

NO DGB

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

DINAMICA DE LA HOJARASCA EN UNA SELVA ALTA
PERENNIFOLIA: LOS TUXTLAS, VERACRUZ.

TESIS QUE PARA OBTENER EL TITULO
DE MAESTRO EN CIENCIAS PRESENTA

BIOLOGO FRANCISCO JAVIER ALVAREZ SANCHEZ

México, D.F.

1 9 8 4



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

A mi esposa Reyna Carolina
a quien dedico los logros_
alcanzados con este trabajo.

A mis Padres Elvira y Francisco,
sin cuyo esfuerzo continuo no -
hubiera sido capaz de conseguir
este objetivo.

A mis hermanos Gustavo, Ale-
jandro y Ricardo, por los bue
nos momentos.

I N D I C E

	Pág.
AGRADECIMIENTOS	
RESUMEN	
I. INTRODUCCION Y OBJETIVOS	1
II. ZONA DE ESTUDIO	8
El área particular de estudio	9
III. METODOLOGIA	16
1. Caída de hojarasca	16
2. Caída de madera	19
3. Intercepción de hojarasca por <u>Astrocaryum mexicanum</u>	20
4. Acumulación de hojarasca	20
5. Análisis estadístico	22
5.1. Análisis temporal	22
5.2. Análisis espacial	24
IV. RESULTADOS	26
1. Hojarasca en las trampas	26
1.1. Resultados globales. Distribución temporal por estructura.	26
1.2. Distribución espacial.	33
1.3. Variabilidad intra-anual. Significancia del muestreo.	42
1.4. Comportamiento por especie.	48
1.4.1. Distribución temporal.	48
1.4.2. Distribución espacial.	66

	Pág.
1.5. Tamaño de muestra por especie.	72
2. Caída de madera	78
3. Intercepción de hojarasca en las palmas.	80
4. Caída total de litter.	82
5. Coeficientes de descomposición.	82
V. DISCUSION	85
1. Significancia del muestreo. Comparaciones entre metodologías.	85
2. La estructura de la vegetación.	90
3. Distribución temporal y espacial con relación a la estructura de la vegetación y condiciones climáticas.	91
4. Descomposición.	119
5. Relación con fenología	125
VI. CONCLUSIONES	135
VII. BIBLIOGRAFIA	138

AGRADECIMIENTOS

Terminar un trabajo de esta índole fué gracias al apoyo que tuve durante todo el tiempo de mis profesores, amigos y familiares. Son ellos quienes hicieron posible mediante sus conocimientos, experiencia, esfuerzo, colaboración y compañerismo -- que se haya llevado a buen término el desarrollo de esta tesis.

Por ello, deseo expresar mi más sincero reconocimiento y agradecimiento a las siguientes personas:

Al M. en C. Sergio Guevara S. quien fungió como director de este trabajo sin escatimar recursos de ninguna clase, así como también por sus expresiones de aliento y apoyo manifestadas en todo momento.

A la comisión dictaminadora de esta tesis, constituida por: Dr. Carlos Vázquez-Yanes, M. en C. Antonio Lot H., Dr. Rodolfo Dirzo M., Dra. Socorro Lozano G., M. en C. Julia Carabias L., M. en C. Irene Pisanty B. y M. en C. Angelina Martínez Y., por sus valiosos comentarios y sugerencias.

Mención especial debo hacer del Centro Científico de IBM de México. En particular, el Ing. Humberto Hernández R. desempeñó un papel fundamental ya que diseñó los programas de computadora y elaboró gran parte del análisis matemático de los datos.

Al Dr. Juan Corona por las facilidades otorgadas para obtener el acceso al equipo de computación requerido, así como -- por su colaboración en la generación del análisis espacial de --

los resultados.

Guillermo Ibarra hizo posible la identificación de -- gran parte del material vegetal. Sin su colaboración no hubiera sido posible redondear el estudio.

A la M. en C. Luz del Carmen Calderón y a Rosalía Salmerón por su asesoría y sugerencias en lo que se refiere al análisis estadístico.

A Sergio Guevara, Julia Carabias, Jorge Meave, Isabel Alcocer, Rosalía Salmerón, Ana Ros , Frans Bongers, Jean Popma, Socorro Lozano, Silvia Purata y Orlando Vanegas quienes prestaron su ayuda en repetidas ocasiones para hacer posible el muestreo en el campo.

A mi hermano Alejandro quien ocupó muchas horas de -- su tiempo para la elaboración de gráficas y esquemas.

