



00376
UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
División de Estudios de Posgrado

FENOLOGIA, PRODUCCION Y DESCOMPOSICION
DE HOJARASCA DE LAS ESPECIES DOMINANTES
EN UNA COMUNIDAD VEGETAL DE ZONAS ARIDAS

T E S I S

Que para obtener el grado Académico de

MAESTRIA EN CIENCIAS

(ECOLOGIA Y CIENCIAS AMBIENTALES)

p r e s e n t a

YOLANDA LOURDES MAYA DELGADO

Directora de Tesis: Dra. Laura B. Arriaga Cabrera

1995



Universidad Nacional
Autónoma de México

UNAM



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

AGRADECIMIENTOS

Deseo hacer patentes mi agradecimiento y reconocimiento a las siguientes personas:

Dra. Laura Arriaga Cabrera, por sus valiosos consejos, asesoramiento para el desarrollo del presente trabajo y la gran paciencia de la que tuvo que echar mano frecuentemente.

Dr. Alfredo Ortega Rubio, por haber insistido hasta que el acuerdo UNAM-CIBNOR para la Maestría en Ciencias fue una realidad, pero sobre todo, por su amistad.

Dra. Margarita Collazo Ortega, porque sin su interés, el acuerdo UNAM-CIBNOR, tal vez nunca se habría concretado.

Técnico Abelino Cota, por su ayuda en el campo y sobre todo en el laboratorio. Sin su cuidado y dedicación gran parte de este trabajo no habría sido posible.

Técnicos Amado Cota, Marcos Acevedo, Franco Cota y Raymundo Domínguez, por su invaluable ayuda en el campo.

A.S.C. Rafael López Portillo Soto, por su ayuda en el campo, bajo riesgo de insolación.

Dr. Javier Alvarez Sánchez, Dr. Manuel Maass Moreno, Dra. Angelina Martínez Yrizar, Dr. Felipe García Oliva, Dr. Carlos Montaña Carobelli y Dr. Víctor Jaramillo Luque, por su cooperación en la revisión del manuscrito y su participación como integrantes del jurado dictaminador.

M. en C. Micheline Cariño, por su orientación y valiosas intervenciones.

M. en C. Oscar Arizpe, por sus valiosos consejos.

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., por las facilidades, y el respaldo que me dió para la realización de este trabajo.

Dr. Daniel Lluch Belda, por el apoyo constante que siempre he recibido.

A todas aquellas personas que en alguna forma intervinieron en la realización de esta investigación.

Esta investigación se realizó con el apoyo financiero del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, proyecto No. 0180-N9107.

**A mis padres, Miguel y Yolanda
con cariño y gratitud por haberme dado una oportunidad.**

**A Rafael, mi compañero
con cariño, por su motivación, consejos, comprensión y cariño constantes.**

**A mis hermanos Maricela, Carmen y Miguel
con cariño, por su constante apoyo**

**A mis amigas Micheline y Lupita
con cariño, por ser como mis hermanas**

A mis amigos y compañeros del CIBNOR

CONTENIDO

	Pág.
1. INTRODUCCION GENERAL	1
2. ANTECEDENTES	5
3. DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO	
3.1. Descripción General	9
3.2. Sitio de Estudio	9
3.3. Fisiografía, Geología y Suelos	11
3.4. Clima	11
3.5. Fitogeografía	14
3.6. Flora y Vegetación	15
3.7. Fauna	17
3.8. Actividades Humanas	19
4. PRODUCCION DE HOJARASCA	
4.1. Introducción	21
4.2. Metodología	23
4.2.1. Producción de Hojarasca	24
4.2.2. Cambios temporales de los distintos elementos de la hojarasca	25
4.3. Resultados	
4.3.1. Producción de Hojarasca	27
4.3.2. Cambios temporales de los distintos elementos de la hojarasca	28
4.3.2.1. Caída de estructuras vegetativas	28
4.3.2.2. Caída de estructuras reproductivas	31
4.4. Discusión	
4.4.1. Producción de Hojarasca	32
4.4.2. Cambios temporales de los distintos elementos de la hojarasca	
4.4.2.1. Caída de estructuras vegetativas	37
4.4.2.2. Caída de estructuras reproductivas	38

5.	DESCOMPOSICION	
5.1.	Introducción	42
5.2.	Metodología	
5.2.1.	Diseño del experimento	44
5.2.2.	Cálculo del Contenido Real de Hojarasca de las Muestras	47
5.2.3.	Discriminación de Organismos por Talla	48
5.2.4.	Exposición a la Radiación Solar y a Diferentes Condiciones de Humedad	50
5.2.5.	Cálculo de las Tasas de Descomposición por Especie	51
5.3.	Resultados	
5.3.1.	Efecto de la Radiación Solar	52
5.3.2.	Efecto de las Diferentes Condiciones de Humedad	55
5.3.3.	Consumo por Organismos	56
5.3.4.	Tasas de Descomposición	58
5.4.	Discusión	60
5.4.1.	Efecto de la Radiación Solar	61
5.4.2.	Efecto de las Diferentes Condiciones de Humedad	62
5.4.3.	Consumo por Organismos	63
5.4.4.	Tasas de Descomposición	66
6.	ANALISIS DE LOS PROCESOS: PRODUCCION Y DESCOMPOSICION DE HOJARASCA EN EL COMITAN	70
7.	CONSIDERACIONES FINALES	73
8.	REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	74
	APENDICE 1	82
	APENDICE 2	84
	APENDICE 3	87

RESUMEN

En el presente trabajo se analizaron algunos procesos que intervienen en la productividad de los ecosistemas terrestres. El estudio se desarrolló sobre las especies perennes dominantes de un matorral sarcocaula, comunidad vegetal representativa de una amplia región al sur del estado de Baja California Sur. Los procesos analizados fueron la producción de hojarasca, los patrones de caída de las diferentes estructuras vegetales y su posterior descomposición. Se evaluó la relación que estos procesos tienen con diferentes factores ambientales, principalmente con la precipitación y la temperatura, factores determinantes en los ambientes áridos.

Para las partes correspondientes a la producción de hojarasca y los patrones de caída de los diversos componentes, se utilizaron métodos de captura en trampas. Con base en los resultados de caída del material fotosintético, fue posible agrupar a las especies estudiadas en: especies que perdieron rápidamente el follaje, especies que conservaron el follaje por periodos variables y especies perennifolias. El primer grupo (de especies que perdieron rápidamente el follaje), es el que determinó el patrón general de producción de hojarasca para la comunidad. En cuanto a la caída de estructuras reproductivas, ésta estuvo determinada por diversos factores y en todo momento a lo largo del año se encontró en floración alguna de las especies en estudio.

La producción de hojarasca en el sitio de estudio fue de $0.752 \text{ Mg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{a}^{-1} \pm 0.007$. Los resultados estuvieron muy por debajo de los obtenidos para otras comunidades vegetales como las selvas bajas caducifolias que, aunque pueden llegar a establecerse en regiones semiáridas, son estructuralmente más complejas que el matorral estudiado. El matorral es altamente estacional, por lo que el volumen de hojarasca producida depende directamente de la cantidad de agua disponible para las plantas durante la estación de crecimiento. Se concluye que la producción de hojarasca se presenta en forma de "pulsos" de corta duración, con una dimensión determinada por la cantidad de humedad disponible para las plantas.

La parte correspondiente a la descomposición se abordó a partir de un experimento en el que se analizó el papel que tienen varios factores sobre el decaimiento del material vegetal. Los resultados demostraron que los procesos de descomposición de hojarasca para esta comunidad tenían dos componentes igualmente importantes: uno físico y otro biológico. En cuanto al componente físico, fue determinante la exposición directa del material vegetal a la radiación, las altas temperaturas y la humedad, que dieron por resultado mayores tasas de descomposición. Dentro del componente biológico, las termitas jugaron un papel preponderante al movilizar rápidamente gran parte de la hojarasca hacia las capas profundas del suelo. Las termitas son importantes además, por transportar en el tracto digestivo los microorganismos necesarios para la degradación de los compuestos complejos de la hojarasca. Tales microorganismos no podrían sobrevivir en las condiciones tan extremas que se presentan en la región.

El trabajo concluye haciendo la integración de los tres procesos para la comunidad vegetal en estudio, recalcando la importancia que tales procesos tienen en el establecimiento de plántulas y en la estructura de la comunidad.

ABSTRACT

In this study, some processes related with the terrestrial ecosystems productivity were analyzed. The study was conducted on the dominant perennial species of a xerophilous scrub. It is the representative vegetal community in a wide region of the Baja California Sur state. The analyzed processes were the litter production, the pattern fall of the different vegetal structures and the subsequent decomposition. The relationships between these processes and some environmental factors, rainfall and temperature mainly, were evaluated.

Some methods of litter collection were performed to evaluate the litter production and the patterns of fall of the different vegetal structures. Based on the results, the studied species were joined in the next groups: species with a rapid loss of the foliage, species which maintained it by variable periods and evergreen species. The first group (constituted by species with a rapid loss of the foliage), was the one that determined the general pattern of litter production for the community. As for the fall of reproductive structures, it was determined by diverse environmental factors and at every moment any of the studied species was flowering.

The litter production obtained in the study site was $0.752 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{a}^{-1} \pm 0.007$. This results are highly below of those obtained for other vegetal communities, such as tropical dry forests. Even when this type of vegetal communities could be established in semiarid conditions, they are structurally more complex than the studied scrub. The scrub is highly seasonal, so that the volume of produced litter depends directly on the amount of water which is available for plants during the growing season. It is concluded that the litter production occurs in short-lived "pulses", whose dimension is determined by the amount of moist available for the plants.

The decomposition processes were analyzed by means of an experiment, where the role of many factors on the vegetal material decay was analyzed. Results show that the litter decomposition processes for the studied community have two components of comparable importance: the physical one and the biological one. As for the physical component, the direct exposure of material to sun radiation, high temperatures and humidity were determinant, resulting in higher decomposition rates. In the biological component, termites played a preponderant role because they move a big part of the litter towards the deep layers of the soil. Termites are important also because they transport in their guts the microorganisms which degrade the complex compounds of litter. It would be impossible for these microorganisms to survive in such extreme conditions.

Finally, the study integrates the three processes for the studied vegetal community, underlying the importance of these processes have in the seedling establishment and in the community structure.

1. INTRODUCCION GENERAL

En los diversos ecosistemas de nuestro planeta, plantas, animales, desechos orgánicos, nutrientes disponibles, minerales del suelo, agua y gases, se encuentran interactuando en la red trófica y sometidos a un constante flujo de energía y nutrientes (Gosz *et al.*, 1978). A pesar de que un ecosistema recibe una cantidad prácticamente ilimitada de energía en forma de radiación solar, las posibilidades de ser aprovechada son restringidas, debido a que únicamente las plantas verdes (así como el fitoplancton marino y otros microorganismos que poseen cloroplastos) pueden transformar la energía solar y almacenarla en forma de compuestos químicos por medio de la fotosíntesis (Gosz *et al.*, 1978). Más aún, debido a que los diferentes pigmentos que participan en la fotosíntesis (clorofila, carotenos y xantófilos) actúan con longitudes de onda determinadas, únicamente la mitad de la radiación solar que alcanza la Tierra tiene posibilidades de ser transformada en alguna forma química. En algunos ecosistemas, se ha calculado que en plena estación de crecimiento, únicamente el 2% de la energía solar de longitudes de onda aprovechables se transforma en materia orgánica (Gosz *et al.*, 1978).

La Productividad Primaria Bruta (PPB) es el total de energía solar que las plantas verdes transforman en compuestos químicos por medio de la fotosíntesis. Parte de la energía generada la invierten las mismas plantas durante sus procesos respiratorios. La energía que queda al restar el gasto respiratorio de la cantidad total fijada por la fotosíntesis, constituye la Productividad Primaria Neta (PPN). El exceso de energía se acumula en forma de biomasa vegetal; ésta es la cantidad total de tejido vivo de las plantas que existen en el ecosistema y que es accesible a los consumidores en forma de estructuras como flores, frutos, semillas, hojas, raíces y tejido leñoso. Es así que la energía solar, transformada en compuestos químicos, inicia su participación en la red trófica a través del consumo de tejido vegetal realizado por los organismos heterótrofos.

Parte de la materia orgánica que consumen los herbívoros es a su vez utilizada en la

respiración y en el incremento de su biomasa (Productividad Secundaria). Al morir, pasan a formar parte del ciclo al ser aprovechados para la formación de biomasa y en los procesos de respiración de los desintegradores.

La PPN de una comunidad vegetal determinada, una vez fijado el carbono en tejido vegetal, es la suma de tres procesos (Alvarez *et al.*, 1992):

- Incrementos de biomasa, por la producción de las diferentes estructuras vegetales (flores, frutos, semillas, hojas, ramas, raíces y tejido leñoso).
- Eliminación de individuos muertos o partes de ellos (producción de hojarasca) y,
- Pérdida de tejido vegetal vivo por herbivoría.

La reincorporación de materia orgánica y nutrientes de la vegetación al suelo, se lleva a cabo por procesos tales como:

- Caída de hojarasca y su descomposición
- Pérdida de tejido leñoso
- Descomposición de las raíces y exudados radiculares
- Lavado de nutrientes por la lluvia, desde el dosel de la vegetación (Nye, 1961) y,
- Herbivoría

La caída de hojas, troncos y ramas desde el dosel es la ruta de mayor transferencia de energía, pues representa alrededor del 83% del total que se fija por medio de la fotosíntesis (Gosz *et al.*, 1978; Nye, 1961). La descomposición del material vegetal es, por lo tanto, la ruta por la que la mayor parte de la energía solar fijada por el proceso de la fotosíntesis entra, por la acción de los desintegradores, a la red trófica del suelo.

El tejido vegetal que alcanza el suelo es utilizado por consumidores detritófagos, entre los que se encuentran bacterias y hongos, además de una gran variedad de invertebrados que sirven a su vez como presas de otros invertebrados carnívoros y de reptiles, aves y mamíferos (Gosz *et al.*, 1978). Por la acción de los desintegradores, los nutrientes son liberados,

llevándose a cabo procesos de mineralización y pueden ser utilizados por las plantas nuevamente, completándose así el ciclo de nutrientes (Swift *et al.*, 1979).

La humedad es un factor determinante para el establecimiento de poblaciones de descomponedores tales como hongos y bacterias, de manera que se encuentran en número elevado en ecosistemas tales como selvas y bosques (Dickinson, 1974). Sin embargo, en ecosistemas en los que la poca disponibilidad de agua limita la existencia de este tipo de organismos, es probable que su función como descomponedores esté compensada por la acción de agentes no biológicos, tales como elevados índices de radiación y altas temperaturas (Montaña *et al.*, 1988).

En el caso de México, las zonas áridas son importantes tanto por su extensión, pues cubren grandes regiones del norte y noroeste del país, como por las actividades económicas que en ellas se desarrollan. Sobre el matorral xerófilo, que es el tipo de vegetación representativo en estos paisajes, se sustentan en gran medida actividades ganaderas. A pesar de que la evaluación del recurso vegetal parecería ser imprescindible para un buen manejo de las prácticas pecuarias, casi no se cuenta con trabajos de investigación que se enfoquen al análisis de los procesos que determinan las características de la comunidad. Baja California Sur no es la excepción y de ahí se deriva el interés en el estudio del funcionamiento de sus comunidades vegetales.

El presente trabajo busca contribuir al conocimiento sobre la forma en la que se lleva a cabo el flujo de la energía fijada fotosintéticamente en una comunidad vegetal de zonas áridas. Específicamente, aborda el problema analizando procesos tales la producción de hojarasca, los patrones de caída de las diferentes estructuras y las tasas de descomposición de las especies perennes dominantes de un matorral xerófilo. El análisis se enfoca a la relación que estos procesos tienen con varios factores climáticos, entre ellos los que tradicionalmente se han considerado determinantes en este tipo de ambientes, como son la precipitación y la temperatura. Las especies sobre las que se desarrolló el estudio fueron *Fouquieria diguetii* (Tiegh.) I.M. Johnstone, *Prosopis articulata* S. Watson, *Cyrtocarpa edulis* (Brandege)

Standl., *Bursera microphylla* A. Gray, *Jatropha cinerea* (Ortega) Muell Arg. y *J. cuneata* Wiggins & Rollins.

2. ANTECEDENTES

Diversas comunidades vegetales han sido estudiadas con el fin de conocer cómo se lleva a cabo el flujo de energía en ellas. Los trabajos en general, se han desarrollado en comunidades de ambientes tropicales húmedos (Jordan y Herrera, 1981) o templados (Gosz *et al.*, 1978; Nadkarni y Matelson, 1992). En cuanto a los ambientes áridos, estos procesos han sido poco estudiados. Los pocos trabajos se han enfocado a especies particulares por su importancia pecuaria o forestal (Sharifi *et al.*, 1982; Matteucci *et al.*, 1991).

Los aspectos abordados en el presente trabajo fueron producción, patrones de caída y descomposición de hojarasca. Sobre producción de hojarasca, las comunidades vegetales analizadas han sido en su mayoría de regiones húmedas tales como selvas altas y bosques templados (Medina y Zelwer, 1972; Puig, 1979; Andersson, 1981; Arnason y Lambert, 1982; Alvarez y Guevara-Sada, 1985; Puig y Delobelle, 1988; Dantas y Phillipson, 1989, entre otros). En tanto que para las zonas áridas o semiáridas, los trabajos se han desarrollado generalmente en selvas bajas caducifolias (Lugo *et al.*, 1978). En México se han llevado a cabo investigaciones sobre productividad en un sitio altamente estacional: en la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco, (Vizcaino, 1983; Martínez-Yrizar, 1980, 1984; Martínez-Yrizar y Sarukhán 1990). En cuanto a las comunidades como los matorrales xerófilos, se cuenta con algunos trabajos que se han desarrollado en el Desierto Sonorense. En ellos se ha comparado la producción de hojarasca de tres comunidades de matorral estructuralmente diferentes, establecidas en geofomas distintas: Planicies de Sonora, "Hills of Sonora" y vegetación de arroyo. Los resultados indican que la producción de hojarasca es menor en las planicies que en las laderas y en los arroyos secos (Martínez-Yrizar *et al.*, 1993; Martínez-Yrizar *et al.* en preparación).

Los cambios temporales de los distintos elementos de la hojarasca dependen de la fenología de las especies que forman parte de la comunidad vegetal. Entre los estudios sobre fenología desarrollados en las regiones áridas y semiáridas de México, destaca el trabajo de

Bullock y Solís-Magallanes (1990), cuya investigación se llevó a cabo en la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco. Ellos concluyeron que la disponibilidad de agua es el factor que determina primordialmente los patrones fenológicos. También reconocieron que es muy importante el papel del suelo como almacén de humedad en condiciones de aridez. Otro trabajo especialmente importante, por referirse al matorral sobre el que se desarrolla el presente estudio, es el de León de la Luz *et al.* (no publicado). El trabajo trata sobre la fenología de las especies presentes en el matorral xerófilo que se encuentra en el área de estudio, determinando tres categorías de comportamiento: especies con floración seguida de precipitación pluvial, especies con floración fuera de la temporada de lluvia y especies con patrón de floración irregular. Aunque esta agrupación de especies se hizo con base en el comportamiento con respecto a la precipitación, el trabajo presenta un segundo enfoque al relacionar los patrones fenológicos con las formas de vida. Concluyeron que las formas arbustivas presentan floración a lo largo de todo el año, aumentando sus niveles durante el otoño y el invierno, en tanto que el grupo de las suculentas florece en la temporada seca y cálida. Para las arbóreas, la floración es continua durante todo el año.

Sobre especies anuales del desierto, se encuentran los trabajos de Beatley (1967) y Kemp (1983) y Ehleringer *et al.* (1991). En ellos se describe la total dependencia de las anuales hacia la precipitación. Otros autores han estudiado particularmente al "mezquite" (Nilsen *et al.*, 1983; Galindo y García, 1991), destacando el carácter freatofito de la especie. Otros más han analizado los patrones fenológicos al nivel de la comunidad (Baker *et al.*, 1982; Kemp, 1983; Turner y Randall, 1987; Ratchke, 1988; Bertiller *et al.*, 1991). En estos trabajos concluyen que la asincronía fenológica que existe entre las especies que forman la comunidad depende de la habilidad que cada una de ellas tiene para poder aprovechar el agua y nutrientes almacenados en el suelo.

Como sucede para los estudios sobre producción y caída de hojarasca, los trabajos sobre descomposición se han desarrollado predominantemente en comunidades de regiones tropicales y templadas (Bocock, 1964; Kiffer *et al.*, 1981, entre otros). Los estudios sobre

este aspecto en comunidades de regiones áridas son relativamente recientes. Moorhead y Reynolds (1989) concluyeron en su trabajo sobre descomposición de hojarasca en el Desierto Chihuahuense que los factores físicos son más importantes de lo que hasta entonces se había considerado, debido a la degradación fotoquímica de la lignina, incrementada por las altas temperaturas y condiciones alternas de sequía y humedad características del desierto. Estos resultados fueron confirmados por Montaña *et al.* (1988) quienes, al analizar la composición química de la hojarasca remanente a través del desarrollo de un experimento de descomposición, llevado a cabo igualmente en el Desierto Chihuahuense, encontraron que la relación C:N permanece constante, sugiriendo poca actividad biológica a pesar de la rapidez de eliminación de hojarasca. Otros investigadores no sólo han analizado la importancia de los factores físicos en los ambientes áridos, sino el papel que juegan en estos ambientes organismos tan especializados en la degradación de celulosa como son las termitas (Whitford, *et al.*, 1981, 1982b, 1988; Elkins *et al.*, 1982).

El presente trabajo se desarrolló en un matorral xerófilo de acuerdo con Rzedowski (1978). Shreve (1937, 1951), Shreve y Wiggins (1964) y Wiggins (1980), describieron la flora y la vegetación de los grandes territorios áridos y semiáridos del noroeste del país a los que, divididos en varias regiones fitogeográficas, denominaron genéricamente Desierto Sonorense y Región del Cabo, afirmando que sus límites se encuentran en el Estado de Baja California Sur. Ellos también concluyeron que este Estado posee en la mayor parte de su extensión matorrales xerófilos. Villa Salas (1968) describió la vegetación de la región meridional del Estado desde el punto de vista forestal y denominó a la mayor parte de la vegetación de las llanuras aluviales como "selvas deciduas". Wiggins (1980) describió las mismas áreas como pertenecientes a la Región Arido-Tropical, siendo ésta una de las regiones que adicionó a las previamente descritas por Shreve en 1951, y determinó que la vegetación está compuesta por diversos matorrales xerófilos.

Florísticamente estas regiones han sido y siguen siendo motivo de estudio. Sin embargo, desde el punto de vista ecológico sólo hasta los últimos años se ha empezado a desarrollar investigación al respecto.

3. DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO

3.1. DESCRIPCION GENERAL

El trabajo se realizó en la región meridional de la Península de Baja California, con coordenadas geográficas 24° 08' de latitud norte y 110° 26' de longitud oeste. El área es básicamente una gran llanura aluvial que corre de la costa del Océano Pacífico a la costa del Golfo de California. Está limitada por las elevaciones montañosas de la Sierra de La Giganta al norte y de la Sierra de La Laguna al sur. El matorral xerófilo establecido en el área brinda un paisaje inconfundiblemente árido en la temporada de sequía, pero después de las lluvias y sobre todo de verano, muestra una fisonomía tropical. Tales peculiaridades confieren a esta región características que hacen aún más interesante su estudio.

3.2. SITIO DE ESTUDIO

Para llevar a cabo este trabajo, se delimitó una parcela de 2,500 m² dentro de la vegetación natural, representativa de las condiciones dominantes en la región. El sitio está ubicado en las inmediaciones del poblado El Comitán, 12 km al oeste de la ciudad de La Paz, en el extremo suroccidental de la Bahía de la Paz (Fig. 1).

