



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

A handwritten signature in black ink, which appears to read 'Cristina Patiño Alvarado'.

**VARIACION ESPACIAL Y TEMPORAL DE LA CAPA DE  
HOJARASCA ( MANTILLO ) EN UNA SELVA BAJA  
CADUCIFOLIA EN CHAMELA,  
JAL. MEXICO**

**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  
MARIA CRISTINA PATIÑO ALVARADO

MEXICO, D. F.

1990

A mis padres Ramón y Rosario  
con gratitud

A Víctor Luis y Víctor Ramón  
con amor

A Gerardo  
con cariño

## INDICE

AGRADECIMIENTOS.....	i
RESUMEN.....	ii
1. INTRODUCCION.....	1
2. ANTECEDENTES.....	5
2.1. Flujo de Energía y Ciclaje de Nutrientes.....	5
2.2. Características del Mantillo.....	7
2.2.1. Descripción del mantillo.....	7
2.2.2. Variación temporal del mantillo.....	7
2.3. Descomposición del Mantillo.....	9
2.3.1. Proceso de descomposición.....	9
2.3.2. Factores que determinan la tasa de descomposición del mantillo.....	11
2.3.3. Métodos para estimar la descomposición del mantillo.....	15
3. OBJETIVOS.....	19
4. DESCRIPCION GENERAL DE LA ESTACION DE BIOLOGIA CHAMELA Y DE SUS ALREDEDORES.....	20
4.1. Localización.....	20
4.2. Fisiografía.....	20
4.3. Hidrografía.....	22
4.4. Clima.....	22
4.5. Suelo.....	23
4.6. Vegetación.....	25
4.7. Descripción General de los Sitios de Estudio.....	27
5. MATERIALES Y METODOS.....	31
5.1. Trabajo de Campo.....	31
5.2. Trabajo de Laboratorio.....	32

5.3. Análisis de Datos.....	34
5.3.1. Constante anual de descomposición.....	34
5.3.2. Datos de precipitación y temperatura...	35
5.3.3. Análisis estadístico de los datos.....	35
6. RESULTADOS Y DISCUSION.....	36
6.1. Cantidad Total de Mantillo.....	36
6.1.1. Cantidad total de mantillo en cada sitio de muestreo.....	36
6.1.2. Cantidad total de mantillo por ladera..	40
6.1.3. Cantidad total de los componentes del mantillo en cada sitio de estudio.....	43
6.1.4. Cantidad total de los componentes del mantillo por ladera.....	47
6.2. Variación Temporal de la Cantidad Promedio de Mantillo .....	48
6.2.1. Variaciones entre sitios.....	48
6.2.2. Variación entre colectas.....	50
6.3. Descomposición.....	56
6.3.1. Constante anual de descomposición: por componente y sitio.....	56
6.3.2. Constante anual de descomposición: por ladera.....	63
6.3.3. Variación estacional de la tasa de descomposición para el total de mantillo y para las hojas.....	65
7. CONCLUSIONES.....	70
8. REFERENCIAS.....	72

## AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi más sincero agradecimiento a todas aquellas personas que de una u otra forma contribuyeron en la elaboración de este trabajo y muy especialmente a:

La Dra. Angelina Martínez-Yrizar quien dirigió esta tesis en sus inicios, a ella muchas gracias por sus enseñanzas, por la preocupación que siempre mostró para que se concluyera este trabajo y por la una y otra revisión, sugerencias y comentarios al mismo.

Al Dr. Manuel Maass que tan amablemente accedió a dirigir la parte final de este trabajo, debo mencionar que a él se debe que este trabajo no haya quedado inconcluso.

El M. en C. Enrique Martínez también jugó un papel muy importante en la elaboración de esta tesis, ya que él junto con Angelina Martínez hicieron el diseño del trabajo de campo de la misma.

Al jurado integrado por: Dr. José Manuel Maass Moreno, Dra. Angelina Martínez Yrizar, Dr. Exequiel Ezcurra Real de Azúa, Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez y M. en C. Agustín de Jesús Quiroz Flores. A todos ellos gracias por la revisión cuidadosa que realizaron.

Debo agradecer a todos mis compañeros de laboratorio, quienes amenizaron las muchas horas de trabajo en la separación del mantillo. Deseo agradecer particularmente a Virgilio Lara, Arturo Lara, Rocio Esteban, Alfonso Sánchez y Enrique Solís su ayuda y motivación.

A Francisco Molina, Manuel Gutierrez Baños, Elena Alvarez-Buylla, Sonia Careaga y Juan Nuñez por la ayuda que me brindaron para resolver problemas en el análisis estadístico.

A Víctor que en todo momento estuvo dispuesto a ayudarme, mi más profundo agradecimiento, sin su constante apoyo me hubiera sido más difícil la terminación de este trabajo.

A mis padres, hermanos y a mi tía Cristina mil gracias por todo.

Este trabajo se realizó con el apoyo del CONACyT en el proyecto "Evaluación del impacto de diferentes técnicas de manejo de recursos en la productividad primaria y el balance nutricional en ecosistemas tropicales" bajo el convenio No. PCECBNA-020521.

## RESUMEN

La hojarasca depositada sobre la superficie del suelo denominada mantillo representa uno de los grandes depósitos de nutrientes y energía dentro del ecosistema. El mantillo está sujeto a un proceso dinámico de descomposición que determina su tasa de recambio y acumulación. Por este proceso, los nutrientes en el mantillo se hacen disponibles para el crecimiento de las plantas, constituyéndose en una ruta importante del reciclaje de nutrientes en el ecosistema.

Se analizó la variación espacial y temporal del mantillo, así como también se determinó su constante anual de descomposición en cinco cuencas ubicadas en la Estación de Biología Chamela durante el periodo de mayo de 1962 a mayo de 1963.

Se realizaron colectas bimensuales en áreas paralelas a los sitios de muestreo. En cada colecta se tomaron 24 muestras de mantillo por cuadro (12 en cada ladera) haciendo un total de 168 muestras. La colecta de cada muestra de mantillo se realizó usando un molde cilíndrico de aluminio de 20 cm de diámetro (0.0314 m<sup>2</sup>). El mantillo se separó en hojas, estructuras reproductivas, ramas, material no identificado y animales con ayuda de dos tamices cuya abertura era de 0.8 y 1.6 mm. Los componentes de cada muestra se guardaron por separado en bolsas de papel, se secaron en una estufa a 60°C durante 72 horas y se pesaron.

El promedio total de mantillo de los 7 cuadros fué de 7642 kg ha<sup>-1</sup> con un rango de 7052 a 8188 kg ha<sup>-1</sup>. Estas variaciones en la cantidad total de mantillo se pueden deber a diferencias tanto en la estacionalidad de la producción de hojarasca como en la tasa de descomposición de cada sitio. También a posibles diferencias entre cuadros en la contribución relativa de las diferentes especies de la hojarasca, que a su vez determinan la calidad del mantillo, contribuyen a las diferencias en la cantidad de mantillo observadas.

La contribución porcentual de los componentes en el total del mantillo fué la siguiente: ramas 50%, hojas 41%, material no identificado 4%, estructuras reproductivas 2% y animales 0.5%.

Se encontró que la tasa anual de descomposición promedio  $k$  para el total fué de 0.5, para las ramas de 0.26, para las hojas de 0.75 y para las estructuras reproductivas de 1.56. La  $k$  difiere de un componente a otro aún bajo las mismas condiciones ambientales tales como consecuencia de las características físicas y químicas que los constituyen.

La variación temporal del mantillo y la descomposición en la selva baja caducifolia de Chamela son procesos claramente estacionales. La distribución temporal de la precipitación juega un papel importante en la dinámica del mantillo en esta comunidad.

Se encontró un límite de precipitación en el que la tasa de producción de hojarasca es igual a la tasa de descomposición ( $P_p=110$  mm) y que valores de precipitación mas bajos indican que la producción de hojarasca es mayor que la descomposición, mientras que por encima de 110 mm la descomposición es mayor que la producción de hojarasca.

## 1. INTRODUCCION

A pesar de que se han realizado algunos estudios sobre productividad primaria, flujo de energía y ciclaje de nutrientes en diferentes ecosistemas tropicales (Ghana, Nye 1961, John 1973; Nigeria, Madge 1965; Panama, Golley et al. 1975; Kasapa, Malaisse et al. 1975; Costa de Marfil, Devineau 1976; Australia, Spain 1984; México, Martínez-Yrizar 1980, 1984, Alvarez 1984, 1988), la información que se desprende de ellos sólo ha proporcionado un conocimiento parcial acerca del funcionamiento general pero no provee un marco de referencia integrado que permita entender la dinámica de los mismos.

México posee una gran diversidad de comunidades vegetales, entre las cuales se encuentran las tropicales. Estas, son consideradas las más productivas en condiciones naturales y están siendo sometidas de una u otra forma a perturbaciones intensas, por lo que resulta de suma importancia realizar estudios a largo plazo que nos permitan entender cómo se distribuye y controla el movimiento de energía, agua y nutrientes en el ecosistema bajo condiciones naturales y de perturbación.

Este tipo de estudios además de ayudar a comprender el funcionamiento integral del sistema son fundamentales, ya que a partir de su conocimiento se pueden planear y diseñar prácticas de manejo que optimicen su aprovechamiento y permitan su conservación.

El ecosistema es la unidad ideal para llevar a cabo estudios a largo plazo sobre la dinámica y funcionamiento del mismo. Sin

embargo, existe el problema de que no son entidades bien delimitadas, lo que hace difícil determinar los balances de energía, agua y nutrientes dentro del mismo. Este problema se resuelve con el uso de cuencas hidrológicas como sitios de estudio debido a las características geomorfológicas que poseen. En primer lugar, el agua que escurre dentro de la cuenca tiende a drenar hacia un punto en común, de acuerdo a la topografía. Si el basamento de la cuenca es suficientemente impermeable, resulta relativamente fácil hacer un balance de las entradas y salidas de agua y nutrientes del sistema instalando un vertedor en la parte más baja del cauce de la cuenca. En segundo lugar, permite delimitar las fronteras de una parte del ecosistema dependiendo de su fisiografía (Bormann y Likens 1967).

Con base en lo anterior, en 1981, integrantes del entonces Laboratorio de Ecología del Instituto de Biología de la UNAM, ahora Centro de Ecología, diseñaron un estudio a largo plazo para analizar la dinámica de ecosistemas tropicales marcadamente estacionales, en particular de la selva baja caducifolia, que es un tipo de vegetación que ocupa un área aproximada del 8% de la superficie total del país (Rzedowsky 1978).

Dicho estudio, iniciado bajo la dirección del Dr. José Sarukhán, se realiza en cinco cuencas hidrológicas que pertenecen a los terrenos de la Estación de Biología Chamela, localizada en la costa de Jalisco, México.

La investigación tiene por objetivo no sólo el entender la estructura y el funcionamiento de la selva en condiciones naturales, sino también el de analizar el impacto que tienen diferentes

técnicas de manejo sobre la productividad y el balance de nutrientes. Asimismo, busca desarrollar alternativas de producción sostenida, además de evaluar la capacidad del ecosistema para recuperarse después de la perturbación a la que sea sometido.

El presente estudio forma parte de dicha investigación y tiene la finalidad de cuantificar la variación espacial y temporal de los componentes de la hojarasca depositada sobre la superficie del suelo, así como determinar su constante anual de descomposición en las cinco cuencas durante el periodo de mayo de 1982 a mayo de 1983.

La hojarasca depositada sobre la superficie del suelo, que en esta tesis será referida como mantillo, representa uno de los grandes depósitos de nutrientes y energía dentro del ecosistema (Vitousek 1982). El mantillo es también un habitat y fuente principal de energía para los organismos heterótrofos degradadores del suelo (Singh y Gupta 1977). La cantidad y naturaleza del mantillo son importantes en la formación y fertilidad del suelo (Ewel 1976, Gillman 1976 citado por Spain 1984). También se ha reconocido su papel como regulador del ciclo hidrológico al constituir un elemento interceptor del agua de lluvia. La capa de mantillo tiene un papel muy importante en la protección del suelo al efecto erosivo de las lluvias, disminuyendo el riesgo de perder elementos minerales del sistema (Babbar y Ewel 1989), principalmente en una comunidad como la selva baja caducifolia que al comienzo de la temporada de lluvias el dosel carece casi por completo de follaje (Maass, Jordan y Sarukhán 1988).

El mantillo está sujeto a un proceso dinámico de descomposi-

ción que determina su tasa de recambio y acumulación. Por este proceso, los nutrientes en el mantillo se hacen disponibles para el crecimiento de las plantas, constituyéndose en una ruta importante del reciclaje de nutrientes en el ecosistema (Alexander 1977, Swift et al. 1979, Staaf y Berg 1982, O'Connell 1987, Taylor y Parkinson 1987, Babbar y Ewel 1989). Anderson y Swift (1982) consideran que es importante estudiar la dinámica del mantillo en el suelo particularmente cuando las comunidades serán desmontadas para la agricultura.

## 2. ANTECEDENTES

### 2.1. Flujo de Energía y Ciclaje de Nutrientes.

El término productividad primaria se refiere a la eficiencia que tienen las plantas para utilizar la radiación solar en la generación de biomasa a través del proceso de la fotosíntesis. La productividad primaria bruta (PPB) es la cantidad total de energía solar fijada por las plantas a través de la fotosíntesis por unidad de área y tiempo. Una parte significativa de la energía fijada (aprox. 60%) se invierte en la respiración de las plantas y el resto se constituye en nueva biomasa. La tasa a la cual se produce esta nueva biomasa se denomina producción primaria neta (PPN) (Barbour et al. 1980, Medina y Klinge 1983, Ehrlich y Roughgarden 1987).

La producción neta del ecosistema (PNE) se define como el incremento anual total en materia orgánica vegetal y animal. En una comunidad en estado sucesional, del 30 al 60% de la productividad primaria neta puede acumularse de un año a otro como productividad neta del ecosistema. En comunidades maduras, en cambio, la productividad primaria neta está balanceada con la muerte y pérdida de tejidos e individuos, de tal forma que la productividad neta del ecosistema es igual o cercana a cero, es decir, no hay incremento ni decremento en biomasa en el tiempo (Lieth y Whittaker 1975). Bajo estas condiciones, gran parte de la productividad primaria neta llega al suelo en forma de hojarasca. Por ejemplo, Seastedt y Crossley (1988) afirman que cerca del 95% de la PPN se transfiere directamente al suelo como residuos vegetales en una

asociación de robles en Carolina del Norte (EUA). Otra fracción es consumida por animales herbívoros que se alimentan de sabia, hojas, tallos o raíces, de manera que estas pérdidas deben tomarse en cuenta en las estimaciones de la productividad neta, así como también las pérdidas por muerte de ramas, troncos, raíces e individuos en pie (Swift et al. 1979).

Tanto los residuos vegetales que son transferidos de las partes aéreas a la superficie del suelo del ecosistema, como los residuos de los organismos heterótrofos que se alimentan de ellos entran en un proceso de descomposición, que libera los elementos minerales necesarios para que la productividad se mantenga (Swift et al. 1979, Seastedt y Crossley 1988).

La descomposición de la materia orgánica provoca: la mineralización y la formación de materia orgánica en el suelo. Por medio de la mineralización las plantas cuentan con nutrientes en forma disponible. Los residuos de la descomposición contribuyen a la formación y acumulación de materia orgánica en el suelo en forma de humus. Estos residuos vegetales son formados por la acción de organismos degradadores que fraccionan el material vegetal (Swift et al. 1979).