Al Instituto de Biología de la UNAM y a las autoridades de la Estación de Biología de "Los Tuxtlas" por las facilidades otorgadas.

Finalmente, a la Sra. Guadalupe Góngora de Trujillo -- quien elaboró el manuscrito final de esta tesis.

RESUMEN

La dinámica de la hojarasca en la selva alta perennifolia de los Tuxtlas se puede expresar a través de las siguientes aseveraciones:

1. La caída de hojarasca ocurrió durante todo el año (8.12 y 10.16 t/ha/año en cada uno de los ciclos de muestreo), aunque presentó un máximo en la época de menos precipitación.

Debido a la falta de agua, principalmente, la máxima defoliación ocurre en las secas. Por otro lado, el estado de avanzada descomposición de las ramas y el efecto de los "nortes" provocan que la caída máxima sea entre enero, febrero y principios de marzo.

2. La distribución temporal de caída de estructuras reproductoras presentó un máximo para las flores en abril y en octubre-noviembre para los frutos. Esto puede ser reflejo de adaptaciones de las especies respecto a fenómenos como la polinización, la dispersión y la germinación.

3. El principal constituyente de la hojarasca es la fracción foliar (62.80% promedio para dos años). Está formada en su mayor parte por las hojas de Nectandra ambigens y los fragmentos de hoja no identificados.

4. No existió variación significativa interanual en la caída de las estructuras reconocidas. Sin embargo, la caída de hojarasca sí varió significativamente dentro de un mismo año pudiéndose agrupar, en general, en la que abarca los meses de secas y la de los meses de lluvias y nortes.

5. El tamaño de muestra de 100 trampas (19.64 m^2) resultó suficiente para la cuantificación de este proceso, no así para la evaluación por especie para lo cual se requieren más de 300 trampas. Por otro lado, los resultados generales extraídos del muestreo se encuentran dentro del rango promedio en lo que toca a otras selvas del trópico húmedo en el mundo.

6. La caída de hojas está altamente correlacionada con el área basal de los árboles ($r=0.93$) y es un reflejo directo de la abundancia de los individuos.

Por otro lado, la caída de hojas de todas las especies está más correlacionada con la precipitación como factor ambiental principal, a excepción de Spondias mombin que guarda una mayor relación con la temperatura ($r=0.81$ y 0.91 para cada ciclo).

7. Los comportamientos temporales por especie se agruparon en dos grandes rubros: de foliación en secas y en lluvias. S. mombin es la especie con un comportamiento más claro como este último.

8. El número de especies que pierden el follaje aumenta en los meses de mayor defoliación (más de 90), así como también el número promedio de especies por trampa (16 en promedio para los dos ciclos).

9. La distribución espacial de la caída de hojarasca, hojas (por especie) y ramas, aparentemente no varió en su configuración interanual, aunque en casi todos los casos sí existieron diferencias en cuanto a su acumulación en la selva. Las ho-

jas le dan forma a dicho patrón y las ramas proporcionan la mayor cantidad de biomasa en donde existe más acumulación en la hectárea. Los comportamientos espaciales de caída de hojas a nivel de especie se agruparon en local, de moderada y de amplia distribución.

10. En su caída, la hojarasca es interceptada en cantidades significativas quedando retenidas en la vegetación de estratos inferiores antes de llegar al suelo.

11. La mayor acumulación de hojarasca ocurrió en la temporada de sequía (más de 3 t/ha en abril de cada año), tiempo en el cual el coeficiente de descomposición mensual (k') adquirió valores cercanos a 0.4, en el segundo año.

12. La máxima descomposición ocurrió al inicio de la época de lluvias y se estimó que el tiempo necesario para la descomposición es de tres meses.

13. Finalmente, los datos cuantitativos obtenidos en este trabajo permitieron comprobar y confirmar el comportamiento fenológico descrito para esta comunidad.

I. INTRODUCCION Y OBJETIVOS

Hablar de la dinámica de un ecosistema significa entender aspectos como el comportamiento fenológico de las especies y las relaciones que guarda con el clima, el crecimiento de las plantas, el ciclo de nutrientes y la productividad.

El proceso básico en la dinámica de los ecosistemas lo constituye la transferencia de energía y todas las funciones, por lo menos desde el punto de vista trófico, dependen de la utilización de una fuente externa de energía, en este caso, la luz solar.