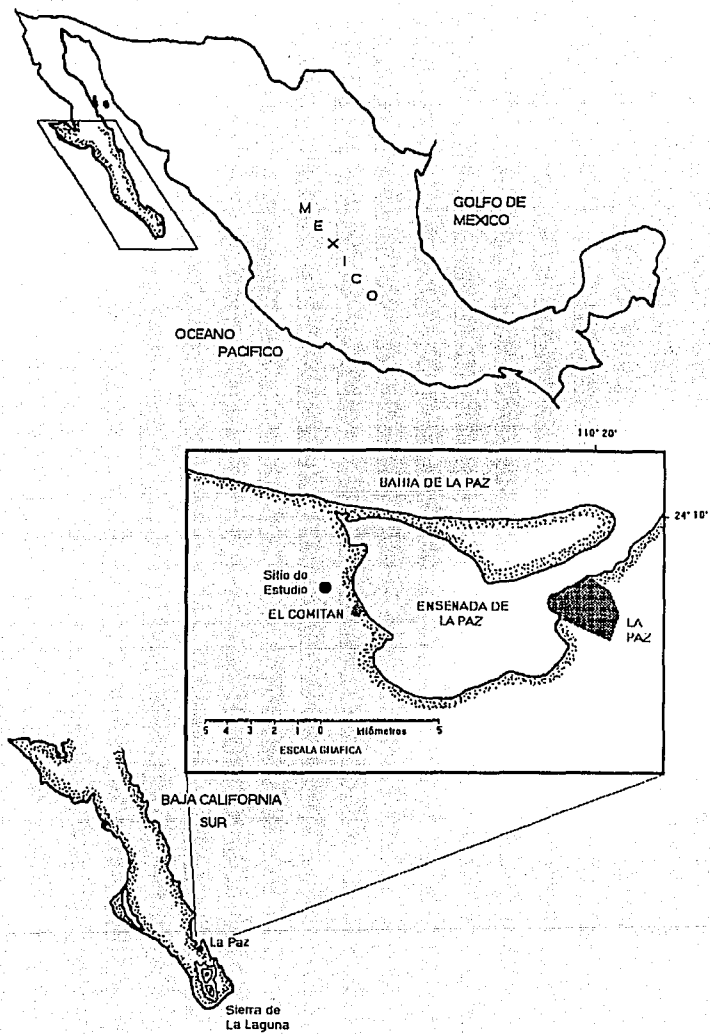


Fig. 1. Localización del sitio de estudio

3.3. FISIOGRAFIA, GEOLOGIA Y SUELOS

La gran llanura aluvial se formó desde el Pleistoceno por la acumulación de material derivado de roca granítica proveniente de la Sierra de La Laguna, que se localiza al sureste (Hammond, 1954). La llanura tiene un rumbo norte-sur, sin encontrar ninguna elevación importante. Su altitud promedio es de 200 m.s.n.m. Hacia el noroeste colinda directamente con la parte más estrecha (alrededor de 45 km de costa a costa), de toda la península.

El área tiene una ligera pendiente hacia el mar, que no excede los 10° y se encuentra profusamente disectada por arroyos superficiales que sólo transportan agua durante las eventuales precipitaciones que se presentan en verano e invierno. El sitio se encuentra en las inmediaciones de uno de estos arroyos, denominado La Ardilla.

Los suelos son Yermosoles y Xerosoles (típicos de zonas áridas), según la clasificación FAO/UNESCO 1968, modificada por CETENAL en 1970 (CETENAL, 1975); son predominantemente profundos, de colores claros y de textura gruesa. Algunos perfiles presentan una importante acumulación de carbonatos en el horizonte "B" y en la región se ha encontrado que llegan a formar horizontes cálcicos. Aunque en las zonas cercanas a la costa se registra un aumento gradual de salinidad, en la mayor parte del área, representada por el sitio de estudio, no se presentan fases, ni químicas ni físicas, que limiten el crecimiento de las plantas.

3.4. CLIMA

La determinación del clima se hizo con base en los registros de la estación La Paz, localizada aproximadamente 6.5 km al sureste de El Comitán. El clima de la región es BW(h')hw(e), muy seco, cálido y extremoso (García, 1973). La precipitación se distribuye en dos periodos: el más importante por su volumen ocurre en el verano y se encuentra frecuentemente

influenciado por la presencia de huracanes, cuya formación en el Pacífico es común durante esa época. El otro periodo ocurre durante el invierno y a las lluvias invernales se les conoce localmente como "equipatas". Las lluvias estivales representan el 70% del total anual, según registros de 50 años (INEGI, 1981b). La distribución de las lluvias en esas dos etapas provoca una marcada estacionalidad con una época de sequía de hasta cinco meses, generalmente de abril a julio. En el mismo lapso, además de la mayor sequía, se registran también los mayores índices de radiación (Troyo-Diéguéz *et al.*, 1990).

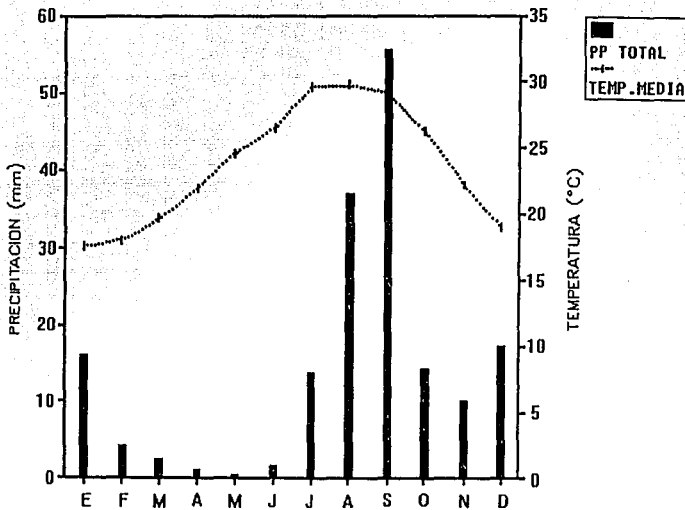


Fig. 2. Precipitación y temperatura registrados en la Estación La Paz durante un periodo de 50 años (INEGI, 1981a, b)

La precipitación total y la temperatura media anuales para un intervalo de 50 años (INEGI 1981, a, b), son de 173.6 mm y 23.8 °C respectivamente (Fig. 2), pero en la región, como es común en las zonas áridas, la precipitación presenta una marcada variabilidad año con

año. Un factor importante a nivel regional que se suma a la característica variabilidad anual de las precipitaciones en las zonas áridas, es la alternancia de condiciones de relativa sequía y humedad que se presentan en forma cíclica por la influencia del fenómeno meteorológico conocido como "El Niño-Oscilación del Sur" (Salinas *et al.*, 1990). Así, a un periodo de años relativamente húmedos le sigue un periodo de años relativamente secos, sin alterar el hecho de que las precipitaciones se presentan en forma estacional. En la Fig. 3 puede observarse la gran variación en precipitación que hubo durante el periodo de estudio, que se desarrolló de enero de 1989 a junio de 1993.

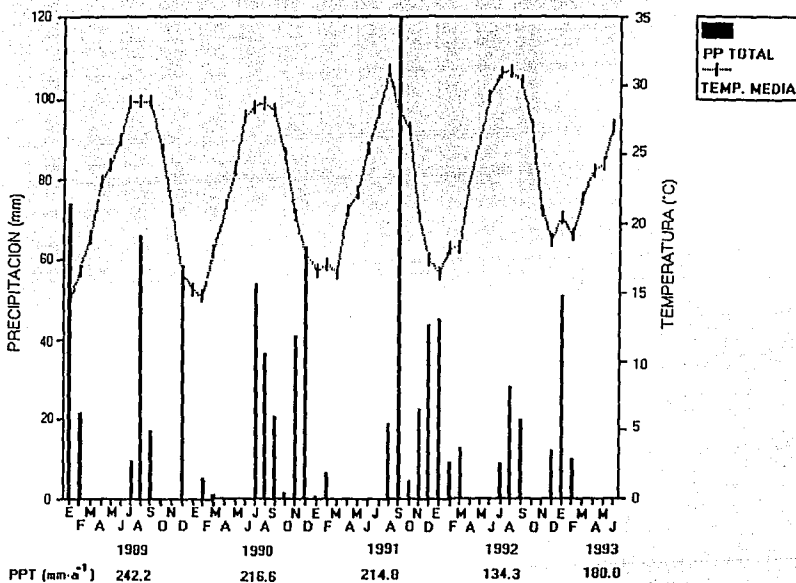


Fig. 3. Precipitación y temperatura registrados durante el periodo de estudio en la Estación La Paz.

3.5. FITO GEOGRAFIA

El área de estudio se encuentra en la zona de transición entre el Desierto Sonorense y la Región del Cabo (Shreve, 1937; Wiggins, 1980). La diferencia básica entre ambas regiones biogeográficas está dada por el carácter tropical de la Región del Cabo, ya que en ella se encuentra la única comunidad de selva baja caducifolia de la Península de Baja California. Dicha comunidad tiene la característica de ser la que se ha establecido en nuestro país en las condiciones climáticas más extremas. En cambio, el Desierto Sonorense tiene elementos y fisonomía fundamentalmente áridos.

El establecimiento de las especies tropicales en la Región del Cabo tiene su origen en los procesos geológicos ocurridos durante la formación de la península y que dieron lugar a la configuración que actualmente conocemos. El gran batolito que forma la Sierra de La Laguna, elemento principal de la Región del Cabo, se desprendió de la masa continental durante el Mioceno Temprano (15 millones de años antes de nuestra era. Savage, 1960). Esa época fue la de mayor dominancia de la geoflora madro-terciaria, debido a un incremento en las condiciones de aridez, aunque al parecer existía en la región una mezcla de floras del Terciario (Murphy, 1983). De gran importancia es el hecho de que el batolito nunca estuvo sumergido, por lo que funcionó como un "Arca de Noé", transportando especies que conservarían a lo largo del tiempo y que darían lugar, por una parte, a una vegetación con características tropicales y, por otra, a una importante cantidad de especies endémicas.

En cuanto al resto de la península, sufrió en diversas etapas hundimientos y emergencias, que dieron lugar al establecimiento de diversas floras a través del tiempo, aunque a finales del Mioceno la geoflora madro-terciaria era la dominante (Savage, 1960, Axelrod, 1978). Según Axelrod (1979), fue hacia el fin del Plioceno que se definió la actual estructura florística de la península.

3.6. FLORA Y VEGETACION

Por encontrarse en una zona transicional, la región presenta en su fisonomía y en su composición florística elementos áridos y tropicales, con abundancia de formas suculentas. El carácter tropical se puede observar al final de una temporada de importante precipitación. La riqueza florística de la localidad está determinada por 120 especies de plantas vasculares, que agrupadas por su forma de crecimiento dan un total de 13 árboles, 42 arbustos, 31 hierbas anuales, 12 hierbas perennes, 10 suculentas, 9 trepadoras y 3 parásitas (León de la Luz *et al.*, en revisión).

La comunidad presenta dos condiciones de acuerdo con su distribución en el paisaje. La primera, muy restringida, es la que se encuentra a lo largo de los lechos de los arroyos, en donde los componentes arbóreos son generalmente más robustos que en el resto del área, debido a la mayor disponibilidad de humedad en el suelo. La segunda, que es la más representativa, es la que se da sobre la llanura aluvial propiamente, en donde los individuos son más bajos y se encuentran notoriamente más espaciados en relación con los de los arroyos (León de la Luz *et al.*, en revisión). Sin embargo, más espaciados no significa necesariamente aislados, pues es frecuente encontrarlos reunidos en manchones en los que coexisten dos o más especies, formando "islas de diversidad" (Búrquez y Quintana, 1994). La distribución de plantas perennes bajo la sombra de un árbol "nodriza" se explica porque bajo su copa se encuentran mejor protegidas de la insolación y depredación, además de crecer en ambientes más fértiles y húmedos (Búrquez y Quintana, 1994).

De acuerdo con Arriaga *et al.* (1989), el tipo de vegetación es el matorral sarcocaulé, en el que las especies estructuralmente más importantes, por su Índice de Valor de Importancia (Dye y Walker, 1980) dentro de la comunidad son las siguientes: *Fouquieria diguetii* (Fouquieriaceae), *Prosopis articulata* (Leguminosae), *Cyrtocarpa edulis* (Anacardiaceae), *Pachycereus pringlei* (S. Watson) Britton & Rose (Cactaceae), *Bursera microphylla* (Burseraceae), *Jatropha cinerea* y *J. cuneata* (Euphorbiaceae) (Arriaga *et al.* 1989). En

conjunto, estas especies representan el 84% del total del valor de importancia de la comunidad. En la Fig. 4 se encuentra representado el perfil esquemático de la comunidad (tomado de Arriaga *et al.*, 1989). Para dar una mejor idea de la fisonomía de la comunidad, en el Apéndice 1 se hace una breve descripción de estas especies (basada en Wiggins, 1980) y se proporciona también alguna información sobre cómo son utilizadas por la fauna del lugar.

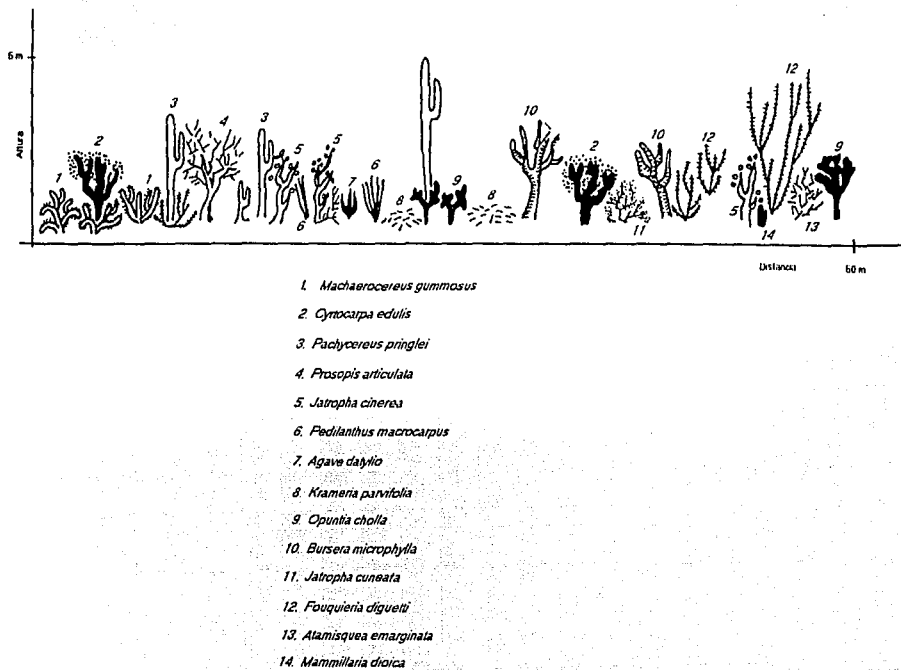


Fig. 4. Perfil esquemático del sitio de estudio.

3.7. FAUNA

El ecosistema en estudio alberga numerosas especies de animales, pertenecientes a grupos variados. De los invertebrados poco se sabe debido a lo extenso del grupo, aunque el Phylum Arthropoda ha sido el más estudiado (M.L. Jiménez, com. pers.). Con base en un estudio realizado sobre los artrópodos plaga de la Ciudad de La Paz, próxima al área de estudio, eliminando las especies que han sido introducidas o que están relacionadas con actividades humanas, hasta ahora han sido identificados organismos pertenecientes a trece familias, así como alrededor de otras cien especies de familias diferentes. Todos ellos representan tan sólo una pequeña fracción de la enorme cantidad de especies que se sabe que existe en condiciones naturales (M.L. Jiménez, com. pers.). Gran parte de las especies de artrópodos que se encuentran en El Comitán son fitófagos, o utilizan estructuras vegetales para la construcción de sus nidos. De singular importancia para el presente estudio son los Ordenes Orthoptera (termitas) e Hymenoptera (hormigas), por ser grandes consumidores de hojarasca en el desierto. Se han identificado tres familias de termitas en El Comitán: Termitidae, Kalotermitidae y Rhinotermitidae, en tanto que de hormigas se han registrado ya nueve especies (M.L. Jiménez, com. pers.).

En cuanto a los vertebrados, el grupo mejor representado es el de las aves, con alrededor de 53 especies, de las que 43 son residentes durante todo el año y 10 son migratorias de invierno (R. Rodríguez-Estrella, com. pers.). Más de las dos terceras partes de las especies residentes son básicamente herbívoras, ya que la dieta de la mayoría de ellas incluye frutos y semillas, además de insectos en proporción variable (una especie también es polinófaga y otras dos se alimentan de néctar); el resto de las especies residentes son depredadoras. De las especies migratorias, la mayoría se alimentan de semillas e insectos, una de néctar y dos son depredadoras.

Las especies vegetales más forrajeadas por las aves son: de frutos y semillas, *Bursera microphylla* y *Jatropha cinerea*; de néctar, *Fouquieria diguetii* y de polen y frutos, las grandes

cactáceas como *Pachycereus pringlei* (cardón), *Machaerocereus gummosus* (Pitahaya agria) y *Lophocereus schottii* (garambullo). Los frutos de las cactáceas son tan importantes en su dieta, que las aves cuya alimentación es parcialmente frugívora durante la mayor parte del año, se alimentan casi exclusivamente de ellos durante la temporada en la que las cactáceas se encuentran en fructificación (R. Rodríguez-Estrella, com. pers.).

Tras un periodo importante de lluvia se producen recursos disponibles para los consumidores. En la región tales recursos se presentan en gran abundancia, debido posiblemente al carácter árido tropical de la región. Un fenómeno interesante es el que se presenta por la diferencia en la dieta de varias especies de aves, que en la región se alimentan de frutos, granos e insectos y que en otras regiones más desérticas, son granívoras o insectívoras estrictas (R. Rodríguez-Estrella, com. pers.).

Con respecto a los anfibios hay dos especies de pequeños sapos cavadores, *Bufo punctatus* Baird & Girard y *Scaphiopus couchi* Baird, que son insectívoros y despliegan una gran actividad inmediatamente después de una fuerte lluvia de verano, en la que salen por cientos para aparearse y posteriormente ovopositar en las charcas, en donde se lleva a cabo el desarrollo de los juveniles (P. Galina, com. pers.).

Entre los reptiles, hay 12 especies de lacertilios (9 diurnas y 3 nocturnas), de las que dos son herbívoras: *Dipsosaurus dorsalis* (Baird & Girard) "cachora" y *Ctenosaura hemilopha* (Cope) "iguana", que en su dieta incluyen flores de *Jatropha cinerea* y de *Cyrtocarpa edulis* y hojas y flores de *Prosopis articulata*. También hay alrededor de 18 especies de ofidios (entre las que se cuentan tres de *Crotalus*: *C. enyo* (Cope), *C. mitchelli* (Cope) y *C. ruber* Cope), todas ellas depredadoras (P. Galina, com. pers.).

Dentro de los mamíferos, se encuentran en la región cinco Ordenes: Rodentia, Chyroptera, Lagomorpha, Carnivora e Insectívora (S. Alvarez-Cárdenas, com. pers.). El grupo de los roedores es el más importante y está representado por cuatro familias, de las que la Heteromyidae es la más numerosa. Sus individuos tienen hábitos nocturnos y son altamente especializados en el consumo de semillas, que guardan y transportan dentro de abazones. Las

especies de esta familia son: *Dipodomys* sp. "rata canguro", que es la más numerosa, *Chaetodypus arenarius* (Merriam) y *Ch. baileyi* (Merriam) "ratones de bolsas". De la Familia Cricetidae se encuentran las especies *Peromyscus eva* Thomas y *P. maniculatus* (Wagner) "ratones de campo" y *Neotoma lepida* Thomas "rata de campo", que por su talla es la especie de roedor con mayor biomasa de la zona (S. Alvarez-Cárdenas, com. pers.). Todos son herbívoros y tienen hábitos diurnos y nocturnos. La Familia Sciuridae está representada por una pequeña ardilla: *Ammospermophilus leucurus* (Merriam) "juancito", que aunque es básicamente herbívora, puede tener una dieta omnívora en periodos de escasez. La Familia Geomyidae tiene una especie: *Thomomys umbrinus* (Richardson) "tuza", que se alimenta principalmente de raíces y de plantas, vivas o muertas, cercanas a su madriguera.

Entre los quirópteros están *Pipistrellus hesperus* (H. Allen) y *Eptesicus fuscus* (Palisot de Beauvois), que se alimentan básicamente de insectos.

Las especies de lagomorfos son *Silvylagus auduboni* (Baird) y *S. bachmani* (Waterhouse) "conejos" y *Leptus californicus* Gray "liebre", que se alimentan de plantas vivas, principalmente anuales.

Las especies de carnívoros son *Canis latrans* Say "coyote", de la Familia Canidae; *Spilogale putorius* (Linnaeus) "zorrillo" y *Taxidea taxus* (Schreber) "tejón", de la Familia Mustelidae; *Procyon lotor* (Linnaeus) "mapache", de la Familia Procyonidae y *Lynx rufus* (Schreber) "gato montés", de la Familia Felidae.

El insectívoro que se encuentra en El Comitán es también el mamífero más pequeño, *Notiosorex crowfordi* (Coue) "musaraña" (S. Alvarez-Cárdenas, com. pers.).

3.8. ACTIVIDADES HUMANAS

La ganadería extensiva se practica tradicionalmente en la región meridional del Estado desde hace aproximadamente 250 años, cuando fueron introducidas las primeras cabezas de ganado (Cariño y Martínez, 1994). Debido a los diversos mecanismos de defensa que poseen varias

especies vegetales, tanto químicos como morfológicos, el ganado se alimenta selectivamente sobre determinadas especies del matorral, afectando en forma directa la fisonomía y estructura de la vegetación. Debido al carácter caducifolio de la vegetación y a la fuerte sequía que afecta a la región antes de las lluvias de verano, algunas especies de cactáceas son también consumidas en estos periodos, generalmente después de la preparación previa por parte de los ganaderos.

Otra actividad común en la región es la poda selectiva de ramas de especies como *Prosopis articulata*, que se utilizan en la fabricación de carbón; asimismo, se lleva a cabo la extracción de troncos y ramas de algunas especies que se usan en la construcción de cercas y techados, principalmente.

Tanto la ganadería extensiva como la extracción selectiva de madera (individuos completos, troncos o ramas), eran frecuentes en el área en la que se encuentra el sitio de estudio hasta hace 16 años, que fue cercada y excluida así de las actividades señaladas. El área total cercada comprende 191 ha. El único vestigio que se puede observar en la actualidad es en la mayoría de los individuos de *Prosopis* sp., con ramificaciones más bajas y más achaparrados de lo normal debido a la poda frecuente a la que fueron sometidos en el pasado. No existe en la actualidad ninguna evidencia de que en el sitio la vegetación haya sido quemada alguna vez y no son frecuentes en la región los incendios naturales dentro del matorral.

Cabe subrayar que la ganadería extensiva ha impactado prácticamente toda la zona en la que se distribuye el matorral. Tal situación se debe a que las únicas áreas cercadas son las que se dedican a la agricultura o que fueron cercadas posteriormente a la introducción del ganado, como en el caso del sitio de estudio. Por esta razón es improbable que exista un sitio en el que pudiera considerarse que la vegetación no ha sido modificada. Al comparar el sitio de estudio con áreas menos afectadas la única diferencia importante es la que ya se mencionó para los individuos de *Prosopis* sp. La poda frecuente para la fabricación de carbón es una práctica común y que se manifiesta mayormente, como es de esperarse, en las zonas aledañas a poblaciones.

4. PRODUCCION DE HOJARASCA

4.1. INTRODUCCION

Una gran parte de la PPN terrestre se encuentra en el dosel de la vegetación, que periódicamente cae como hojarasca hacia la superficie del sustrato. La caída de hojarasca representa un vínculo esencial en el ciclo producción-descomposición y es, por lo tanto, un proceso fundamental en los ecosistemas terrestres. Para los procesos biogeoquímicos, la caída de hojarasca representa la mayor vía del flujo de nutrientes (Meentemeyer *et al.*, 1982).

