación de los compuestos solubles, es decir, se trataría de un agente físico como causante en mayor grado de la degradación en los comienzos del proceso. Este aspecto fue más evidente en especies de rápida descomposición (*Ficus* y *Poulsenia*) como lo demuestran las pruebas estadísticas al diferir significativamente el tiempo inicial del resto de los muestreos. Posteriormente, hay un retraso en la degradación, debido a la acumulación de compuestos recalcitrantes. Es probable que en cada fase del proceso actúen en conjunto la lixiviación, la acción microbiana y la actividad de la meso y macrofauna y lo que variaría a través del tiempo sería la proporción de la acción de los tres agentes en cada subproducto de la cascada de recursos (Heal *et al.* 1997).

2. Este trabajo ofrece una primera perspectiva de cómo puede llevarse a cabo el proceso de descomposición en hojarasca interceptada en palmas y brinda una herramienta al estudio de los ecosistemas tropicales al destacar una vía alterna, a menudo desapercibida, de entrada de nutrientes al sistema.

3. Sin embargo, surgieron algunas preguntas a raíz de este trabajo. En primer lugar, la determinación de la calidad del recurso requiere hoy en día de análisis más profundos. Se identificó un orden en el que las especies se descompusieron, pero quedó en la incertidumbre, cuáles compuestos químicos o aspectos físicos determinan exactamente la descomposición de las cuatro especies. Es recomendable, si se quieren conocer a detalle las diferencias intrínsecas de cada tipo de hojarasca, determinar por ejemplo la concentración de lignina y polifenoles - y su relación con el contenido de N - que determinan la descomposición en etapas tardías del proceso de descomposición o los cocientes del carbono con varios nutrientes que pueden indicar la degradación en etapas tempranas.

4. Es indudable que para futuras investigaciones se necesita tomar mediciones microambientales en la palma y en el suelo (ej: humedad, temperatura, disponibilidad de luz), además de realizar estudios taxonómicos y ecológicos de las comunidades de la meso y macrofauna (ej: diversidad, riqueza, interacciones inter e intraespecíficas), con el fin de determinar y comparar los aspectos físicos y biológicos que intervienen en la descomposición en ambos microambientes.

5. A pesar de las desventajas referidas anteriormente al método de bolsas de malla, se recomienda su uso en los estudios de descomposición. Si la intención es excluir diferentes tamaños de la fauna desintegradora es aconsejable utilizar rangos amplios en el grosor de malla.

IX. CONCLUSIONES

- Las especies estudiadas sufrieron una degradación en diferente grado, ocurriendo en el siguiente orden: (degradación más rápida) *Ficus yoponensis* > *Poulsenia armata* > *Nectandra ambigens* ≥ *Pseudolmedia oxyphyllaria* (degradación más lenta).
- Se asume que las características físicas y bióticas del piso de la selva promueven un aceleramiento de la descomposición en comparación con *Astrocaryum mexicanum*, por lo menos en *Ficus* y *Poulsenia*.
- En general, las muestras en la malla gruesa sufrieron una degradación mayor que las de la malla fina, sin embargo, en muchos casos no hubo diferencias entre mallas.
- Se detectó una primera fase de pérdida rápida de material posiblemente relacionada con la lixiviación de los compuestos solubles y una posterior en la que la descomposición se retrasa debido muy probablemente a la acumulación de compuestos recalcitrantes. Esto fue más evidente en *Ficus* y *Poulsenia*.
- Las tasas de descomposición obtenidas concuerdan con las registradas en otros sistemas de selva tropical en el mundo.
- El cociente C/N, común indicador de la calidad de hojarasca y predictor de la descomposición, no lo fue para *Nectandra* ni para *Ficus*.
- El cociente C/N tendió a decrecer a través del tiempo, esto fue más evidente en las muestras del suelo.
- La actividad microbiana como reflejo del cociente C/N demostró estar relacionada con la calidad del sustrato, en otras palabras, *Ficus* resultó ser más susceptible de ataque microbiano, ya que la tasa de cambio del cociente C/N fue más alta en esta especie.
- La manera en que las condiciones microambientales de *Astrocaryum mexicanum* afectaron al cociente C/N, más que en magnitud, fueron en cuanto a los pulsos de liberación de nitrógeno, lo cual constituye, probablemente, una entrada de nutrientes

vía flujo caulinar. Sin embargo, existe la posibilidad, de que actúen otros agentes en la dinámica del nitrógeno además de los microbios, como el nitrógeno atmosférico.