La producción primaria bruta (PPB) representa el efecto de la fotosíntesis en el ecosistema y se traduce en la fijación de energía solar en materia orgánica nueva en un intervalo de tiempo dado (Westlake, 1963; Etherington, 1975; Jordan, 1983). La cantidad de materia que se utiliza para la formación de tejidos y de sustancias de reserva durante dicho período se conoce como producción primaria neta (PPN).

La producción primaria varía dependiendo de las condiciones particulares de un ecosistema ya que existen una gran diversidad de factores que pueden estar limitándola: cambios de temperatura, concentración de CO_2 , fertilidad del suelo (nutrientes y materia orgánica), disponibilidad de agua y su estacionalidad, diferencias bioquímicas a nivel metabolismo y edad de las poblaciones (Etherington, 1975; Golley, 1979; Jordan, 1983).

Westlake (1963) y Woods y Gallegos (1970) mencionan dos métodos generales para determinar la productividad total anual:

a. Estudiando el incremento en biomasa. Esto resulta técnicamente difícil y significa incluir todas las partes de la planta.

b. Determinando la tasa fotosintética ya sea a través de la producción de oxígeno o el consumo de CO_2 . Este método también implica problemas de índole práctica ya que debe medirse en gramos de CO_2 asimilados por unidad de planta y por unidad de tiempo.

Dadas las dificultades que implican las metodologías anteriores, la mayoría de los trabajos se enfocan únicamente a la PPN. Esta se encuentra relacionada con el incremento de materia vegetal por lo que puede obtenerse una estimación adecuada midiendo el aumento de peso en el tiempo. Parte de esta materia forma el tejido de estructuras que se pierden por muerte, como es el caso de las hojas.

Es por esta razón que en estados maduros de la vegetación se utiliza la caída de hojarasca (es decir, de los restos que provienen de la vegetación) para estimar la PPN, dado que no existe un incremento de la productividad neta del ecosistema (Golley, 1979).

El anterior enfoque es uno de los tres bajo los cuales se llevan a cabo los estudios de caída de hojarasca (Proc-

tor, 1983), No constituye una verdadera evaluación de la PPN, pero sí ofrece una buena estimación de la dinámica de la producción, a pesar de que faltaría considerar las pérdidas foliares por herbivoría, los árboles muertos en pie y la biomasa hipógea.

Por otro lado, Wanner (1970) menciona que determinando la respiración del suelo se podría obtener una estimación indirecta de la PPN, pero existirían algunas fuentes de error como la absorción de sustancias orgánicas directamente por las raíces o indirectamente por micorrizas, la caída de grandes fragmentos leñosos y la pérdida de sustancias orgánicas por lixiviación del suelo.

Otro de los objetivos que se le han dado a los estudios de caída de hojarasca es el de pretender cuantificarla como una vía importante en el ciclo de nutrientes e indicar la eficiencia de estos ciclos (Proctor, 1983). Este enfoque resulta interesante dado que la producción de hojarasca es el principal aporte de nutrientes al sistema y determina en parte la velocidad con la que fluyen en él, por lo que su correlación con el contenido de nutrientes de la vegetación permite conocer la dinámica del ciclo de la materia orgánica.

Como complemento al análisis anterior, se ha pretendido también con su estudio dar información sobre la velocidad de descomposición para lo que adicionalmente se requiere de un conocimiento de la acumulación de la hojarasca en el suelo. La utilización de la proporción caída-acumulación origina un coefi

ciente general de la velocidad de descomposición de la hojarasca (Proctor, op. cit.).

Por último, la caída de hojarasca (principalmente la de hojas, flores y frutos) permite dar información acerca de la fenología de los árboles. La complementación de la información fenométrica (Lieth, 1973) obtenida a través de la cuantificación de la caída de hojarasca con la originada en estudios fenológicos permite generar, en un marco de estructura y composición de la vegetación, elementos que contribuyen a entender mucho acerca de la dinámica del ecosistema.

Con el desarrollo de esta tesis se pretende conocer la variación en el tiempo y en el espacio de la producción de hojarasca resaltando el papel que en ella juegan cada una de las especies, aportando paralelamente información acerca de la dinámica de su descomposición así como de la relación que guarda con factores ambientales.

Para ello, se plantearon los siguientes objetivos particulares:

1. Cuantificar la caída de hojas, flores, frutos y ramas durante dos ciclos anuales.
2. Determinar su variación espacial y temporal.
3. Analizar la distribución espacial y temporal de la caída de hojas a nivel específico.
4. Conocer la relación de la caída de hojarasca con factores ambientales (concretamente temperatura y

precipitación) y con aspectos de estructura y composición de la comunidad.