La hojarasca que yace sobre la superficie del suelo actúa como un almacén de nutrientes y energía en donde existe una entrada y salida de elementos minerales y energía. Las entradas se dan por procesos de caída de hojarasca y las salidas por procesos de descomposición (Ewel 1976). De esta manera, se mantiene el ciclo interno de los nutrientes que incluye: 1) la aportación de nutrientes por la caída de hojarasca, 2) la disponibilidad de nu-

trientes debido a la descomposición de la materia orgánica y 3) la toma de nutrientes por las raíces de las plantas (Bormann y Likens 1967). Un camino alternativo es la transferencia de nutrientes y energía a través de los herbívoros, con lo que la liberación de nutrientes se ve retrasada hasta que son excretados o los organismos mueren (Fig. 2.1).

## 2.2. Características del Mantillo.

### 2.2.1. Descripción del mantillo.

El mantillo es la capa de hojarasca localizada en la superficie de los suelos de las comunidades naturales formada por gran variedad de residuos vegetales y animales. El mantillo alberga una enorme variedad de organismos (microflora, microfauna, mesofauna y macrofauna del suelo) que llevan a cabo alteraciones físicas y químicas de los residuos orgánicos modificando así su calidad y abundancia.

El mantillo es, en otras palabras, materia orgánica en diferentes estados de descomposición. El grado de descomposición aumenta con la profundidad del mantillo. Witkamp y van der Drift (1961) hacen una diferenciación entre el mantillo fresco al que llaman humus bruto o "mor" y el mantillo en estado de descomposición al que llaman "mull" que presenta pocas señas de la estructura original.

### 2.2.2. Variación temporal del mantillo.

Las variaciones temporales del mantillo están relacionadas con la estacionalidad de la caída de hojarasca y de la descomposición.

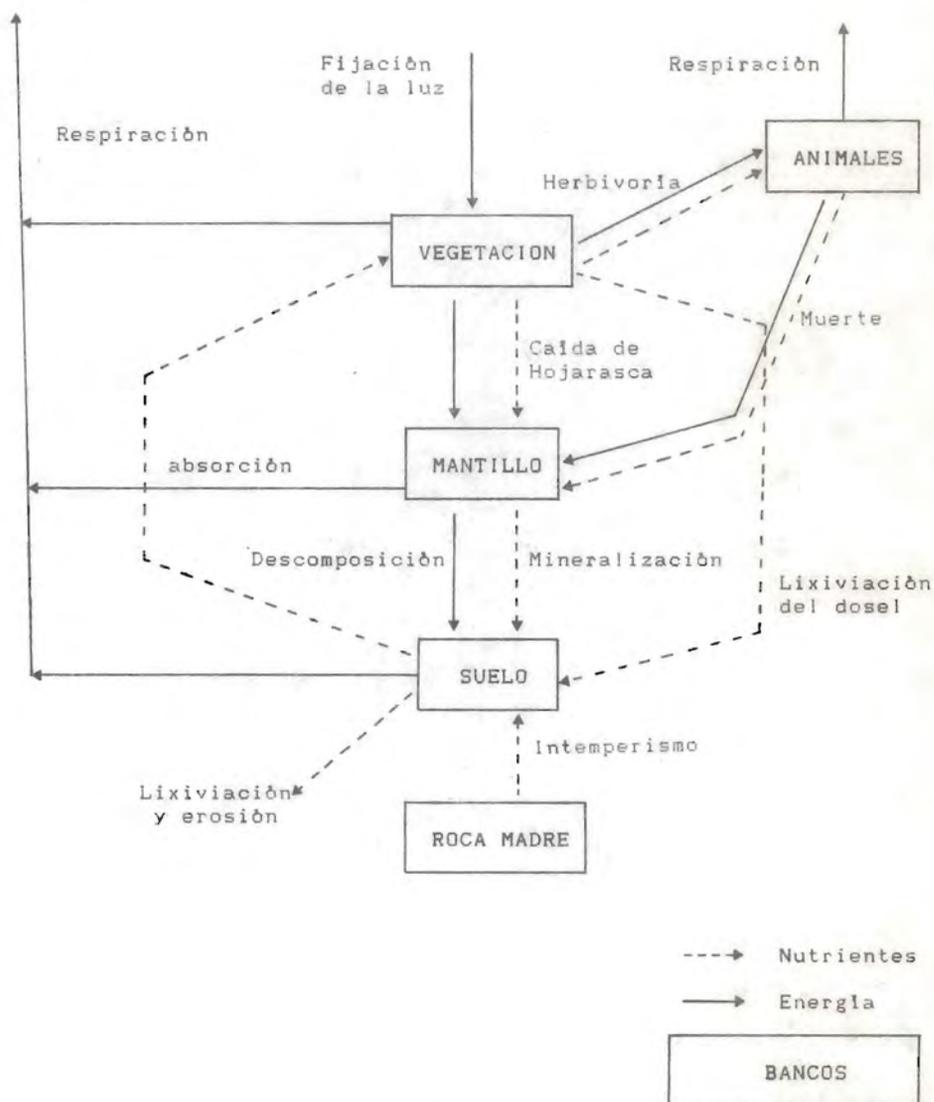


Fig. 2.1. Diagrama simplificado del flujo de energía y ciclaje de nutrientes dentro de un ecosistema terrestre.

ción, ambas afectadas por la estacionalidad de la temperatura y precipitación. En un clima estacional, durante el periodo de sequía, la tasa de caída de hojarasca aumenta y las tasas de descomposición disminuyen, en oposición a lo que ocurre durante la época de lluvias. Esto trae consigo que el espesor del mantillo se incremente y decremente cíclicamente (Madge 1965, Swift et al. 1981). En cambio, cuando la lluvia está distribuida regularmente durante el año, las tasas de descomposición son menos variables y las fluctuaciones del mantillo menos marcadas (Ogawa 1978, citado en Spain 1984).

Por ejemplo, en un estudio realizado en una comunidad de selva alta subcaducifolia en Nigeria, Hopkins (1966) reportó que la cantidad de hojas en el mantillo variaba de 675 a 3700 kg ha<sup>-1</sup> en promedio. Bernhard (1970) observó una fuerte variación estacional en una comunidad de selva alta perennifolia en Costa de Marfil registrando que la capa de mantillo variaba de menos de 1000 a más de 3500 kg ha<sup>-1</sup>. Golley et al. (1975) reportaron para una selva alta perennifolia en Panamá una variación de mantillo que va de 6200 kg ha<sup>-1</sup> durante la época de sequía a 2910 kg ha<sup>-1</sup> en la época de lluvias.

### 2.3. Descomposición del Mantillo.

#### 2.3.1. Proceso de descomposición.

La descomposición consiste de una cadena de procesos sucesivos en los cuales una gran variedad de organismos toman parte (Longman y Jeník 1987). Según Golley (1983b) la descomposición se refiere a procesos físicos y químicos que involucran una reduc-

ción de la materia orgánica muerta, vegetal o animal, a sus constituyentes químicos elementales. Swift et al. (1979) indican que la descomposición es un cambio de estado de un recurso orgánico bajo la influencia de factores bióticos y abióticos en un intervalo de tiempo. El cambio en el estado del recurso incluye una pérdida de materia y una transformación en la composición química de los residuos, que puede o no ser acompañado por un proceso de fragmentación. Estos cambios se atribuyen al efecto de los siguientes procesos: a) Fragmentación, b) Lixiviación y c) Catabolismo.

Estos tres procesos se explican brevemente a continuación.

a) La fragmentación es la formación de partículas pequeñas a partir del material vegetal original. La fragmentación es un proceso físico y puede ocurrir por la actividad alimenticia de los organismos degradadores y por el efecto de factores abióticos como insolación, alternancia de desecación y humedecimiento, o bien por el arrastre de la hojarasca ocasionado por el viento. La ingestión y digestión del material por los degradadores afecta además su composición química por medio de reacciones catabólicas (Edwards 1974, Jensen 1974, Witkamp y Ausmus 1976). Este cambio en la composición química modifica a su vez la tasa a la cual se descompone el material vegetal.

b) La lixiviación es un proceso abiótico por medio del cual los nutrientes son removidos del material vegetal por la acción del agua, provocando una pérdida de peso y un cambio en la com

posición química del recurso.

Diferentes estudios demuestran que las tasas iniciales de pérdida de peso están significativamente relacionadas con la proporción de materiales solubles inicialmente presentes, es decir, la pérdida inicial de peso se debe principalmente a la lixiviación del material soluble (Anderson 1973, O'Connell 1987, Ohlson 1987).

- c) Catabolismo es el término bioquímico que describe la liberación de energía de una reacción enzimática o cadena de reacciones que generalmente involucran la transformación de compuestos orgánicos complejos a moléculas más pequeñas y más simples. La composición química del recurso cambia como resultado de la producción de compuestos intermedios que pueden ser: 1) fácilmente lixiviados, 2) utilizados por los organismos degradadores o 3) incorporados como parte del humus.

Estos tres procesos actúan simultáneamente sobre el mismo recurso y puede ser extremadamente difícil estudiar cada uno de ellos por separado. Por ejemplo, la fragmentación puede facilitar la actividad de enzimas catabólicas e incrementar la cantidad de compuestos que pueden ser lixiviados (Babbar y Ewel 1989).

### 2.3.2. Factores que determinan la tasa de descomposición del mantillo.

La descomposición del mantillo es regulada por tres grupos de variables aunque su importancia relativa puede variar de un

sitio a otro y de un recurso a otro (hojas, ramas, frutos, etc.) (Anderson y Swift 1982).

a) La naturaleza de la comunidad degradadora.

Los organismos que integran la microflora del suelo son bacterias y hongos, y la fauna que incluye principalmente animales invertebrados.

Resulta difícil investigar las interacciones dentro y entre estos grupos debido a la complejidad de su comunidad, sin embargo, Crossley y Hoglund (1962), usando muestras de hojas contenidas en bolsas de malla, determinaron con precisión la variación estacional de poblaciones de microartrópodos en relación al contenido de humedad y la secuencia de aparición de especies degradadoras durante la descomposición. Benhard-Reversat (1972 citado en Anderson y Swift 1982) y Madge (1965) encontraron en selvas altas subcaducifolias al oeste de Africa una relación entre la abundancia de ciertos miembros de la fauna del suelo y la tasa a la cual se descompone el mantillo. Blair y Crossley (1988) afirman que con la exclusión o reducción de microartrópodos (por ejemplo protozoarios y nemátodos) las tasas de descomposición generalmente decrecen, además observaron que los microartrópodos tienen un efecto relativamente más grande sobre la descomposición del mantillo más recalcitrante. Por el contrario, Anderson (1973) encontró que la actividad de los macroartrópodos (por ejemplo lombrices) es más importante en la descomposición. Por otra parte, Nye (1961) en Ghana y Hopkins (1966) en una selva alta perennifolia en Nige-

ria atribuyeron a las termitas el papel principal en la descomposición del mantillo. Parece ser que la abundancia y distribución de las termitas determinan en gran medida la descomposición, particularmente la del material leñoso en algunos ecosistemas (Anderson y Swift 1982, Golley 1983b).

Estos resultados indican claramente que el papel relativo de los diferentes grupos de los organismos del suelo depende grandemente del tipo de comunidad bajo estudio.

b) Características intrínsecas de los componentes del mantillo.

Edwards (1977) y Anderson y Swift (1982) señalaron que cada componente (hojas, ramas, etc.) y los residuos vegetales de cada una de las especies que componen el mantillo, poseen una serie de características intrínsecas como son su dureza, contenido de lignina, contenido de nutrientes, compuestos secundarios y tamaño de partícula que regulan la tasa de descomposición. Por ejemplo, John (1973) encontró que en el suelo de una comunidad de selva estacional en Ghana, las hojas tardan en descomponerse 2.5 meses mientras que las ramas tardan hasta 9.2 años. O'Connell (1987) también encontró que las hojas se descomponen más rápido que las ramas y que además hubo diferencias en la tasa de descomposición entre las especies de una comunidad de eucaliptos en el suroeste de Australia. Martínez-Yrizar (1980, 1984) encontró en una selva estacional en México que la tasa de descomposición de materia orgánica foliar varía entre especies, aún bajo condiciones favorables de humedad y temperatura, y sugirió que las características de morfología

foliar de las especies explican en parte las diferencias de descomposición observadas. Takeda (1988) encontró que la constante anual de descomposición disminuye con la edad del mantillo en descomposición, esta disminución la atribuye a las propiedades químicas del mantillo. Berg et al. (1982 citado en Takeda 1988) sugieren que la lignina es el factor limitante en los estados tardíos de descomposición del mantillo.

c) Factores físicos del medio.

De acuerdo con los resultados de Seastedt et al. (1983 citado en Seastedt y Crossley 1988) la estacionalidad de la temperatura y la humedad influyen en la tasa de descomposición, mientras que Sharma y Ambasht (1987) y Stemberger y Whitford (1988) afirman que los eventos de lluvia, más que su cantidad anual total, son los reguladores más importantes de la descomposición. Por otra parte, Montaña et al. (1988) concluyeron que los factores abióticos controlan gran parte de la pérdida de masa en pastos en ambientes áridos.

Variaciones de la temperatura y la humedad a nivel edáfico inducen variaciones en las actividades de los organismos degradadores (Anderson y Swift 1982).

Blair y Crossley (1988) encontraron en un bosque al sur de los Apalaches que la combinación de temperaturas extremas altas y variabilidad en la humedad crearon un microclima subóptimo para la comunidad degradadora y por lo tanto disminuyó la tasa de descomposición. Por otro lado, Levings y Windsor

(1984) determinaron que el contenido de humedad en el mantillo afecta la distribución de artrópodos durante la estación seca y que la abundancia de algunos grupos (hormigas, escarabajos, isopodos, milípedos) se relaciona positivamente con el contenido de humedad del mantillo. Para otros grupos (psocópteros, hemipteros), dicha relación es negativa.

Hopkins (1966), Madge (1969), Tanner (1980) y Swift *et al.* (1981) encontraron que las tasas de descomposición se incrementan una vez iniciado el período de lluvias y se decrecientan considerablemente durante el período de sequía.

Jenny *et al.* (1949) indicaron que la altitud también influye en la descomposición del mantillo y explicaron que a elevaciones bajas la descomposición ocurre principalmente durante la estación de lluvias y que las temperaturas altas son ineficaces si no hay humedad. Por otra parte, mencionan que a elevaciones altas tanto la temperatura como la humedad influyen en la descomposición de la materia orgánica. Sin embargo, Woods y Gallegos (1970) encontraron que a elevaciones altas la tasa de descomposición disminuye como consecuencia de la disminución de la temperatura. Leakey y Proctor (1987) encontraron un efecto altitudinal en la composición de especies de la fauna del suelo y el mantillo.

### 2.3.3. Métodos para estimar la descomposición del mantillo.

Las formas principales de medir la descomposición en ecosistemas terrestres son las siguientes:

- a) Estimación de la pérdida de peso del material vegetal contenido en bolsas de malla.

Este método se ha utilizado ampliamente para estimar la descomposición foliar y consiste en medir la pérdida de peso del material vegetal guardado en bolsas de malla colocadas sobre la superficie del suelo. Generalmente se usan diferentes aper-turas de malla para comparar el efecto de la microflora y fauna del suelo en la descomposición. Si bien este método ha sido ampliamente utilizado tiene la desventaja de que la apertura de malla puede afectar la humedad del material vegetal bajo estudio. Así mismo y según el tamaño de malla usado, al excluir grupos de la fauna del suelo se pueden alterar las interacciones microflora-fauna que se dan en la descomposición (Anderson y Swift 1982).

- b) Estimación de la constante anual de descomposición (k).