La producción de hojarasca se puede emplear como índice de la producción primaria neta, ya que la caída de hojarasca desde el dosel representa alrededor del 83% del total de la transferencia de energía (Gosz *et al.*, 1978; Nye, 1961). Para cuantificarla no se requiere de un método destructivo, como los métodos de cosecha tradicionales que requieren el corte de todas las estructuras vegetales en dos parcelas con una diferencia de tiempo conocida, con el fin de determinar el incremento en biomasa. Además, permite conocer los patrones de caída de las diversas estructuras y el contenido de nutrientes que por esta vía alcanzan el suelo. Por otra parte, se pueden hacer comparaciones objetivas entre el aporte real de hojarasca y las tasas de descomposición de una especie determinada (Alvarez *et al.*, 1992).

La producción de hojarasca está controlada tanto por factores climáticos como edáficos (Bray y Gorham, 1964; Meentemeyer *et al.*, 1982). En los ecosistemas en los que el agua es el principal controlador de la producción de biomasa, la vegetación puede considerarse como un transformador de agua en energía cuya eficiencia depende, en gran parte, de los mecanismos que tienen sus componentes para utilizar el agua (Noy-Meir, 1973). Como resultado de ello, la productividad primaria en los ecosistemas áridos está estrechamente relacionada con la precipitación (Murphy y Lugo, 1986; Whittaker y Niering, 1975). En dichos ambientes se suma, además, la variabilidad anual característica con la que se presentan las precipitaciones, traduciéndose en una producción anual de hojarasca igualmente variable e

impredecible.

El agua es el principal responsable de la producción global de hojarasca en la comunidad en estudio, que resulta en su gran estacionalidad. Es por ello que la respuesta de la comunidad a la disponibilidad de agua se refleja en "pulsos" de relativamente corta duración, considerando el corto periodo entre la ocurrencia de las precipitaciones y la pérdida de estructuras fotosintéticas. Sin embargo, la dimensión de tales "pulsos" (cantidad de hojarasca producida) depende de la cantidad de agua disponible para las plantas durante cada periodo de lluvias, la capacidad del suelo para retenerla y la posibilidad de las plantas para utilizarla. En este sentido, cabe llamar la atención sobre la influencia que tiene en la región el fenómeno meteorológico llamado "El Niño-Oscilación del Sur", que produce ciclos de años relativamente húmedos que se alternan con años relativamente secos y que se suman a la ya mencionada variabilidad anual característica de las zonas áridas.

Estimar la hojarasca producida por una comunidad vegetal (que nos indica cuánto hay de recursos aprovechables para los consumidores), así como la variación temporal en los diversos componentes del mantillo es esencial para el estudio del flujo de energía dentro del sistema en estudio. Es por ello que los objetivos principales que se plantearon para el presente capítulo fueron:

- Estimar la producción de hojarasca de las especies dominantes en el matorral sarcocaula de El Comitán.
- Calcular la proporción con la que contribuye cada una de las especies estudiadas al aporte total de hojarasca para la comunidad.
- Calcular la proporción con la que contribuyen las especies dominantes en conjunto al aporte total de hojarasca para la comunidad.
- Determinar si las especies dominantes del matorral reflejan confiablemente el comportamiento de la comunidad, en cuanto a producción de hojarasca se refiere.
- Determinar los patrones de caída de las diversas estructuras que conforman la

hojarasca de las especies perennes dominantes de un matorral sarcocaule.

- Analizar la relación que existe entre los patrones de caída de las diversas estructuras vegetales con varios factores climáticos, sobre todo con la precipitación y la temperatura, que se consideran determinantes en los ambientes áridos.
- Reconocer similitudes de respuesta entre las especies a los factores climáticos que pudieran permitir su agrupamiento. En esta forma se determinaría la existencia de grupos de especies con estrategias fisiológicas semejantes.

4.2 METODOLOGIA

El método de colecta de hojarasca, entre los métodos de cosecha, es el más sencillo de los métodos de cuantificación de productividad epigea (Alvarez *et al.*, 1992). Es un método que se ha utilizado desde mediados del presente siglo para hacer este tipo de estudios (Bray y Gorham, 1964). El método ha demostrado ser práctico y el manejo de los datos ha sido mejorado y adecuado a las condiciones de cada comunidad vegetal.

El estudio se realizó sobre las especies perennes dominantes, no suculentas, de la comunidad: *Fouquieria diguetii*, *Prosopis articulata*, *Bursera microphylla*, *Cyrtocarpa edulis*, *Jatropha cinerea* y *Jatropha cuneata*. La estimación de la producción de hojarasca y los patrones de caída de las diversas estructuras vegetales, tanto para cada una de las especies en estudio como para la comunidad, se realizó con base en registros de captura de hojarasca. La hojarasca se capturó en trampas conformadas por un marco de madera de 1 m² cubierto por malla de vinil de 1.4 mm de abertura y sostenido por postes a una altura de 60 cm (en una adaptación de Bracho y Puig, 1987). Se comprobó que la trama de la malla fuera suficientemente reducida para atrapar y retener estructuras tan pequeñas como las flores de *P. articulata* y *B. microphylla*, sin impedir el paso del viento y el agua.

La cactácea columnar *Pachycereus pringlei* no fue considerada en el muestreo a pesar de que le da un rasgo fisonómico característico a la comunidad estudiada, debido a que su

forma de crecimiento hace que su aporte a la PPN prácticamente no se pueda cuantificar con el método aquí utilizado. El poco material fotosintético y de estructuras reproductivas con el que participa mes con mes lo excluye, al igual que a todas las demás cactáceas, de la estimación de productividad con base en métodos de colecta de hojarasca. Su aporte es puntual espacialmente, ya que son individuos que generalmente mueren en pie o caen por efecto de viento y las lluvias torrenciales y la necromasa permanece en el sitio en el que alcanza el suelo hasta que se desintegra.

En virtud de los objetivos que se plantearon, fue necesario realizar, por una parte, un muestreo aleatorio para estimar la producción de hojarasca y, por otra, un muestreo estratificado para obtener los patrones de caída de las diferentes estructuras vegetales. A continuación se describe el método utilizado para cada apartado de este capítulo.

4.2.1. PRODUCCION DE HOJARASCA

En la parcela de 2,500 m² se distribuyeron aleatoriamente 40 trampas de captura de hojarasca. La hojarasca fue colectada mensualmente durante 17 meses (a partir de diciembre de 1991 hasta abril de 1993). El material fue colocado en bolsas de papel y secado en un horno de ventilación a 65 °C por 72 h.

Posteriormente, se hizo una separación de la hojarasca de las especies dominantes por estructuras y por especie, en: material fotosintético (hojas y peciolas), no fotosintético (necromasa) y estructuras reproductivas (flores, frutos y semillas). Una vez separadas, las estructuras se volvieron a secar y se pesaron en una balanza analítica OHAUS, con una resolución de décimas de miligramo. También se tomó registro del peso total de la hojarasca capturada correspondiente a las especies perennes que no pertenecen al grupo de las dominantes (a las que se llamó "otras especies"). Los datos así obtenidos se analizaron calculando la media aritmética y la desviación estándar de las capturas mensuales de las diferentes estructuras para cada especie.

4.2.2. CAMBIOS TEMPORALES DE LOS DISTINTOS ELEMENTOS DE LA HOJARASCA

Para analizar los cambios temporales de los distintos elementos de la hojarasca, el número de trampas necesarias para obtener un muestreo significativo se determinó con base en la media, la desviación estándar y la varianza acumuladas del total del material recolectado por trampa durante el primer mes (enero de 1989). Cabe destacar que durante ese mes la captura fue abundante porque las especies se encontraban en periodo de producción. Los parámetros dejaron de oscilar alrededor de las 12 trampas, por lo que se consideró apropiado utilizar un total de 20 trampas distribuidas en la parcela de 2,500 m².

Para hacer el diseño de distribución de las trampas, se realizó el inventario de las especies en estudio, dentro de la parcela de 2,500 m². Cada individuo con un diámetro basal superior a 3 cm fue registrado, con su altura y cobertura. Todos los individuos fueron numerados y se agruparon en categorías de cobertura por especie. Con base en los resultados, los individuos pertenecientes a las mayores categorías de cobertura se seleccionaron y sortearon, con el fin de determinar bajo cuales se colocaría cada trampa. La selección de esas categorías se hizo suponiendo que los individuos maduros reflejarían confiablemente los patrones de caída de hojarasca de cada especie.

El número de trampas fue de tres para *J. cuneata*, *P. articulata* y *B. microphylla*, en tanto que para *J. cinerea* y *F. digueti* fue de cuatro. Tal decisión se tomó con base en la densidad calculada para cada especie en el sitio. Cabe subrayar en este punto que prácticamente ninguno de los individuos muestreados se encontraba aislado. Todos estaban formando manchones de vegetación junto con ejemplares de otras especies, de tal manera que las frondas de individuos de diferentes especies estaban entremezcladas. Debido a ello, en todas las trampas se pudo registrar la caída de hojarasca de varias especies, además de la del individuo que se pretendía muestrear.

La hojarasca capturada se colectó mensualmente durante el periodo comprendido entre

enero de 1989 y octubre de 1990 (34 meses en total). El material fue colocado en bolsas de papel y secado en un horno de ventilación a 65 °C por 72 h. Posteriormente se separaron las estructuras de cada especie en: material fotosintético (hojas y peciolo), material no fotosintético (necromasa y otras estructuras como las descamaciones del tronco de *Bursera* sp.), y estructuras reproductivas (flores, frutos y semillas). Cabe aclarar que como necromasa se consideraron estructuras tales como pedazos de corteza o ramas que ya estaban muertas desde algún tiempo antes de su caída.

Una vez separadas las diferentes estructuras, se volvieron a secar y se pesaron en una balanza analítica OHAUS. Los datos así obtenidos se analizaron calculando la media aritmética de las capturas mensuales de las diferentes estructuras para cada especie.

Como en todas las comunidades vegetales de zonas áridas, la producción de estructuras foliares de las especies que componen la comunidad en estudio presenta una gran estacionalidad. Con base en observaciones realizadas en el campo, se pudo constatar que todas las especies analizadas, a excepción de *Prosopis articulata*, perdían completamente el follaje durante la estación seca. Para *J. cinerea*, *J. cuneata*, *B. microphylla*, *C. edulis* y *F. diguetii*, la producción estival de estructuras foliares era posterior a la caída de las primeras lluvias de verano. En el periodo entre las lluvias de verano y de invierno, *J. cinerea*, *J. cuneata* y *F. diguetii* perdían completamente el follaje, en tanto que *C. edulis* y *B. microphylla* lograban en ocasiones retener parte de su fronda.

Con base en las observaciones descritas, para el estudio de los patrones de caída de estructuras foliares se hicieron análisis de correlación entre la caída de hojarasca mensual y la precipitación mensual. Dicha técnica consiste en calcular la correlación lineal (r) entre dos variables mediante el incremento de intervalos entre pares de datos. Si las variables se asocian con cierto intervalo de tiempo, el coeficiente de correlación será significativo cuando el desplazamiento de pares de datos coincida con el intervalo de tiempo del fenómeno estudiado (E. Ezcurra, com. pers., en Martínez-Yrizar y Sarukhán, 1990).

En cuanto al análisis de la caída de las estructuras reproductivas se buscó una relación

entre los resultados de cada especie con las variables climáticas por medio de un análisis de correlación múltiple. Las variables analizadas fueron: número de mes, peso de las flores, precipitación, temperaturas media, máxima y mínima, tasas de evaporación (de tina) e insolación. Los datos de las dos últimas variables fueron registros de la estación meteorológica de La Paz. Cabe señalar que únicamente se tuvieron registros de tasas de evaporación para 22 de los 34 meses en los que se desarrolló esta parte del estudio. El estudio se apoyó en observaciones generales que fueron realizadas en el campo sobre la estacionalidad de la aparición de las estructuras florales.

4.3. RESULTADOS

4.3.1. PRODUCCION DE HOJARASCA

Cuadro 1. Contribución de hojarasca total y por especie de las especies dominantes y porcentaje del aporte por las diferentes estructuras. El periodo de captura fue de diciembre de 1991 a abril de 1993.
* = $\times 10^{-3}$; ** = $\times 10^{-4}$

Especie	PRODUCCION DE HOJARASCA ($Mg \cdot ha^{-1} \cdot año^{-1}$)				
	Material Fotosin.	Estruct. Reprod.	Necromasa	Total	% de contribución
<i>Prosopis articulata</i>	0.1680 \pm 8*	0.0617 \pm 14*	0.0240 \pm 1*	0.2537 \pm 8*	33.7
<i>Fouquieria diguetii</i>	0.1833 \pm 2*	0.0385 \pm 2*	0.0011 \pm 1**	0.2229 \pm 10*	29.6
<i>Bursera microphylla</i>	0.0511 \pm 6**	0.0187 \pm 1*	0.0120 \pm 1*	0.0818 \pm 2*	10.9
<i>Cyrtocarpa edulis</i>	0.0626 \pm 5*	0.0089 \pm 1*	0.0022 \pm 1**	0.0737 \pm 4*	9.8
<i>Jatropha cinerea</i>	0.0331 \pm 3*	0.0021 \pm 1**	0.0012 \pm 2**	0.0364 \pm 2*	4.8
<i>Jatropha cuneata</i>	0.0273 \pm 2*	0.0028 \pm 6**	0.0000	0.0301 \pm 1*	4.1
Otras especies				0.0534 \pm 3*	7.1 = 7.1
	TOT. DE LAS spp. DOMINANTES = 0.6986 \pm 6*				
	TOTAL DE LA COMUNIDAD = 0.7520 \pm 7*				
% de estructuras producidas por las especies estudiadas	75.21	18.99	5.80		

En el Cuadro 1 aparecen los resultados estimados con base en la hojarasca total colectada para la parcela durante el periodo de estudio, así como el aporte por especie. La producción total de hojarasca estimada para las especies dominantes fue de 0.698 Mg·ha⁻¹·año⁻¹. Del gran total para dichas especies, el mayor porcentaje lo representó el material fotosintético, seguido por las estructuras reproductivas y finalmente por la necromasa. El orden de aporte por especie del grupo de las dominantes fue: *Prosopis articulata*, *Fouquieria diguetii*, *Bursera microphylla*, *Cyrtocarpa edulis*, *Jatropha cinerea* y *J. cuneata*.

En cuanto a la comunidad, la producción total de hojarasca fue de 0.752 Mg·ha⁻¹·año⁻¹. Las especies dominantes contribuyeron con más del 90% del total de hojarasca capturada durante este periodo.

4.3.2. CAMBIOS TEMPORALES DE LOS DISTINTOS ELEMENTOS DE LA HOJARASCA

4.3.2.1. Caída de Estructuras Vegetativas

De acuerdo con el análisis de correlación entre la captura de material fotosintético de las especies en estudio y la precipitación, aplicando el desfase mensual descrito en la metodología, se pudieron establecer tres grupos que presentaron diferentes patrones de caída de estructuras foliares (Fig. 5, a-f).

El primer grupo quedó representado por especies que pierden el follaje más rápidamente con relación a las otras especies, como *J. cinerea*, *J. cuneata* y *F. diguetii*. Estas especies presentan un lapso de tres meses de desfase entre el pico de mayor precipitación y la pérdida de material foliar (Fig. 5 a, b). En la Fig. 5 b se puede observar que el más alto coeficiente de correlación se presentó con un intervalo de desfase de tres meses, con un nivel de significancia de $p < 0.005$.

El segundo grupo quedó constituido por especies que conservaron el follaje por periodos variables, de acuerdo con las características de la precipitación que lo produjo, como *B. microphylla* y *C. edulis* (Fig. 5, c). En este grupo intermedio, el desfase con mayor coeficiente de correlación, y que fue significativo al 0.005, fue de cuatro meses (Fig. 5, d). Sin embargo, en la Fig. 5 c puede observarse una diferencia en la longevidad de las hojas. Las hojas producidas durante las precipitaciones de verano permanecieron en el árbol hasta por cuatro meses, en tanto que las hojas producidas durante las precipitaciones de invierno sólo permanecieron por dos o tres meses.

En el tercer grupo sólo quedó una especie: *P. articulata*, que pierde la mayor parte de su material fotosintético antes de las lluvias de verano. Tal especie retuvo sus hojas hasta después de la caída de las lluvias de invierno, además de que fue la única cuyos individuos no fueron completamente deciduos en ninguna época del año (Fig. 5, e, f). Para esta especie, los resultados del análisis de correlación no resultaron significativos para ningún intervalo de desfase entre la precipitación y la caída del follaje.

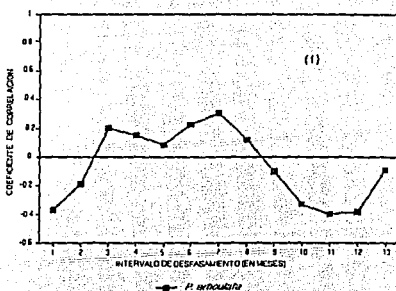
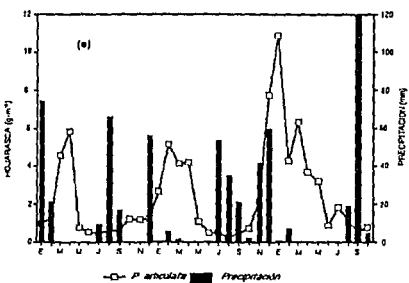
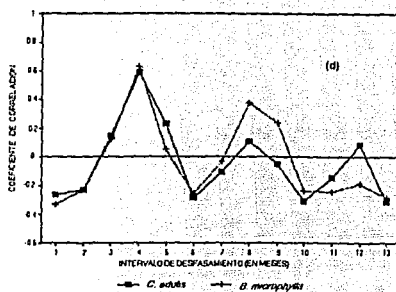
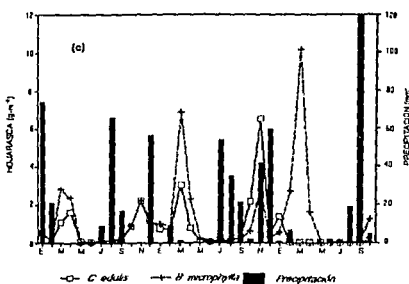
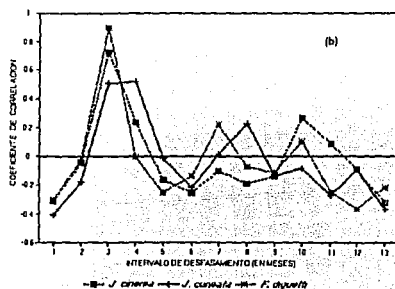
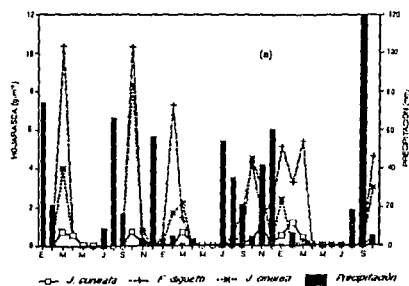


Fig. 5. Patrones de caída de hojarasca por grupo de especies: (a) especies que pierden rápidamente el follaje; (c) especies con diferencia en la longitud de las hojas; (e) especies perennifolias. Las Figs. (b), (d) y (f) representan para cada grupo el desfaseamiento, en meses, entre la ocurrencia de la precipitación mensual y el tiempo en el que se produjo la caída de hojas, indicado por el más alto coeficiente de correlación.

4.3.2.2. Caída de Estructuras Reproductivas

Con base en los resultados del análisis de correlación múltiple se estableció que la caída de flores se relacionaba con la temperatura en la mayor parte de las especies (Apéndice 2). En la Fig. 6 aparece el calendario de caída de estructuras reproductivas de las especies estudiadas. En él se puede observar que, exceptuando las especies estrechamente relacionadas de *Jatropha* spp., prácticamente cada especie tuvo su propio patrón de caída de flores. *Jatropha cinerea* y *J. cuneata* perdieron las flores durante la estación lluviosa. *F. diguetii* lo hizo durante todo el año, aunque presentó un incremento en el volumen de estructuras reproductivas recolectadas durante la estación seca. *C. edulis* retuvo las flores hasta las primeras lluvias. *B. microphylla* perdió estas estructuras en cualquier época del año independientemente de la caída de las lluvias, y *P. articulata* tiró estas estructuras de abril a agosto, durante un periodo bien establecido del año (Fig. 6).

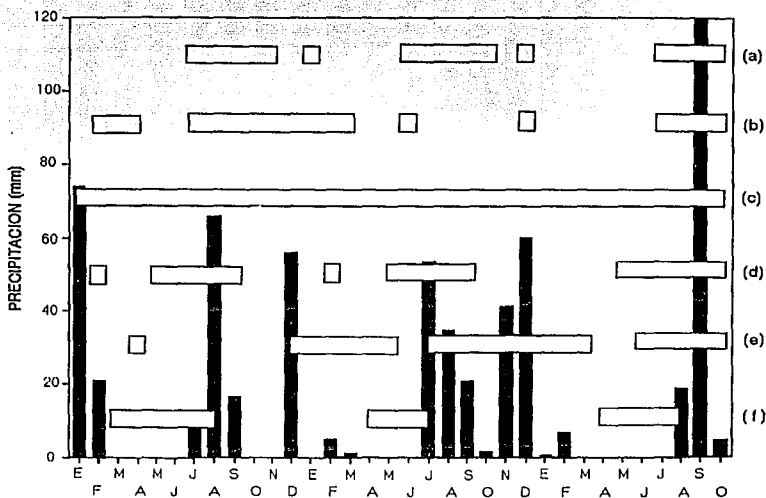


Fig. 6. Calendario de caída de flores de las especies estudiadas: (a) *J. cinerea*; (b) *J. cuneata*; (c) *F. diguetii*; (d) *C. edulis*; (e) *B. microphylla* y (f) *P. articulata*.

En cuanto a la caída de frutos, para *J. cinerea* y *J. cuneata* la captura se registró dos meses después de la primera captura de flores. *B. microphylla* y *P. articulata* perdieron los frutos tres meses después de perder las flores. Para *C. edulis* el registro de captura de frutos se hizo cuatro meses después del primer registro de flores.

Los frutos de *F. digueti* no caen de los individuos. Producen numerosas semillas aladas que son liberadas al viento cuando se abren. La mayor parte de los frutos de *F. digueti* que se capturaron fueron registrados como necromasa, por haberse producido durante algún periodo de crecimiento anterior. La producción de semillas fue continua durante todo el año, aunque los mayores registros se obtuvieron durante la estación húmeda.

Con base en los resultados se puede afirmar que una gran parte de los frutos y semillas de todas las especies estudiadas caen hacia el final de la estación seca.

4.4. DISCUSION

4.4.1. PRODUCCION DE HOJARASCA

El matorral tiene dos estaciones de crecimiento al año, determinados por los periodos de lluvia que se presentan en la región. Dependiendo básicamente de la cantidad de agua aportada por las precipitaciones y la eficiencia con la que sea retenida por el suelo y las plantas, la producción de hojarasca puede ser escasa o abundante durante las estaciones de crecimiento. La respuesta de la comunidad a la disponibilidad de agua se refleja en forma de "pulsos" de relativamente corta duración, considerando el corto periodo entre la aparición de material fotosintético y su caída al suelo .

La Fig. 7 representa la producción de hojarasca con base en los resultados obtenidos en las capturas. En la figura se incluyeron los datos obtenidos durante el muestreo que se realizó para obtener los patrones de caída de las diferentes estructuras vegetales, con el único fin de hacer un seguimiento cualitativo del patrón general de la comunidad. Aunque durante los tres

primeros años la producción de hojarasca podría estar sobreestimada debido al tipo de muestreo realizado, puede observarse claramente en la figura que el grupo de especies que pierden completa y rápidamente el follaje es el que incide mayormente en el patrón general de producción de hojarasca de la comunidad. En él se encuentran *J. cinerea*, *J. cuneata* y *F. diguetii* (Fig. 5 a). Por esta razón, el ecosistema dentro del que se encuentra la comunidad vegetal en estudio se puede clasificar entre los "controlados por el agua, con aportes discontinuos" (Noy-Meir, 1973), cuya representación gráfica aparece en la Fig. 8.