5. Generar información que permita contribuir al conocimiento de los procesos de producción (PPN) y descomposición.
6. Complementar el conocimiento fenológico que se tiene de la selva.

En México, desafortunadamente, son pocos los estudios que se han planteado hasta el momento para responder a las necesidades del conocimiento de la productividad de los ecosistemas. De 1979 a la fecha se han publicado los resultados de algunas investigaciones, la mayoría de las cuales se refiere a la caída de hojarasca: Jiménez y Martínez (1979) en un agroecosistema cafetalero, Almeida (1981) en praderas tropicales, Correa (1981) en un bosque caducifolio, López (1981) en un manglar, Alvarez (1982) en una selva tropical húmeda, Carrillo (1982) en vegetación herbácea, Carreón (1983) en un Bosque Mesófilo de Montaña, Vizcaíno (1983) y Martínez (1984), estas últimas en comunidades de selva baja y selva mediana caducifolia.

El trabajo que dió origen a la investigación que forma esta tesis, se inició en el año de 1981 integrándose al proyecto del laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias de la UNAM "Regeneración de los Ecosistemas Tropicales", como parte de los estudios de la estructura y procesos funcionales de la selva alta perennifolia que pretenden entender los cambios que

ocurren cuando se cambian o modifican las condiciones prevalecientes. Con respecto a esto existen trabajos acerca de la estructura de la vegetación primaria y secundaria (Carabias, 1979) de la fenología de especies primarias y secundarias (Carabias, en prensa), del banco de semillas (Alcocer, I., en preparación; Salmerón, R., en preparación) y lluvia de semillas (Guevara, S. en preparación), entre otros.

Esta información, complementada con otras de tipo ecofisiológico y de manejo de recursos permitirá, en un futuro, hacer una evaluación acerca de la capacidad de regeneración de dichos ecosistemas, elementos con los cuales podrán proponerse alternativas de conservación y manejo de la selva húmeda tropical.

Aportar más elementos cuantitativos de la fenología de la selva es el punto de partida con el cual se inició el proyecto de caída de hojarasca que pretende, a largo plazo, conocer aspectos de la dinámica del ciclo de nutrientes, desde el acervo presente en las hojas así como su disponibilidad en el suelo como consecuencia del fenómeno de descomposición. También se intentará discutir características adaptativas de las especies.

Los primeros resultados demostraron que la caída de hojarasca ocurre durante todo el año (7.26 t/ha) con variaciones estacionales relacionadas claramente con la precipitación, demostrándose además variabilidad significativa a través de los meses (Alvarez y Guevara, en prensa).

Aunque el muestreo utilizado fué suficiente, se plantearon algunas observaciones complementarias para detectar su-

bestimaciones del muestreo; dos de las más importantes consistían en la insuficiencia del área de las trampas para capturar grandes fragmentos de madera y, por otro lado, la intercepción de la hojarasca en su caída por los estratos de la vegetación.

Por ellos para esta tesis se planteó anexar en primer lugar la medición de la caída de grandes ramas a través de la recolección de la madera en el suelo y, por otra parte, la cuantificación de la intercepción de hojarasca por Astrocaryum mexicanum, el principal constituyente del estrato bajo de la selva.

La estimación de la acumulación de hojarasca en el suelo permitió determinar finalmente el coeficiente de descomposición, medida estimativa y general de este proceso.

II. ZONA DE ESTUDIO.

La presente investigación se llevó a cabo dentro de los terrenos de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" del Instituto de Biología de la UNAM. La Estación se encuentra al sureste del estado de Veracruz aproximadamente a 33.5 km. de Catemaco rumbo a la costa (Figura 1, a), en la región montañosa conocida como los Tuxtlas.

EL clima de la región es cálido-húmedo del tipo Af(m)w"(i')g según la clasificación de climas de Köppen modificada por García (1964). Está caracterizado por una precipitación promedio anual de 4,700 mm, presentando un mínimo en abril y mayo y un máximo en julio con una canícula en el mes de agosto. La temperatura máxima se registra en junio (27.1°C) y la mínima en enero (21.1°C) (Figura 2). Es importante considerar la influencia de los llamados "nortes", vientos fuertes que ocasionan aumentos en la precipitación y disminuciones en la temperatura en los meses de enero y febrero, principalmente. Su efecto no es sólo climático, sino que también provoca daños mecánicos en la vegetación.