En una comunidad estable, es decir, en la que la producción neta del ecosistema es aproximadamente igual a cero, la relación entre los valores de la producción de hojarasca y la cantidad de mantillo en el suelo, da una idea de la tasa anual de descomposición. Esta tasa que se expresa como k (constante anual de descomposición) indica la fracción de materia acumulada en el suelo que se pierde por descomposición por unidad de tiempo (Olson 1963). Bajo condiciones estables la tasa de caída de hojarasca debe ser igual a la tasa de descomposición del mantillo en un intervalo de tiempo determinado.

Jenny et al. (1949) propusieron un método para calcular la tasa de descomposición del mantillo. Este método se basa en que en un intervalo de tiempo de un año se descompone una cierta cantidad de mantillo ( $k$ ) y que en un sistema en equilibrio esta pérdida es balanceada por la adición de hojarasca ( $H$ ). Por otro lado plantea que la cantidad máxima de mantillo encontrada en el suelo ( $M_{max}$ ) es igual a la cantidad mínima de mantillo encontrada en el suelo ( $M_{min}$ ) más la adición de hojarasca ( $M_{max} = M_{min} + H$ ). Entonces la adición de hojarasca se puede escribir de dos formas:

$$H = k(M_{max}) \quad \text{o} \quad H = k(M_{min} + H)$$

de donde al despejar  $k$  de la segunda ecuación se tiene que:

$$k = \frac{H}{M_{min} + H}$$

Es claro que esta fórmula propone que la cantidad de mantillo en el suelo es constante, lo que implica que la tasa anual de adición es igual a la tasa anual de pérdida.

Jenny et al. (1949) aplicaron esta fórmula a datos de California y de una selva de montaña en Colombia. Laudelot y Meyer (1954 citado en Tanner 1977) usaron la misma fórmula con datos registrados en selvas en el Congo.

Sin embargo, Nye (1961) modificó el método planteado por Jenny et al. (1949), proponiendo la siguiente relación:

$$H = k (M) \quad \text{--->} \quad k = \frac{H}{M}$$

En donde:

H = producción anual de hojarasca ( $\text{kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ ).

M = promedio anual de mantillo ( $\text{kg ha}^{-1}$ ).

$k$  = constante anual de descomposición.

Es claro que la fórmula de Jenny *et al.* (1949) representa un caso especial de la fórmula de Nye (1961) donde la caída de hojarasca estacional incrementa la cantidad de mantillo en pocas semanas. Ambas fórmulas proponen que una cantidad de mantillo igual a la caída anual de hojarasca debe descomponerse para que la capa de mantillo se mantenga constante. De acuerdo con Tanner (1977), la segunda fórmula puede aplicarse a una comunidad estacional con la condición de que debe utilizarse un dato anual para calcular  $k$ .

Para selvas altas perennifolias los valores de  $k$  son mayores que uno, lo que sugiere que el recambio de la capa de mantillo ocurre en un año o menos, mientras que los valores de  $k$  para comunidades templadas son menores que uno, lo cual indica que el recambio de la capa de mantillo se lleva más de un año (Anderson y Swift 1982).

### 3. OBJETIVOS

El objetivo principal de esta tesis fué analizar la dinàmica del mantillo en una selva baja caducifolia y su relación con la precipitación.

Se plantearon las siguientes preguntas:

- 1) ¿La acumulación promedio de mantillo y de sus componentes difiere entre los sitios de estudio?
- 2) ¿Cuál es la proporción de cada uno de los componentes del mantillo con respecto a la cantidad promedio total de mantillo?
- 3) ¿Son las proporciones de los componentes del mantillo diferentes a las de la hojarasca que cae anualmente al suelo?
- 4) ¿Cómo varía temporalmente la acumulación del mantillo y de sus componentes en relación a la precipitación?
- 5) ¿Cómo es la relación de la variación temporal del mantillo con la variación temporal de la producción de hojarasca?
- 6) ¿Cuál es la constante anual de descomposición ( $k$ ) para cada uno de los componentes del mantillo y para cada uno de los sitios de estudio?
- 7) ¿Cómo varía temporalmente la descomposición (coeficiente  $K'$ )?

#### 4. DESCRIPCIÓN GENERAL DE LA ESTACIÓN DE BIOLOGÍA CHAMELA Y DE SUS ALREDEDORES.

##### 4.1. Localización.

El trabajo se realizó en los terrenos pertenecientes a la Estación de Biología Chamela que se ubica al suroeste de la costa de Jalisco, México, entre los  $19^{\circ} 30'$  y  $19^{\circ} 33'$  norte y  $105^{\circ} 00'$  y  $105^{\circ} 05'$  oeste. Se encuentra a la altura del km 59 de la carretera federal número 200, vía Barra de Navidad - Puerto Vallarta, y a 5 km del poblado de Chamela, en el Municipio de la Huerta, Jalisco, México (Fig. 4.1).

##### 4.2. Fisiografía.

La estación y sus alrededores son ubicadas por Ordoñez (1946, citado en Solís, 1961), dentro de la provincia fisiográfica denominada Sierra Madre del Sur que, de acuerdo con Tamayo (1962), forma parte de la "Planicie Costera Suboccidental". La emersión continental de esta sierra y sus estribaciones han dado como resultado la formación de una costa juvenil en la que apenas se ha iniciado el proceso de erosión de las montañas.

La Estación y sus alrededores se caracterizan por presentar un relieve ondulado que forma una serie de lomeríos, de poca altura que van de 20 a 150 msnm, con pendientes de  $15^{\circ}$  a  $60^{\circ}$  ó más y con escasos valles intramontanos (Cervantes-Servín *et al.* 1988).

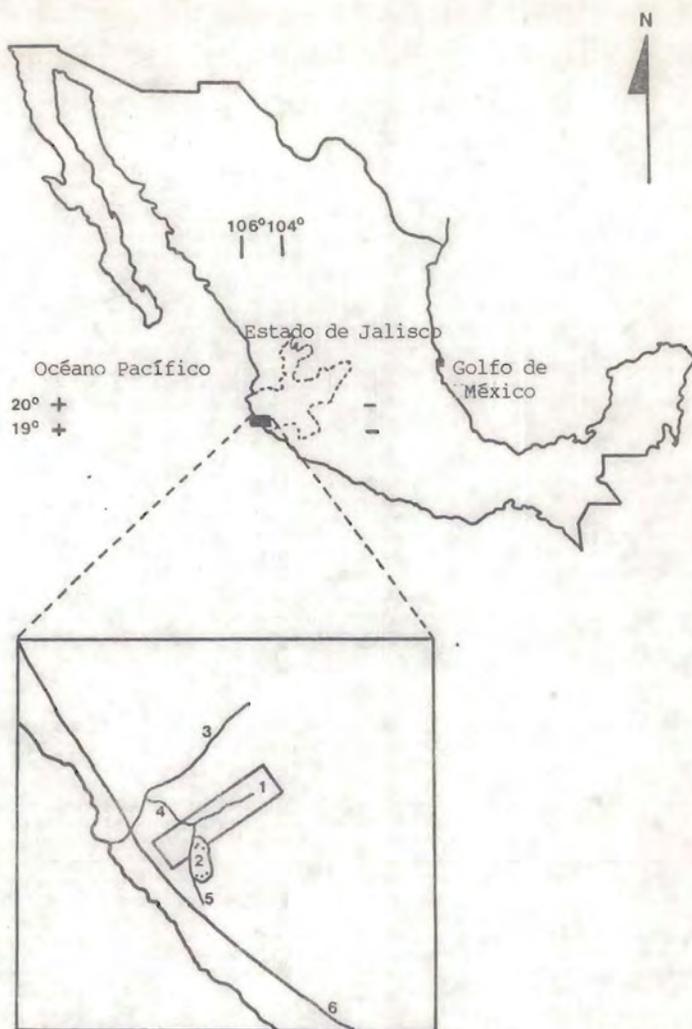


Fig. 4.1. Localización geográfica de la Estación de Biología Chamela (1) y del Cerro del Colorado, formación orográfica en la que se encuentran las cuencas donde se efectuó este estudio (2). Arroyo Chamela (3), Arroyo El Colorado (4) y Arroyo El Zarco (5) (tomado y modificado de Cervantes-Servín et al. 1988).

#### 4.3. Hidrografía.

Prácticamente no hay corrientes superficiales de flujo constante, pero existe un gran número de arroyos intermitentes que sólo llevan agua durante la temporada de lluvias y particularmente en septiembre por el efecto de los ciclones que afectan la región.

Durante la época de lluvias, el drenaje principal de la zona lo constituye el Arroyo Chamela que tiene numerosos afluentes de corriente temporal y se encuentra al nor-noroeste de la Estación corriendo en dirección este-oeste. La Estación es irrigada por tres de los afluentes: Arroyo Colorado, El Zarco y Cuastecomate que la mayor parte del año se encuentran secos (Solís-Magallanes 1980, Cervantes-Servín et al., 1988)(Fig. 4.1).

#### 4.4. Clima.

Según el sistema de clasificación climática de Köppen modificado por García (1973), Chamela presenta un clima del tipo "Aw"(x')i", lo que significa que es el clima más seco de los cálidos húmedos con régimen de lluvias de verano, y poca oscilación térmica.

La precipitación promedio anual en el periodo 1977-1984 fue de 748 mm, con un coeficiente de variación del 16% para los 8 años de registro. El 80% de esta precipitación cae entre el 2 de julio y el 4 de noviembre. Ocasionalmente llueve substancialmente en diciembre y enero, el porcentaje de lluvia invernal es mayor del 10.2% del total anual, por lo que existe una marcada época de lluvias, seguida por un periodo seco de 5 a 7 meses consecutivos

(Bullock 1986) (Fig. 4.2). Según De Ita-Martínez y Barradas (1986) el régimen de la precipitación de la región tiene un patrón de lluvias estacional no muy regular en el tiempo.

La máxima precipitación se presenta en septiembre por la ocurrencia de ciclones tropicales, que tienen su mayor influencia en este mes, afectando las condiciones del clima debido a que su trayectoria corre paralela a la costa (Bullock 1986). Según Jáuregui (1967) el 18% de los ciclones tocan las costas de Jalisco.

La temperatura media mensual más baja fue de 22.3 °C, registrándose en marzo, y la más alta fue de 27.3 °C, presentándose en julio. La oscilación anual de temperatura media mensual es de 5°C (Bullock 1986) (Fig. 4.2).

En el periodo durante el cual se realizó este estudio (mayo 1982 - mayo 1983) la lluvia total registrada fue de 781 mm. Fue un año con escasas precipitaciones al inicio de la temporada de lluvias (julio). Sin embargo, a finales de la temporada de lluvias (noviembre) todavía se registraron tormentas tropicales que se continuaron hasta enero de 1983, por lo que este mes se consideró como finales de la época de lluvias. Respecto a la temperatura media, la del mes más caliente se registró en agosto de 1982 (25.5 °C) y la del mes más frío en marzo de 1983 (16.8 °C).

#### 4.5. Suelo.

El lugar presenta una geología de rocas intrusivas del tipo de los granitos, donde domina la riolita, que asociado con la topografía de lomeríos, da como resultado la existencia de suelos

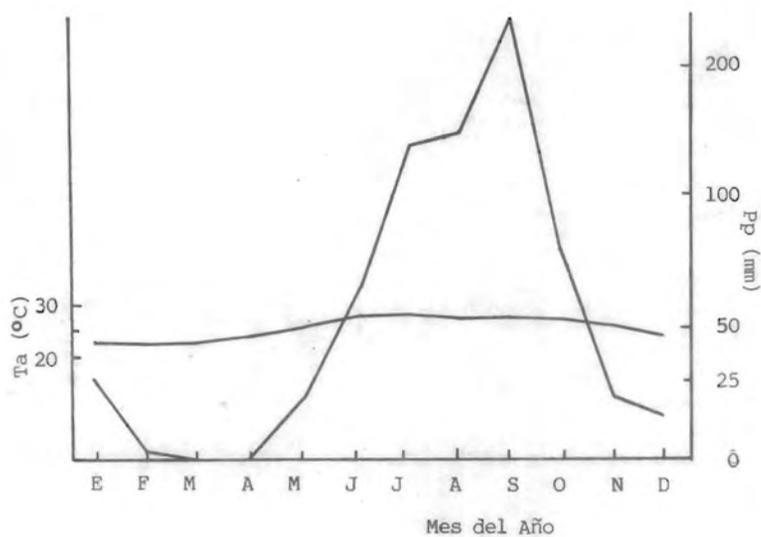


Fig. 4.2. Climograma de la Estación de Biología Chamela (según Bullock 1986). Pp = Precipitación pluvial, Ta = Temperatura del aire.

del tipo regosoles eútricos, localizados en zonas de pendientes pronunciadas. En sitios de menor pendiente se encuentran suelos phaeozem háplico (clasificación FAO/UNESCO, cartas de CETENAL 1972, 1975 y 1976).

Según la clasificación del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos de Norteamérica (USDA), la región presenta suelos del tipo de los entisoles (comparables con la categoría de regosoles) del suborden orthens (A. Quiroz com. per.). Los entisoles son suelos de formación superficial y reciente, además de tener procesos mínimos de lixiviación, eluviación e intemperización (Buol et al. 1981). La roca madre confiere la mayoría de las características físicas y químicas a éstos suelos, tal es el caso de presentar texturas gruesas debido al lento enfriamiento de la roca madre, colores claros, horizontes delgados y buen drenaje (E. Solís com. per.).

#### 4.6. Vegetación.

En el área de la Estación de Biología y sus alrededores existen básicamente dos tipos de vegetación denominados selva mediana subcaducifolia y selva baja caducifolia de acuerdo a la clasificación de Miranda y Hernández X. (1963).

La selva mediana subcaducifolia (SMSC) se establece en las partes bajas de los lomeríos, siguiendo el curso de los arroyos donde los suelos son profundos, de color pardo oscuro y de texturas francas. Se distinguen tres estratos: 1) arbóreo superior de 15 a 25 m de altura; 2) arbóreo inferior de 7 a 15 m de altura y 3) herbáceo arbustivo que se caracteriza por presentar alturas

máximas de 7 m. Las especies arbóreas más frecuentes son: Thouinidium decandrum, Astronium graveolens, Brosimum alicastrum y Sideroxylon capiri (Lott 1985).

Por otro lado, la selva baja caducifolia (SBC) es el tipo de vegetación que da la fisonomía general del área. Se establece en las laderas y partes altas de los cerros, donde los suelos son someros, pedregosos y de color pardo claro. La característica más sobresaliente de esta formación vegetal la constituye la pérdida de sus hojas durante el período de sequía.

Lo más frecuente es que exista un solo estrato arbóreo, aunque puede haber dos. El estrato arbóreo-arbustivo es el dominante con dos alturas; un estrato entre 7 y 15 m de altura y el otro, de 7 a 8 m de altura que algunas veces se comportan como arbustos (Solís-Magallanes 1980). En situaciones de poca perturbación el estrato herbáceo está poco desarrollado y generalmente sólo se manifiesta en la época de lluvias. Algunas de las especies arbóreas más comunes son: Cordia alliodora, Croton pseudoniveus, Croton sp. nov., Lonchocarpus lanceolatus, Trichilia trifolia, Thouinia parvidentata, Caesalpinia eriostachys, Amphiterygium adstringens y Randia thurberi (Lott 1985).

De las 107 familias que se han registrado en la Estación y sus alrededores, 29 representan un 76.9% de las 749 especies reportadas. La familia Leguminosae representa el 15.3% del total con 116 especies, la familia Euphorbiaceae el 8.7% con 66 especies y la familia Gramineae un 4% con 30 especies (Lott 1985).