Los resultados de la producción global de hojarasca obtenida en la parcela experimental se compararon con los estimados para otras comunidades vegetales (Cuadro 2), particularmente con aquellas con patrones de caída de hojarasca estacionales, como las selvas bajas caducifolias. La comparación se hizo especialmente con las selvas bajas caducifolias considerando la similitud de especies que comparten éstas con el sitio de estudio, como por ejemplo *Bursera* sp., además de que la falta de datos cuantitativos para otros matorrales xerófilos restringe este tipo de comparaciones.

Como era de esperarse, la producción de hojarasca estimada para la comunidad en estudio ($0.752 \text{ Mg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$), estuvo muy por debajo de la obtenida para comunidades tales como los bosques y selvas húmedas, que alcanzan los $14.9 \text{ Mg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$ (Laudelot y Meyer, 1954; Bartholomew *et al.*, 1953, citados en Bray y Gorman, 1964) y de las selvas bajas caducifolias, que se encuentran entre 4.0 y $8.0 \text{ Mg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$ (Medina y Zelwer, 1972; Misra, 1972; Malaisse, 1978; Arnason y Lambert, 1982; Martínez-Yrizar y Sarukhán, 1990). No obstante que algunas de las especies del matorral en estudio son típicas de las selvas bajas caducifolias, la gran diferencia en la producción de hojarasca de ambas comunidades se explica fácilmente por la diferencia en el volumen de precipitación que reciben. Este factor climático determina que las selvas bajas caducifolias sean florística y estructuralmente más complejas que los matorrales (Murphy y Lugo, 1986; Lott *et al.*, 1987; Arriaga y León, 1989) y que tengan en consecuencia un nivel de productividad mayor.

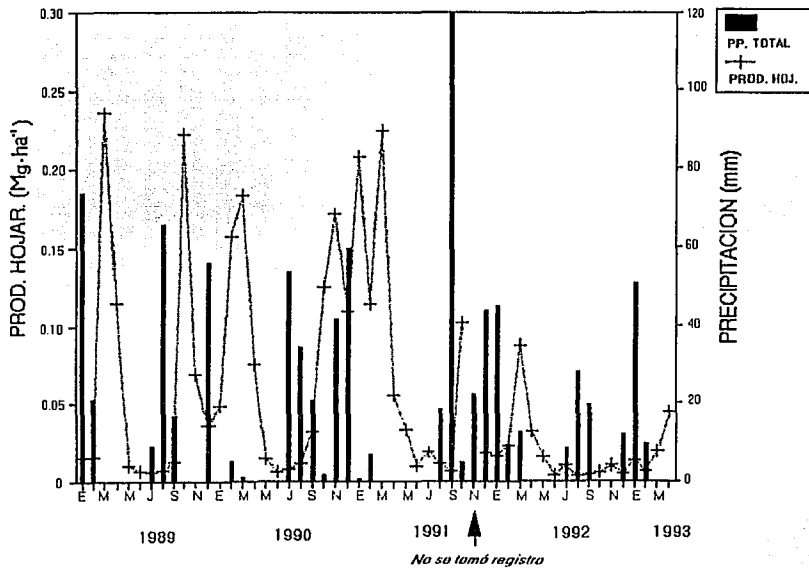


Fig. 7. Producción de hojarasca y precipitación, registrados durante el periodo de estudio.

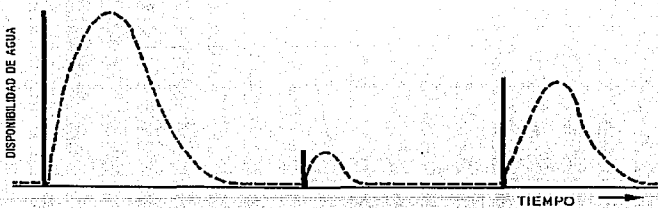


Fig. 8. Respuesta del sistema en forma de "pulsos" a la disponibilidad de agua. El diagrama corresponde al modelo "ampliamente separado" de Noy-Meir (1973).

Cuadro 2. Producción anual de hojarasca en diversas comunidades vegetales del mundo (tomado de Bray y Gorham, 1964; Puig, 1979; Dantas y Phillipson, 1989; Martínez-Yrizar y Sarukhán, 1990).

AUTOR	PAIS	COMUNIDAD VEGETAL	HOJARASCA TOTAL (Mg·ha ⁻¹ ·año ⁻¹)
SELVAS ECUATORIALES			
Jenny <i>et al.</i> (1949)	Colombia	Selva alta	10.2
Bartholomew <i>et al.</i> (1953)	Congo	Selva	12.3
Laudelot y Meyer (1954)	Congo	<i>Musanga cecropioides</i>	14.9
Puig (1979)	Guyana Francesa	Selva	8.7
Gong (1983)	Malasia	Selva	7.5
Dantas y Phillipson (1989)	Brasil	Selva alta	5.0 (12)
BOSQUES TEMPLADOS CALIDOS			
Hatch (1955)	Australia	<i>Eucaliptus marginata</i>	2.4
Claudot (1956)	Marruecos	<i>Eucaliptus camaldulensis</i>	5.0
BOSQUES TEMPLADOS FRIOS			
Bohmerie (1906)	Austria	Plantación de <i>Pinus nigra</i>	3.5
Perina y Vintrova (1958)	Checoslovaquia	<i>Pinus sp.</i>	3.6
Viro (1955)	Finlandia	<i>Pinus silvestris</i>	2.3
Anónimo (1960)	U.S.A.	<i>Pinus echinata</i>	3.8
BOSQUES ALPINOS Y ARTICOS			
Jenny <i>et al.</i> (1949)	U.S.A.	<i>Pinus contorta</i>	1.2
Levina (1960)	U.R.S.S.	<i>Pinus silvestris</i>	0.6
SELVAS BAJAS CADUCIFOLIAS			
Arnason y Lambert (1982)	Belice		4.3
Medina y Zelwer (1972)	Venezuela		8.2
Madge (1965)	Nigeria		5.6
Lugo <i>et al.</i> (1978)	Puerto Rico		2.9
Misra (1972)	India		7.7
Martínez-Yrizar y Zarukhán (1990)	México (valle) (colina)		6.6 4.0
MATORRALES XEROFILOS			
El presente estudio (1995)	México		0.75

De la proporción por estructuras con la que cada una de las especies seleccionadas contribuye a la producción total de hojarasca, el material fotosintético constituye la mayor parte (entre 60% y 75%). Este resultado era de esperarse considerando que, por una parte, la hoja es la unidad básica en la que se realiza la fotosíntesis y es por lo tanto indispensable para la planta la producción de estas estructuras en gran cantidad. Por otra parte la hoja es también, como consecuencia, la unidad de intercambio de gases y agua con la atmósfera y por lo tanto su fenología refleja el comportamiento de los parámetros climáticos.

El segundo lugar dentro de la producción total de la hojarasca producida por las especies en estudio lo ocupan las estructuras reproductivas (de 19% hasta más del 30%). Esta gran diferencia en proporción con respecto al material fotosintético es lógico, si se considera que entre los organismos superiores, como es el caso de las especies en estudio, las células reproductoras se forman en órganos especializados de las formas paternas y que una sola célula reproductora posee la información genética necesaria para el desarrollo de un nuevo organismo.

En tercer y último lugar en la producción total de hojarasca de las especies elegidas lo ocupa la necromasa (con aproximadamente 5%), que se definió desde el principio como los pedazos de corteza y ramas que ya estaban muertos algún tiempo antes de caer al suelo. Generalmente, la necromasa que alcanza el suelo es biomasa que se produjo durante alguna estación de crecimiento previa a la estación en la que ocurre la caída (Gosz *et al.*, 1978). El resultado es consecuente con el hecho de que este tipo de estructuras forman parte de la biomasa permanente de cada individuo y que tienen una tasa de recambio mucho menor que la del material fotosintético y la de las estructuras reproductivas.

La producción de hojarasca de las especies no dominantes (7.1%), fue considerablemente menor a la calculada para las especies dominantes seleccionadas. Como es de esperarse, las especies elegidas resultaron ser las mayores contribuyentes de hojarasca para este matorral sarcocaulé y, por lo tanto, se pueden considerar como buenas indicadoras de los patrones de producción de hojarasca para la comunidad.

En virtud de que la cantidad de hojarasca producida depende del volumen de agua disponible para las plantas durante cada periodo de lluvias, cabe llamar la atención sobre la influencia que tiene en la región el fenómeno meteorológico llamado "El Niño-Oscilación del Sur". Dicho fenómeno produce ciclos de años relativamente húmedos que se alternan con años relativamente secos y que se suman a la ya mencionada variabilidad de precipitación anual característica de las zonas áridas. Como puede observarse en la Fig. 3, el intervalo de tiempo durante el cual se efectuó la colecta para la estimación de la producción de hojarasca (de diciembre de 1991 a abril de 1993) correspondió a la temporada más seca dentro del periodo en el que se realizó el trabajo experimental de la tesis. Es importante tomar en consideración que en temporadas más húmedas y de acuerdo con la teoría de los "pulsos" de productividad de Noy-Meir (1973), la producción de hojarasca debe ser mayor. Para poder hacer una comparación objetiva, la metodología aplicada para la estimación de la producción de hojarasca durante una temporada húmeda debe ser semejante a la que se aplicó en el presente estudio. Sin embargo, existe el precedente de producción de hojarasca durante una temporada húmeda, en la que la producción global de hojarasca fue de $1.2 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ (Maya y Arriaga, en prensa).

4.4.2. CAMBIOS TEMPORALES DE LOS DISTINTOS ELEMENTOS DE LA HOJARASCA

4.4.2.1. Caída de Estructuras Vegetativas

El análisis de la información obtenida para las especies en estudio, demuestra que el patrón general de caída de hojarasca para la comunidad está determinado por el comportamiento del primer grupo de especies (Fig. 7). Este quedó definido como especies que pierden rápidamente el follaje, ya que mantienen sus frondas sólo durante un corto periodo limitado a tres meses, en forma independiente de la ocurrencia estacional de las lluvias responsables de la

producción de estructuras foliares (Fig. 5, a).

Se encontraron similitudes morfológicas entre las especies que formaron cada grupo (especies que pierden rápidamente el follaje, especies cuya longevidad de follaje depende de la estación pluvial que las produce y especies perennes). Las especies que pertenecen al primer grupo presentan hojas simples, con un elevado contenido de agua, ya que a un gran volumen de hojas corresponde poco peso seco. El segundo grupo de especies tiene hojas compuestas que, no obstante su elevado contenido de agua, caen del árbol como respuesta a la pérdida de humedad. Finalmente, el tercer grupo, que contiene únicamente a *P. articulata*, también presenta hojas compuestas, pero con una gruesa cutícula que las protege de la pérdida de humedad, además de hacerlas más pesadas.

Algunos autores (*i. e.* Nilsen *et al.* 1983, 1987), han reportado mecanismos fisiológicos para el género *Prosopis* que contribuyen a evitar el estrés hídrico, tales como el cambio estacional de sensibilidad estomática al déficit en la presión de vapor, así como el ajuste osmótico diario y estacional, que contribuye a mantener el potencial hídrico durante periodos de sequía severa. Dichos mecanismos, sumados al hábito freatofito de *Prosopis articulata* (Mooney *et al.* 1980), explicarían el carácter perennifolio de la especie.

4.4.2.2. Caída de Estructuras Reproductivas

Con base en los resultados obtenidos de caída de estructuras reproductivas y el análisis de correlación múltiple, para *J. cinerea* y *J. cuneata* la pérdida de flores parece estar relacionada con la temperatura (Apéndice 2). Después de las primeras lluvias, ambas especies tienen una rápida producción vegetativa, seguida también por una rápida floración y fructificación, que se interrumpe cuando se abate la humedad en el suelo (obs. pers.). Esta etapa también se caracteriza por el aumento de temperatura. Como resultado, los patrones de caída de las diversas estructuras de ambas especies se suceden durante un periodo muy corto de tiempo.

El patrón de caída de flores de *F. digueti* difiere del resto de las especies (Fig. 5). El

hecho de que para esta especie se capturen estas estructuras durante todo el año indica que produce flores igualmente en forma continua. La presencia de este patrón en un matorral xerófilo es muy interesante, ya que se ha descrito para otras especies, pero de comunidades con regímenes de mayor humedad (Frankie *et al.*, 1974). Sin embargo, los resultados de la captura demuestran una mayor producción de flores durante la estación seca. Estos resultados concuerdan con el análisis de correlación múltiple (Apéndice 2). En él se puede observar que existe una relación positiva entre la caída de flores con la temperatura y la evaporación. Como se mencionó previamente, *F. diguetii* depende ampliamente de la disponibilidad de agua para producir sus estructuras vegetativas, en tanto que la caída de hojas se produce tan pronto como se abate la humedad en el suelo. Tal patrón indica que la especie optimiza el aprovechamiento de agua para la producción de sus estructuras, por translocación. De esta manera, produce tanto estructuras vegetativas como reproductivas cuando hay agua disponible, y únicamente estructuras reproductivas cuando no es así, pero siempre asignando algo para los mecanismos de reproducción. Tal comportamiento apoya la hipótesis sobre la inversión de energía dedicada a la reproducción, que dice que ésta es tan elevada que frecuentemente se traduce en una reducción en la tasa de crecimiento e incluso, en casos extremos, significa la muerte de la planta (Harper, 1977).

El periodo de floración y la mayor captura de estructuras florales de *C. edulis* se registró durante la estación seca. Los resultados del análisis de correlación múltiple indican que la pérdida de estructuras florales se relaciona con aumento en la temperatura y la evaporación (Apéndice 2). El patrón de floración durante la estación seca sugiere que existe un almacenamiento de humedad previo en los individuos. Una manifestación de tal condición se encuentra en el carácter craso de los tallos de esta especie.

Los análisis de correlación entre la temperatura y la caída de flores resultaron significativos también para *B. microphylla* (Apéndice 2). Con base en observaciones en el campo fue posible determinar que al parecer la especie necesita exceder cierto grado de humedad en el suelo para iniciar su florecimiento (Fig. 6). La misma situación se reportó para

algunas especies de selvas bajas, sugiriendo que tales umbrales de humedad dan por resultado patrones de floración sincrónicos entre diferentes especies de la comunidad, evitando competencia por recursos entre los polinizadores (Bullock, 1986). Tal hipótesis parece confirmarse en este estudio, pues durante los años en los que se realizó la captura (1990 y 1991), hubo una gran disponibilidad de humedad y la captura de flores de *B. microphylla* fue muy abundante durante esos dos años.

El comportamiento como freatofita y los múltiples mecanismos para tolerar el estrés hídrico que tiene, explican el periodo de floración bien definido de *P. articulata*. Tales características, además de colocar a esta especie como altamente adaptada al medio ambiente árido (Nilsen *et al.*, 1983) la diferencian de las demás, que parecen depender de la humedad en el suelo para iniciar su ciclo. Esta especie fue además, la única que resultó significativamente correlacionada con la insolación (Apéndice 2). Tales resultados sugieren que el crecimiento de tejido reproductivo podría iniciarse como una respuesta fisiológica al fotoperiodo, lo que se ha reportado en otros estudios (Frankie *et al.*, 1974; Opler *et al.*, 1976).

A excepción de *P. articulata*, en todas las especies estudiadas se ve una clara relación con la precipitación en cuanto a la tasa de recambio foliar, floración y fructificación. Tal comportamiento está fuertemente influenciado por la disponibilidad de agua. Tanto la caída de hojas durante los periodos de sequía, como la producción de flores de *B. microphylla* y *F. diguetii* durante en la temporada más desfavorable, podrían explicarse como el resultado de una larga historia adaptativa. Con la caída de hojas se disminuye la evapotranspiración, en tanto que la caída de semillas previa a la temporada de lluvias de *Bursera* sp. y *Fouquieria* sp., aseguran la posibilidad de supervivencia en condiciones más favorables.

Con base en las captura de estructuras florales y las observaciones en el campo es posible afirmar que prácticamente en todo momento se encuentra en floración alguna de las especies en estudio a lo largo del año. Dado su carácter de dominantes perennes, este comportamiento alternante apoya la hipótesis de la existencia de diversos mecanismos para

evitar la competencia interespecífica por los agentes polinizadores y dispersores (Thompson y Wilson, 1979; Bawa y Beach, 1981; Ratchke, 1988), además de asegurar la disponibilidad de recursos para las poblaciones animales durante todo el año, en una comunidad con condiciones tan extremas. De gran interés sería el desarrollo de investigación en este sentido, tendiente a evaluar las relaciones planta-animal que contribuirían a aumentar el conocimiento sobre los procesos evolutivos para reducir la competencia interespecífica en tan interesantes ecosistemas.

5. DESCOMPOSICION

5.1. INTRODUCCION

La caída de hojarasca y su posterior descomposición en el suelo son dos procesos esenciales por medio de los cuales se mantiene el abasto de nutrientes en los ecosistemas terrestres. El mantillo actúa como un sistema de entrada y salida de nutrientes: en forma periódica llegan nuevos aportes de hojarasca desde el dosel y su descomposición es la vía por medio de la cual parte del carbono fijado por las plantas se incorpora a la biomasa de los desintegradores, parte se utiliza en los procesos respiratorios y el resto se reintegra al suelo (Swift *et al.*, 1979; Das y Ramakrishnan, 1985). Las tasas de caída de hojarasca y las tasas de descomposición son, por lo tanto, las que regulan el flujo de energía, la productividad primaria y el ciclo de nutrientes en los ecosistemas terrestres (Karnas, 1970; Waring y Schlesinger, 1985).

Existen grandes variaciones entre las tasas de descomposición de la hojarasca de los diferentes ecosistemas terrestres. La acumulación de hojarasca en el piso de las selvas húmedas es comparativamente pequeña en relación con la cantidad que cae anualmente desde el dosel, en tanto que en el piso de los bosques templados la hojarasca forma gruesas capas. Tales diferencias en las tasas de descomposición de la hojarasca son el resultado de la acción de hongos y bacterias, principales organismos desintegradores del material vegetal, que es más rápida en los ambientes cálidos y húmedos (Persson *et al.*, 1980; Menéndez *et al.*, 1987). La actividad de la microflora en los procesos de descomposición del material vegetal depende de una serie de factores ambientales, entre los que se encuentran la temperatura y, en forma preponderante, la humedad (Swift *et al.*, 1979).

La influencia de la composición bioquímica de la hojarasca también se ha señalado como un factor importante en la descomposición (Moorhead y Reynolds, 1989). Organismos tales como hongos, protozoarios y rotíferos tienen una existencia básicamente acuática y dependen de agua líquida para el mantenimiento de su actividad y su movimiento a través del

suelo, por lo que, en ambientes secos, su actividad se reduce notablemente (Dickinson, 1974). Noy-Meyr (1973) estableció que la descomposición por microorganismos de la hojarasca en los desiertos debe estar limitada a los periodos cortos en los que ésta se encuentra húmeda, es decir, después de que ha llovido o a causa del rocío.

Por otra parte, algunos autores han discutido sobre la acción que tienen los factores físicos dentro de los procesos de descomposición en los ambientes áridos (Montaña *et al.*, 1988; Moorhead y Reynolds, 1989). Sus conclusiones son que la exposición directa de la hojarasca a los rayos del sol es un factor muy importante en los procesos de degradación, debido tanto al efecto que la radiación tiene sobre la lignina, como a las altas temperaturas que se registran durante los meses más cálidos (Moorhead y Reynolds, 1989). Durante esos meses, el suelo puede alcanzar temperaturas hasta de 75 °C, con el consecuente efecto deshidratante sobre los materiales vegetales que facilita su destrucción mecánica.

La comunidad en estudio se encuentra en condiciones climáticas extremas en las que es difícil el crecimiento de hongos y bacterias sobre la hojarasca, por lo que es de gran interés evaluar el papel que factores tales como los elevados índices de radiación y altas temperaturas juegan en los procesos de descomposición del material vegetal. Considerando los fundamentos teóricos expresados, se formularon las siguientes preguntas:

- ¿Son los factores físicos en este caso tanto o más importantes que los factores biológicos, como parece suceder en otros ambientes áridos?.
- ¿Cuáles son los organismos que intervienen en los procesos de descomposición de la hojarasca en la comunidad estudiada?
- ¿A qué nivel actúan tales organismos?
- ¿Quién juega en el sistema en estudio el papel que le corresponde a los hongos y las bacterias en ambientes más húmedos?
- ¿Qué tan rápido se descompone la hojarasca de las especies dominantes?.

Con el fin de resolver estas preguntas, se diseñó un experimento de descomposición de hojarasca de las especies perennes dominantes en el matorral xerófilo. Sobre la hojarasca se dejaron actuar, por un periodo limitado y en forma variable, factores tales como la exposición a la radiación, a las altas temperaturas y a la precipitación. También se trató de hacer una discriminación sobre la talla de los organismos que podrían consumir la hojarasca y se calcularon las tasas de descomposición para cada una de las especies estudiadas.

5.2. METODOLOGIA

5.2.1. Diseño del Experimento

Para el experimento de descomposición se colocaron bolsas que contenían un peso conocido de hojarasca seca de cada especie por separado, directamente sobre el suelo. La hojarasca fue colectada cuando estaba en fase de abscisión y secada al aire, con la intención de imitar en lo posible las condiciones fisiológicas con las que el material vegetal llega al suelo en forma natural. El peso seco conocido fue de dos gramos para cada una de las siguientes especies: *Jatropha cinerea*, *Fouquieria diguetii*, *Cyrtocarpa edulis* y *Prosopis articulata*, en tanto que para *J. cuneata*, las muestras fueron de 1.3 g. Es importante mencionar que sólo fue posible poner esa cantidad de muestra de cada especie debido a que la caída de las hojas ocurre en un periodo muy corto (entre tres días y una semana) y generalmente con condiciones de viento. La hojarasca que se obtuvo para el experimento fue muy poca, a pesar de que se invirtió un gran esfuerzo, de que se colectó durante las dos estaciones de crecimiento que se presentan en la localidad (por las lluvias estivales e invernales) y de que la colecta se realizó tras una temporada especialmente húmeda a causa del ENOS.

Cabe mencionar también que *Bursera microphylla* no pudo ser incluida en el experimento debido al tamaño de sus foliolos. Los foliolos de esta especie son tan pequeños que atravesaban la trama de las bolsas, por lo que no se podrían esperar resultados confiables.

Por la misma razón se omitió el tratamiento en bolsas de trama grande para *Prosopis articulata*.

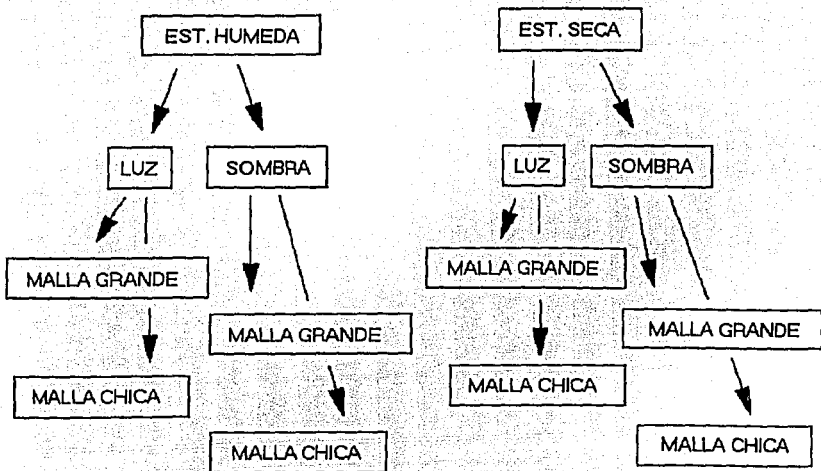


Fig. 9. Variables en el diseño original del experimento de descomposición.

Para el diseño del experimento se plantearon inicialmente cuatro variables: especie, condiciones de humedad, condiciones de luz y tamaño de malla (Fig. 9).