X. LITERATURA CITADA

- Aber, J. D. y J. M. Melillo. 1991. **Terrestrial Ecosystems**. Saunders, Orlando, Florida. 429 pp.
- Aerts, R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. **Oikos** 79: 439-449.
- Aguilar, S. A., B. J. Etchevers y R. J. Castellanos. 1987. **Análisis químicos para evaluar la fertilidad del suelo**. Publ. Especial No. 1. Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo. 217 pp.
- Alexander, M. 1977. **Introduction to Soil Microbiology**. 2nd Ed. John Wiley & Sons, New York. 476 pp.
- Álvarez-Sánchez, J. y E. R. Becerra. 1996. Leaf decomposition in a mexican tropical rain forest. **Biotropica**(4b): 657-667.
- Álvarez-Sánchez, J y S. Guevara S. 1993. Litterfall dynamics in a Mexican lowland tropical rain forest. **Tropical Ecology** 34(2): 127-142.
- Álvarez-Sánchez, J y S. Guevara. 1999. Litter interception on *Astrocaryum mexicanum* Liebm. (Palmae) in a tropical rain forest. **Biotropica** 32(1): 89-92.
- Álvarez-Sánchez, J. 2001. Descomposición y ciclo de nutrientes en ecosistemas terrestres de México. **Acta Zool. Mex. Número especial 1**: 11-27.
- Barajas, G. 1996. La influencia de la meso y macrofauna en la descomposición de la fracción foliar de la hojarasca de especies arbóreas en una selva húmeda tropical. Tesis de Maestría. UNAM. México.
- Berg, B. y H. Staaf. 1980. Decomposition rate and chemical changes of Scots pine needle litter. II. Influence of chemical composition. En: Persson, T. (ed.). **Structure and function of northern coniferous forests - An ecosystem study**. **Ecological Bulletins (Estocolmo)** 32: 373-390.

- Bongers, F., J. Popma, J. Meave y J. Carabias. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, México. **Vegetatio** 74: 55-80.
- Burns, R. G. 1982. Enzyme activity in soil: location and a possible role in microbial ecology. **Soil Biol. Biochem** 14: 423-427.
- Clark, K. L., N. M. Nadkarni y H. L. Gholz. 1998. Growth, net production, litter decomposition, and net nitrogen accumulation by epiphytic bryophytes in a tropical montane forest. **Biotropica** 30(1): 12-23.
- Coley, P. D. 1987. Interspecific variation in plant anti-herbivore properties: the role of habitat quality and rate of disturbance. **The New Phytologist** 106 (suppl.): 251-263.
- Cornejo, F. H., A. Varela y S. J. Wright. 1994. Tropical forest litter decomposition under seasonal drought: nutrient release, fungi and bacteria. **Oikos** 70: 183-190.
- Coûteaux, M., P. Bottner y B. Berg. 1995. Litter decomposition, climate and litter quality. **Trends in Ecology and Evolution** 10: 63-66.
- Chizón, S. E. 1984. **Relación suelo-vegetación en la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas, Ver.** Tesis Profesional. Escuela Nacional de Estudios Profesionales - Zaragoza. UNAM. México. 66 pp.
- Daniel, W. W. 1991. **Bioestadística. Base para el análisis de las ciencias de la salud.** 3ª. Edición. Ed. Noriega Limusa. México.
- Didham, R. K. 1998. Altered leaf-litter decomposition rates in tropical forest fragments. **Oecologia** 116: 397-406.
- Dirzo, R., G. Ibarra-Manríquez y C. Sánchez-Garduño. 1997a. *Nectandra ambigens*. En: González Soriano, E., Dirzo, R. y Vogt, R. C. (editores). **Historia Natural de Los Tuxtlas**. Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 124-129.
- Dirzo, R., E. González Soriano y R. C. Vogt. 1997b. Introducción General. En: González Soriano, E., Dirzo, R. y Vogt, R. C. (editores). **Historia Natural de Los Tuxtlas**. Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 3-6.