#### 4.7. Descripción General de los Sitios de Estudio.

Este trabajo se llevó a cabo en 5 cuencas hidrológicas ubicadas en la cara occidental de una misma formación orográfica, llamada Cerro El Colorado, por lo que una de las laderas en cada cuenca está orientada hacia el norte y la otra hacia el sur (Cervantes-Servín *et al.* 1988). Se encuentran alejadas 3900 m de la costa y presentan una elevación promedio de 150 msnm (Fig. 4.1).

Las cuencas tienen una superficie entre 11 y 28 ha, sus cauces miden entre 1 y 1.4 km de largo y todos desembocan al Arroyo El Zarco. El conjunto de las cuencas tienen una extensión de 100 ha. Dentro de cada cuenca se eligieron sitios permanentes de muestreo (30 m x 80 m) en donde se llevó a cabo un análisis de estructura y composición florística y se están realizando distintos estudios relacionados con la estructura y funcionamiento de la vegetación (Fig. 4.3).

Para conocer las variaciones altitudinales de la vegetación, se establecieron 3 cuadros permanentes de muestreo en la cuenca 1, uno en la parte más alta de la cuenca, otro en la parte media y otro en la parte baja. A lo largo de la tesis estos cuadros serán referidos como 1a, 1m y 1b respectivamente. El resto de las cuencas sólo cuentan con un cuadro permanente situado en el tercio medio de las mismas. Estos cuadros serán referidos a lo largo del texto como 2, 3, 4 y 5.

El eje más largo de los cuadros (80 m), está trazado perpendicularmente al cauce de la cuenca, de tal forma que se tienen 40 m sobre la ladera orientada hacia el norte y 40 m sobre la ladera

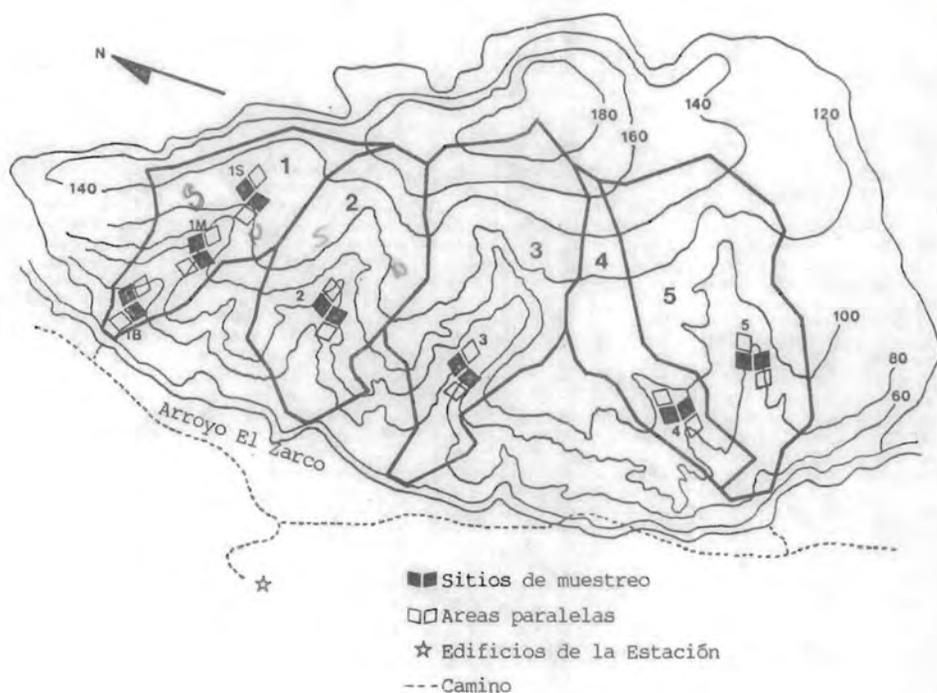


Fig. 4.3. Localización de los sitios de muestreo en las cuencas de la Estación de Biología Chamela, ubicadas en la cara occidental del Cerro el Colorado.

orientada hacia el sur. Este arreglo se hizo para determinar variaciones en la vegetación, producción de hojarasca, acumulación de mantillo y otras características del ecosistema en relación con la orientación de las laderas.

Los suelos de los sitios de muestreo son jóvenes con poca estructura y generalmente son someros debido a las fuertes pendientes. Son de color café amarillento, con textura migajón arenosa y con profundidades de entre 20 y 50 cm. El pH es cercano a la neutralidad con una ligera tendencia a la acidez. El contenido de materia orgánica promedio es 5%, el contenido de nitrógeno total es 1733 ppm determinado en el estrato previamente digerido utilizando un autoanalizador bicanal marca Technicon (Industrial Method No. 334-74W/B\*) y el fósforo asimilable es de 8.5 ppm determinado por la Técnica Bray I (E. Solís com. pers.)

Se observa que en los cuadros permanentes de muestreo se establece predominantemente la selva baja caducifolia, con presencia de selva mediana subcaducifolia en las partes bajas y a la orilla de los cauces de los arroyos. Las 5 especies más importantes en cada cuadro permanente de muestreo según el índice de dominancia (I.D.), definido como el producto de la densidad, la frecuencia y el área basal de cada especie (A. Pérez-Jiménez com. pers.) son las siguientes:

## CUENCA 1 CUADRO 1S

I.D.

<u>Thouinidium decandrum</u> (Humb. & Bonpl.) Radlk.	7695.5
<u>Guapira</u> sp.	6441.9
<u>Astronium graveolens</u> Jacq.	1855.3
<u>Casearia corymbosa</u> HBK.	640.7
<u>Lonchocarpus constrictus</u> Pitt.	493.7

CUENCA 1 CUADRO 1M	I.D.
<u>Guapira</u> sp.	16132.9
<u>Plumeria rubra</u> L.	4920.7
<u>Lonchocarpus eriocarinalis</u> Micheli	3300.2
<u>Piptadenia obliqua</u> (Pers.) Macbride	3009.4
<u>Bursera instabilis</u> McVaugh & Rzed.	2129.4

CUENCA 1 CUADRO 1B	
<u>Guapira</u> sp.	4134.7
<u>Plumeria rubra</u> L.	2842.0
<u>Lonchocarpus constrictus</u> Pitt.	1281.3
<u>Bursera instabilis</u> McVaugh & Rzed.	1109.7
<u>Colubrina heteroneura</u> (Griseb.) Standl.	609.2

CUENCA 2 CUADRO 2	
<u>Celaenodendron mexicanum</u> Standl.	127775.5
<u>Guapira</u> sp.	3124.1
<u>Lonchocarpus constrictus</u> Pitt.	1002.9
<u>Plumeria rubra</u> L.	729.4
<u>Thouinidium decandrum</u> (Humb. & Bonpl.) Radlk.	711.6

CUENCA 3 CUADRO 3	
<u>Celaenodendron mexicanum</u> Standl.	3116.5
<u>Bursera aff. simaruba</u> (L.) Sarg.	1376.0
<u>Urera</u> sp.	1163.4
<u>Thouinidium decandrum</u> (Humb. & Bonpl.) Radlk.	767.1
<u>Jacaratia mexicana</u> A. DC.	680.1

CUENCA 4 CUADRO 4	
<u>Guapira</u> sp.	24291.9
<u>Plumeria rubra</u> L.	12373.4
<u>Lonchocarpus eriocarinalis</u> Micheli	2282.1
<u>Tabebuia impetiginosa</u> (Mart.) Standl.	1504.1
<u>Bursera instabilis</u> McVaugh & Rzed.	1042.7

CUENCA 5 CUADRO 5	
<u>Guapira</u> sp.	12475.2
<u>Lonchocarpus eriocarinalis</u> Micheli	2425.7
<u>Piptadena obliqua</u> (Pers.) Macbride	1428.0
<u>Tabebuia impetiginosa</u> (Mart.) Standl.	1311.1
<u>Caesalpinia eriostachys</u> Benth.	924.1

## 5. MATERIALES Y METODOS

### 5.1. Trabajo de Campo.

Para evaluar la variación temporal de mantillo en el suelo se realizaron colectas bimensuales de mayo de 1982 a mayo de 1983 en áreas contiguas a los siete cuadros permanentes de muestreo.

Paralelamente a los cuadros se tendieron transectos, localizados en la parte superior de la ladera expuesta hacia el sur y en la parte inferior de la ladera expuesta hacia el norte, estas serán referidas en el transcurso como ladera sur y ladera norte, respectivamente. De los que se tomaron las muestras a intervalos de 3.5 m. Para evitar sobreponer los sitios de muestreo, en cada colecta, el transecto se tendía avanzando 1 m en sentido perpendicular al cauce, en dirección contraria al cuadro permanente de muestreo, alejándose de esta manera de sitios previamente muestreados.

En cada ocasión de colecta se tomaron 24 muestras de mantillo por cuadro (12 en cada ladera) haciendo un total de 168 muestras (7 cuadros x 2 laderas x 12 muestras). El número representativo de muestras de la masa total por cuadro se determinó por un análisis de varianza acumulada de los pesos secos de muestras individuales.

La colecta de cada muestra de mantillo se hizo usando un molde cilíndrico de aluminio de 20 cm de diámetro (0.0314 m<sup>2</sup>). El molde se colocó sobre el mantillo, se separó la hojarasca que rodeaba al molde y el material que quedaba en el área definida por

el molde se guardó en bolsas debidamente rotuladas (fecha, cuenca, cuadro y número de muestra).

Una vez colectado el mantillo se llevó al laboratorio donde el material se separó en los siguientes componentes:

- 1) Hojas: láminas, folíolos y fragmentos de estos.
- 2) Ramas: ramitas, raquis de hojas compuestas, fragmentos de éstos y de cortezas.
- 3) Estructuras reproductivas: flores, frutos, semillas, inflorescencias, infructescencias, estructuras accesorias y fragmentos de estas.
- 4) Material no identificado: fragmentos de los componentes anteriores que miden entre 0.8 y 1.6 mm. Además se incluyó en este componente el material orgánico que está en proceso de descomposición avanzado, el cual se caracteriza por ser amorfo y presentar un color amarillento debido al desarrollo de micelios que impide el reconocimiento de las estructuras originales.
- 5) Animales: restos de animales invertebrados y excrementos.

#### 5.2. Trabajo de Laboratorio.

Para separar las muestras de mantillo en sus componentes se utilizó una charola de peltre y dos tamices cuya abertura era de 0.8 y 1.6 mm, respectivamente. Para iniciar la separación del material, cada muestra se vació en los tamices, los que se sacudieron cuidadosamente sobre la charola.

Fragmentos orgánicos más pequeños que 0.8 mm fueron desecha-

dos ya que resultaba impráctico separarlo del material mineral que acompaña a las muestras. El material orgánico finamente fragmentado retenido en el tamiz de 0.8 mm se separó del material mineral y se consideró también como material no identificado. El material retenido en el tamiz de 1.6 mm se separó en sus diferentes componentes como se indicó en el inciso 5.1.

Los componentes de cada muestra se guardaron por separado en bolsas de papel, se secaron en una estufa a 80 °C durante 72 horas y se pesaron. Ya que partículas de suelo mineral quedaban adheridas a los componentes del mantillo, fué necesario hacer una corrección para contar con una estimación más precisa del peso seco de las muestras. Para ello se hicieron muestras compuestas mezclando el material de las 12 muestras que se colectaron en cada ladera, haciendo un total de 70 muestras compuestas en cada colecta (7 cuadros x 2 laderas x 5 componentes). La decisión de obtener muestras compuestas se basó en el hecho de que un análisis inicial del contenido de suelo en muestras individuales reveló que no había diferencias significativas entre las 12 muestras de cada ladera.

De cada muestra compuesta se tomó un gramo de material seco, previamente molido, que se incineró a 600 °C durante 6 horas. Las cenizas se filtraron usando HCl, agua destilada y papel Wathman # 41 (Chapman y Pratt 1973). Después del filtrado, cada papel filtro se secó en una estufa a 80 °C durante 48 horas y se pesó. La diferencia en peso seco entre el papel filtro antes y después de filtrar fué la cantidad de suelo que se adicionó por cada gramo de muestra (A. Quiroz com. per.). Con esta estimación se hizo la

corrección de cada muestra de mantillo que constituya una muestra compuesta.

### 5.3. Análisis de Datos.

#### 5.3.1. Constante anual de descomposición.

El valor de la constante anual de descomposición ( $k$ ) se calculó a partir de la razón propuesta por Nye (1961). Esta constante se estimó para cada una de las laderas en los cuadros, usando tanto el promedio total de mantillo, como el promedio total de hojas, ramas y estructuras reproductivas.

Los valores de producción anual de hojarasca se tomaron de un estudio sobre caída de hojarasca que se realiza en las cuencas, paralelamente al presente trabajo (Martínez-Yrizar *et al.* datos no publicados).

Se determinó la variación de las tasas de descomposición a través del año mediante el coeficiente  $K'$  para el total de mantillo y hojas según la relación propuesta por Bernhard (1970) dada a continuación:

$$K' = \frac{H - (M_1 - M_0)}{(M_0 + M_1)} = \frac{2(H - (M_1 - M_0))}{(M_0 + M_1)}$$

donde  $H$  es la producción de hojarasca por unidad de tiempo,  $M_0$  es el promedio del mantillo en el tiempo  $t_0$  y  $M_1$  es el promedio del mantillo en el tiempo  $t_1$ .

### 5.3.2. Datos de precipitación y temperatura.

Para explicar la variación temporal del mantillo se utilizaron los registros de la precipitación total mensual de la Estación Climatológica de la Estación de Biología Chamela para el periodo mayo 1982 a mayo 1983.

### 5.3.3. Análisis estadístico de los datos.

Para probar si existen diferencias significativas en la acumulación de mantillo (total y por componente) entre cuadros y entre colectas se hizo un análisis de varianza de una vía y una prueba de contrastes (SYSTAT 1985). Para determinar diferencias significativas de  $\bar{k}$  (total y por componente) entre sitios y entre laderas, se utilizó un análisis de varianza de dos vías sin réplica (Zar 1974).

## 6. RESULTADOS Y DISCUSION

### 6.1. Cantidad Total de Mantillo.

#### 6.1.1. Cantidad total de mantillo en cada sitio de muestreo.

En la Tabla 6.1 se presentan los valores de la cantidad total de mantillo para cada cuadro en el año de estudio. El promedio total de los 7 cuadros fué de  $7642 \pm 228$  (2 ES)  $\text{kg ha}^{-1}$  con un rango de 7052 a 8188  $\text{kg ha}^{-1}$ .

Es poca la información publicada sobre la cantidad total de mantillo en comunidades tropicales. Sin embargo, se ha encontrado que el espesor de la capa de mantillo varía de acuerdo con las características de las comunidades vegetales que sustenta, particularmente de la cantidad y estacionalidad de hojarasca que cae anualmente del dosel al suelo de la comunidad y de la cantidad de hojarasca que se pierde anualmente por descomposición. A su vez, las tasas de caída de hojarasca y descomposición dependen de las características climáticas, principalmente temperatura y estacionalidad de la precipitación, que prevalecen en determinado lugar.

En comunidades tropicales donde la temperatura permanece más o menos constante durante todo el año, la acumulación promedio de mantillo depende principalmente de la cantidad de agua disponible en el suelo que afecta directamente la actividad de los organismos degradadores (Hopkins 1966, Madge 1969, Tanner 1980, Levings y Windsor 1984, Blair y Crossley 1986).