- Especie. Se colocó dentro de cada bolsa hojarasca de una sola especie.
- Condiciones de Humedad. Para cada una de las especies el experimento se desarrolló en dos fases, cada una con duración de doce meses: una dió inicio durante la estación húmeda y la otra durante la estación seca (variable estaciones húmeda y seca).
- Condiciones de Luz. Dentro de cada fase, el experimento se llevó a cabo a la sombra y con exposición directa a la luz del sol (variable luz y sombra). Las muestras que se sometieron a condiciones de sombra se colocaron bajo el dosel de los manchones de vegetación. Las que se sometieron a condiciones de luz se colocaron en sitios abiertos.

- Tamaño de Malla. Para cada condición de luz se hicieron tres repeticiones en las que se colocaron directamente sobre el suelo muestras de cada especie por separado, en bolsas con trama de 2 y 3 mm, que se denominaron "chica" y "grande" respectivamente (variable malla chica y malla grande). El utilizar dos tamaños de trama fue con el objeto de limitar selectivamente la entrada a las bolsas de algunos grupos de artrópodos tales como psicópteros ("piojos de la madera"), hormigas, termitas y tisanuros ("pescaditos de plata"), y poder evaluar así la actividad de los organismos en dos categorías de talla.

La primera fase del experimento, correspondiente a la estación húmeda, se inició en el mes de julio de 1991, justo antes de las primeras lluvias de verano. La segunda fase, correspondiente a la estación seca, se inició en el mes de mayo de 1992.

El número de bolsas por especie que se colocaron para cada fase del experimento fue de tres de malla chica y tres de malla grande, para cada condición de luz, por mes. En esta forma, se planteó recoger 12 bolsas mensualmente por especie. Cabe recordar que para *P. articulata* el experimento sólo se llevó a cabo en bolsas de malla chica, por lo que sólo se colocaron tres bolsas para cada condición de luz por mes. Para cada fase se colocaron 648 bolsas (12 bolsas mensuales por cuatro especies, más 6 bolsas mensuales por una especie, durante 12 meses). El número de muestras en total que se colocaron en el campo para las dos fases fue de 1296.

Se diseñó una clave para cada etiqueta en la que se indicaba la especie, la condición de luz que le correspondía, el número de mes en el que debería recolectarse, la estación en la que habría de ser colocada y el tamaño de malla. Para cada fase y después de separar las etiquetas correspondientes a luz y a sombra, se hizo un sorteo aleatorio de las etiquetas, a las que previamente se les había asignado un número secuencial. Siguiendo el orden de las etiquetas sorteadas, fueron colocadas las bolsas en el suelo, cada una atada a una cuerda guía. Las cuerdas guías fueron de diferente longitud, de acuerdo con el área disponible en zonas abiertas o bajo el dosel de los manchones de vegetación. La distribución de las bolsas prácticamente se hizo sobre toda la superficie de la parcela experimental. En esta forma, las bolsas se

distribuyeron a lo largo y ancho de 2,500 m².

Se colectaron mensualmente bolsas de cada especie, de cada tamaño de trama y en cada condición de luz. Las muestras se colocaron en bolsas de papel y se secaron en un horno de ventilación a 65 °C por 72 h. Posteriormente se les eliminó el material vegetal ajeno a la muestra y, en lo posible, el suelo adherido a la misma. Una vez limpias, se tomó registro del nuevo peso de las muestras.

En esta etapa fue claro que varias muestras registraban un peso mayor al correspondiente con respecto al volumen de material recolectado, sobre todo entre las muestras de *Cyrtocarpa edulis* como consecuencia de una gran cantidad de suelo que se había introducido a las bolsas, adhiriéndose a la superficie pubescente de la hojarasca de esta especie. En virtud de la gran variación que presentaban los datos, sobre todo de *C. edulis*, se decidió registrar el contenido real de materia orgánica hasta después de incinerar las muestras en una mufla. La incineración se realizó aumentando progresivamente la temperatura hasta alcanzar los 600 °C y manteniendo esta temperatura durante 8 h (Silva *et al.*, 1985).

5.2.2. Cálculo del Contenido Real de Hojarasca de las Muestras

Para conocer el contenido real de materia orgánica (hojarasca), de las muestras incineradas, se utilizó la siguiente función:

$$\text{m.o.} = P_m - (P_m * \% s)$$

Donde:

m.o. = cantidad real de materia orgánica de la muestra

P_m = remanente original de la muestra colectada

% s = porcentaje de suelo en la muestra (en centésimos)

El contenido de suelo de la muestra se calculó con las funciones:

$$s = P_{mi} - (P_m * \% c)$$

y

$$\% s = s / P_m$$

Donde:

s = peso del suelo en la muestra

P_{mi} = peso de la muestra incinerada

P_m = peso inicial de la muestra

$\% c$ = porcentaje correspondiente a las cenizas que quedaban al incinerar un peso conocido de hojarasca seca y limpia de la especie a determinar.

$\% s$ = porcentaje de suelo en la muestra (en centésimos)

5.2.3. Discriminación de Organismos por Talla

Una vez obtenidos los datos corregidos para todas las especies, se procedió a hacer pruebas de análisis de varianza, para determinar si el haber discriminado la entrada de artrópodos mediante los dos diferentes tamaños de malla de las bolsas había tenido algún efecto en cuanto a la pérdida de material. Cabe recordar en este punto que para *Prosopis articulata* el experimento se hizo sólo en bolsas de trama chica, por lo que la variable no se analizó para esta especie. Entre todas las pruebas que se llevaron a cabo (96), únicamente dos resultaron significativas (Cuadro 3): tanto *Cyrtocarpa edulis* como *Satropia cuneata* tuvieron diferencias significativas en un mes durante la estación seca y sólo con un nivel de confiabilidad del 95 %.

Cuadro 3. Resultados de los ANDEVA para las especies en las que se analizó la variable tamaño de malla. * = $p < 0.05$

Estación Seca												
MES	<i>F. digueti</i>			<i>C. edulis</i>			<i>J. cinerea</i>			<i>J. cuneata</i>		
	F	n	g.l.	F	n	g.l.	F	n	g.l.	F	n	g.l.
Jun	2.297	12	1,10	0.437	12	1,10	0.114	12	1,10	1.842	12	1,10
Jul	0.846	11	1,9	9.392 *	12	1,10	0.159	12	1,10	0.407	13	1,11
Ago	0.176	12	1,10	3.142	12	1,10	0.002	12	1,10	2.550	12	1,10
Set	0.001	12	1,10	0.349	12	1,10	0.533	12	1,10	0.475	12	1,10
Oct	0.343	12	1,10	0.495	12	1,10	3.615	12	1,10	2.844	12	1,10
Nov	0.864	12	1,10	0.008	12	1,10	0.003	12	1,10	0.298	12	1,10
Dic	0.046	12	1,10	0.000	12	1,10	1.398	12	1,10	5.383 *	11	1,9
Ene	2.614	12	1,10	1.379	11	1,9	0.400	12	1,10	0.989	12	1,10
Feb	0.015	12	1,10	0.037	10	1,8	0.219	11	1,9	2.554	12	1,10
Mar	0.262	11	1,9	0.411	12	1,10	0.068	12	1,10	0.384	12	1,10
Abr	0.332	9	1,7	2.438	10	1,8	2.250	11	1,9	1.324	12	1,10
May	0.417	9	1,7	0.087	11	1,9	0.806	4	1,2	3.305	6	1,4

Estación Húmeda												
MES	<i>F. digueti</i>			<i>C. edulis</i>			<i>J. cinerea</i>			<i>J. cuneata</i>		
	F	n	g.l.	F	n	g.l.	F	n	g.l.	F	n	g.l.
Ago	0.229	11	1,9	0.029	12	1,10	0.082	10	1,8	0.684	12	1,10
Set	0.320	10	1,8	3.752	13	1,11	1.253	13	1,11	1.022	12	1,10
Oct	0.297	12	1,10	1.824	10	1,8	0.145	9	1,7	0.002	11	1,9
Nov	0.002	12	1,10	0.002	12	1,10	0.149	13	1,11	1.319	12	1,10
Dic	0.164	11	1,9	0.738	14	1,12	0.562	14	1,12	0.130	13	1,11
Ene	0.614	12	1,10	0.144	10	1,8	0.512	12	1,10	0.651	12	1,10
Feb	0.079	12	1,10	0.919	12	1,10	0.001	12	1,10	0.020	12	1,10
Mar	0.264	12	1,10	0.042	12	1,10	0.000	11	1,9	0.688	12	1,10
Abr	0.380	12	1,10	3.664	12	1,10	0.058	12	1,10	1.228	12	1,10
May	0.014	12	1,10	0.037	12	1,10	0.019	11	1,9	0.391	12	1,10
Jun	0.006	12	1,10	0.031	12	1,10	0.687	12	1,10	0.004	12	1,10
Jul	0.119	12	1,10	1.471	12	1,10	0.036	12	1,10	0.007	12	1,10

El que no hubiera diferencias significativas en el tratamiento con diferente tamaño de malla se explica por el hecho de que las termitas y las hormigas destruyeron el material de las bolsas para abrirse paso al interior y llevar a cabo el forrajeo de la hojarasca. Ambos grupos de organismos se encontraban entre los que se pretendía fueran discriminados por su talla en el diseño del experimento y que, al destruir las bolsas, no sólo eliminaron la barrera para sí mismos sino para algunos otros organismos. La actividad de hormigas y termitas pudo

registrarse claramente en varias bolsas, ya que presentaban hoyos y rastros de lodo. Se puede deducir que el tamaño de malla prácticamente no constituyó una barrera para estos artrópodos.

Con base en los resultados se decidió eliminar la variable tamaño de malla y juntar los datos. En el nuevo diseño las variables para cada especie fueron la estación (húmeda y seca) y las condiciones de luz y sombra en cada estación, ahora con seis repeticiones (Fig. 10).

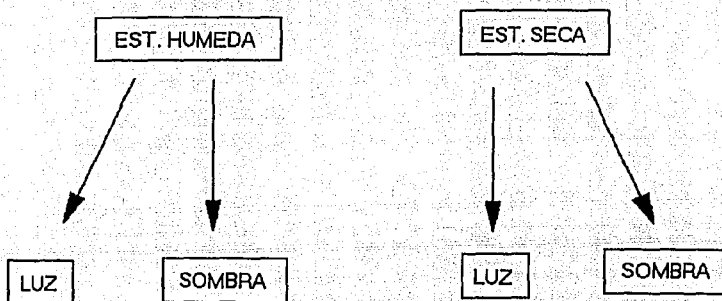


Fig. 10. Variables analizadas en el experimento de descomposición.

5.2.4. Exposición a la Radiación Solar y a Diferentes Condiciones de Humedad

Una vez reestructurado el análisis de los datos, se procedió a analizar si había tenido algún efecto sobre las muestras la exposición directa a la radiación solar con respecto al haber permanecido en condiciones de sombra (variable luz-sombra del experimento), para cada especie y en cada estación. Para ello se aplicó un análisis de varianza.

Posteriormente se analizó, también mediante un análisis de varianza, el efecto que tuvo el haber sometido las muestras a diferentes condiciones de humedad y deshidratación (variable estación húmeda y seca), para cada especie.

Fue necesario hacer una corrección a la suma de cuadrados en el análisis de varianza. El diseño original del experimento era completo y balanceado y en los primeros meses hubo bolsas faltantes por errores que se cometieron al momento de colectarlas, además de los problemas metodológicos ya mencionados para *Prosopis articulata*, que no hicieron posible que se pusieran muestras de esta especie en bolsas de trama grande.

5.2.5. Cálculo de las Tasas de Descomposición por Especie.

El cálculo de las tasas de descomposición (k) para cada especie, en diferentes condiciones de luz y para cada estación, se hizo mediante la aplicación métodos de bondad de ajuste (Wieder y Lang, 1982; Montaña *et al.*, 1988). El ajuste se hizo sobre los datos transformados en $\arcsen \sqrt{p}$, en donde p corresponde a los datos originales, en porcentaje, de la fracción remanente. La k calculada para cada grupo de datos corresponde a la pendiente de la curva resultante del ajuste a un modelo exponencial negativo que fue el que presentó, en la mayoría de los casos, el mayor coeficiente de correlación (Apéndice 3). El ajuste a un modelo exponencial se eligió con base en lo expresado por varios autores en el sentido de que este modelo sirve muy bien para explicar los procesos de decaimiento del material vegetal para experimentos de descomposición, sobre todo en los que se utilizan bolsas (Olson, 1963; Wieder y Lang, 1982; Montaña *et al.*, 1988; Pillers y Stuart, 1993; Enríquez *et al.*, 1993).

Hubo algunos casos en los que se obtuvo un mayor coeficiente de correlación con modelos lineales. Sin embargo, se prefirió tomar el exponencial como el mejor modelo, de acuerdo con lo ya expresado y después de haber hecho una primera evaluación subjetiva de las curvas, que aparecen en el Apéndice 3. Wieder y Lang (1982) establecieron que se pueden sacar conclusiones más aproximadas a la realidad sobre los procesos que se desarrollan durante la degradación de la hojarasca haciendo una primera valoración subjetiva de las curvas ajustadas. La observación de estas curvas puede ofrecer mejores resultados que los que se lograrían con base en una prueba matemática que estadísticamente arrojará óptimos resultados,

pero que podría conducirnos a conclusiones equivocadas. Además, el modelo exponencial ofrece la conveniencia de que la mitad del tiempo requerido para que la curva de descomposición se vuelva asintótica es equivalente al requerido para la descomposición de la mitad de la hojarasca acumulada (Olson, 1963). Posteriormente se calculó el tiempo requerido para la degradación de la mitad ($0.693/k$), el 95% ($3/k$) y el 99% ($5/k$) de la hojarasca (Olson, 1963).

5.3. RESULTADOS

5.3.1. Efecto de la Radiación Solar

Los resultados de los ANDEVAs para determinar si existía alguna diferencia entre la degradación del material vegetal de las muestras expuestas directamente a la radiación solar y las que permanecieron en condiciones de sombra, aparecen en los Cuadros 4 a 8, relativas a cada una de las especies en estudio.

Para todas las especies, la mayor parte de las diferencias significativas se encontró entre las muestras expuestas a la radiación directa y las que permanecieron a la sombra durante la fase correspondiente a la estación húmeda. Las muestras expuestas a la radiación directa sufrieron una degradación mayor.

En cuanto a los resultados de los análisis para la estación seca, *J. cuneata* sólo presentó diferencias significativas en un mes durante esta estación, además con un nivel de confiabilidad apenas por encima del 95% (Cuadro 5). *F. digueti*, *J. cinerea* y *C. edulis* (Cuadros 4, 6 y 8, respectivamente), también tuvieron diferencias significativas para varios meses durante la estación seca. Finalmente, *P. articulata* (Cuadro 7), que presentó diferencias significativas durante la estación húmeda en menor proporción con relación al resto de las especies, tuvo diferencias significativas sólo en algunos meses durante la estación seca.

Cuadro 4. Resultados de los ANDEVA para la condición luz-sombra de *Fouquieria diguetii*.

* = p < 0.05; ** = p < 0.01; *** = p < 0.001

<i>Fouquieria diguetii</i>													
Estación Seca							Estación Húmeda						
MES	luz	sombra	F	n	g.l.	p	MES	luz	sombra	F	n	g.l.	p
	\bar{x}	\bar{x}						\bar{x}	\bar{x}				
Jun	1.978	1.971	0.49	12	1,10		Ago	1.999	1.993	0.01	11	1,9	
Jul	1.766	1.759	0.00	11	1,9		Set	1.440	1.202	15.59	10	1,8	**
Ago	1.418	1.609	2.35	12	1,10		Oct	0.853	1.159	4.90	12	1,10	
Set	0.964	1.317	1.85	12	1,10		Nov	0.421	0.913	5.04	12	1,10	*
Oct	0.729	1.226	5.80	12	1,10	*	Dic	0.131	0.699	9.66	11	1,9	*
Nov	0.568	1.266	6.12	12	1,10	*	Ene	0.194	0.736	17.23	12	1,10	**
Dic	0.305	0.638	2.09	12	1,10		Feb	0.032	0.731	137.23	12	1,10	***
Ene	0.161	0.516	4.06	12	1,10		Mar	0.043	0.648	45.52	12	1,10	***
Feb	0.051	0.895	202.83	12	1,10	***	Abr	0.049	0.492	17.64	12	1,10	**
Mar	0.023	0.496	24.25	11	1,9	***	May	0.089	0.439	5.71	12	1,10	*
Abr	0.021	0.321	2.98	9	1,7		Jun	0.115	0.403	2.29	12	1,10	
May	0.015	0.373	9.34	9	1,7	*	Jul	0.052	0.372	11.84	12	1,10	**

Cuadro 5. Resultados de los ANDEVA para la condición luz-sombra de *Jatropha cuneata*.

* = p < 0.05; ** = p < 0.01; *** = p < 0.001

<i>Jatropha cuneata</i>													
Estación Seca							Estación Húmeda						
MES	luz	sombra	F	n	g.l.	p	MES	luz	sombra	F	n	g.l.	p
	\bar{x}	\bar{x}						\bar{x}	\bar{x}				
Jun	1.275	1.122	2.57	12	1,10		Ago	1.278	1.257	0.23	12	1,10	
Jul	0.928	0.939	0.02	13	1,11		Set	0.417	0.769	12.49	12	1,10	*
Ago	0.413	0.440	0.01	12	1,10		Oct	0.426	0.591	1.54	11	1,9	
Set	0.168	0.103	0.15	12	1,10		Nov	0.172	0.552	12.47	12	1,10	**
Oct	0.236	0.173	0.09	12	1,10		Dic	0.074	0.427	11.11	13	1,11	**
Nov	0.132	0.105	0.04	12	1,10		Ene	0.077	0.392	11.36	12	1,10	**
Dic	0.275	0.040	5.26	11	1,9	*	Feb	0.013	0.329	31.97	12	1,10	***
Ene	0.024	0.087	1.40	12	1,10		Mar	0.006	0.261	20.35	12	1,10	**
Feb	0.015	0.196	4.53	12	1,10		Abr	0.020	0.366	18.21	12	1,10	**
Mar	0.026	0.114	1.29	12	1,10		May	0.083	0.248	5.43	12	1,10	*
Abr	0.001	0.015	0.86	12	1,10		Jun	0.013	0.355	53.35	12	1,10	***
May	0.080	0.115	0.14	6	1,4		Jul	0.002	0.154	7.46	12	1,10	*

Cuadro 6. Resultados de los ANDEVA para la condición luz-sombra de *Jatropha cinerea*.* = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$; *** = $p < 0.001$

<i>Jatropha cinerea</i>													
Estación Seca							Estación Húmeda						
MES	luz	sombra	F	n	g.l.	p	MES	luz	sombra	F	n	g.l.	p
	\bar{x}	\bar{x}						\bar{x}	\bar{x}				
Jun	1.999	1.978	2.15	12	1,10		Ago	1.988	1.995	2.06	10	1,8	
Jul	1.676	1.693	0.07	12	1,10		Set	1.156	1.384	10.88	13	1,11	**
Ago	0.510	1.424	32.73	12	1,10	***	Oct	0.180	1.133	49.08	9	1,7	***
Set	0.368	1.248	8.67	12	1,10	*	Nov	0.713	0.734	0.01	13	1,11	
Oct	0.864	0.835	0.01	12	1,10		Dic	0.223	0.820	13.43	14	1,12	**
Nov	0.605	1.045	1.61	12	1,10		Ene	0.398	0.829	6.34	12	1,10	*
Dic	0.195	0.386	0.69	12	1,10		Feb	0.098	0.576	8.49	12	1,12	*
Ene	0.350	0.387	0.02	12	1,10		Mar	0.133	0.509	9.33	11	1,9	*
Feb	0.189	0.517	2.43	12	1,10		Abr	0.022	0.581	45.68	12	1,10	***
Mar	0.088	0.170	0.52	12	1,10		May	0.088	0.699	91.26	11	1,9	***
Abr	0.081	0.466	5.17	11	1,9	*	Jun	0.062	0.354	4.19	12	1,10	
May	0.026	0.821	220.10	4	1,2	**	Jul	0.006	0.285	7.11	12	1,10	*

Cuadro 7. Resultados de los ANDEVA para la condición luz-sombra de *Prosopis articulata*.* = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$; *** = $p < 0.001$

<i>Prosopis articulata</i>													
Estación Seca							Estación Húmeda						
MES	luz	sombra	F	n	g.l.	p	MES	luz	sombra	F	n	g.l.	p
	\bar{x}	\bar{x}						\bar{x}	\bar{x}				
Jun	1.834	1.734	5.71	6	1,4		Ago	1.789	1.580	0.74	5	1,3	
Jul	1.523	1.564	0.35	6	1,4		Set	1.298	1.356	1.65	4	1,2	
Ago	1.385	1.362	0.03	6	1,4		Oct	1.048	1.162	0.22	5	1,3	
Set	1.231	1.055	22.53	6	1,4		Nov	0.592	1.094	3.84	7	1,5	
Oct	0.993	1.350	10.11	6	1,4	*	Dic	0.722	1.015	1.53	8	1,6	
Nov	1.047	0.983	0.04	5	1,3		Ene	0.274	0.962	5.85	5	1,3	
Dic	0.357	0.982	4.95	6	1,4		Feb	0.057	1.030	696.89	6	1,4	***
Ene	0.081	0.888	86.68	6	1,4	***	Mar	0.108	0.946	64.01	6	1,4	**
Feb	0.294	0.768	3.09	6	1,4		Abr	0.367	0.772	0.86	6	1,4	
Mar	0.274	0.841	7.22	6	1,4		May	0.263	0.785	10.91	6	1,4	*
Abr	0.468	0.836	2.60	6	1,4		Jun	0.114	0.897	47.88	6	1,4	**
May	0.262	0.640	0.57	4	1,2		Jul	0.194	0.332	0.00	6	1,4	

Cuadro 8. Resultados de los ANDEVA para la condición luz- sombra de *Cyrtocarpa edulis*.

* = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$; *** = $p < 0.001$

<i>Cyrtocarpa edulis</i>													
Estación Seca							Estación Húmeda						
MES	luz	sombra	F	n	g.l.	p	MES	luz	sombra	F	n	g.l.	p
	\bar{x}	\bar{x}						\bar{x}	\bar{x}				
Jun	1.953	1.991	20.22	12	1,10	**	Ago	1.991	0.765	42.73	12	1,10	***
Jul	1.708	1.754	0.43	12	1,10		Set	1.627	1.361	3.72	13	1,11	
Ago	1.466	1.750	2.66	12	1,10		Oct	1.118	1.301	0.18	10	1,8	
Set	1.283	1.616	9.34	12	1,10		Nov	0.566	0.927	1.75	12	1,10	
Oct	0.601	1.560	18.25	12	1,10	**	Dic	0.317	1.023	10.85	14	1,12	**
Nov	0.549	1.346	7.55	12	1,10	*	Ene	0.667	1.061	1.88	10	1,8	
Dic	0.636	0.856	0.46	12	1,10		Feb	0.187	0.943	18.99	12	1,10	**
Ene	0.270	0.823	3.96	11	1,9		Mar	0.087	0.992	148.27	12	1,10	***
Feb	0.350	0.769	2.77	10	1,8		Abr	0.418	0.824	3.68	12	1,10	
Mar	0.121	0.643	5.49	12	1,10	*	May	0.134	0.906	43.05	12	1,10	***
Abr	0.045	1.096	23.64	10	1,8	**	Jun	0.039	1.048	145.11	12	1,10	***
May	0.074	0.945	17.00	11	1,9	**	Jul	0.055	0.430	6.61	12	1,10	*

5.3.2. Efecto de las Diferentes Condiciones de Humedad

Los resultados de los ANDEVA para determinar si se habían registrado diferencias importantes en la pérdida de material, derivadas de la exposición a diferentes condiciones de humedad y deshidratación (variable estaciones húmeda y seca), se presentan en el Cuadro 9. En él se puede observar claramente que no hubo diferencias significativas para ninguna de las especies en estudio.

Cuadro 9. Resultados de los ANDEVA para la condición estación húmeda- estación seca de las especies en estudio. g.l. = grados de libertad.