Soto (1976) adiciona características climáticas de la región de los Tuxtlas, y Lot-Helgueras (1976) detalla información acerca de la localización, altitud, geología y topografía de la zona.

La vegetación del lugar se clasifica como Selva Alta - Perennifolia (Miranda y Hernández, 1963), localizándose en algu

nas áreas vegetación secundaria (acahuales) que se han originado como resultado de su perturbación.

Existen en la vegetación tres estratos arbóreos señalados por Carabias (1979) y Martínez (1980):

1. Entre 0 y 10 m. de altura caracterizado por la abundancia de la palma Astrocaryum mexicanum.
2. El estrato medio entre 10 y 20 m. de altura.
3. El estrato superior que va de los 20 hasta los 35 m. de altura.

Las especies más importantes de la selva alta perennifolia de los Tuxtlas son: Astrocaryum mexicanum, Trophis mexicana, Cymbopetalum baillonii, Pseudolmedia oxyphyllaria, Guarea glabra, Nectandra ambigens, Dendropanax arboreus, Stemmadenia donnell-smithii y Poulsenia armata (Carabias, 1979).

El área particular de estudio.

El trabajo se realizó en un área de 100 x 100 m. ubicada en una porción de selva localizada al norte de los edificios de la estación y al oeste del camino Catemaco-Montepío (Figura 1, b). Se caracteriza por la existencia de zonas planas, con pendiente ligera (entre 5° y 8°) y con pendiente pronunciada (mayores de 12°), así como con pequeñas cuencas que se originan por arroyos que cruzan a través de la hectárea. Alvarez, 1982).

Existen 152 especies con d.a.p. \geq 1 cm y 10 especies de lianas y trepadoras (Bongers, F., J. Popma, J. Meave y J. Carabias, en preparación). La cobertura total es de 36,575.40 m² (366% del área) y el área basal total es de 38.1 m², lo que representa un 0.38% de la superficie del suelo.