En la Tabla 6.2 se muestran los valores de producción anual de hojarasca y la cantidad total de mantillo para distintas comunidades tropicales estacionales. Se observa que el valor promedio

TABLA 6.1. Cantidad total de mantillo (CTM), en  $\text{kg ha}^{-1}$  en los 7 cuadros de las cuencas de la Estación de Biología Chamela de mayo de 1982 a mayo de 1983. ES (error estandar),  $n = 168$ . Los valores seguidos por la misma letra no difieren estadísticamente ( $P < 0.05$ ).

CUADRO	CTM	2 ES
1s	8 188 a	653
1m	7 933 a	598
1b	7 996 a	586
2	7 103 b	612
3	7 688 ab	485
4	7 052 b	609
5	7 536 ab	646
PROMEDIO	7 642	228

TABLA 6.2. Comparación de la producción anual de hojarasca, H, ( $t\ ha^{-1}\ año^{-1}$ ); mantillo, M, ( $t\ ha^{-1}$ ) y la constante anual de descomposición, k (años<sup>-1</sup>) en diferentes comunidades tropicales deciduas, según diversos autores (modificado de Anderson y Swift 1982).

LOCALIDAD	ALTITUD (m)	Pp (mm)	Meses secos	H	M	k	AUTOR
Nigeria, Ibadan	250	1230	6	5.6	2.4	2.2	Nadge (1965)
Nigeria, Ibadan (3 sitios)	-	1500	4	7.0-9.7	6.9-11.7	0.6-1.3	Swift <i>et al.</i> (1981)
Zaire, Lubumbashi	1208	1273	5	4.3	3.3	1.1	Malaisse <i>et al.</i> (1975)
Nueva Guinea	100	-	-	9.8	8.2	1.2	M.J. Swift (no publicado)
Brasil, Manaus	45	2000	2-3	7.6	7.2	1.1	Klinge (1973)
Belize, Indian Church	-	1720	5	12.6	7.2	1.8	Lambert <i>et al.</i> (1980)
México, Chamela							
Selva mediana subcaducifolia	60	613	6-8	8.9	10.2	0.67	Martínez-Yrizar (1980)
Selva baja caducifolia	90	613	6-8	5.3	9.0	0.58	Martínez-Yrizar (1980)
	150	761	6.8	4.0*	7.6	0.50	Este estudio

\* Este valor se tomó de datos de producción de hojarasca (A. Martínez-Yrizar com. pers.).  
 Nota: las precipitaciones pluviales en Chamela, México, corresponden únicamente a los años de estudio.

de mantillo para Chamela es intermedio, sin embargo, la caída anual de hojarasca es la más baja. Es importante enfatizar, que en las otras comunidades la caída de hojarasca es mayor que la cantidad total de mantillo en oposición a lo que ocurre en Chamela. Esto puede estar asociado a la precipitación, que como se observa la cantidad de lluvia que se registra anualmente en Chamela, es casi menos de la mitad de la que se registra en las otras comunidades. Es posible que la baja disponibilidad de humedad en el suelo reduzca la tasa de descomposición y permita que el mantillo se acumule en el suelo de la comunidad.

El valor reportado por Martínez-Yrizar (1980) para la selva baja caducifolia en Chamela es comparativamente mayor al encontrado en este trabajo. Esto posiblemente se debe a que los valores reportados en el presente trabajo tienen un factor de corrección que resta el peso del suelo mineral contenido en las muestras de mantillo a diferencia del estudio de Martínez-Yrizar (op. cit.).

Resulta difícil hacer generalizaciones sobre los patrones de acumulación de mantillo de diferentes comunidades por mucho que éstas sean similares en cuanto a estructura y composición florística, ya que además de carecer de datos precisos sobre las características ambientales (como por ejemplo: orientación, pendientes, altitudes, características del suelo) de cada comunidad a comparar, difieren en su distribución geográfica y en la estacionalidad de la precipitación (Murphy y Lugo 1986).

La diferencia entre el valor más alto y el más bajo de la CTM en los cuadros fué considerable (cerca de  $1136 \text{ kg ha}^{-1}$ ). Como

se puede apreciar en la Tabla 6.3. El análisis estadístico indicó diferencias significativas en la cantidad total de mantillo entre los sitios estudiados ( $P < 0.05$ ). A  $P < 0.01$  ningún sitio difiere.

Estas variaciones en la cantidad total de mantillo se pueden deber a diferencias tanto en la estacionalidad de la producción de hojarasca como en la tasa de descomposición de cada sitio, esta última controlada, entre otros factores del ambiente, por el contenido de humedad en el suelo. Asimismo, posibles diferencias entre cuadros en la contribución relativa de las diferentes especies de la hojarasca, que a su vez determinan la calidad del mantillo, contribuyen a las diferencias en la cantidad de mantillo observadas. Estos factores obviamente requieren de un análisis a futuro más detallado.

#### 6.1.2. Cantidad total de mantillo por ladera.

El total de mantillo para la ladera norte fué en promedio de  $8687 \pm 336$  (2 ES)  $\text{kg ha}^{-1}$  y para la ladera sur fué de  $6597 \pm 282$  (2 ES)  $\text{kg ha}^{-1}$ . La diferencia en la cantidad total de mantillo entre las dos laderas fué en promedio de  $703 \text{ kg ha}^{-1}$  (Tabla 6.4). El análisis estadístico mostró que las diferencias tanto en el total de mantillo como para sus componentes (expresados en términos absolutos) entre las laderas son significativas ( $P < 0.05$ ).

Las diferencias en la cantidad total de mantillo se deben probablemente a diferencias en la tasa de descomposición entre laderas cuyo análisis se presenta en el inciso 6.3.2.

TABLA 6.3. Prueba de contrastes (SYSTAT 1985) de los valores de cantidad total mantillo y de sus componentes ( $\text{kg ha}^{-1}$ ) en los 7 sitios de estudio en las cuencas de la Estación de Biología Chameela durante el periodo mayo 1982 a mayo de 1983. Nivel de significancia al 5%.

TOTAL								ESTRUCTURAS REPRODUCTIVAS						
CUADRO	4	2	5	3	1m	1b	1s	4	5	3	1b	1m	2	1s
	7052	7103	7536	7680	7933	7996	8180	108	138	183	216	219	350	369
	a	a	ab	ab	b	b	b	a	ab	ab	b	b	c	c
RAMAS								MATERIAL NO IDENTIFICADO						
CUADRO	2	5	3	4	1b	1m	1s	1m	1s	3	2	4	1b	5
	3263	3566	3570	3840	3962	4174	4522	245	320	346	348	373	427	462
	a	ab	ab	ab	b	bc	c	a	a	a	a	a	a	a
HOJAS								ANIMALES						
CUADRO	4	1s	2	1m	5	1b	3	4	1m	2	5	1s	3	1b
	2710	2936	3109	3264	3332	3346	3530	16	30	32	36	38	57	74
	a	a	ab	b	bc	bc	c	a	ab	ab	ab	bc	cd	e

**TABLA 6.4.** Cantidad total de mantillo (CTM) en kg ha<sup>-1</sup> por ladera y para cada componente. Valores promedio de los 7 cuadros de las cuencas de la Estación de Biología Chamela para el periodo mayo de 1982 a mayo de 1983. ES = error estandar, n = 588. MNI = material no identificado. ER = estructuras reproductivas.

=====							
: LADERA :							
: SUR : NORTE :							
COMONENTE	kg ha <sup>-1</sup>	2 E.S.	kg ha <sup>-1</sup>	2 E.S.	F	P	:
RAMAS	3186	199	4490	270	65.21	0.001	:
HOJAS	2824	111	3527	111	99.57	0.001	:
MNI	301	40	420	70	9.19	0.003	:
ER	253	38	199	32	5.01	0.024	:
ANIMALES	32	5	50	10	9.65	0.002	:
TOTAL	6597	282	8687	336	100.27	0.001	:
=====							

### 6.1.3. Cantidad total de los componentes del mantillo en cada sitio de estudio.

La cantidad total de los cinco componentes del mantillo en cada sitio de estudio se presentan en la Tabla 6.5.

Las ramas fueron el componente con la mayor contribución a la acumulación total del mantillo (50%, 3838 kg ha<sup>-1</sup>). El intervalo de valores para los 7 sitios estudiados fué de 3623 a 4522 kg ha<sup>-1</sup>.

El análisis estadístico mostró que existen diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) en el promedio de ramas entre los cuadros (ver Tabla 6.3). Seguramente estas diferencias se deben a comportamientos desiguales tanto en la producción de ramas como en su tasa de descomposición de cada sitio. Sin embargo, estas diferencias no se pueden definir claramente, ya que la producción de ramas no está adecuadamente cuantificada. Se ha observado, que mientras en los sitios es frecuente coleccionar en el mantillo ramas mayores de 2 cm de perímetro, en las trampas que se utilizan para determinar la producción de hojarasca raramente caen ramas mayores de este perímetro. Esto significa que los valores de producción de ramas son una subestimación del valor real para los sitios de estudio. Dado lo anterior tampoco es posible obtener una buena estimación de la tasa de descomposición ( $k$ ) de ramas.

Para obtener evaluaciones más precisas de la caída anual de este componente y por lo tanto una estimación de  $k$  más precisa, se requiere de una corrección en los datos de producción de hojarasca. Esto se logra utilizando información proveniente de colec-

TABLA 6.5. Cantidad total (CT) de los cinco componentes del mantillo, en  $\text{kg ha}^{-1}$ , en cada uno de los sitios de estudio de la Estación de Biología Chamela de mayo de 1982 a mayo de 1983. ES = error estandar para  $n = 168$ . % = contribución de cada componente en el total de mantillo. MNI = material no identificado.

: CUADRO :	RAMAS :		HOJAS :		MNI :		REPRODUCTIVOS :		ANIMALES :	
	No :	CT 2ES :	CT 2ES :	CT 2ES :	CT 2ES :	CT 2ES :	CT 2ES :	CT 2ES :	CT 2ES :	
: 1s :	4 522	515 :	2 936	191 :	320	94 :	369	106 :	38	20 :
: 1m :	4 174	509 :	3 264	178 :	245	84 :	219	54 :	30	18 :
: 1b :	3 932	401 :	3 346	252 :	427	126 :	216	38 :	74	19 :
: 2 :	3 263	447 :	3 109	227 :	348	104 :	350	106 :	32	8 :
: 3 :	3 570	322 :	3 530	215 :	346	74 :	183	37 :	57	15 :
: 4 :	3 840	478 :	2 710	160 :	373	110 :	108	20 :	18	6 :
: 5 :	3 566	462 :	3 332	238 :	462	136 :	138	24 :	36	13 :
: PROMEDIO :	3 838	172 :	3 176	81 :	361	40 :	226	24 :	41	6 :
: % :	50.22	:	41.56	:	4.72	:	2.96	:	0.54	:

tas realizadas en transectos y cuadros permanentes en donde las ramas y árboles muertos en pie se colectan periódicamente.

Las hojas aportaron el 41% ( $3176 \text{ kg ha}^{-1}$ ) de la cantidad total de mantillo, siendo junto con las ramas los componentes de mayor importancia en la acumulación de mantillo. Aunque se esté subestimando la aportación de las ramas al mantillo, es interesante hacer notar que a diferencia de la contribución de hojas y ramas en el mantillo que es de 41 y 50%, respectivamente, la hojarasca que cae anualmente al suelo presenta como fracción más importante a las hojas con un 68%. La diferencia en la contribución porcentual de estos componentes entre la hojarasca y el mantillo, indica que existe una diferencia en la velocidad de la descomposición entre las hojas y el material leñoso. Las hojas una vez en el suelo se descomponen más rápido que las ramas y estas últimas al descomponerse a menor velocidad se van acumulando. John (1973), por ejemplo, afirma que las tasas de descomposición son más lentas para el material leñoso que para las hojas en una selva estacional en Ghana. Por otro lado, O'Connell (1987) también encontró que las ramas tienen una tasa de descomposición más lenta que las hojas en una comunidad de eucaliptos en el suroeste de Australia.

La diferencia entre el valor de hojas más alto y el más bajo en los 7 sitios de estudio fué de  $820 \text{ kg ha}^{-1}$ . Se encontró que existen diferencias significativas en la cantidad de hojas ( $P < 0.05$ ) entre los sitios de estudio (Tabla 6.3). Estas diferencias se pueden explicar si se considera que en los sitios 1b, 3 y 5 el pico de caída de hojas ocurre en marzo o abril, mientras que

en los otros cuadros el máximo de caída se registró cinco meses antes (noviembre).

Esto significa que las hojas permanecen varios meses en el suelo sometidas a fragmentación por intemperización antes de que se inicie la siguiente temporada de lluvias y la descomposición de este material previamente intemperizado sea más rápida. Martínez-Yrizar (1964) encontró que en la selva de Chamela las especies que dejan caer sus hojas al inicio de la época de lluvias presentan valores de descomposición más bajos que las especies que pierden su follaje en el periodo seco y han permanecido en el suelo por más tiempo.

En otra comunidad de selva decidua, Frankie et al. (1974) también encontraron que existe un desfase temporal en el tiempo de máxima caída de hojarasca de diferentes especies. Así que las plantas que se desarrollan en sitios con poca disponibilidad de agua dejan caer las hojas al inicio de la sequía, (como parece ser el caso de los cuadros 1a, 1b y 4 en este estudio), mientras que aquellas que crecen en sitios más húmedos (como parecen ser los cuadros 1b, 3 y 5 en este estudio) pierden sus hojas más tarde.

El componente de menor contribución a la cantidad de mantillo fué el de restos de animales con un porcentaje de 0.5. Se encontraron diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) en la acumulación de este componente entre los sitios (Tabla 6.3).

Las estructuras reproductivas (ER) y el material no identificado (MNI) contribuyeron con el 2 y 4% de la cantidad total de mantillo, respectivamente. Las pruebas estadísticas señalaron

que para MNI no existen diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre los cuadros de estudio, mientras que para las ER se obtuvo que los sitios de estudio difieren significativamente entre sí ( $P < 0.05$ ) (Tabla 6.3).

La persistencia de las estructuras reproductivas en el mantillo en parte depende de las características estructurales y químicas de los tejidos que las forman. La mayor proporción de residuos reproductivos encontrados en las colectas de mantillo corresponde a restos de vainas y envolturas leñosas aparentemente de descomposición más lenta que las flores. Rara vez se encontraron residuos florales y semillas que son fácilmente depredadas en el suelo o antes de caer de los árboles.

Los valores de contribución promedio de cada uno de los componentes del mantillo en los sitios estudiados son similares a los valores reportados por otros autores. Spain (1984), por ejemplo, encontró en una selva alta perennifolia en Australia que la cantidad total de hojas comprendió del 37 al 46%, las ramas del 40 al 50% y las ER del 1.5 al 3% del total del mantillo.

#### 6.1.4. Cantidad total de los componentes del mantillo por ladera.

En la Tabla 6.4 se presentan los valores de la cantidad total de los componentes del mantillo por ladera.

La cantidad de hojas, ramas, MNI y animales es mayor en la ladera norte que en la ladera sur. El análisis estadístico reveló que las diferencias en la acumulación de éstos componentes entre laderas son significativas ( $P < 0.003$ ) (Tabla 6.4).

Como se mencionó en el inciso 6.1.2. para el caso de la cantidad total de mantillo, estas diferencias posiblemente se deben a que la tasa de descomposición difiere entre las laderas. Esta discusión será presentada con detalle en el inciso 6.3.2. Por el contrario, la mayor acumulación de ER se registró en la ladera sur. La prueba estadística señaló que la diferencia en la acumulación de ER entre laderas también es significativa ( $P < 0.024$ ). Esto puede estar asociado a la existencia de un arrastre horizontal vía precipitación, vientos o actividad de animales en función de la pendiente, que en general son más pronunciadas en las laderas norte, acarreado con ello una mayor pérdida de ER hacia los cauces de los arroyos. Ahora bien, es de esperarse que este mecanismo, no tan solo se presente en las estructuras reproductivas, sino en todos los componentes del mantillo, pero posiblemente la pérdida de estos no sea significativa.