ESPECIE	F	p	g.l.
<i>Prosopis articulata</i>	1.384	0.2454	1,46
<i>Fouquieria diguetii</i>	1.451	0.2345	1,46
<i>Cyrtocarpa edulis</i>	1.179	0.2832	1,46
<i>Jatropha cinerea</i>	0.508	0.4872	1,46
<i>Jatropha cuneata</i>	0.249	0.6557	1,46

5.3.3. Consumo por Organismos

En cuanto a los organismos que consumieron el material en descomposición dentro de las bolsas, se registró la presencia de hongos, hormigas y termitas. Los resultados aparecen en el Cuadro 10. A diferencia de las hormigas, cuya presencia sólo se pudo registrar cuando se encontró algún individuo entre la hojarasca de la muestra, la actividad de las termitas fue fácil de reconocer por el rastro lodoso que dejaron tras de sí. Cabe mencionar que aunque sólo se pudo hacer una evaluación cualitativa en cuanto a la presencia de organismos, se pudieron relacionar pérdidas importantes en las muestras, a veces incluso de la totalidad del material, con el consumo por termitas.

Con el fin de saber si el forrajeo de las termitas era independiente de las condiciones de luz y de humedad, se hicieron tablas de contingencia para cada una de las especies en estudio. En el Cuadro 11 aparecen los resultados de estas pruebas. Los resultados demuestran que el consumo de hojarasca realizado por las termitas era independiente de la estación y las condiciones de luz, para todas las especies.

Al estar las bolsas de malla en estrecho contacto con el suelo, hubo crecimiento de plántulas de las anuales de invierno *Sphaeralcea coulteri*, *Cryptanta grayi* y *Muhlenbergia microsperma* dentro de las mismas. Sin embargo, este material fue eliminado fácilmente de las muestras.

En total, el sitio recibió 274.2 mm de precipitación durante la fase del experimento que se inició en la estación húmeda, y 127.9 mm de precipitación durante la fase que se inició en la estación seca. Cabe mencionar que el experimento se llevó a cabo durante una temporada excepcionalmente húmeda, ya que éste coincidió con la incidencia del fenómeno meteorológico ENOS.

Cuadro 10. Registros de la presencia de organismos en las muestras de descomposición expuestas a condiciones de luz y sombra en el sitio de estudio: * = Termitas; - = Hormigas; + = Hongos; / = Tisanuros. El número de símbolos indica la abundancia relativa del organismo en cuestión.

F.dig = *Fouquieria diguetii*; *P.ar* = *Prosopis articulata*;

C.ed = *Cyrtocarpa edulis*; *J.cin* = *Jatropha cinerea*; *J.cun* = *Jatropha cuneata*.

LUZ											
MES	Est. Seca					MES	Est. Húm.				
	<i>F.dig</i>	<i>P.ar</i>	<i>C.ed</i>	<i>J.cin</i>	<i>J.cun</i>		<i>F.dig</i>	<i>P.ar</i>	<i>C.ed</i>	<i>J.cin</i>	<i>J.cun</i>
Jun				*	*	Ago					
Jul						Set	++			*	
Ago	* +		**	***	**	Oct	++	*	***		* +
Set	* ++		*	*		Nov	++	*	***		
				-							
Oct	**	*	***	** -	*	Dic			*		*
	++ /										
Nov	** +		***		*	Ene	**	*			
Dic	* -					Feb		*			
Ene	** +			*		Mar		*	*		
Feb		*	*	*		Abr	*				
Mar	*		***	*	*	May			*	*	
Abr			*	*		Jun	*	*	*		
May		*				Jul	***		*		

SOMBRA											
MES	Est. Seca					MES	Est. Húm.				
	<i>F.dig</i>	<i>P.ar</i>	<i>C.ed</i>	<i>J.cin</i>	<i>J.cun</i>		<i>F.dig</i>	<i>P.ar</i>	<i>C.ed</i>	<i>J.cin</i>	<i>J.cun</i>
Jun					*	Ago					
Jul			**	*	*	Set	++				++
Ago	+			*	**	Oct	++	+	*		* +
Set	*				*	Nov	+		**	**	**
	+++						++				
Oct	* ++	*		*	**	Dic	++	* +	* +		* +
							+				
Nov	*	**	**	*	*/	Ene	++				
	+++						+				
Dic	* ++	*	* -			Feb	++		*	+	+
							+				
Ene	* ++	*			-	Mar	*		*	*	++
							++				
Feb	* ++		**		*	Abr	+		**		+
Mar	*		**	*	*	May	++	*	*	*	
							+				
Abr	**	*	***	*	*	Jun	*		*	**	*
							++				
May	* +					Jul	+				
							++		***	*	*

Cuadro 11. Prueba de χ^2 de independencia del consumo por termitas, bajo condiciones de luz y de humedad. $\chi^2_{0,05,1} = 3.841$

Especie	χ^2
<i>F. digueti</i>	1.21
<i>P. articulata</i>	3.61
<i>C. edulis</i>	0.29
<i>J. cinerea</i>	1.52
<i>J. cuneata</i>	0.107

5.3.4. Tasas de Descomposición

En el Cuadro 12 aparecen los valores de k , para cada especie en las diferentes condiciones analizadas. También aparecen los valores de K , que corresponde a la pendiente calculada a partir del ajuste que se hizo con los datos originales en porcentaje sin transformar a $\arcsen \sqrt{p}$, con el fin de hacer comparables los resultados con los de los varios trabajos en los que se omite si el ajuste se hizo con datos transformados o con los originales.

Las tasas de descomposición (k) fueron mayores para todas las especies en las muestras expuestas a la radiación solar (condición "luz") que entre las que permanecieron a la sombra, durante cualquier estación.

A excepción de *F. digueti*, todas las especies presentaron mayores tasas de descomposición en las muestras sometidas a la radiación solar directa durante la estación húmeda que durante la estación seca. Tal situación no fue tan clara para las muestras que permanecieron a la sombra, ya que las diferencias fueron mínimas. Algunas especies, como *J. cinerea*, *J. cuneata* y *F. digueti*, resultaron con tasas de descomposición ligeramente mayores

durante la estación seca y otras, como *C. edulis* y *P. articulata*, tuvieron tasas de descomposición ligeramente mayores durante la estación húmeda.

Cuadro 12. Tasas de descomposición (k) de las especies en estudio, calculadas a partir del ajuste a un modelo exponencial. K se calculó con datos en porcentaje no transformados. k se calculó con datos transformados en $\arcsen \sqrt{\%}$. ** = $p < 0.01$; *** = $p < 0.001$. Para todos los casos $n = 13$. *F.dig* = *Fouquieria diguetii*; *P.art* = *Prosopis articulata*; *C.edu* = *Cyrtocarpa edulis*; *J.cin* = *Jatropha cinerea*; *J.cun* = *Jatropha cuneata*.

ESTACION HUMEDA								
ESPECIE	LUZ				SOMBRA			
	K	k (mes ⁻¹)	F	r ²	K	k (mes ⁻¹)	F	r ²
<i>C.edu</i>	0.34	0.16	65.3	0.94***	0.09	0.04	26.0	0.87***
<i>J.cin</i>	0.42	0.20	51.0	0.88***	0.14	0.07	82.7	0.88***
<i>J.cun</i>	0.52	0.23	46.9	0.90***	0.14	0.07	67.7	0.86***
<i>P.art</i>	0.24	0.11	21.3	0.83***	0.09	0.04	34.4	0.81***
<i>F.dig</i>	0.36	0.17	34.2	0.86***	0.14	0.06	200.5	0.94***
ESTACION SECA								
ESPECIE	LUZ				SOMBRA			
	K	k (mes ⁻¹)	F	r ²	K	k (mes ⁻¹)	F	r ²
<i>C.edu</i>	0.31	0.15	108.7	0.90***	0.08	0.04	31.8	0.74***
<i>J.cin</i>	0.32	0.16	82.1	0.88***	0.15	0.07	19.0	0.63**
<i>J.cun</i>	0.43	0.21	28.6	0.72***	0.26	0.13	18.8	0.63**
<i>P.art</i>	0.20	0.10	21.1	0.65***	0.08	0.04	114.9	0.91***
<i>F.dig</i>	0.45	0.22	159.3	0.93***	0.15	0.07	91.5	0.89***

En cuanto al tiempo calculado para que ocurra la degradación de diferentes porcentajes de hojarasca en las diversas condiciones analizadas, los resultados se presentan en el Cuadro 13. En él se puede apreciar que la especie que más rápido se reintegra al suelo para cualquiera de las condiciones es *J. cuneata*, en tanto que la que más tiempo tarda en degradarse es *P. articulata*.

Cuadro 13. Tiempo calculado (en meses) para la degradación de la hojarasca de las especies en estudio, en las diferentes condiciones analizadas.

ESPECIES	ESTACION HUMEDA					
	LUZ			SOMBRA		
	50% (0.693/k)	95% (3/k)	99% (5/k)	50% (0.693/k)	95% (3/k)	99% (5/k)
<i>C. edulis</i>	4.33	18.75	31.25	17.32	75.00	125.00
<i>J. cinerea</i>	3.46	15.00	25.00	9.90	42.85	71.42
<i>J. cuneata</i>	3.01	13.04	21.73	9.90	42.85	71.42
<i>P. articulata</i>	6.30	27.27	45.45	17.32	75.00	125.00
<i>F. diguetii</i>	4.07	17.64	29.41	11.55	50.00	83.33

ESPECIES	ESTACION SECA					
	LUZ			SOMBRA		
	50% (0.693/k)	95% (3/k)	99% (5/k)	50% (0.693/k)	95% (3/k)	99% (5/k)
<i>C. edulis</i>	4.62	20.00	33.33	17.32	75.00	125.00
<i>J. cinerea</i>	4.33	18.75	31.25	9.90	42.85	71.42
<i>J. cuneata</i>	3.30	14.28	23.80	5.33	23.07	38.46
<i>P. articulata</i>	6.93	30.00	50.00	17.32	75.00	125.00
<i>F. diguetii</i>	3.15	13.63	22.72	9.90	42.85	71.42

5.4. DISCUSION

Varios autores critican el uso de bolsas de malla para realizar experimentos de descomposición de hojarasca en el campo, ya sea por lo difícil que es el hacer análisis confiables de pérdida de material al tener suelo adherido a la muestra (Moorhead y Reynolds, 1989). También, al colocar la hojarasca en bolsas cerradas, se pueden modificar las condiciones microambientales al alterar los cambios de humedad y al mantener la hojarasca húmeda por largos periodos (Tanner, 1981). Además, es difícil conocer la proporción de las especies que se encuentra en la mezcla de hojarasca en condiciones naturales. Sin embargo, es un método que presenta ventajas tales como la de tener el control sobre el estado de degradación y el peso iniciales de la muestra. Además, algunos experimentos han demostrado que las tasas de descomposición de hojarasca en bolsas podrían ser similares a las de la hojarasca que se descompone en forma natural en el piso de la vegetación (Tanner, 1981). Para el presente estudio representó un

método conveniente para hacer una primera evaluación de los procesos que intervienen en la degradación del material vegetal.

5.4.1. Efecto de la Radiación Solar

De los análisis de varianza (Cuadros 4 a 8) y de las tasas de descomposición calculadas (Cuadro 12), puede derivarse que la exposición directa de la hojarasca a la radiación solar parece ejercer un importante efecto en los procesos de descomposición para la mayoría de las especies en la zona de estudio, efecto que se ve incrementado por las condiciones de humedad. Los resultados concuerdan con lo establecido por Moorhead y Reynolds (1989), sobre la degradación de moléculas complejas como la lignina, que se ve incrementada por la radiación, las altas temperaturas y periodos frecuentes de humedad y sequía, característicos de las zonas áridas. Las reacciones fotoquímicas contribuyen a la degradación de sustancias húmicas disueltas y la radiación ultravioleta produce blanqueado de compuestos húmicos, acompañada de la pérdida de carbón orgánico. La rápida pérdida de lignina explicaría en esta forma el contenido extremadamente bajo de compuestos húmicos en muchos suelos de zonas áridas (Moorhead y Reynolds, 1989), situación que se presenta también en el área de estudio.

Llama la atención el caso de *P. articulata*. Esta fue entre todas las especies la que parecería haber sufrido menos el efecto de la radiación solar. Sin embargo, dado que tampoco fue muy afectada por el consumo de organismos y resultó con las tasas de descomposición más bajas, al comparar el efecto que tuvieron sobre esta especie todos los factores analizados parece posible que la exposición directa a la radiación solar y a las altas temperaturas sean las que hayan conseguido degradar más la hojarasca de esta especie. Tal posibilidad se fundamentaría en el hecho de que ambos factores favorecen la ruptura y volatilización de algunos productos como las ceras y resinas (Whitford *et al.*, 1981). Ambos compuestos forman parte de la estructura foliar de *Prosopis* sp. y son características que la diferencia de las demás especies en estudio.

Los resultados obtenidos parecen sustentar la hipótesis de que los factores físicos como los elevados índices de radiación y las altas temperaturas son muy importantes dentro de los procesos de degradación de la hojarasca en la zona de estudio. Sin embargo, hay que tomar en cuenta que el efecto de las termitas no pudo aislarse dentro del experimento. Aunque los resultados de las pruebas de independencia demuestran que estos organismos no son selectivos para condiciones de luz o sombra durante el forrajeo (Cuadro 11), cabe recordar que tienen una gran capacidad de remoción de material. Es deseable que en futuros estudios se evalúe en forma independiente el efecto que cada uno de estos factores tiene en los procesos de descomposición de hojarasca.

5.4.2. Efecto de las Diferentes Condiciones de Humedad

Con base en los resultados de la prueba de análisis de varianza, se puede inferir que las condiciones de humedad no fueron diferentes para los procesos de descomposición. Sin embargo, al observar los Cuadros 4 a 8, es claro que la combinación de haber permanecido en condiciones de humedad desde el principio con la exposición directa a la radiación solar, resultó en una mayor degradación de la hojarasca que se refleja en diferencias significativas durante la mayoría de los meses de la fase que dio inicio durante la temporada húmeda. Tales resultados podrían deberse en parte a los procesos de lixiviación, que provocan la eliminación de los minerales y pérdida de peso. Además, el ambiente húmedo es más propicio para la acción de los desintegradores. La hojarasca humedecida y que se ha sometido a la radiación solar directa parece ser estructuralmente más frágil y se puede fragmentar más fácilmente por acción de la lluvia (Moorhead y Reynolds, 1989). Puede por lo tanto concluirse que para la zona de estudio, con base en los resultados experimentales, los procesos de degradación del material vegetal se hacen más rápidos por la combinación de la exposición directa a la radiación solar y las altas temperaturas, con condiciones de humedad.

5.4.3. Consumo por Organismos

De acuerdo con los resultados (Cuadro 10), entre los organismos que intervienen en la degradación de la hojarasca y que pudieron registrarse se encuentran, por orden de importancia y de acuerdo con las evidencias del daño ocasionado, las termitas, seguidas por los hongos, las hormigas (aunque la importancia de este grupo podría estar subestimado) y finalmente los tisanuros. La importancia de las termitas en los procesos de degradación de la hojarasca en los desiertos ya ha sido evaluada con anterioridad por Whitford *et al.* (1988), en un experimento de descomposición en el que la pérdida ocasionada por microorganismos y microfauna resultó insignificante comparada con la pérdida atribuible a la actividad de las termitas. La degradación causada por las termitas es tan importante en los ecosistemas desérticos, que se les ha señalado como un factor que afecta profundamente la aplicación del modelo AET (actual evapotranspiration) para descomposición de hojarasca de Meentemeyer (1978), que se basa únicamente en el contenido de lignina de la hojarasca y la evapotranspiración real (Whitford *et al.*, 1981; Elkins *et al.*, 1982; Crawford y Taylor, 1984). El modelo AET ha resultado aplicable en ecosistemas con condiciones de mayor humedad, por lo que se considera que las termitas constituyen un factor muy importante en la dinámica de la energía de los ecosistemas desérticos (Whitford *et al.*, 1982 a, b). Aparentemente, las termitas consumen al menos el 50% de la PPN en los ecosistemas del desierto Chihuahuense (Johnson y Whitford, 1975), lo que probaría la hipótesis de que estos organismos son muy importantes en el flujo de energía y el movimiento de nutrientes en los ecosistemas desérticos.

Los resultados del presente estudio apoyan tal hipótesis. Desde el planteamiento del diseño del experimento, se decidió hacer repeticiones de los tratamientos con el fin de coleccionar las bolsas sin devolverlas al campo, evitando así la manipulación excesiva de las muestras con la consecuente pérdida de material por causas ajenas a las naturales. De esta manera se esperaba que hubiera alguna variación en las colectas, pero siempre registrando una menor cantidad de material remanente en las muestras de cualquier mes con respecto a las del mes

anterior. Sin embargo, poco tiempo después de iniciarse cada uno de los dos experimentos (estación húmeda y estación seca), fue claro que los resultados eran diferentes a lo esperado, pues a una colecta en la que se había registrado una gran pérdida de material, seguía otra en la que los registros indicaban una pérdida mínima. Tales diferencias pueden atribuirse en la mayoría de los casos al consumo que realizaron las termitas. Johnson y Whitford (1975) determinaron que, al parecer, la distribución del forrajeo es independiente de la distribución de los recursos. Los resultados aquí obtenidos apoyan tal hipótesis. Como puede observarse en el Cuadro 13, el consumo por termitas en las muestras de todas las especies resultó ser independiente para cualquier condición de luz y de humedad,

Cabe recordar que entre las familias de termitas que se han identificado para El Comitán se encuentra la Familia Termitidae, que es considerada de las morfológicamente más avanzadas. La Familia Termitidae se caracteriza por tener nidos subterráneos, hacer galerías en el suelo y construir túneles cubiertos (Wilson 1972). Las termitas de esta familia permanecen activas en suelos secos, pero dado que la construcción de galerías requiere que el suelo esté húmedo, la salida del nido se realiza durante la estación lluviosa (Lepage, 1983), siendo de esta manera el forrajeo estacional y más evidente en sitios con condiciones climáticas más variables (Bouillon 1964). Con base en los resultados obtenidos, puede concluirse que en el sitio de estudio las termitas son activas en el exterior durante prácticamente todo el año incluida la estación seca, aunque se registró mucha más actividad durante las temporadas de humedad.

Un aspecto muy importante relacionado con las termitas es el significado ecológico de que el proceso de degradación de la hojarasca no la realicen directamente ellas, sino los organismos simbioses (protozoarios flagelados), que viven en su tracto digestivo. Como ya se había mencionado anteriormente, las condiciones extremas en los ambientes áridos limitan el crecimiento de organismos como hongos, bacterias y protozoarios, que sólo lo logran durante los cortos periodos en los que existe suficiente humedad disponible. El hecho de vivir y desplazarse dentro de las termitas asegura, por una parte, que los protozoarios lleguen a las

fuentes de recursos sin el riesgo de morir deshidratados y por otra, que se lleve a cabo la rápida degradación e incorporación de la hojarasca al suelo en los ambientes áridos.

En cuanto a los hongos, la hojarasca de *F. digueti* fue la más afectada, ya que se encontró abundancia de micelio tanto en condiciones de luz como de sombra y durante las dos fases del experimento. El registro fue mayor, como era de esperarse, en las muestras que permanecieron a la sombra y sobre todo durante prácticamente todos los meses del experimento que se inició en la estación húmeda, en virtud de que la hojarasca fue humedecida desde el principio. Otra especie sobre la que se registró la presencia de hongos fue *J. cuneata*, igualmente en condiciones de sombra y la mayor parte durante la estación húmeda. En este sentido, llama la atención que las mayores tasas de descomposición para *F. digueti* y para *J. cuneata* se hayan registrado para la estación seca (Cuadro 13), lo que indica que en la evaluación global de los factores que intervinieron en los procesos de degradación para estas especies, la participación de los hongos fue mínima.

El consumo por hormigas que pudo ser registrado se encuentra seguramente subestimado por el tipo de forrajeo que realizan. Al hacer hoyos en las bolsas, pudieron sacar hasta foliolos completos de las muestras de la mayoría de las especies, sin dejar ningún otro rastro que sirviera para calcular la cantidad extraída y permitiendo al mismo tiempo la entrada de otros organismos en las bolsas. Las hormigas utilizan la hojarasca para cultivar sobre ella hongos de los que se alimentan, encargándose primero de triturarla y posteriormente de proporcionar las condiciones de temperatura y humedad necesarias para su crecimiento. En esta forma contribuyen en gran medida a la degradación mecánica y biológica de la hojarasca, así como a su posterior reintegración al suelo.

Con base en los resultados puede concluirse que el papel que juegan los microorganismos dentro de los procesos de descomposición de la hojarasca en sitios más húmedos, también lo juegan microorganismos en el sitio de estudio, siendo los principales los protozoarios flagelados simbioses del tracto digestivo de las termitas, seguidos por los hongos cultivados por las hormigas y finalmente por los hongos que se establecen directamente sobre

la hojarasca depositada sobre la superficie del suelo. Los resultados sugieren que la degradación resultante del componente biológico (artrópodos y microorganismos) es muy rápida, desde el momento en que se efectúa a dos niveles: mecánico (trititación) y bioquímico (degradación).

5.4.4. Tasas de Descomposición

De los resultados que aparecen en el Cuadro 13 referentes al tiempo calculado en meses para la degradación de diferentes porcentajes de hojarasca, se puede derivar que el tiempo que tarda en degradarse la mitad de la hojarasca de cualquiera de las especies es muy corto, en relación con el que tarda en degradarse el 49% restante. Esto se explicaría porque durante los primeros meses se eliminan los compuestos más lábiles contenidos en la hojarasca, ya sea por volatilización o lixiviación, en tanto que los compuestos más complejos y por lo tanto recalcitrantes, requieren de largos periodos para su degradación. Varios autores han señalado la importancia de la composición química de la hojarasca en los procesos de descomposición (Upadhyay, 1993; Enríquez *et al.*, 1993). También se ha señalado que la translocación de minerales previo a la abscisión o el exceso de carbono en la hojarasca puede resultar en bajas tasas de descomposición, en tanto que elevados contenidos de Nitrógeno y Fósforo están asociados a altas tasas de descomposición (Tanner, 1981).

Aunque en el presente estudio no se hicieron análisis de los compuestos presentes en la hojarasca, pueden hacerse algunas comparaciones con base en la morfología de las hojas de las especies estudiadas. *P. articulata* fue la especie para cuya hojarasca se calculó el tiempo de descomposición más largo. La superficie de sus folíolos contiene ceras, de las que carecen las hojas del resto de las especies y que los hace resistentes a la evapotranspiración excesiva. Tales compuestos pueden ser los responsables de las bajas tasas de descomposición calculadas para la especie y de que el tiempo estimado para que ocurra el decaimiento del 99% de la hojarasca fluctúe entre 45 y 125 meses, dependiendo de la exposición a la radiación solar

directa. El resultado permite confirmar, de forma indirecta, la importancia que tiene la composición química de la hojarasca en los procesos de descomposición.

Llama la atención el caso de *C. edulis*, especie para la que se calculó que, en condiciones de sombra, la hojarasca tardaría en degradarse un periodo equiparable al de *P. articulata*. *C. edulis* no posee ceras o algún otro compuesto que pueda identificarse en forma tan clara como en el caso de *P. articulata*. Para el resto de las condiciones, los resultados sugieren que en la estructura de *C. edulis* existen compuestos que son susceptibles a la radiación solar o a las altas temperaturas, que se reflejan en una rápida descomposición en condiciones de luz, más parecida a la del resto de las especies que a la de *P. articulata*.

Al parecer, la hojarasca de *F. digueti* resultó ser la más susceptible a las condiciones de deshidratación. Entre todas las especies, fue la única para la que se calcularon periodos de descomposición más cortos en el experimento que se inició durante la estación seca.

En el Cuadro 14 aparecen las tasas de descomposición que se han reportado para diversas especies de diferentes comunidades vegetales, obtenidas a partir de experimentos de descomposición con bolsas. Se puede observar la gran diferencia que hay entre las tasas de descomposición de especies dominantes de selvas húmedas y de bosques templados, así como el efecto que acompaña a las condiciones de humedad permanente en un ecosistema acuático.