- Edwards, P. J. 1977. Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. II. The production and disappearance of litter. **J. Ecol.** **65**: 971-992.
- Ettershank, G., J. Ettershank, M. Bryant y W. G. Whitford. 1978. Effects of nitrogen fertilization on primary production in a Chihuahuan desert ecosystem. **Journal of Arid Environments** **1**: 135-139.
- Ewel, J. 1976. Litter fall and leaf decomposition in a tropical forest succession in eastern Guatemala. **J. Ecol.** **64**(1): 293-308.
- Flores-Delgadillo, L., I. Sommer-Cervantes, J. R. Alcalá-Martínez y J. Álvarez-Sánchez. 1999. Estudio morfogénico de algunos suelos de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. **Revista Mexicana de Ciencias Geológicas** **16**(1): 81-88.
- Fog, K. 1988. The effect of added nitrogen on the rate of decomposition of organic matter. **Biological Reviews** **63**: 433-462.
- Fragoso, C., G. Brown, J. Patrón, E. Blanchart, P. Lavelle, B. Pashanasi, B. Senapati y T. Kumar. 1997. Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function in the tropics: the role of earthworms. **Applied Soil Ecology** **6**: 17-35.
- Gallardo, A. y J. Merino. 1993. Leaf decomposition in two Mediterranean ecosystems of southwest Spain: influence of substrate quality. **Ecology** **74**: 152-161.
- García, E. 1981. **Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen**. Instituto de Geografía, UNAM. México, D. F.
- Golley, F. B. 1983. Decomposition. En: **Tropical Rain Forest Ecosystems**. Ecosystems of the World 14a. Structure and Function. Elsevier. Amsterdam. pp. 157-166.
- González-Iturbe, J. A. 1988. **Contenido de nutrientes en la hojarasca de especies arbóreas de una selva alta perennifolia**. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 80 pp.

- Gosz, J. R., G. E. Likens y F. H. Bormann. 1973. Nutrient release from decomposing leaf and branch litter in the Hubbard Brook Forest, New Hampshire. **Ecology** **43**: 173-191.
- Grime, J. P., J. H. C. Cornelissen, K. Thompson y J. G. Hodgson. 1996. Evidence of a causal connection between anti-herbivore defence and the decomposition rate of leaves. **Oikos** **77**: 489-494.
- Heal, O. W., J. M. Anderson y M. J. Swift. 1997. Plant litter quality and decomposition: An historical overview. En: Driven by nature: Plant litter quality and decomposition. G. Cadisch y K. E. Giller (eds.). Cab International.
- Hernández, I. M., J. F. Gallardo e I. Santa Regina. 1992. Dynamics of organic matter in forests subject to mediterranean semi-arid climate in the Duero basin (Spain): litter production. **Acta Ecológica** **13**: 55-56.
- Ibarra-Manríquez, G., M. Martínez-Ramos, R. Dirzo y J. Nuñez-Farfán. 1997. Vegetación. En: González Soriano, E., Dirzo, R. y Vogt, R. C. (eds.). **Historia Natural de Los Tuxtlas**. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ibarra-Manríquez, G. y R. G. Sánchez. 1997. *Ficus yoponensis*. En: González Soriano, E., Dirzo, R. y Vogt, R. C. (eds.). **Historia Natural de Los Tuxtlas**. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Iglesias R., J. Palacios Vargas y S. Mahunka. 2001. New species of *Trimalaconothrus* from Mexico (Acari: Oribatei: Malaconothridae). **Folia Entomol. Mex.** **40(1)**: 67-81.
- Janzen, D. H. 1974. Tropical black water rivers, animals, and mast fruiting by the Diptercarpaceae. **Biotropica** **6**: 69-103.
- Kato M. E. 1989. **Energética de los ecosistemas**. 1ª edición. Universidad Nacional Autónoma de México. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala. Tlalnepantla, Edo. de México. México. 27pp.