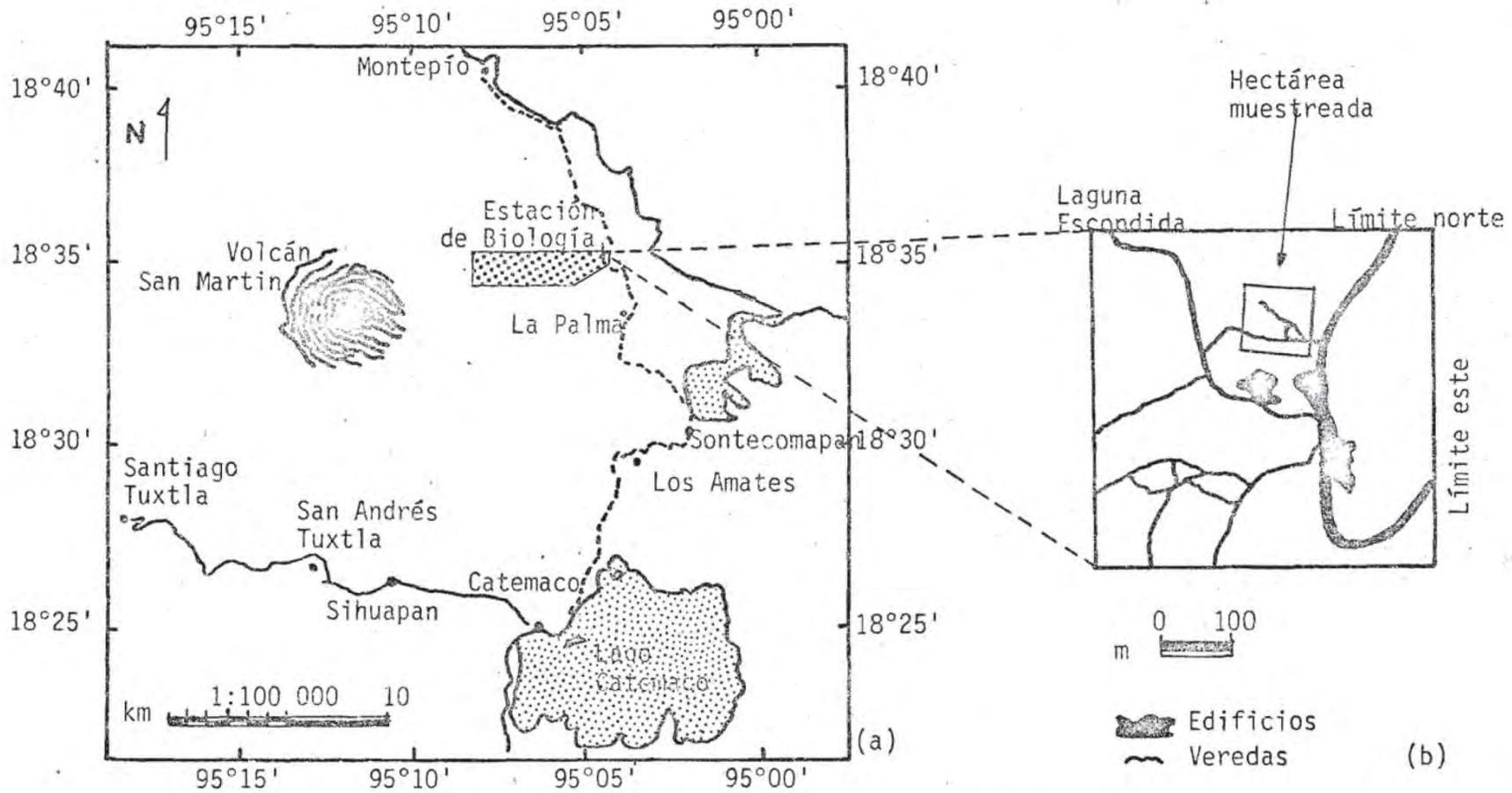


Figura 1. (a). Localización de la Estación de Biología "Los Tuxtlas".
(tomada de Lot, 1976). (b) Ubicación de la hectárea muestreada.