Al comparar estos resultados con los obtenidos en el presente trabajo, las tasas de descomposición del material vegetal en la zona de estudio se pueden situar entre las de las selvas húmedas deciduas y las de los bosques templados, tomando en cuenta los resultados para las condiciones de luz y sombra respectivamente. Tan grande variación se vincula necesariamente con la exposición directa a la radiación solar, las altas temperaturas y el consumo por termitas, confirmando la gran importancia que tienen dichos factores en los ecosistemas desérticos.

De los resultados obtenidos se puede concluir que la degradación de la hojarasca de las especies perennes dominantes en la comunidad vegetal de El Comitán se lleva a cabo, en forma global, de una manera muy rápida. Las termitas y las hormigas transportan parte de la

hojarasca hacia las capas profundas del suelo, encargándose de su rápida descomposición. Por otra parte, la hojarasca que permanece en la superficie es mezclada, transportada y depositada por el viento en la base de los "manchones" de vegetación que conforman el paisaje de la zona

Cuadro 14. Tasas de descomposición en diversas comunidades vegetales.

AUTOR	PAIS	COMUNIDAD VEGETAL	k (mes ⁻¹)
Kumar y Deepu (1992)	India	SELVAS HUMEDAS	
		DECIDUAS	
		<i>Pterocarpus</i> sp.	0.44 - 0.50
		<i>Tectona</i> sp.	0.31 - 0.34
		<i>Xilia</i> sp.	0.31 - 0.39
		<i>Dillenia</i> sp.	0.29 - 0.35
Pillers y Stuart (1993)	California E.U.A.	<i>Terminalia</i> sp.	0.28 - 0.31
		<i>Grewia</i> sp.	0.31 - 0.38
		BOSQUES	
		TEMPLADOS	
		<i>Sequoia</i>	0.0261-0.0306
		<i>sempervirens</i>	
		<i>Pseudotsuga menziesii</i>	0.0406-0.0458
		<i>Lithocarpus densiflora</i>	0.0355
		<i>Pinus ponderosa</i>	0.08 0.18 año ⁻¹
		ECOSISTEMAS ACUATICOS	
Hietz (1992)	Austria	<i>Phragmites australis</i>	0.094 - 0.153 (sobre el agua)
			0.139 - 0.462 (bajo el agua)
El presente estudio (1995)	México	MATORRAL XEROFILO	
		<i>Cyrtocarpa edulis</i>	0.04 - 0.16
		<i>Jatropha cinerea</i>	0.07 - 0.20
		<i>Jatropha cuneata</i>	0.07 - 0.23
		<i>Prosopis articulata</i>	0.04 - 0.11
<i>Fouquieria diguetii</i>	0.06 - 0.17		

En esta forma, la hojarasca está expuesta alternadamente a condiciones de luz y sombra y sufre la constante abrasión de la superficie del suelo. La mezcla de la hojarasca de especies con tasas de descomposición variadas proporcionaría la disponibilidad de nutrientes para las plantas a corto, mediano y largo plazo.

6. ANALISIS DE LOS PROCESOS: PRODUCCION Y DESCOMPOSICION DE HOJARASCA EN EL COMITAN.

El matorral estudiado tiene dos estaciones de crecimiento al año, determinados por los periodos de lluvia que se presentan en la región. Dependiendo básicamente de la cantidad de agua aportada por las precipitaciones y la eficiencia con la que sea retenida por el suelo y utilizada por las plantas, la producción de hojarasca puede ser escasa o abundante. El mayor volumen de hojarasca se produce durante la estación seca y se acumula sobre el suelo durante cortos periodos del año.

La producción total de hojarasca que se estimó para la comunidad fue de $0.752 \text{ Mg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$. De esta cantidad, la mayor parte (38.5%) es producida en conjunto por el grupo de especies que pierden rápidamente el follaje (*F. digueti*, *J. cinerea* y *J. cuneata*). El tiempo necesario para que ocurra la degradación del 50% del material foliar de estas especies se calculó que toma de tres hasta cuatro meses para condiciones de luz y de cinco hasta once meses para condiciones de sombra. Como se ha indicado en el Apéndice 1, las estructuras foliares de estas especies se caracterizan por ser enteras y tener poco peso cuando están secas. Cuando caen como hojarasca, el viento las arrastra continuamente, depositándolas en la base de los manchones de vegetación. En esta forma, gran parte de la degradación de la hojarasca en la superficie del suelo se realiza en las condiciones de sombra que se utilizaron para el experimento. Con base en los resultados obtenidos, el tiempo que tardaría en llevarse a cabo la degradación de la hojarasca aumentaría.

Sin embargo, el viento también somete a la hojarasca a procesos de abrasión constante por el roce sobre las partículas del suelo. El roce frecuente seguramente disminuye el tiempo de degradación para todas las especies, efecto que no pudo ser evaluado en el experimento por haber estado la hojarasca retenida en las bolsas de malla.

El consumo por termitas es otro de los factores que contribuye en gran medida a que la degradación de la hojarasca en El Comitán no se lleve a cabo sólo en la superficie del suelo.

Aunque el efecto de las termitas no pudo ser aislado durante el experimento, la actividad de estos organismos incidió sobre las tasas de descomposición calculadas para las especies analizadas. Como quedó establecido, estos organismos podrían ser responsables de la remoción de al menos el 50% de la PPN en los ecosistemas del Desierto Chihuahuense (Johnson y Whitford, 1975). Puede afirmarse que, para el sitio de estudio, la actividad de las termitas da por resultado la rápida incorporación de una gran parte de la hojarasca superficial hacia las capas profundas del suelo.

Prosopis articulata produce, de manera individual, un gran porcentaje de la hojarasca estimada para la comunidad (33.7%). Debido al carácter freatofito de esta especie, su recambio de follaje sucede durante un periodo bien establecido del año (Fig. 5 e). Los folíolos de *P. articulata* contienen, a diferencia de las demás especies, una gruesa cutícula que las hace más pesadas y resistentes. Por esta razón, la mayor parte de la hojarasca producida por esta especie permanece bajo los individuos formando una capa de mantillo que, de acuerdo con las tasas de descomposición calculadas, se descompone lentamente. A esta capa se suma la hojarasca de otras especies que es arrastrada y depositada por el viento en la base de los árboles.

El establecimiento de plántulas de especies perennes es difícil en los ecosistemas desérticos (Noy-Meir, 1973). En el sitio de estudio, la descomposición superficial de la hojarasca se realiza en la base de los árboles, en donde es depositada por el viento. La caída de frutos se da hacia el final de la estación seca, cuando la mayor parte de la hojarasca que permaneció en la superficie se ha degradado. En esta forma, la llegada de las semillas de las especies perennes dominantes a la base de los manchones antes de la temporada de lluvias y posterior a la mineralización de gran parte del mantillo garantizaría condiciones propicias de disponibilidad de humedad y nutrientes para el establecimiento de las plántulas. Además, las diferentes tasas de descomposición de las especies dominantes asegurarían un abasto de nutrientes para las plantas a corto, mediano y largo plazo.

Lo anterior explicaría la distribución en manchones de la vegetación en el área de

estudio. Tal situación ya ha sido reportada previamente para los ecosistemas desérticos, particularmente en el Desierto Sonorense, para el que se han descrito las llamadas "islas de diversidad". La distribución de plantas perennes bajo la sombra de un árbol "nodriza" se explicaría porque bajo su copa se encuentran mejor protegidas de la insolación y depredación, además de crecer en ambientes más fértiles y húmedos (Búrquez y Quintana, 1994). Los resultados arrojados por el presente trabajo sugieren que las condiciones derivadas de la producción y descomposición de hojarasca son propicias para que en el sitio de estudio se dé el patrón de establecimiento de plántulas descrito.

7. CONSIDERACIONES FINALES

El presente trabajo constituye una contribución al estudio de la estructura y productividad de los ecosistemas de zonas áridas. La experiencia que se ha acumulado a lo largo de su desarrollo servirá para sentar las bases en la planeación de líneas de investigación a futuro. Se recomienda llevar a cabo las acciones señaladas a continuación con el fin de complementar los resultados obtenidos durante el desarrollo de este estudio:

1. El análisis de los compuestos que se encuentran en la hojarasca, con el fin de asociar su contenido con los procesos de descomposición (la relación C:N, contenido de lignina y otros compuestos recalcitrantes, por ejemplo).
2. El desarrollo de estudios sobre los organismos consumidores de hojarasca. En particular, la identificación de los microorganismos que intervienen en los procesos de descomposición de la hojarasca que permanece en la superficie, estudios de dinámica de poblaciones de termitas y de hormigas y la evaluación específica del consumo por estos grupos de artrópodos.
3. Evaluación del efecto que ejerce el viento sobre la desintegración del material vegetal, al transportarlo sobre la superficie abrasiva del suelo.

El mayor peligro para la estabilidad de los ecosistemas de zonas áridas son las actividades humanas, y la región de estudio no es la excepción. Uno de los mayores problemas lo representa la deforestación que se realiza indiscriminadamente con el fin de llevar a cabo actividades agrícolas, o bien para la construcción. A esto se suma la ignorancia de muchas personas que han llegado de otros ambientes, para las que no existe ningún valor dentro de los paisajes áridos. Por desgracia, debido a la escasez de agua y a la cada vez más difícil situación económica de los lugareños, las áreas abiertas con los fines señalados son abandonadas y se convierten rápidamente en focos de erosión debido a las reducidas posibilidades de recuperación del ecosistema.

8. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Alvarez, J. y S. Guevara-Sada. 1985. Caída de hojarasca en la Selva. In: Gómez-Pompa, A. y S. del Amo (Eds.) *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Vol. II. INIREB-Alhambra. México. pp. 171-189.
- Alvarez, J., G. Sánchez, I. Sánchez-Gallén y J.A. González-Iturbe. 1992. *Métodos para el estudio de la productividad primaria y la descomposición en comunidades terrestres*. Cuadernos de Ecología. Fac. de Ciencias, U.N.A.M. México. 52 pp.
- Andersson, F. 1981. The Swedish Coniferous Forest Project. *AMBIO* 10(2-3):126-129.
- Arnason, J.T. y J.D. Lambert. 1982. Nitrogen cycling in the seasonally dry forest zone of Belize, Central America. *Plant and Soil* 67:333-342.
- Arriaga, L. A. Breceda, Y. Maya, J.L. León y S. Alvarez. 1989. La Vegetación de El Comitán, Baja California Sur. Primer Simposium: Estudios Florísticos del Noroeste. Culiacán, Sin. México.
- Arriaga, L. y J.L. León. 1989. The Mexican tropical deciduous forest of Baja California Sur: a floristic and structural approach. *Vegetatio* 84:45-52.
- Axelrod, D.I. 1978. Evolution of the Madro-Tertiary geoflora. *Botanical Review* 24:433-509.
- Axelrod, D.I. 1979. Age and origin of Sonoran Desert vegetation. *Occasional Papers of the California Academy of Sciences* 132:1-74.
- Baker, G.A., P.W. Rundell y D.J. Parsons. 1982. Comparative phenology and growth in three chaparral shrubs. *Botanical Gazette* 143:94-100
- Bawa, K.S. y J.H. Beach. 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. *Ann. Miss Bot. Gard.* 68:254-274.
- Beatley, J.C. 1967. Phenological events and their environmental triggers in Mojave Desert ecosystems. *Ecology* 55:856-863.
- Bertiller, M.B., A.M. Beeshow y F. Coronate. 1991. Seasonal environmental variation and plant phenology in Arid Patagonia (Argentina). *Journal of Arid Environments* 21:1-11.
- Bouillon, A. 1964. Etude de la composition des sociétés dans trois especes d'*Apicotermes* Holmgren (Isoptera, Termitinae). In: A. Bouillon (Ed.). *Etudes sur les termites*

africains. Masson et Cie, Paris. Pp. 181-196

- Bocock, K.L. 1964. Changes in the amounts of dry matter, Nitrogen, Carbon and energy in decomposing woodland leaf litter in relation to the activities of the soil fauna. *Journal of Ecology* 52:273-284.
- Bracho, R. y H. Puig. 1987. Producción de hojarasca y fenología de ocho especies importantes del estrato arbóreo. In: *El bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas*. Instituto de Ecología. México.
- Bray, J.R. y E. Gorham. 1964. Litter production in forests of the world. *Advances in Ecology Research* 2:101-157
- Bullock, S.H. 1986. Observations and an experiment on synchronous flowering. *Madroño* 33(3):223-224
- Bullock, S.H. y A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22(1):22-35.
- Búrquez, A. y M.A. Quintana. 1994. Islands of diversity: ironwood ecology and the richness of perennials in a Sonoran Desert biological reserve. *Occasional Papers in Conservation Biology* 1:9-27.
- Cariño, M.M. y J.A. Martínez. 1994. La Paz. De sus orígenes a nuestros días. In: *Crecimiento de las Ciudades Noroccidentales*. Colegio de Jalisco-Universidad de Colima. INAH. México. pp. 15-48.
- Crawford, C.S. y E.C. Taylor. 1984. Decomposition in arid environments: role of the detritivore gut. *South African Journal of Science* 80:170-176.
- Comisión de Estudios del Territorio Nacional (CETENAL). 1975. *Sistema de Clasificación FAO/UNESCO 1968, modificado por CETENAL en 1970*. Secretaría de la Presidencia.
- Dantas, M. y J. Phillipson. 1989. Litterfall and litter nutrient content in primary and secondary Amazonian 'terra firme' rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 5:27-36.
- Das, A.K. y P.S. Ramakrishnan. 1985. Litter dynamics in khasipine of North East India. *Forestry Ecology Management* 10:135-153.
- Dickinson, C. 1974. Decomposition of litter in soil. In: Dickinson, C. y G. Pugh (Eds.). *Biology of plant litter decomposition* Academic Press. U.S.A. pp 633-654.
- Dye P.J. y B.H. Walker. 1980. Vegetation-environment relations on sodic soils of Zimbabwe Rhodesia. *Journal of Ecology* 08:589-606.

- Ehleringer, J.R., S.L. Phillips, W.S.F. Schuster y D.R. Sandquist. 1991. Differential utilization of summer rains by desert plants. *Oecologia* 88(3):430-434
- Elkins N.Z., Y. Steinberg y W.G. Whitford. 1982. Factors affecting the applicability of the AET model for decomposition in arid environments. *Ecology* 63(2):579-580
- Enríquez, S., C.M. Duarte y K. Sand-Jensen. 1993. Patterns in decomposition rates among photosynthetic organisms: the importance of detritus C:N:P content. *Oecologia* 94:457-471.
- 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. *Journal of Ecology* 62:881-919.
- Galindo S. y E. García. 1991. Variación del mezquite (*Prosopis* spp., Leguminosae) en el Altiplano Potosino. *Agrociencia* serie Recursos Naturales Renovables. (1)2:57-72.
- García, E. 1973. *Modificaciones al Sistema de clasificación climática de Koeppen* (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). 2a. Ed. Inst. de Geografía. UNAM. 252 pp.
- Gosz, J.R., R.T. Holmes, G.E. Likens y F.H. Borman. 1978. The flow of energy in a forest ecosystem. *Scientific American* 238(3):92-102.
- Hammond, E.H. 1954. *A geomorphic study of the Cape Region of Baja California*. Univ. of Cal. Press. Berkeley, Cal. U.S.A. 94 pp.
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology in Plants*. Academic Press. London.
- Hietz, P. 1992. Decomposition and nutrient dynamics of reed (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.) litter in Lake Neusiedl, Austria. *Aquatic Botany* 43:211-230.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. 1981a. Carta de temperaturas medias anuales 1:1'000,000 La Paz. México.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. 1981b. Carta de precipitación total anual 1:1'000,000 La Paz. México.
- Johnson, K.A. y W.G. Whitford. 1975. Foraging ecology and relative importance of subterranean termites in Chihuahuan desert ecosystems. *Environmental Entomology* 4(1):66-70.
- Jordan, C.F. y R. Herrera. 1981. Tropical rain forest: are nutrients really critical? *American Naturalist* 117:167-180.

- Karnas, M.A. 1970. Litter production. In: J. Philipson (Ed.). *Method of Study in Soil Ecology*. UNESCO, IBP Genova. pp. 139-143.
- Kemp, P.R. 1983. Phenological patterns of Chihuahuan Desert plants in relation to the timing of water availability. *Journal of Ecology* 71:427-436.
- Kiffer, E., H. Puig y G. Kilbertus. 1981. Biodegradación des feuilles d'Eperua falcata Aubl. en forêt tropicale humide (Guyane Française). *Revue D'Ecologie et de la Biologie du Sol* 18 (2):135-157.
- Kumar, B.M. y J.K. Deepu. 1992. Litter production and decomposition dynamics in moist deciduous forests of the Eastern Ghats in Peninsular India. *Forest Ecology and Management* 50:181-201.
- León de la Luz, J.L., R. Coria y M. Cruz. Fenología reproductiva de una flora árido-tropical de Baja California Sur. En revisión en *Acta Botánica Mexicana*.
- Lepage M.G. 1983. Foraging of *Macrotermes* spp (Isoptera: Macrotermitinae) in the tropics. In: Pierre Jaisson (Ed.) *Social Insects in the Tropics*. Vol. 2. Université Paris Nord. pp. 205-218
- Lott, E.J., Bullock, S.H. y Solís-Magallanes, J.A. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests of coastal Jalisco. *Biotropica* 19:228-235.
- Lugo, A., J.A. González-Liboy, B. Cintrón y K. Dugger. 1978. Structure, productivity and transpiration of a subtropical dry forest in Puerto Rico. *Biotropica* 10:278-291.
- MacKay, W.P., J. Zak y W.G. Whitford. 1992. Litter decomposition un a Chihuahuan Desert playa. *American Midland Naturalist* 128:89-94.
- Malaisse, F. 1978. The Miombo ecosystem. In: *Tropical Forest Ecosystems*. UNESCO. Natural Resources Research 14. UNESCO. Paris.
- Martínez-Yrizar A. 1980. Tasas de descomposición de materia orgánica foliar de especies arbóreas de selvas en clima estacional. Tesis de Licenciatura. UNAM. México.
- Martínez-Yrizar A. 1984. Procesos de producción y descomposición de hojarasca en selvas estacionales. Tesis de M. en C. UNAM. México.
- Martínez-Yrizar A. y J. Sarukhán. 1990. Litterfall patterns in a seasonal deciduous forest in Mexico over a five-year period. *Journal of Tropical Ecology* 6:433-444.

- Martínez-Yrizar, A., S. Núñez y A. Búrquez. 1993. Producción de hojarasca en tres comunidades del Desierto Sonorense. Memorias del XII Congreso Mexicano de Botánica. Mérida, Yuc. México.
- Matteucci, S.D., A. Colma y Y. Acosta. 1991. Potential productivity of Cuji (*Prosopis juliflora*) in the arid zone of Falcon State (Venezuela). *Interciencia* 16(6):313-321
- Maya, Y. y L. Arriaga. Litterfall and phenological patterns of the dominant overstorey species of a desert scrub community in northwestern Mexico. *Journal of Arid Environments*. En prensa.
- Medina, E. y M. Zelwer. 1972. Soil respiration in tropical plant communities. In: Golley, P. y F.B. Golley (Eds.) *Tropical Ecology, with emphasis on organic matter production*. Proceedings of the Second International Symposium of Tropical Ecology. Inst. of Ecology, University of Georgia, Athens. Pp. 245-267.
- Meentemeyer, V. 1978. Macroclimate and lignin content of litter decomposition rates. *Ecology* 59:465-472.
- Meentemeyer, V., E.O. Box y R. Thompson. 1982. World patterns and amounts of terrestrial plant litter production. *Bioscience* 32(2):125-128.
- Menéndez, L., A. Aguado y A. Gómez. 1987. Determinación de la constante de descomposición de la hojarasca mediante simulación matemática. *Ciencias Biológicas* 18:46-52.
- Misra, R. 1972. A comparative study of net primary productivity of dry deciduous forest and grassland of Varanasi. In: Golley, P., & Golley, F.B. (Eds.). *Tropical Ecology with Emphasis on Organic Matter Production*. Proceedings of the Second International Symposium of Tropical Ecology. Institute of Ecology. University of Georgia, Athens. pp.279-293.
- Montaña, C., E. Ezcurra, A. Carrillo y J.P. Delhoume. 1988. The decomposition of litter in grasslands of northern Mexico: a comparison between arid and non-arid environments. *Journal of Arid Environments*, 14:55-60.
- Mooney, H.A., S.L. Gulmon, P.W. Rundel y J. Ehleringer. 1980. Further observations on the water relations of *Prosopis tamarugo* of the northern Atacama Desert. *Oecologia* (Berlin) 44:177-180.
- Moorhead, D.L. y J.F. Reynolds. 1989. Mechanisms of surface litter mass loss in the northern Chihuahuan Desert: a reinterpretation. *Journal of Arid Environments*. 16:157-163.

- Murphy, P.G. y A.E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:67-88
- Murphy, R.W. 1983. Paleobiogeography and patterns of genetic differentiation of the Baja California herpetofauna. *Occasional papers of the California Academy of Sciences* 137:1-48
- Nardkarni, N. y T.J. Matelson. 1992. Biomass and nutrient dynamics of fine litter of terrestrially rooted material in a neotropical montane forest, Costa Rica. *Biotropica* 24(2a):113-120.
- Nilsen, E.T., M.R. Sharifi, P.W. Rundel, W.M. Jarrell y R.A. Virginia. 1983. Diurnal and seasonal water relations of the desert phreatophyte *Prosopis glandulosa* (Honey Mesquite) in the Sonoran Desert of California. *Ecology* 64(6):1381-1393.
- Nilsen, E.T., M.R. Sharifi, R.A. Virginia y P.W. Rundel. 1987. Phenology of warm desert phreatophytes: seasonal growth and herbivory in *Prosopis glandulosa* var. *torreyana* (honey mesquite). *Journal of Arid Environments* 13:217-229.
- Noy-Meir, I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:25-41.
- Nye, P.H. 1961. Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest. *Plant and Soil* 13 (4):333-346.
- Olson, J.S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological ecosystems. *Ecology* 44(2):329-331.
- Opler, P.A., G.W. Frankie y H.G. Baker. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography* 3:231-236.
- Persson, T., E. Baath, M. Clarhom, H. Lundkvist, B. Soderstrom y B. Sohlienius. 1980. Trophic structure, biomass dynamics and carbon metabolism of soil organisms in a Scots pine forest. *Ecology Bulletin* 32:419-462
- Pillers, M.D. y J.D. Stuart. 1993. Leaf-litter accretion and decomposition in interior and coastal old-growth redwood stands. *Canadian Journal of Forest Research* 23:552-557.
- Puig, H. 1979. Production de litière en forêt guyanaise. Résultats préliminaires. *Extrait du Bulletin de la Société D'Histoire Naturelle* 115(3-4):338-346.
- Puig, H. y J.P. Delobelle. 1988. Production de litière, nécromasse, apports minéraux au sol par la litière en forêt guyanaise. *Revue D'Ecologie (La Terre et la Vie)* 43:3-22.