## 6.2. Variación Temporal de la Cantidad Promedio de Mantillo.

### 6.2.1. Variaciones entre sitios.

En la Fig. 6.1 se presentan los valores de la variación temporal de la cantidad total de mantillo en cada uno de los sitios de estudio donde se puede notar que no existen diferencias significativas entre sitios ( $P < 0.01$ ).

En términos generales la acumulación de mantillo total en los 7 sitios estudiados aumentó a medida que se inició el periodo de sequía, hasta un valor máximo que se presentó al inicio del periodo de lluvias (junio) o en plenas lluvias en septiembre. Conforme la estación húmeda progresó la cantidad de mantillo comenzó

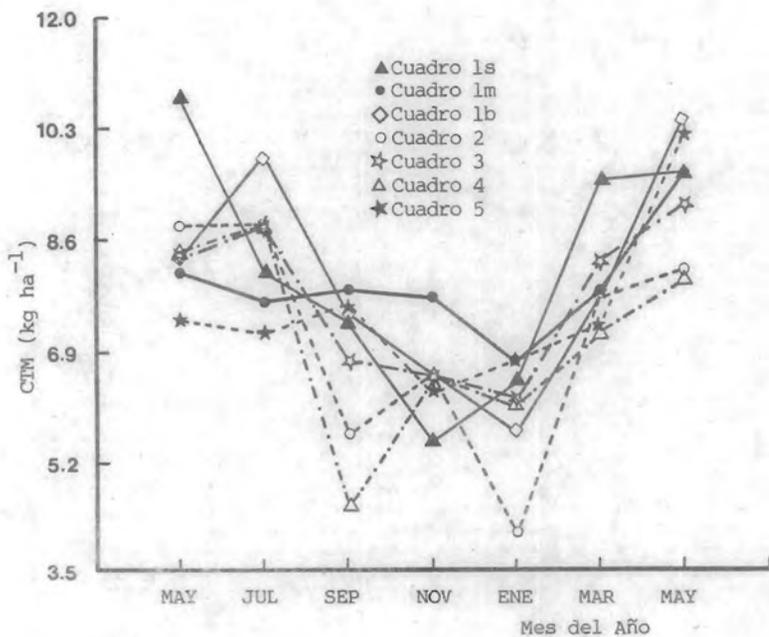


Fig. 6.1. Variación temporal de la cantidad total de mantillo (CTM) en cada uno de los sitios de estudio de la Estación de Biología Chamela de mayo de 1982 a mayo de 1983.  $n=24$ . Nota : nose graficaron los errores estandar debido a la imposibilidad de identificarlos (ver texto).

a disminuir hasta un valor mínimo que coincidió con las últimas lluvias en noviembre o con el inicio del período de sequía en enero. Se observó que la acumulación de mantillo aumentó conforme avanzó la época de sequía, período que se extendió de noviembre de 1982 a mayo de 1983 y de enero de 1982 a mayo de 1983.

Como ya se mencionó antes, el tiempo de máxima abscisión foliar comienza a mediados de la sequía (marzo) en los sitios más húmedos, y en los sitios menos húmedos se presenta a principios de la sequía (noviembre). Esta diferencia en los tiempos de máxima abscisión foliar determinan las diferencias en el tiempo en que se registran los valores máximos de acumulación de mantillo en cada sitio.

#### 6.2.2. Variación entre colectas.

El patrón temporal de acumulación de mantillo es claramente estacional. En la Fig. 6.2 se muestra la variación temporal de la cantidad total de mantillo y de sus componentes en relación con la precipitación pluvial para el año de estudio.

A finales de la época de sequía (abril-mayo 1982) cuando la precipitación fué cero, se encontró un pico de la cantidad total de mantillo de  $8582 \text{ kg ha}^{-1}$  que coincide con el tiempo en el año en que la mayoría de las plantas en la selva ya han dejado caer completamente sus hojas. Al iniciarse el período de lluvias (junio), la cantidad total de mantillo comenzó a disminuir hasta alcanzar el mínimo de  $5984 \text{ kg ha}^{-1}$  en el bimestre diciembre 1982-enero 1983. Este bimestre marcó el final del período de lluvias en este año de estudio. A medida que se inició la temporada de sequía (febrero-marzo), la cantidad total de mantillo fué aumentan-

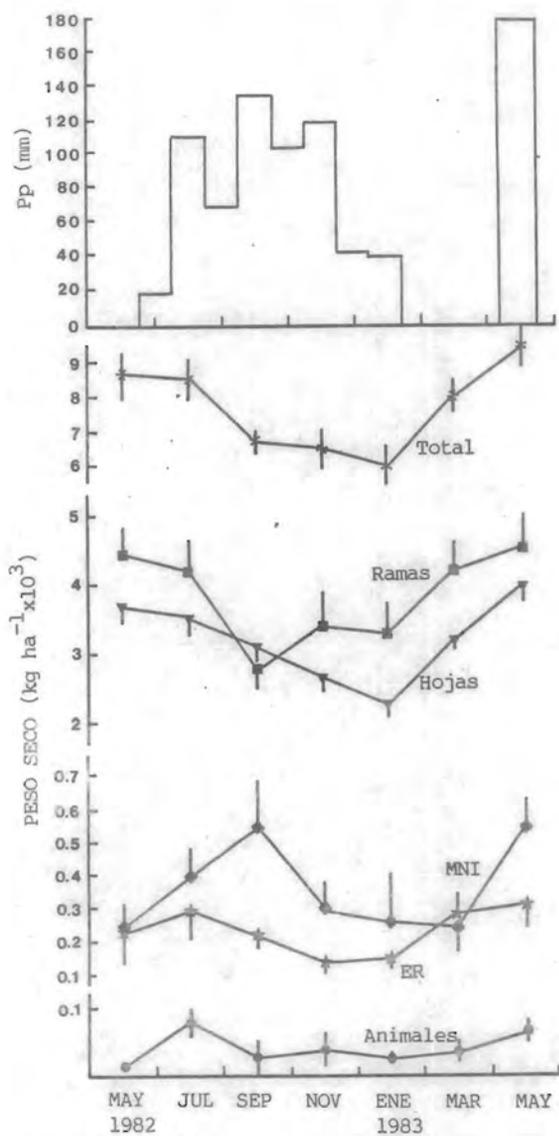


Fig. 6.2. Distribución temporal de la precipitación en relación con la variación temporal del mantillo y de sus componentes. Valores promedio  $\pm$  2 ES de los siete cuadros de la Estación de Biología Chamela. n=168.

do hasta 9293 kg ha<sup>-1</sup> en el bimestre abril-mayo que marcó el final de la temporada de sequía.

Un análisis de correlación simple mostró que la variación de la cantidad total de mantillo (VCTM) en función de la precipitación pluvial (Pp) tiene la siguiente forma:

$$VCTM = -10.9 Pp + 1216.12, \quad R^2 = 0.62, \quad P < 0.05; \quad (6.1)$$

donde se observa que existe un límite de Pp en el que la tasa de producción de hojarasca es igual a la tasa de descomposición (Pp=110 mm) y que valores de Pp mas bajos indican que la producción de hojarasca es mayor que la descomposición, mientras que por encima de 110 mm la descomposición es mayor que la producción de hojarasca.

Una comparación estadística en la cantidad total de mantillo entre colectas mostró que las colectas de los meses húmedos (septiembre, noviembre y enero) son significativamente mas bajas que las colectas de los meses secos (marzo, julio, mayo 1982 y mayo 1983) (P<0.05) (Tabla 6.6).

Como se mencionó con anterioridad la cantidad de mantillo que yace sobre la superficie del suelo depende por una parte de la tasa de producción de hojarasca y por otra de su tasa de descomposición. Ambos procesos son afectados por el clima. La producción de hojarasca en Chamela es estacional y es el resultado de la distribución estacional de la precipitación (Martínez-Yrizar 1984). Durante los meses de sequía la tasa de producción de hoja-

TABLA 6.6. Prueba de contrastes (SYSTAT 1985) de los valores de cantidad total de mantillo y de sus componentes ( $\text{kg ha}^{-1}$ ) para las 7 colectas realizadas en los sitios de estudio en las cuencas de la Estación de Biología Chamela durante el periodo mayo 1982 a mayo de 1983. Nivel de significancia al 5%.

TOTAL								ESTRUCTURAS REPRODUCTIVAS						
COLECTA	ENE	NOV	SEP	MAR	JUL	MAY <sub>82</sub>	MAY <sub>83</sub>	NOV	ENE	SEP	MAY <sub>82</sub>	MAR	MAY <sub>83</sub>	JUL
	5984	6506	6737	7929	8459	8582	9293	138	148	216	234	266	286	296
	-----							-----						
	a	a	a	b	b	b	b	a	a	ab	b	b	b	b
RAMAS								MATERIAL NO IDENTIFICADO						
COLECTA	SEP	ENE	NOV	JUL	MAR	MAY <sub>82</sub>	MAY <sub>83</sub>	MAR	MAY <sub>82</sub>	ENE	NOV	JUL	MAY <sub>83</sub>	SEP
	2836	3302	3398	4198	4226	4440	4466	220	250	266	295	395	544	552
	-----							-----						
	a	a	a	b	b	b	b	a	a	ab	ab	b	c	c
HOJAS								ANIMALES						
COLECTA	ENE	NOV	SEP	MAR	JUL	MAY <sub>82</sub>	MAY <sub>83</sub>	MAY <sub>82</sub>	ENE	SEP	MAR	NOV	MAY <sub>83</sub>	JUL
	2243	2636	3102	3181	3486	3642	3940	14	26	30	35	40	56	62
	-----							-----						
	a	b	c	c	d	d	d	a	ab	ab	b	bc	c	d

rasca supera a la tasa de descomposición por lo que la cantidad total de mantillo aumenta. Una vez iniciada la época de lluvias, la cantidad de mantillo comienza a disminuir debido a que la tasa de descomposición supera a la tasa de producción de hojarasca, como lo predice la ecuación 6.1.

Martínez-Yrizar (1980) encontró en la selva baja caducifolia en otro sitio de estudio de la misma región una variación en la acumulación de mantillo semejante a la encontrada en este trabajo. De igual modo, Madge (1965) y Levings y Windsor (1985) en una selva estacional en Nigeria, Malaisse et al. (1972 citado en Malaisse et al. 1975) en "Miombo" en Zaire, Edwards (1977) en un bosque de montaña en Nueva Guinea, Alvarez (1984) y Spain (1984) en una selva alta perennifolia en México y Australia, respectivamente, encontraron un valor máximo de mantillo a finales de la época de sequía y principios de la temporada lluviosa y un mínimo a finales de la época de lluvias y principios de la sequía.

La variación temporal del componente ramas fué muy irregular, registrándose durante el año de estudio tres máximos y dos valores mínimos. En general, un incremento en la acumulación de ramas se registró en los meses más secos (Fig. 6.2), debido posiblemente a que las ramas muertas en pie se secan y pueden desprenderse fácilmente por el efecto mecánico del viento. En plenas lluvias (noviembre) se registró un incremento relativo en la cantidad de ramas en el mantillo, quizá se debió a que las ramas muertas aún unidas al árbol absorben humedad y que se pueden romper

unicamente por el exceso de peso o por la combinación del exceso de peso y el efecto mecánico del viento.

Al igual que con el total de mantillo, la comparación de la cantidad de ramas entre las colectas mostró que los valores de las colectas de septiembre, noviembre y enero fueron significativamente menores ( $P < 0.05$ ) a los de las colectas de los meses julio, marzo, mayo 1982 y mayo 1983 (Tabla 6.6).

El patrón de variación temporal en la cantidad de hojas en el mantillo en pie mostró también ser estacional (Fig. 6.2). Un mínimo se registró en enero de 1983, con un valor de  $2243 \text{ kg ha}^{-1}$  y el máximo se alcanzó en mayo de 1982 y 1983 con un valor de  $3642$  y  $3940 \text{ kg ha}^{-1}$ , respectivamente. Las diferencias entre colectas fueron estadísticamente significativas ( $P < 0.05$ ) (Tabla 6.6).

La acumulación de hojas en el suelo aumenta a medida que se inicia la época seca del año, debido a que en esta comunidad vegetal la mayoría de los individuos dejan caer sus hojas paulatinamente como respuesta al déficit hídrico, y a que la hojarasca permanece intacta en el suelo aún cuando la insolación y desecación (agentes importantes de descomposición) se incrementan. A partir del inicio de la época de lluvias la cantidad de hojas en el suelo comienza a disminuir debido a que la tasa de descomposición foliar se intensifica y supera a la tasa de caída de hojas.

En el caso de ER, el patrón de variación temporal mostró ser estacional (Fig. 6.2). Se presentaron 2 máximos: uno al final de la época de sequía principios de las lluvias de 1982 (julio) y el

otro a finales de la sequía-principios de la temporada de lluvias de 1983 (mayo). Un valor mínimo se registró noviembre de 1982. El análisis estadístico mostró que las diferencias entre las colectas fueron estadísticamente significativas ( $P < 0.05$ ) (Tabla 6.6).

Tanto los dos puntos máximos como el valor mínimo en la cantidad de ER en el mantillo coinciden con los máximos y el mínimo de producción de ER encontrados en el estudio de producción de hongos en las cuencas (A. Martínez-Yrizar com. pers.).

Con lo que respecta a la cantidad de MNI, se encontró que este comenzó a aumentar a medida que se inició la temporada de lluvias hasta llegar a un máximo que se presentó en septiembre de 1982 (Fig. 6.2). A medida que el proceso de descomposición del mantillo progresa, el MNI aumenta debido a la fragmentación de los componentes del mantillo e invasión de los residuos vegetales por micelio. Posteriormente, el MNI disminuyó hasta alcanzar el valor mínimo en el mes de marzo de 1983 que es cuando el mantillo permanece aparentemente sin cambios durante la sequía.

El componente restos de animales presentó un valor máximo en julio de 1982 y un mínimo en mayo de 1982 (Fig. 6.2). Esto posiblemente se debe a que las lluvias favorecen el incremento en el tamaño de las poblaciones de la fauna.

### 6.3. Descomposición.

#### 6.3.1. Constante anual de descomposición: por componente y sitio.

En la Tabla 6.7, se presentan los valores de la constante a-

TABLA 6.7. Valores de la constante anual de descomposición ( $k$ ) promedio por sitio para los diferentes componentes del mantillo en cada uno de los sitios de estudio de la Estación de Biología Chameela.

CUADRO	TOTAL	RAMAS	HOJAS	REPRODUCTIVOS
No				
1a	0.46	0.21	0.87	0.76
1b	0.36	0.15	0.61	0.52
1b	0.46	0.25	0.72	0.56
2	0.66	0.43	0.83	1.34
3	0.58	0.26	0.74	4.57
4	0.52	0.29	0.78	1.54
5	0.45	0.22	0.68	1.44
PROMEDIO	0.5	0.28	0.75	1.56

nual de descomposición ( $k$ ) para el total de mantillo, para las ramas, hojas y estructuras reproductivas.

Se encontró que la  $k$  promedio para el total fué de 0.50, para el componente ramas de 0.26; para las hojas de 0.75 y para las estructuras reproductivas de 1.56. Esto significa que la producción total anual de hojas tarda en descomponerse 24 meses, la de ramas 46 meses, la de hojas 16 meses y la de estructuras reproductivas 8 meses en promedio.