- Kitazawa, Y. 1971. Biological regionality of the soil fauna and its function in forest ecosystem types. En: P. Duvigneaud (ed.). **Productivity of Forest Ecosystems. Proceedings of the Brussels Symposium.** UNESCO. Paris. pp. 485-495.
- Lavelle, P., E. Blanchart, A. Martin, S. Martin, A. Spain, F. Toutain, I. Barois, y R. Schaefer. 1993. A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: application to soils of the humid tropics. **Biotropica** 25: 130-150.
- Martin-Del Pozzo, A. L. 1997. Geología. En: González, S. E.; Dirzo, R. y Vogt, R. C. (eds.) **Historia Natural de los Tuxtlas.** pp. 26-31.
- Martínez-Ramos, M. 1991. **Patrones procesos y mecanismos en la comunidad de plántulas de una selva húmeda neotropical.** Tesis Doctoral UACPyP-Centro de Ecología, UNAM, México, D. F.
- Martínez-Ramos, M. 1997. *Astrocaryum mexicanum*. En: González, S. E.; Dirzo, R. y Vogt, R. C. (eds.) **Historia Natural de los Tuxtlas.** Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 92-97.
- Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G. y Meave, J. 1997. *Pseudolmedia oxyphyllaria*. En: González Soriano, E., Dirzo, R. y Vogt, R. C. (editores). **Historia Natural de Los Tuxtlas.** Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 138-143.
- Melillo, J. M., J. D. Aber, A. E. Linkins, A. Ricca, B. Fry y K. J. Nadelhoffer. 1989. Carbon and nitrogen dynamics along the decay continuum: Plant litter to soil organic matter. **Plant and Soil** 115: 189-198.
- Nadkarni, N. M. y T. J. Matelson. 1991. Fine litter dynamics within the tree canopy of a tropical cloud forest. **Ecology** 72(6): 2071-2082.
- Olson, J. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. **Ecology** 44(2): 322-331.
- Pennigton, T. D. y J. Sarukhan. 1998. **Árboles tropicales de México.** UNAM-FCE. México. 521 pp.

- Popma, J., F. Bongers y J. Meave. 1988. Patterns in the vertical structure of the tropical lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. **Vegetatio** 74:81-91.
- Proctor, J. 1983. **Tropical forest litterfall. I. Problems of data comparison.** En: S. L. Sutton y A. C. Chadwick, (eds.). Tropical rainforest: The Leeds Symposium. Leeds Philosophical and Natural History Society, Leeds. Reino Unido. pp. 267-273.
- Raich, J. W. 1983. Understory palms as nutrient traps: A hypothesis. **Brenesia** 21: 119-129.
- Rickson, F. R. y M. M. Rickson. 1986. Nutrient acquisition facilitated by litter collection and ant colonies on two Malaysian palms. **Biotropica** 18: 337-343.
- Scowcroft, P. G. 1997. Mass and nutrient dynamics of decaying litter from *passiflora mollissima* and selected native species in a Hawaiian montane rain forest. **Journal of Tropical Ecology** 13: 407-426.
- Schlesinger, W. H. 1977. Carbon balance in terrestrial detritus. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 8: 51-81.
- Schlesinger, W. H. y M. M. Hasey. 1981. Decomposition of chaparral shrub foliage: losses of organic and inorganic constituents from deciduous and evergreen leaves. **Ecology** 62: 762-774.
- Singh, J. S. y S. R. Gupta. 1977. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. **Bot. Rev.** 43(4): 449-528.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1979. **Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica.** 1ª. Edición. Ed. H. Blume. Madrid.
- Sollins, P., G. Spycher y C. A. Glassman. 1984. Net nitrogen mineralization from light and heavy fractions - forest soil organic matter. **Soil Biol. Biochem** 16(1): 31-37.
- Songwe, N. C., D. U. U. Okali y F. E. Fasehun. 1995. Litter decomposition and nutrient release in a tropical rainforest, Southern Bakundu Forest Reserve, Cameroon. **Journal of Tropical Ecology** 11: 333-350.