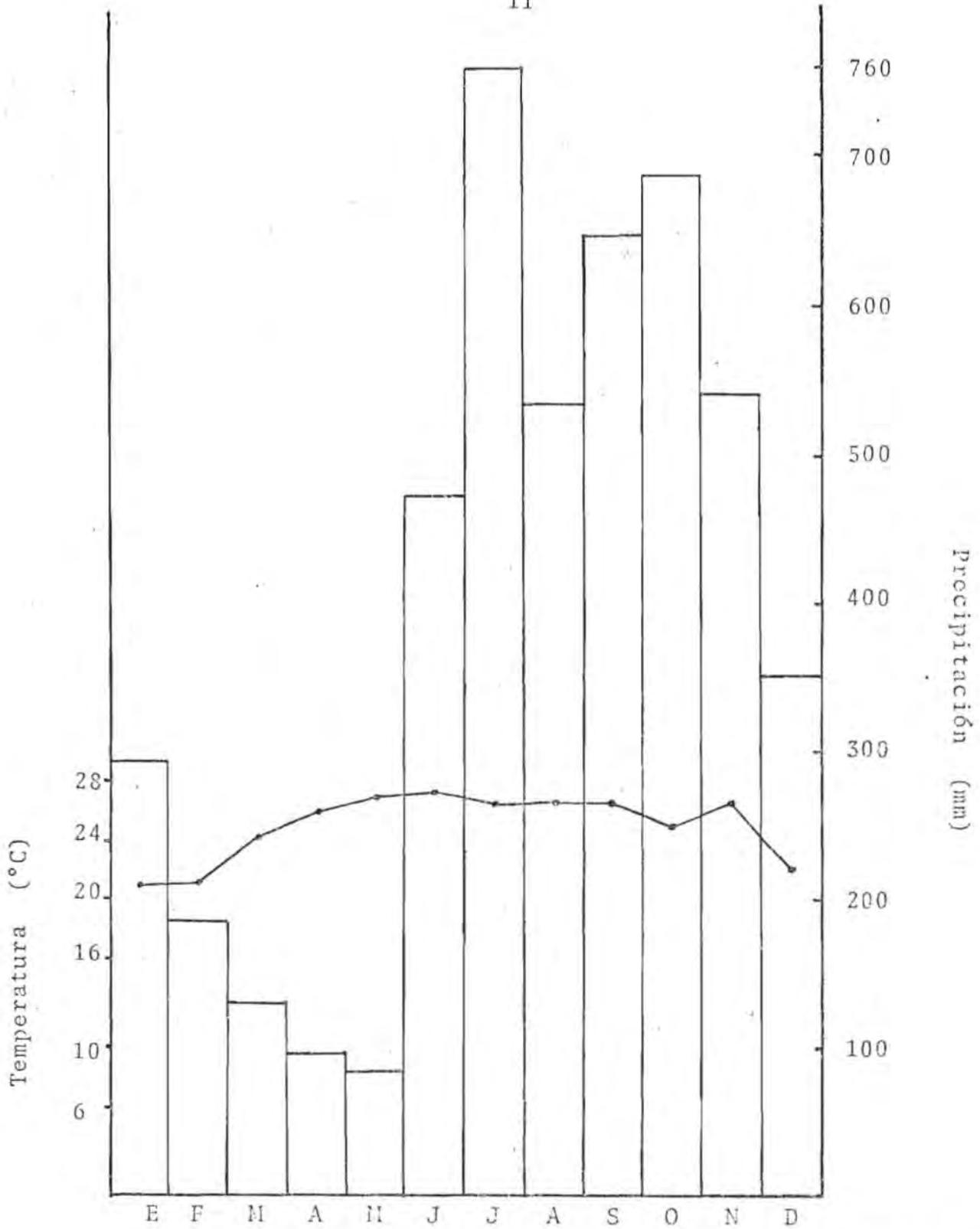


Figura 2. Climograma de la región de los Tuxtlas. Los datos corresponden a promedios mensuales de 18 años registrados por la Estación Climatológica de Coyame, Veracruz.

La diversidad florística aumenta con la disminución en altura de la vegetación. Entre 1.3 y 7.0 m se encuentran 86% -- del total de los individuos con una cobertura que representa el 29.9% del total y cuya área basal es de 7.3% con respecto a la total. Las palmas Astrocaryum mexicanum y el género Chamaedorea aportan el 70% del área basal y 74% de la cobertura.

En contraste, con la altura de los individuos se incrementa el área basal siendo Nectandra ambigens, Poulsenia armata, Vatairea lundelli, Ficus insipida y Pseudolmedia oxyphyllaria - las especies con valores más altos (Tabla 1). Sin embargo, los árboles más altos no son los que poseen la mayor cobertura.

La cobertura total se mantiene relativamente constante a cualquier altura, exceptuando el nivel por debajo de 7 m. A partir de éste y hasta 31 m. aproximadamente cada 10 m. se cubre el 100% de la cobertura. Por arriba de 30 m, es de sólo 61% del área total.

Las especies con valores más altos de cobertura son: - N. ambigens, P. oxyphyllaria, Dendropanax arboreus y P. armata así como las palmas (Tabla 1).

Finalmente Bongers et al. (op. cit.) mencionan que el único estrato que se puede delimitar a nivel de una hectárea está formado por las palmas y arbustos, opinión que se contrapone con las manifestadas en los primeros trabajos realizados en la selva de los Tuxtlas.

Los datos para algunas especies, desde el punto de vista estructural e incluyendo a las más importantes, se presentan en la Tabla 1. Debe señalarse además, que en la hectárea se encontraron especies secundarias como Cecropia obtusifolia, Aca-lypha skutchii, A. diversifolia, Robinsonella mirandae y Trichospermum mexicanum.

TABLA 1. ATRIBUTOS ESTRUCTURALES PARA 45 ESPECIES DE LA SELVA (Datos tomados de Bongers, et al, en preparación).

	Frecuencia ¹	Densidad (ind.ha ⁻¹)	Area Basal (cm ²)	Cobertura (m ²)	Volumen de la copa (m ³)
<u>Allophyllus campostachys</u>	13	13	1288.6	258.80	772.96
<u>Ampelocera hottlei</u>	2	2	3303.0	325.0	3564.0
<u>Amphitecna tuxtensis</u>	14	16	280.6	65.10	93.88
<u>Trichospermum mexicanum</u>	2	2	1318.6	135.0	329.0
<u>Brosimum alicastrum</u>	5	5	243.2	46.20	129.54
<u>Bursera simaruba</u>	2	2	730.5	84.0	253.0
<u>Capparis baduca</u>	25	27	527.4	119.40	150.34
<u>Cecropia obtusifolia</u>	3	3	2543.6	89.20	272.67
<u>Coccoloba barbadensis</u>	3	3	9211.7	637.90	8902.89
<u>Cordia megalantha</u>	2	2	8684.6	386.50	2555.06
<u>Croton nitens</u>	18	26	1857.4	278.50	890.91
<u>Cymbopetalum baillonii</u>	32	36	7684.6	757.30	3185.12
<u>Cynometra retusa</u>	7	7	1028.2	217.40	856.05
<u>Dendropanax arboreus</u>	31	36	17685.0	1196.0	6020.01
<u>Dialium guianense</u>	4	4	10533.3	712.50	6640.50
<u>Dussia mexicana</u>	2	2	24753.2	1179.0	11680.0
<u>Erytroxylon tabascense</u>	1	1	100.3	62.0	228.0
<u>Guarea glabra</u>	23	26	8026.3	883.0	5166.7
<u>Lonchocarpus guatemalensis</u>	3	3	6558.1	423.50	3959.0
<u>Lunania mexicana</u>	4	4	168.2	39.90	86.30