Se aprecia que la  $k$  difiere entre los distintos componentes de la hojarasca. John (1973), Jensen (1974) y O'Connell (1987) señalaron que la  $k$  difiere de un componente a otro aún bajo las mismas condiciones ambientales como consecuencia de las características físicas y químicas que los constituyen, siendo así que el valor de  $k$  es más lento para las fracciones leñosas que para las hojas.

Considerando los valores de  $k$  para cada uno de los sitios y por componente, se encontraron los siguientes intervalos: de 0.36 a 0.66, de 0.15 a 0.43, de 0.61 a 0.87 y de 0.56 a 4.57 para el total, ramas, hojas y ER, respectivamente.

Los resultados del análisis estadístico, mostraron un efecto significativo ( $P < 0.05$ ) de los sitios, únicamente para el total de mantillo y el componente ramas (Tabla 6.8).

En este trabajo se consideró que los valores de  $k$  para las ramas y por lo tanto para el total de mantillo están subestimados debido a que el componente ramas en el estudio de producción de hojarasca en las cuencas no ha sido correctamente cuantificado (A. Martínez-Yrizar com. pers.). Aún así, se presume que las dife

TABLA 6.8. Análisis de variancia de dos vías sin réplica de la constante anual de descomposición para cada uno de los componentes.

COMPONENTE	FUENTE DE VARIACION	GRADOS DE LIBERTAD	SUMA DE CUADRADOS	F	P
TOTAL	LADERA	1	0.074	22.42	0.005
	SITIO	6	0.111	5.6	0.05
	ERROR	6	0.020		
BANAS	LADERA	1	0.032	6.71	0.05
	SITIO	6	0.095	4.32	0.05
	ERROR	6	0.022		
HOJAS	LADERA	1	0.119	21.05	0.005
	SITIO	6	0.090	2.67	0.25
	ERROR	6	0.034		
REPROD.	LADERA	1	1.021	0.68	0.25
	SITIO	6	22.974	2.58	0.25
	ERROR	6	8.891		

rencias en la  $k$  para el total entre sitios se deben básicamente a las diferencias entre sitios en la  $k$  del componente ramas, ya que el componente hojas que es el segundo más importante en contribución al mantillo, no mostró diferencias significativas.

El hecho de que la  $k$  del componente hojas no mostró diferencias significativas entre sitios, nos indica que la tasa de acumulación de hojas entre los sitios de estudio se mantiene constante.

Alvarez (1988) también encontró en una selva alta perennifolia en Los Tuxtlas, que no existen diferencias significativas en la descomposición de hojas entre sus sitios de estudio contrastantes en pendiente y edad sucesional. Dwyer & Merriam (1984) observaron lo contrario en un bosque decíduo y atribuyeron las diferencias a que existe una sobreposición de hojas de varias especies y edades en el suelo que afecta el proceso de la descomposición. Takeda (1988) también encontró variabilidad en la tasa de descomposición en agujas de cinco especies de pinos y explica que puede deberse a diferencias en la actividad de organismos degradadores del suelo y el mantillo.

En la Tabla 6.2, se compararon los valores de  $k$  para el total de mantillo en diferentes comunidades tropicales estacionales como se señaló anteriormente, se observa que la  $k$  de este estudio es la más baja lo que puede atribuirse a la poca precipitación pluvial del sitio.

En la Tabla 6.9 se muestra la producción anual de hojas, la cantidad de hojas en el mantillo y la  $k$  de hojas para diferentes comunidades tropicales. El valor de  $k$  encontrado para Chamela es

TABLA 6.9. Comparación de la calda anual de hojas,  $H_s$  ( $t\ ha^{-1}\ año^{-1}$ ); cantidad foliar en el mantillo,  $M_s$  ( $t\ ha^{-1}$ ) y constante anual de descomposición de hojas  $k_d$  ( $año^{-1}$ ) en diferentes comunidades tropicales, según diversos autores (modificado de Anderson y Swift 1982).

TIPO DE VEGETACION Y PAIS	ALTITUD (m)	pp (mm)	$H_s$	$M_s$	$k_d$	AUTOR
<b>Nigeria</b>						
Selva alta subcaducifolia	-	1232	4.7	1.7	2.8	Hopkins (1966)
Matorral, 3 sitios	-	1500	4.6-8.6	3.8-4.9	0.9-1.7	Swift <i>et al.</i> (1981)
<b>Ghana</b>						
Selva alta subcaducifolia	150	1650	7.4	3.0	2.5	John (1973)
<b>Nueva Guinea</b>						
Bosque lluvioso de montaña	100	-	7.3	5.0	1.5	M.J. Swift (no publicado)
<b>Brasil</b>						
Selva mediana o baja perennifolia	45	2000	6.1	4.0	1.5	Klinge (1973)
<b>Puerto Rico</b>						
Selva mediana o baja perennifolia	460	-	4.8	5.1	0.9	Wiegert (1970)
<b>México</b>						
Selva baja caducifolia	150	761*	2.5**	3.2	0.8	Este estudio

\* La precipitación corresponde al año de estudio.

\*\* El valor de la calda anual de hojas fué tomado de Martínez-Yrizar *et al.* (dato no publicado)

el más bajo de los valores en la tabla. Es interesante notar que la caída total de hojas es mayor que la acumulación para la mayoría de las comunidades presentadas mientras que para Chamela la relación es inversa. La variación observada entre localidades no sólo está asociada a diferencias en precipitación total sino también a diferencias en el patrón temporal de la precipitación (Sharma y Ambasht 1987 y Stemberger y Whitford 1988). Asimismo, hay que considerar que posiblemente existen diferencias entre las localidades en cuanto a la composición química de las hojas (calidad), lo que afecta la velocidad a la cual las hojas son degradadas por los microorganismos del suelo.

Es difícil dar una explicación a las diferencias observadas en la  $k$  de diferentes comunidades tropicales principalmente porque no existe una homogeneidad en las metodologías utilizadas para determinarla (Proctor 1983).

Las comparaciones de  $k$  efectuadas por Olson (1963) a una escala global, así como los estudios de Jenny *et al.* (1949) y Madge (1965), sugieren que las tasas de descomposición del mantillo en los trópicos son más altas que en otras latitudes. Sin embargo, Anderson *et al.* (1983) opinan que dicha generalización se invalida al observar que los valores de  $k$  estimados para diferentes comunidades tropicales y templadas muestran un rango de variación tan amplio, que los valores de  $k$  de zonas tropicales y de zonas templadas se traslapan.

No sólo la humedad ambiental tiene un efecto significativo en la tasa a la cual los residuos en el mantillo se descomponen. Se ha reconocido que la temperatura en combinación con la humedad

afectan la tasa de descomposición (Sharma y Ambasht 1987). Por un lado, la temperatura controla la actividad de los degradadores (Witkamp y Olson 1963) y por otro, la humedad del suelo proporciona las condiciones adecuadas que permiten el crecimiento de las poblaciones de microorganismos del suelo (Levings y Windsor 1984). La lluvia, por otro lado, afecta directamente la  $k$  por efecto de la lixiviación en los estados iniciales de la descomposición (Ohlson 1987, O'Connell 1987). Swift *et al.* (1979) indican que la  $k$  no sólo es controlada por la combinación de temperatura y humedad sino también por la naturaleza de la comunidad degradadora (microflora y microfauna). Así mismo, se ha demostrado que las características de la hojarasca determinan su degradabilidad en el suelo (Edwards 1977, Martínez-Yrizar 1984, Enright y Ogden 1987). Berg *et al.* (1982 citado en Takeda 1988) y O'Connell (1987) sugieren que la lignina es el factor limitante en los estados tardíos de la descomposición del mantillo.

#### 6.3.2. Constante anual de descomposición: por ladera.

En la Tabla 6.10, se observan los valores promedio de  $k$  por ladera para cada componente. La  $k$  estimada para la ladera sur es mayor que la estimada en la ladera norte para el total, hojas y ramas; mientras que para las estructuras reproductivas se observó lo contrario.

El análisis estadístico mostró un efecto significativo de las laderas ( $P < 0.05$ ) para el total, las hojas y las ramas. El componente estructuras reproductivas no presentó diferencias significativas entre laderas ( $P > 0.25$ ) (Tabla 6.10).

TABLA 6.10. Valores de la constante anual de descomposición (k) promedio y por ladera para los diferentes componentes del mantillo en cada uno de los sitios de estudio de la Estación de Biología Chamela. L<sub>s</sub> = Ladera sur, L<sub>n</sub> = Ladera norte.

: CUADRO :	: TOTAL :		: RAMAS :		: HOJAS :		: REPRODUCTIVOS :	
	: No :	: L <sub>s</sub> L <sub>n</sub> :	: L <sub>s</sub> L <sub>n</sub> :	: L <sub>s</sub> L <sub>n</sub> :	: L <sub>s</sub> L <sub>n</sub> :	: L <sub>s</sub> L <sub>n</sub> :	: L <sub>s</sub> L <sub>n</sub> :	
: 1s :	0.49	0.42 : 0.21	0.20	0.97	0.76	0.24	1.27	
: 1n :	0.44	0.28 : 0.20	0.09	0.70	0.52	0.50	0.53	
: 1b :	0.52	0.40 : 0.27	0.23	0.87	0.57	0.72	0.40	
: 2 :	0.71	0.60 : 0.49	0.37	0.82	0.83	1.56	1.12	
: 3 :	0.66	0.49 : 0.33	0.18	0.79	0.68	2.48	6.66	
: 4 :	0.67	0.36 : 0.41	0.17	0.92	0.64	1.65	1.42	
: 5 :	0.49	0.41 : 0.22	0.22	0.79	0.57	1.87	1.00	
: PROMEDIO :	0.57	0.42 : 0.30	0.21	0.84	0.65	1.29	1.83	

La constante anual de descomposición fué mayor en la ladera sur debido posiblemente a que: i) recibe mayor insolación, lo cual favorece la fragmentación de las hojas, ii) existan diferencias (entre laderas) en la composición de especies de la hojarasca y por lo tanto exista una diferencia en la calidad del mantillo entre laderas.

### 6.3.3. Variación estacional de la tasa de descomposición para el total de mantillo y para las hojas.

En la Tabla 6.11 se presentan las tasas de descomposición por colecta para el total de mantillo y las hojas.

Al igual que la acumulación de mantillo, el patrón temporal de descomposición es un proceso claramente estacional. La descomposición se efectúa a mayor velocidad durante la época de lluvias cuando la humedad en el suelo aumenta.

Se aprecia que a finales de la época de sequía-principios de la de lluvias (mayo-julio), el valor de  $K'$  para el total es igual a 0.05. Este valor es muy bajo lo que sugiere que apenas se inicia el proceso de descomposición con las primeras lluvias. El comportamiento de  $K'$  para el total de mantillo está determinado por la combinación de la  $K'$  de todos los componentes. La velocidad con la que estos se descomponen depende entre otras cosas de las características químicas de cada componente. En el siguiente periodo (julio-septiembre), es decir en plenas lluvias, se registró el valor máximo de  $K'$  para el total de mantillo (0.3). Este valor seguramente está asociado principalmente, a que durante este periodo se registró una disminución considerable en la acumulación de ramas en el mantillo ( $1363 \text{ kg ha}^{-1}$ ) que coincide con

TABLA 6.11. Valores temporales de la descomposición para el total y hojas en los 7 sitios de estudio de la Estación de Biología Chamela. Cada valor se estimó con el coeficiente  $K'$  (Bernhard 1970).

PERIODO	$K'$ TOTAL	$K'$ HOJAS
MAY-JUL	0.05	0.07
JUL-SEP	0.30	0.16
SEP-NOV	0.16	0.39
NOV-ENE	0.13	0.23
ENE-MAR	-0.13	-0.08
MAR-MAY	-0.07	-0.07

el valor mínimo de acumulación de ramas en el mes de septiembre (2836 kg ha<sup>-1</sup>) (Fig. 6.1). En el siguiente periodo septiembre-noviembre el valor de  $K'$  del total disminuyó a 0.16, seguramente por el aumento en la acumulación de ramas en el mantillo. Aún en el periodo noviembre-enero hubo descomposición (0.13) debido a las precipitaciones registradas en diciembre y enero que contribuyeron a mantener la humedad en el suelo y por lo tanto, la actividad de los organismos degradadores. En los siguientes periodos (enero-marzo y marzo-mayo) que representan la época de sequía, los valores de  $K'$  fueron de -0.13 y -0.07, respectivamente. Como los valores de  $K'$  no pueden ser negativos, estos se pueden deber, por un lado a que la producción de hojarasca se esté subestimando y por el otro, que la cantidad de mantillo se esté sobrestimando. Esta sobrestimación del mantillo, se puede deber a la acumulación del mismo al pie de los troncos de los árboles ocasionada por el arrastre de las partes más altas.

El patrón general fue entonces el siguiente: conforme aumentó la tasa de descomposición en la época de lluvias, la cantidad promedio de mantillo disminuyó. Más tarde la  $K'$  disminuyó y en consecuencia la cantidad promedio de mantillo aumentó a medida que transcurrió la época de sequía.

Un aumento en la tasa de descomposición del mantillo durante las lluvias se debe en gran medida a que la densidad y actividad de los organismos degradadores están directamente relacionadas a la cantidad de humedad en el suelo como ha sido reportado por Swift et al. (1979). Tofts y Levings (1977) afirman que en comunidades estacionales, aunque los organismos de la fauna del suelo

pueden permanecer relativamente activos durante la época de sequía, su abundancia y actividad se incrementa en el periodo de lluvias.

Es claro que la variación temporal de la  $\underline{K}'$  varía de acuerdo con la variación temporal de la precipitación. El análisis de correlación simple mostró que la variación de la  $\underline{K}'$  para el total de mantillo ( $\underline{K}'_T$ ) es una función de la precipitación pluvial ( $P_p$ ) de la forma siguiente:

$$\underline{K}'_T = 0.0013 P_p - 0.065, \quad R^2 = 0.7, \quad P < 0.05 \quad (6.2)$$

El valor más bajo de  $\underline{K}'$  estimado para las hojas ( $\underline{K}' = 0.07$ ) se observó al inicio de la temporada de lluvias (junio-julio). Después la  $\underline{K}'$  para las hojas fué aumentando a medida que transcurría la época de lluvias hasta un valor máximo de 0.39 en el periodo octubre-noviembre. Posteriormente la  $\underline{K}'$  disminuyó hasta un valor de 0.23, registrado en el periodo diciembre-enero posiblemente como consecuencia del efecto de las lluvias registradas en diciembre de 1982 y enero de 1983. Al igual que para el total la  $\underline{K}'$  presentó valores negativos en los meses de sequía.

El análisis de correlación simple mostró que la  $\underline{K}'$  para las hojas ( $\underline{K}'_H$ ) es una función de la precipitación pluvial ( $P_p$ ) de la forma:

$$\underline{K}'_H = 0.0015 P_p - 0.036, \quad R^2 = 0.65, \quad P < 0.05 \quad (6.3)$$

no obstante, tanto la correlación dada por la ecuación 6.3 y por

la ecuación 6.2 pueden estar subestimadas debido a los valores negativos que presentó  $K'$  en el periodo de sequía (enero a mayo).

Martínez-Yrizar (1984) encontró para las especies más importantes de la hojarasca en Chamela que sus hojas se descomponen rápidamente durante las lluvias que es cuando la humedad en el suelo aumenta, mientras que durante la sequía observó una latencia en la descomposición que produce su acumulación en esta época del año. Hopkins (1966) y Madge (1969) demostraron que en comunidades estacionales la pérdida total de peso de hojas ocurre en un lapso muy corto, una vez iniciado el periodo de lluvias, y que en el periodo seco las hojas se descomponen más lentamente.