- Soto, M. y L. Gama. 1997. Climas. En: González, S. E.; Dirzo, R. y Vogt, R. C. (eds.) **Historia Natural de los Tuxtlas**. Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 7-23.
- Spain, A. V. y R. P. Le Feuvre. 1987. Breakdown of four litters of contrasting quality in a tropical Australian rainforest. **Journal of Applied Ecology** **24**: 279-288.
- Staaf, H. y B. Berg. 1982. Accumulation and release of plant nutrients in decomposing Scots pine needle litter. Long term decomposition in a Scots pine forest. II. **Can. J. Bot** **60**:1561-1568.
- Swift, M. J. y J. Anderson. 1989. Decomposition. En: **Tropical Rain Forest Ecosystems**. H. Leith y M. Werger (eds.) Ecosystems of the world, 14B. Elsevier, Amsterdam. pp. 547-569.
- Swift, M. J., O. W. Heal y J. M. Anderson. 1979. **Decomposition in terrestrial ecosystems**. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 332 pp.
- Swift, M., A. Russell-Smith y T. Perfect. 1981. Decomposition and mineral nutrient dynamics of plant litter in a regenerating bush-fallow in subhumid tropical Nigeria. **J. Ecol.** **69**: 981-995.
- Tanner, E. V. J. 1981. The decomposition of leaf litter in a Jamaican montane rain forest. **J. Ecol.** **69**: 263-275.
- Torres-Orozco B., R. E., C. Jiménez-Sierra, J. L. Buen Abad E. y A. Pérez-Rojas. 1997. Limnología. En: González, S. E.; Dirzo, R. y Vogt, R. C. (eds.) **Historia Natural de los Tuxtlas**. Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 33-41.
- Thaiutsa, B. y O. Granger. 1979. Climate and the decomposition rate of tropical forest litter. **Unasylva** **31**: 28-35.
- Vitousek, P. M. 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. **American Naturalist** **119**: 553-572.
- Vitousek, P. M. y R. L. Sanford. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. **Annu. 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 belowground detritus of world forest. **Advances in Ecological Research 15**: 303-307.
- Waring, R. H. y W. H. Schlesinger. 1985. **Forest Ecosystems. Concepts and Management**. Academic Press Inc. EE.UU.
- Wieder, R. K. y G. E. Lang. 1982. A critique of the analytical methods used in examining decomposition data obtained from litter bags. **Ecology 63**: 1636-1642.
- Zar, J. H. 1999. **Biostatistical analysis**. Prentice Hall. New Jersey.