- Ratchke, B. 1988. Flowering phenologies in a shrub community: competition and constraints. *Journal of Ecology* 76:975-994.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa. México. 432 pp.
- Salinas, C., A. Leyva, D. Lluch y E. Díaz. 1990. Distribución geográfica y variabilidad climática de los regímenes pluviométricos en Baja California Sur, México. *Atmosfera* 3:217-237.
- Savage, J.M. 1960. Evolution of a peninsular herpetofauna. *Systematic Zoology* 93(4):184-212.
- Sharifi, M.R., E.T. Nilsen y P.W. Rundel. 1982. Biomass and net primary production of *Prosopis glandulosa* (Fabaceae) in the Sonoran Desert of California. *American Journal of Botany* 69(5):760-767.
- Shreve, F. 1937. The vegetation of the Cape Region of Baja California. *Madroño* 4:105-113
- Shreve, F. 1951. *Vegetation of the Sonoran Desert*. Carnegie Institution of Washington Publ. 591.xii + 192 pp.
- Shreve, F. e I.L. Wiggins. 1964. *Vegetation and flora of the Sonoran Desert*. (2 vols.) Stanford University Press. Stanford, Calif. U.S.A. 1740 pp.
- Silva, S.I., W.P. MacKay y W.G. Whitford. 1985. The relative contributions of termites and microarthropods to fluff grass litter disappearance in the Chihuahuan Desert. *Oecologia* 67:31-34.
- Swift, M.J., O.W. Heal y J.M. Anderson. 1979. *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*. Studies in Ecology Vol. 5. Univ. of California Press. 372 pp.
- Tanner, E.V.J. 1981. The decomposition of leaf litter in Jamaican montane rain forests. *Journal of Ecology* 69:263-275.
- Thompson, J.N. y M.F. Wilson. 1979. Evolution of temperate fruit/bird interactions. *Evolution* 33:867-913
- Troyo-Diéguez, E., F de Lachica-Bonilla y J.L. Fernández-Zayas. 1990. A simple aridity equation for agricultural purposes in marginal zones. *Journal of Arid Environments* 19:353-362.
- Turner, F.B. y D.C. Randall. 1987. The phenology of desert shrubs in southern Nevada. *Journal of Arid Environments* 13:119-128

- Upadhyay, V.P. 1993. Effect of initial litter quality on decomposition rates of the tree leaf litter in Himalayan forest ecosystems. *Tropical Ecology* 34(1):44-50.
- Villa Salas, A.B. 1968. *Notas sobre la vegetación forestal en el extremo meridional de Baja California*. Pub. No 10. Dir. Gral del Inv. Nac. For. S.A.G. México. 20 pp.
- Vizcaíno, M. 1983. Patrones temporales y espaciales de producción de hojarasca en una selva baja caducifolia en la costa de Jalisco, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 137 pp.
- Waring, R.H. y W.H. Schlesinger. 1985. *Forest ecosystem: concepts and management*. Academic Press, New York. pp 181-211.
- Whitford G.W., V. Meentmeyer, T.R. Seastedt, K. Cromack Jr., D.A. Crossley Jr., P. Santos, R.L. Todd y J.B. Waide. 1981. Exceptions to the AET Model: Deserts and clear-cut forest. *Ecology* 62(1):275-277.
- Whitford, W.G., R Repass, L.W. Parker y N.Z. Elkins. 1982a. Effects of initial litter accumulation and climate on litter disappearance in a desert ecosystem. *The American Midland Naturalist* 108(1):105-110.
- Whitford, W.G., Y. Steinberger y G. Ettershank. 1982b. Contributions of subterranean termites to the "economy" of Chihuahuan desert ecosystems. *Oecologia* 55:298-302
- Whitford W.G., K. Stinnett y J. Anderson. 1988. Decomposition of roots in a Chihuahuan Desert ecosystem. *Oecologia* (Berlín) 75:8-11.
- Whittaker, R.H. y W.A. Niering. 1975. Vegetation of Santa Catalina Mountains, Arizona. V. Biomass, production and diversity along the elevation gradient. *Ecology* 56:771-790.
- Wieder, R.K. y G.E. Lang. 1982. A critique of the analytical methods used in examining decomposition data obtained from litter bags. *Ecology* 63(6):1636-1642.
- Wiggins, I. 1980. *Flora of Baja California*. Stanford Univ.Press. U.S.A. 1025 pp.
- Wilson E.O. 1972. *The insect societies*. The Belknap Press of Harvard University Press. 2a. ed. Cambridge U.S.A. p 103-119.

APENDICE 1

Descripción de las especies dominantes en la comunidad de estudio (basada en Wiggins, 1980).

Jatropha cinerea (Ortega) Muell Arg. (lomboy) y *J. cuneata* Wiggins & Rollins (matacora), son especies arbustivas, de tallos carnosos. La primera tiene hojas grandes (5 cm), pecioladas y suborbiculares, en tanto que la otra tiene hojas pequeñas (6-10 mm), cuneado-oblongas en fascículos. Ambas tienen flores pequeñas y producen un látex cáustico que, en el caso de *J. cinerea*, es medicinal. Los frutos de ambas especies son grandes (3-4 cm), aunque en *J. cinerea* es trilobulado, y son consumidos por los roedores.

Prosopis articulata S. Watson (mezquite), es una especie arbórea espinosa con hojas bipinnadas. Tiene flores numerosas y pequeñas, dispuestas en racimos en forma de espigas, que producen frutos en forma de largas vainas (15 cm), que consumen frecuentemente los insectos y roedores. Se sabe que en condiciones de sequía, *Prosopis* actúa como freatofita facultativa.

Cyrtocarpa edulis (Brandege) Standl. (ciruelo cimarrón), es una especie arbórea con tallos gruesos y carnosos, con hojas pinnadas, delgadas y densamente pubescentes. Sus flores son pequeñas, dispuestas en panículos axilares y produce frutos grandes (4 cm) y carnosos, que consumen los roedores.

Pachycereus pringlei (S. Watson) Britton & Rose (cardón), es una gran cactácea columnar, masiva, que alcanza los 15 m de altura, con muchas ramificaciones columnares, pesadas y erectas que presentan numerosas aristas. Posee flores blancas y fragantes con tubos florales cortos. Produce grandes frutos (6 cm de diámetro), cubiertos de espinas, que son consumidos por aves e insectos.

Bursera microphylla A. Gray (torote), es una especie arbórea de tallos carnosos con apariencia papirácea, madera aromática, hojas compuestas pinnadas y flores pequeñas dispuestas en panículos; produce numerosos frutos pequeños (7 mm), que inmaduros contienen gran cantidad de resina y maduros son muy apetecidos por aves y roedores.

Fouquieria diguetii (Tiegh.) I.M. Johnstone (palo adán), es una especie arbustiva con numerosas ramas delgadas, ascendentes y cubiertas de espinas. Las hojas están dispuestas en fascículos y las flores, de corola roja y tubular, en panículos, que son frecuentemente visitados por colibríes; sus frutos sufren el constante ataque por insectos, que deterioran gran cantidad de las semillas aladas que contienen.

APENDICE 2

Resultados del análisis de Correlación Múltiple para las especies en estudio. Las variables analizadas fueron: número de mes (Numes), peso de las flores (Peflo), precipitación (Preci), temperatura media (Tmed), temperatura máxima (Tmax), temperatura mínima (Tmin), coeficiente de evaporación (evap) e insolación (Insol). Para todas las variables, a excepción de la insolación, n = 34. Para la correlación de la insolación con todas las demás variables, n = 22. La cantidad en la primera línea corresponde al coeficiente de correlación. La de la segunda representa el nivel de significancia.

<i>Prosopis articulata</i>								
	Numes	Peflo	Preci	Tmed	Tmax	Tmin	Evap	Insol
Numes	1.0000 .0000							
Peflo	-.0837 .6377	1.0000 .0000						
Preci	-.0840 .6368	-.2933 .0923	1.0000 .0000					
Tmed	.4833 .0038	.2019 .2521	-.3160 .0686	1.0000 .0000				
Tmax	.1552 .3809	.4273 .0117	-.5455 .0008	.8561 .0000	1.0000 .0000			
Tmin	.5402 .0010	.0567 .7500	-.0376 .8326	.9418 .0000	.6913 .0000	1.0000 .0000		
Evap	.0438 .8056	.4854 .0036	-.5038 .0024	.7167 .0000	.8342 .0000	.5569 .0006	1.0000 .0000	
Insol	-.1719 .4442	.1411 .0203	-.5131 .0146	.2039 .3627	.5221 .0127	-.0035 .9878	.4790 .0241	1.0000 .0000

<i>Fouquieria diguetti</i>								
	Numes	Peflo	Preci	Tmed	Tmax	Tmin	Evap	Insol
Numes	1.0000 .0000							
Peflo	.1411 .4260	1.0000 .0000						
Preci	-.0840 .6368	-.2672 .1266	1.0000 .0000					
Tmed	.4833 .0038	.3937 .0212	-.3160 .0686	1.0000 .0000				
Tmax	.1552 .3809	.4120 .0155	-.5481 .0008	.8561 .0000	1.0000 .0000			
Tmin	.5402 .0010	.3341 .0535	-.0376 .8326	.9418 .0000	.6913 .0000	1.0000 .0000		
Evap	.0438 .8056	.4731 .0047	-.5038 .0024	.7167 .0000	.8342 .0000	.5569 .0006	1.0000 .0000	
Insol	-.1719 .4442	.1418 .5290	-.5131 .0146	.2039 .3627	.5221 .0127	-.0035 .9878	.4790 .0241	1.0000 .0000

<i>Bursera microphylla</i>								
	Numes	Peflo	Preci	Tmed	Tmax	Tmin	Evap	Insol
Numes	1.0000 .0000							
Peflo	.1472 .4060	1.0000 .0000						
Preci	-.0840 .6368	.0611 .7312	1.0000 .0000					
Tmed	.4833 .0038	.3898 .0227	-.3160 .0686	1.0000 .0000				
Tmax	.1552 .3809	.2381 .1752	-.5481 .0008	.8561 .0000	1.0000 .0000			
Tmin	.5402 .0010	.4644 .0057	-.0197 .9308	.9418 .0000	.6913 .0000	1.0000 .0000		
Evap	.0438 .8056	.0982 .5806	-.5038 .0024	.7167 .0000	.8342 .0000	.5569 .0006	1.0000 .0000	
Insol	-.1719 .4442	-.3099 .1605	-.5131 .0146	.2039 .3627	.5221 .0127	-.0035 .9878	.4790 .0241	1.0000 .0000

<i>Cyrtocarpa edulis</i>								
	Numes	Peflo	Preci	Tmed	Tmax	Tmin	Evap	Insol
Numes	1.0000 .0000							
Peflo	.0568 .7496	1.0000 .0000						
Preci	-.0840 .6368	-.1297 .4649	1.0000 .0000					
Tmed	.4833 .0038	.3942 .0211	-.3160 .0686	1.0000 .0000				
Tmax	.1552 .3809	.4839 .0037	-.5481 .0008	.8561 .0000	1.0000 .0000			
Tmin	.5402 .0010	.3546 .0396	-.0376 .8326	.9418 .0000	.6913 .0000	1.0000 .0000		
Evap	.0438 .8056	.4540 .0070	-.5038 .0024	.7167 .0000	.8342 .0000	.5569 .0006	1.0000 .0000	
Insol	-.1719 .4442	.0685 .7621	-.5131 .0146	.2039 .3627	.5221 .0127	-.0035 .9878	.4790 .0241	1.0000 .0000

<i>Jatropha cinerea</i>								
	Numes	Peflo	Preci	Tmed	Tmax	Tmin	Evap	Insol
Numes	1.0000 .0000							
Peflo	.2903 .0959	1.0000 .0000						
Preci	-.0840 .6368	.1763 .3185	1.0000 .0000					
Tmed	.4833 .0038	.4863 .0035	-.3160 .0686	1.0000 .0000				
Tmax	.1552 .3809	.3041 .0804	-.5481 .0008	.8561 .0000	1.0000 .0000			
Tmin	.5402 .0010	.5616 .0005	-.0376 .8326	.9418 .0000	.6913 .0000	1.0000 .0000		
Evap	.0438 .8056	.0506 .7763	-.5038 .0024	.7167 .0000	.8342 .0000	.5569 .0006	1.0000 .0000	
Insol	-.1719 .4442	-.0591 .7940	-.5131 .0146	.2039 .3627	.5221 .0127	-.0035 .9878	.4790 .0241	1.0000 .0000

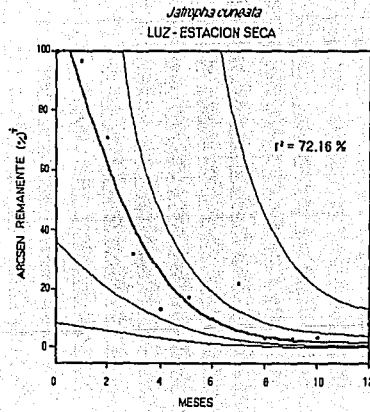
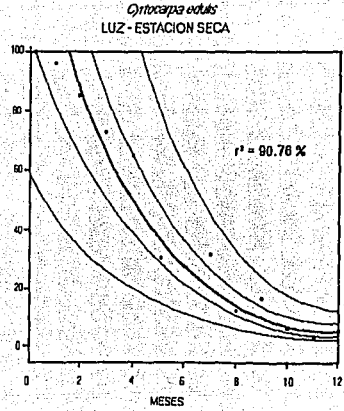
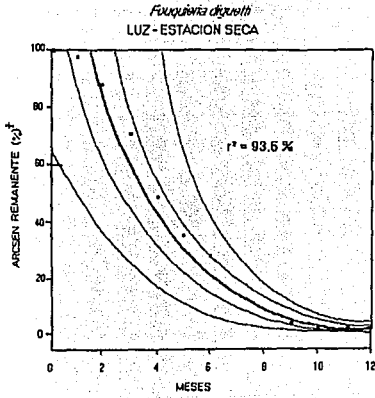
<i>Jatropha cuneata</i>								
	Numes	Peflo	Preci	Tmed	Tmax	Tmin	Evap	Insol
Numes	1.0000 .0000							
Peflo	.1466 .4081	1.0000 .0000						
Preci	-.0840 .6368	.2484 .1567	1.0000 .0000					
Tmed	.4833 .0038	.3460 .0450	-.3160 .0686	1.0000 .0000				
Tmax	.1552 .3809	.2230 .2049	-.5481 .0008	.8561 .0000	1.0000 .0000			
Tmin	.5402 .0010	.4457 .0082	-.0376 .8326	.9418 .0000	.6913 .0000	1.0000 .0000		
Evap	.0438 .8056	.0937 .5980	-.5038 .0024	.7167 .0000	.8342 .0000	-.5569 .0006	1.0000 .0000	
Insol	-.1719 .4442	.1697 .4504	-.5131 .0146	.2039 .3627	.5221 .0127	-.0035 .9878	.4790 .0241	1.0000 .0000

PAGINAS DUPLICADAS

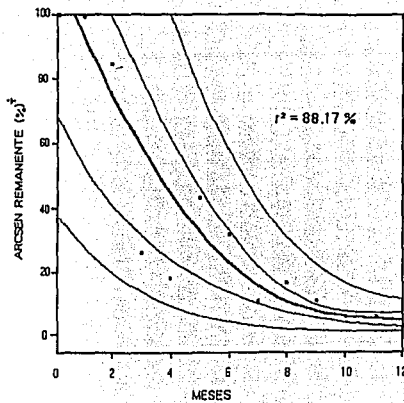
87 A LA _____

APENDICE 3

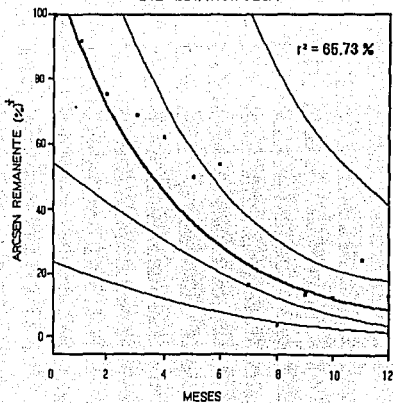
Resultado del ajuste de las curvas a un modelo exponencial negativo para el experimento de descomposición.



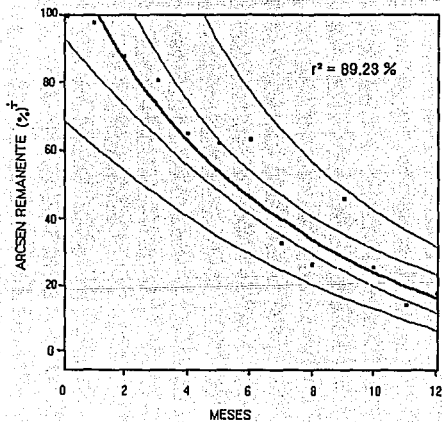
Jathropa cinerea
LUZ - ESTACION SECA



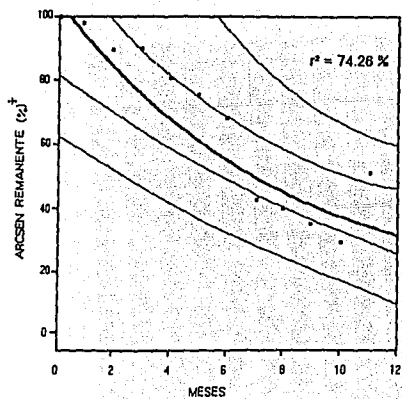
Prosopis articulata
LUZ - ESTACION SECA



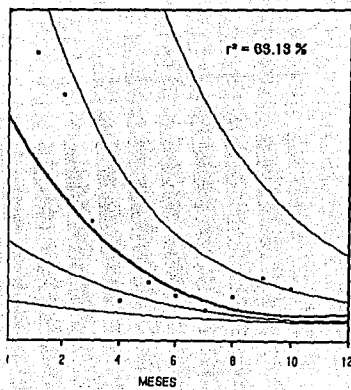
Fouquieria diguetii
SOMBRA - ESTACION SECA



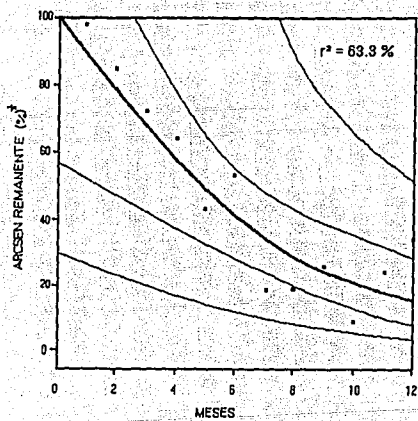
Cynocarpa edulis
SOMBRA - ESTACION SECA



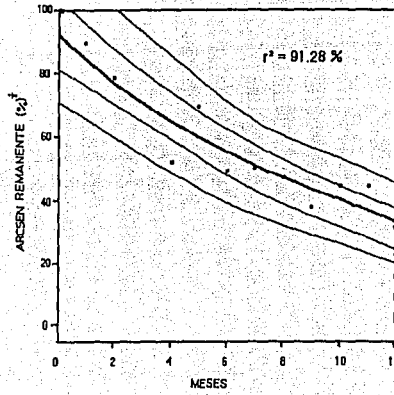
Jatropha cuneata
SOMBRA - ESTACION SECA



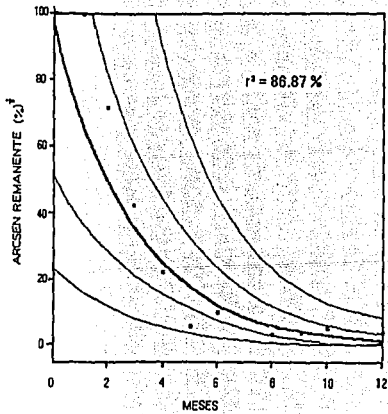
Jatropha cuneata
SOMBRA - ESTACION SECA



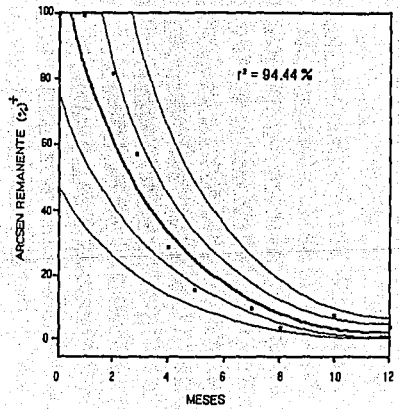
Protopis articulata
SOMBRA - ESTACION SECA



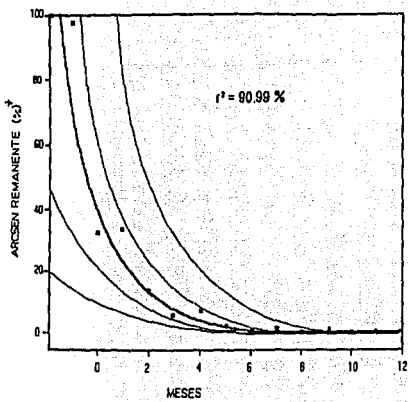
Fouquieria diguetii
LUZ - ESTACION HUMEDA



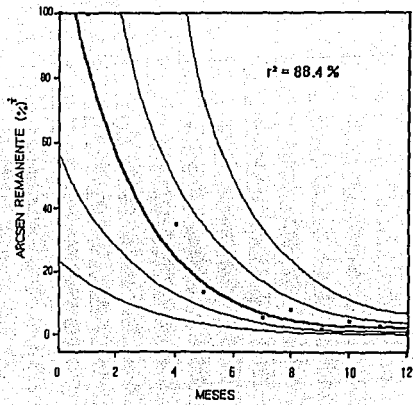
Cytocarpa edulis
LUZ - ESTACION HUMEDA



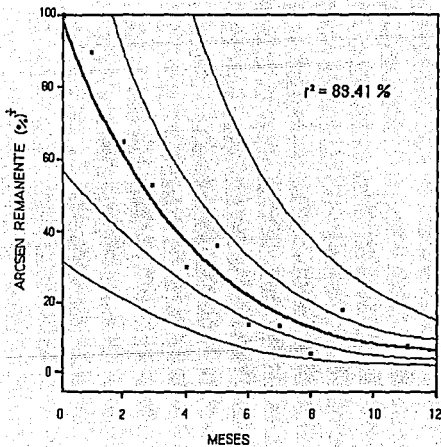
Jatropha cuneata
LUZ - ESTACION HUMEDA



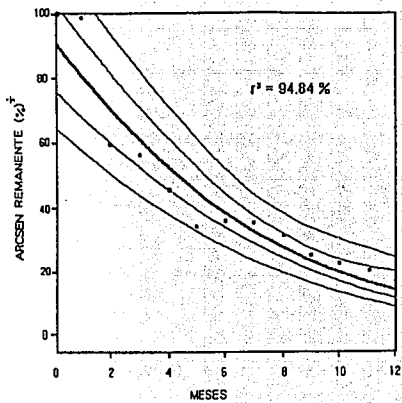
Jatropha cinerea
LUZ - ESTACION HUMEDA



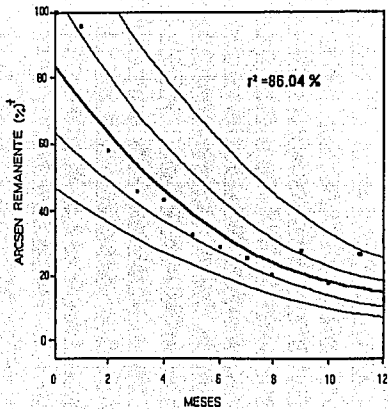
Piscopsis articulata
LUZ - ESTACION HUMEDA



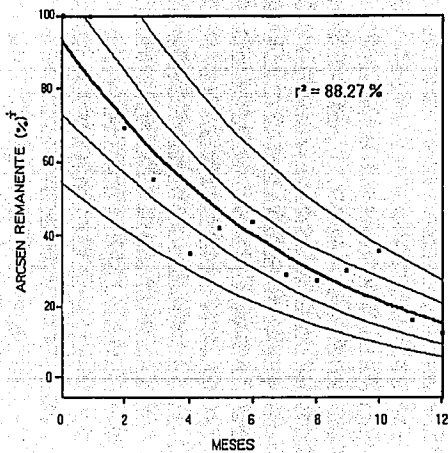
Fouquieria diguetii
SOMBRA - ESTACION HUMEDA



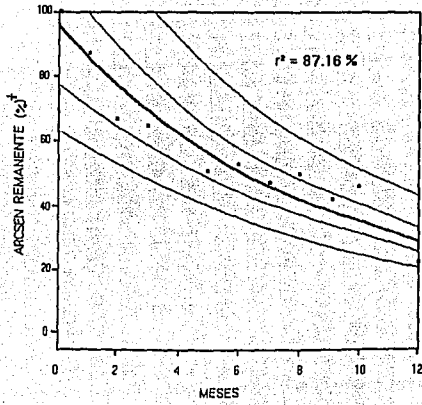
Jatropha cuneata
SOMBRA - ESTACION HUMEDA



Jatropha cinerea
SOMBRA - ESTACION HUMEDA



Oryzias latipes
SOMBRA - ESTACION HUMEDA



Protopis articulata
SOMBRA - ESTACION HUMEDA