## 7. CONCLUSIONES

La variación temporal de mantillo y la descomposición en la selva baja caducifolia de Chamela son procesos claramente estacionales. El valor máximo de acumulación de mantillo ocurrió a finales de la época de sequía-principio de lluvias, mientras que el valor mínimo se registró a mediados de la sequía. Para la descomposición el patrón fué el siguiente: conforme avanzó la época de lluvias el coeficiente  $K'$  aumentó hasta un valor máximo en plenas lluvias, después el coeficiente  $K'$  disminuyó a medida que transcurrió la época de lluvias. La distribución temporal de la precipitación juega un papel importante en la dinámica del mantillo en esta comunidad.

La cantidad de mantillo depende de la tasa de producción de hojarasca y su descomposición. La variación en tiempo y por lo tanto en la calidad de la hojarasca que cae al suelo de la comunidad pueden afectar significativamente la tasa de descomposición. Al comparar los resultados obtenidos para Chamela con otras comunidades tropicales, se aprecia que para Chamela el valor promedio de mantillo es de los más altos y los valores de producción y descomposición de los más bajos. Diferencias entre localidades tanto en la cantidad de lluvia recibida como en su distribución en el año pueden explicar la variación observada.

En términos generales ocurre que durante los meses de sequía la tasa de producción de hojarasca supera a la tasa de descomposición por lo que la cantidad de mantillo aumenta. Una vez iniciada la época de lluvias, la cantidad de mantillo comienza a

disminuir debido a que la tasa de descomposición supera a la tasa de producción de hojarasca.

La contribución porcentual de los distintos componentes fue diferente en la hojarasca y en el mantillo. Esto se debe a que existe una diferencia en la velocidad de descomposición principalmente entre las hojas y el material leñoso. Las hojas una vez en el suelo se descomponen más rápido que las ramas y éstas últimas al descomponerse a menor velocidad se van acumulando.

La cantidad total de mantillo difirió significativamente entre los sitios de estudio ( $P < 0.05$ ). Esto se debe posiblemente a: i) diferencias en la producción temporal de hojarasca, ii) que unos sitios son más húmedos que otros y en consecuencia las tasas de descomposición entre sitios varían significativamente.

## 8. REFERENCIAS

- ALEXANDER M. 1977. Introduction to Soil Microbiology (2da edición). John Wiley, New York and London.
- ALVAREZ F.J. 1984. Dinámica de la calda de la hojarasca en una selva alta perennifolia: Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- ALVAREZ F.J. 1988. Estimación de la calda y descomposición de la hojarasca y su relación con la dinámica de una selva mexicana. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- ANDERSON J.M. 1973. The breakdown and decomposition of sweet chestnut (Castanea sativa Mill.) and beech (Fagus sylvatica L.) litter. I Breakdown, leaching and decomposition. Oecologia 12:251-274.
- ANDERSON J.M. y M.J. SWIFT. 1982. Decomposition in tropical forest. In: Tropical Rain Forest: Ecology and Management. Sutton S.L., T.C. Whitmore & A.C. Chadwick (Eds.) Blackwell Scientific Publications. Great Britain.
- ANDERSON J.M., J. PROCTOR y H.W. VALLACK. 1983. Ecological studies in four contrasting lowland rain forest in Gunung Mulu National Park, Sarawak. III. Decomposition processes and nutrient losses from leaf litter. J. of Ecol. 71:503-527.
- BABBAR L.I. y J.J. EWEL. 1989. Descomposición del follaje en diversos ecosistemas sucesionales tropicales. Biotropica 21(1):20-29.
- BARBOUR M.G., J.H. BURK y W.D. PITTS. 1980. Terrestrial Plant Ecology. Benjamin Cummings Publ.
- BERNHARD F. 1970. Etude de la litiere et de sa contribution au cycle des elements minéraux en foret ombrophile de Cote-D'Ivoire. Oecol. Plant. V 247-266.
- BLAIR J.M. y D.A. CROSSLEY Jr. 1988. Litter decomposition, nitrogen dynamics and litter microarthropods in a southern Appalachian hardwood forest 8 years following clearcutting. J. Appl. Ecol. 25(2):683-698.
- BORMANN K.L. y G.E. LIKENS. 1967. Nutrient cycling. Science 155:424-429.
- BULLOCK S.H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of México. Archives for Meteorology, Geophysics and Bioclimatology. Series B. 36:273-316.

- BUOL S.W. F.D. HOLE y R.J. McCRAKEN. 1981. Génesis y Clasificación de Suelos. Trillas. México.
- CERVANTES-SERVIN L., M. MAASS y DDOMINGUEZ. 1988. Relación lluvia-escurrimiento en un sistema pequeño de cuencas de la selva baja caducifolia. Ingeniería Hidráulica en México Epoca II 3(1):30-42.
- CROSSLEY D.A. Jr. y H.P. HOGLUND. 1962. A litter bag method for the study of microarthropods inhabiting leaf litter. Ecology 43(3):571-573.
- CHAPMAN H.D. y P.F. PRATT. 1973. Métodos de Análisis para Suelos, Plantas y Aguas. Trillas. México.
- DE ITA-MARTINEZ C. y V.L. BARRADAS. 1986. El clima y los patrones de producción agrícola en una selva baja caducifolia de la costa de Jalisco, México. Biótica 11:238-245.
- DEVINEAU J.L. 1976. Données préliminaires sur la litiere et la chute des feuilles dans quelque formations forestieres semi-décidues de moyenne Cote-d'Ivoire. Oecol. Plant 11(4):375-395.
- DWYER L. y G. MERRIAM. 1984. Decomposition of natural litter mixtures in a deciduous forest. Can. J. Bot. 62:2340-2344.
- EDWARDS C.A. 1974. Microarthropods. In: Biology of Plant Litter Decomposition. Dickinson C.H. & G.J.F. Pugh (Eds.) Vol. II. Academic Press, London.
- EDWARDS P.J. 1977. Studies in mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. II. The production and disappearance of litter. J. Ecol. 65:971-992.
- ✓ EHRlich P.R. y J. ROUGHGARDEN. 1967. The Science of Ecology. Macmillan Publishing Company. New York.
- ENRIGHT N.J. y J. OGDEN. 1987. Decomposition of litter from common woody species of kauri (Agathis australis Salisb.) forest in northern New Zeland. Aust. J. Ecol. 12(2):109-124.
- ✓ EWEL J.J. 1976. Litterfall and leaf decomposition in a tropical forest succession in eastern Guatemala. J. Ecol. 64:293-308.
- FRANKIE G.W., H.G.BAKER y P.A. OPLER. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. J. of Ecol. 62:881-919.
- GARCIA E. 1973. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Koppen. Instituto de Geografía, UNAM.

- GOLLEY F.B., J.T. MCGINNIS, R.G. CLEMENTS, G.L. CHILD, y M.J. DEUVER. 1975. Mineral cycling in a tropical moist forest ecosystem. Univ. of Georgia Press. Athens.
- GOLLEY F. 1983b. Decomposition. In: Tropical Rain Forest Ecosystems. Golley F. (Ed). New York. pp. 157-166.
- HOPKINS B. 1966. Vegetation of the Olokemeji Forest Reserve, Nigeria. IV. The litter and soil with special reference to their seasonal changes. J. Ecol. 54:687-703.
- JAUREGUI E. 1967. Las ondas del este y los ciclones tropicales en México. Ingeniería Hidráulica en México 21(3):197-208.
- JENNY H., S.P. GESSEL y F.T. BURHAM. 1949. Comparative study of organic matter in temperate and tropical regions. Soil Sci. 68:417-432.
- JENSEN V. 1974. Decomposition of angiosperm tree leaf litter. In: Biology of Plant Litter Decomposition. Dickinson C.H. and G.F.J. Pugh (Eds). Vol. I. Academic Press. London.
- JOHN D.M. 1973. Accumulation and decay of litter and net production of forest in tropical West Africa. Oikos 24:430-435.
- KLINGE H. 1973. Biomasa y materia orgánica del suelo en el ecosistema de la pluvielva centro-amazónica. Acta Ciencia Venezolana 24:174-181.
- LAMBERT D.H., J.T. ARNASON y J.L. GALE. 1960. Leaf-litter and changing nutrient levels in a seasonally dry tropical hardwood forest, Belize, C.A. Plant and Soil 55:429-443.
- LEAKEY R.J.G. y J. PROCTOR. 1987. Invertebrates in the litter and soil at a range of altitudes on Gunung Silam, a small ultrabasic mountain in Sabah (East Malaysia). J. Trop. Ecol. 3(2):119-129.
- LEVINGS S.C. y D.M. WINDSOR. 1984. Litter moisture content as a determinant of litter arthropod distribution and abundance during the dry season on Barro Colorado Island, Panamá. Biotropica 16(2):125-131.
- LEVINGS S.C. y D.M. WINDSOR. 1985. Seasonal and annual variation in litter arthropod populations. In: The Ecology of a Tropical Forest. Seasonal Rhythms and Long-Term Changes. Egbert G.L., A.S. Rand Jr. & D.M. Windsor (Eds.). Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.
- LEETH H. y H. WHITTAKER (eds.). 1975. Primary Productivity of the Biosphere. Springer-Verlag. New York.

- LONGMAN K.A y J. JENIK. 1987. Tropical Forest and its environment. Longman Scientific & Technical y John Wiley & Sons, Inc. New York.
- LOTT E.J. 1985. Listados Florísticos de México. III. La Estación de Biología Chamela, Jalisco. Instituto de Biología, UNAM. México.
- MAASS J.M., C.F. JORDAN y J. SARUKHAN. 1988. Soil erosion and nutrient losses in seasonal tropical agroecosystems under various management techniques. J. Appl. Ecol. 25:595-607.
- MADGE D.S. 1965. Leaf litter disappearance in a tropical forest. Pedobiología 5:273-288.
- MALAISSSE F., R. FRESON, G. GOFFINET, y M. MALLAISSE-MUSSET. 1975. Litter fall and litter breakdown in Miombo. In: Tropical Ecological systems. Trends in Terrestrial and Aquatic Research. Golley F.B. & E. Medina (Eds.). Springer-Verlag, New York.
- MARTINEZ-YRIZAR A. 1980. Tasas de descomposición de materia orgánica foliar de especies arbóreas de selvas en clima estacional. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- MARTINEZ-YRIZAR A. 1984. Procesos de producción y descomposición de hojarasca en selvas estacionales. Tesis Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- MEDINA E. y H. KLINGE. 1983. Productivity of tropical forests and tropical woodlands. In: Enciclopedia of Plant Physiology. Lange O.L., P.S. Nobel, C.B. Osmond and H. Ziegler (Eds.) New Series, Volume 12D. Springer-Verlag, New York.
- MIRANDA F. y E. HERNANDEZ X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Bol. Soc. Bot. Mex. 28:29-179.
- MONTANA C., E. EZCURRA, A. CARRILLO y J.P. DELHOUME. 1988. The decomposition of litter in grasslands of northern México: a comparison between arid and non-arid environments. J. of Arid Environments 14:55-60.
- MURPHY P.G. y A.E. LUGO. 1986. Ecology of tropical dry forest. Annual Review of Ecology and Systematics 17:67-88.
- NYE P.H. 1961. Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest. Plant and soil 13:336-346.
- O'CONNELL A.M. 1987. Litter dynamics an karri (Eucalyptus diversicolor) forests of south-western Australia. J. Ecol. 75(3):781-796.

- OHLSON M. 1987. Spatial variation in decomposition rate of Carex rostrata leaves on a Swedish mire. J. Ecol. 75(4):1191-1197.
- OLSON J.S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. Ecology 44(1):322-331.
- PROCTOR, J. 1983. Tropical forest litter fall. I. Problems of data comparison. In: Tropical Rain Forest: Ecology and Management. Sutton, S.L., T.C. Whitmore and A.C. Chadwick. (Eds.). Blackwell Scientific Publications, Great Britain. pp. 267-273.
- RZEDOWSKY, J. 1978. Vegetación de México. LIMUSA. México.
- SEASTEDT T.R. y D.A. CROSSLEY Jr. 1988. Soil arthropods and their role in decomposition and mineralization processes. In: Forest Hydrology and Ecology at Coweeta. Swank W.T. & D.A. Crossley Jr. (Eds.) Springer-Verlag. New York.
- SHARMA E y R.S. AMBASHT. 1987. Litterfall, decomposition and nutrient release in an age sequence of Alnus nepalensis plantation stands in the eastern Himalaya (India). J. Ecol. 75(4):997-1010.
- SINGH J.S. y S.R. GUPTA. 1977. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. Bot. Rev. 43(4):449-528.
- SOLIS V.J. 1961. Bosquejo geológico general de una parte de los estados de Jalisco y Colima. Tesis. Facultad de Ingeniería, UNAM. México.
- SOLIS-MAGALLANES J.A. 1980. Leguminosas de "Chamela", Jal. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- SPAIN A.V. 1984. Litterfall and the standing crop of litter in three tropical australian rain forests. J. of Ecol. 72:947-961.
- STAAR 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.
- STEMBERGER Y. y W.G. WHITFORD 1988. Decomposition process in Negev ecosystems (Israel). Oecologia (Berl) 75(1):61-66.
- SWIFT M.J., O.W. HEAL & J.M. ANDERSON. 1979. Decomposition in Terrestrial Ecosystems. Studies in Ecology, Volume 5. University of California Press, Berkeley.

- 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. of Ecol. 69:981-995.
- SYSTAT. 1985. Versión 3.0. Número de serie IS:10875. Systat, Inc.
- TAKEDA H. 1988. A 5 year study of pine needle litter decomposition in relation to mass loss and faunal abundances. Pedobiologia 32:221-226.
- TAMAYO J.L. 1962. Geografía General de México. Instituto Mexicano de Investigaciones Económicas. México.
- TANNER E.V.J. 1977. Mineral cycling in a montane rain forest in Jamaica. Ph. D. Thesis. Univ. of Cambridge.
- TANNER E.V.J. 1980. Litter fall in montane rain forest of Jamaica and its relation to climate. J. of Ecol. 68:833-848.
- TAYLOR B.R. y D. PARKINSON. 1988. Annual differences in quality of leaf litter of aspen (Populus tremuloides) affecting rates of decomposition. Can. J. of Bot. 66(10):1940-1947.
- TOFTS C.A. y S.C. LEVINGS. 1977. Tendencias estacionales relacionadas con las poblaciones de artrópodos en la hojarasca. IV. Simposio Internacional de Ecología Tropical, Panamá.
- VITOUSEK P.M. 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. American Naturalist 119:553-572.
- WIEGERT R.G. 1970. Effects of ionizing radiation on leaf fall, decomposition and litter macroarthropods of a montane rain forest. A Tropical Rain Forest (ed. H.T. Odum y R.F. Pigeon), pp H 89-100. United States Atomic Energy Authority. Oak Ridge, Tennessee.
- WITKAMP, M. y J. VAN DER DRIFT. 1961. Breakdown of forest litter in relation to environmental factors. Plant and Soil 4:295-311.
- WITKAMP M. y J. OLSON. 1963. Breakdown of confined and non-confined oak litter. Oikos 14:138-143.
- WITKAMP M. y B.S. AUSMUS. 1976. Process in decomposition and nutrient transfer in forest systems. In: The Role of Terrestrial and Aquatic Organisms in Decomposition Processes. Anderson J.M. & A. Macfadyen (Eds.). Blackwell Sci. Publ. Oxford.
- WOODS F.W. y C.M. GALLEGOS. 1970. Litter accumulation in selected forests of the Republic of Panama. Biotropica 2(1):46-50.

ZAR J.H. 1974. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall. London.