ANEXO

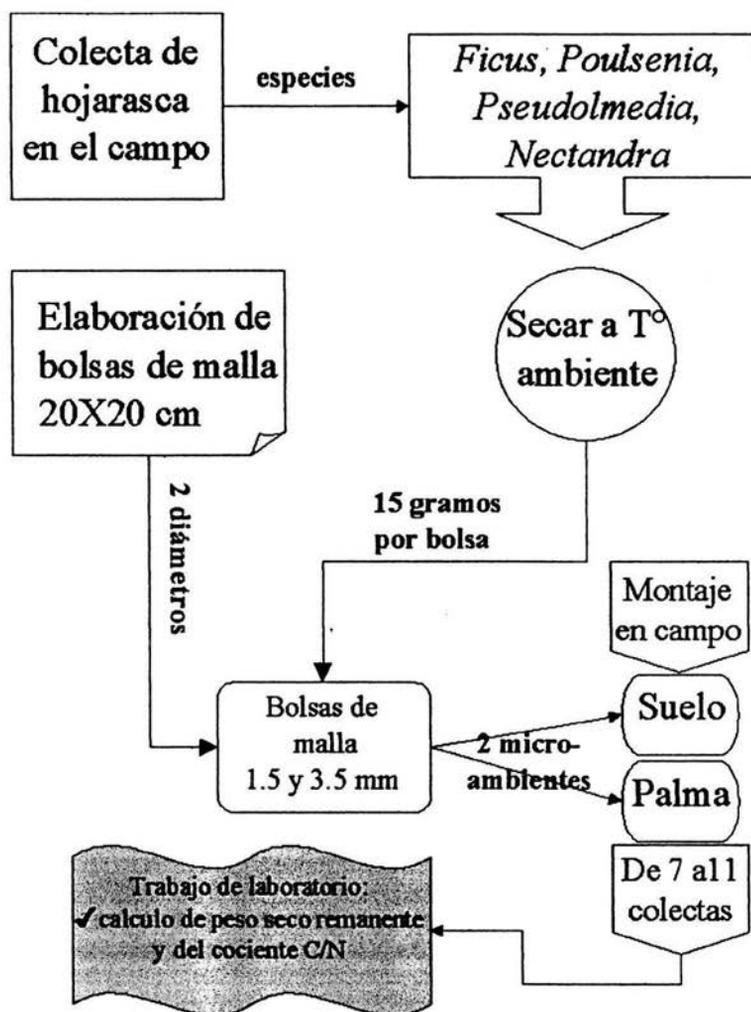


Figura 1. Diagrama de flujo que ilustra los pasos seguidos en el diseño experimental de este estudio.

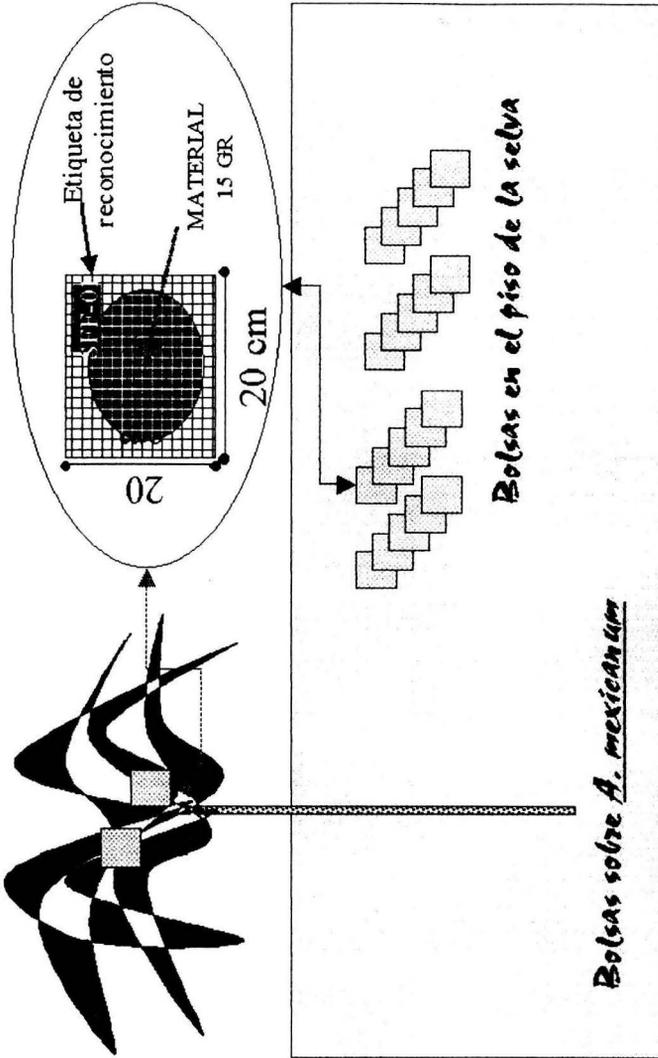


Figura 2. Representación gráfica del montaje en el campo así como un esquema de la bolsa de malla usada.