1 Frecuencia; número de cuadros de 10 x 10 m. donde la especie está presente (de un total de 100 de la hectárea analizada).

TABLA 1: (Continuación)

	Frecuencia ¹	Densidad (ind.ha ⁻¹)	Area Ba- sal (cm ²)	Cobertura (m ²)	Volumen de la copa (m ³)
<u>Aspidosperma megalocarpon</u>	7	8	1482.5	64.40	242.95
<u>Mortoniiodendron guatemalensis</u>	23	26	10678.5	390.30	1782.20
<u>Nectandra ambigens</u>	35	43	75516.1	4415.20	29532.40
<u>Orthion oblanceolatum</u>	23	41	2291.4	263.60	1123.70
<u>Piper hispidum</u>	8	15	55.1	26.90	18.9
<u>Piper amalago</u>	9	9	499.3	93.70	315.7
<u>Pleurantodendron mexicana</u>	9	11	1811.8	236.10	665.8
<u>Pouteria subrotata</u>	24	26	530.1	184.70	344.8
Palmas		1605	17541.9	7748.06	9075.74
<u>Ficus insipida</u>	2	2	20471.8	1355.0	17597.0
<u>Pseudolmedia pxyphyllaria</u>	75	134	24122.0	3478.70	21611.9
<u>Psychotria simiarum</u>	19	29	2093.4	334.60	956.5
<u>Psychotria chiapensis</u>	14	18	291.9	58.20	67.9
<u>Rheedia edulis</u>	15	18	870.2	216.80	799.0
<u>Robinsonella mirandae</u>	1	1	1146.5	42.0	226.0
<u>Salacia megistophylla</u>	48	88	797.9	228.10	271.0
<u>Sapranthus microcarpus</u>	43	63	1571.4	582.90	1211.9
<u>Sapindus saponaria</u>	2	2	2379.0	128.0	779.0
<u>Spondias mombin</u>	9	9	8816.1	410.80	2382.1
<u>Stemmadenia donnel-smithii</u>	10	12	2041.7	149.50	362.4
<u>Trichillia breviflora</u>	14	14	86.0	50.10	64.7
<u>Trophis mexicana</u>	37	49	1554.8	475.20	865.7
<u>Turpinia occidentalis</u>	13	15	3607.9	441.50	2015.3
<u>Vatairea lundelli</u>	3	3	14403.3	755.0	5329.0
<u>Poulsenia armata</u>	50	86	16697.7	1199.07	7159.6

III. METODOLOGIA

1. Caída de hojarasca

En el presente trabajo se utilizaron 100 redes de malla de nylon Nyltal (abertura de la malla de 280 micras), cada una -- con un diámetro de 50 cm y de 51 cm de profundidad. De esta manera, el área total cubierta por las redes es de 19.64 m^2 .

Dichas redes cónicas se sostuvieron en un armazón de -- aluminio (Figura 3) y se colocaron sistemáticamente cada 10 m en el área de estudio.

Las trampas se colocaron en mayo de 1981, fecha a par-- tir de la cual se realizaron 18 colectas (cada 40 días en prome-- dio) hasta mayo de 1983, que es el período de estudio que com--- prende esta tesis (Tabla 2).

En cada colecta, las redes se recogieron en grupos de - 10 y se colocaron de esa forma en bolsas grandes (aproximadamen-- te 90 x 80 cm) de tela plástica de mosquitero para facilitar su transporte hasta el laboratorio.

Para evaluar el papel que juega la estratificación ver-- tical en la selva con respecto a la intercepción de la hojarasca, se describió la cobertura vegetal sobre cada una de las trampas (Alvarez, 1982).

El material colectado en las redes se dejó secar aproxi-- madamente una semana antes de proceder a su separación. En este paso se reconocieron, para cada trampa, los siguientes componen-- tes: hojas (separadas por morfoespecie), flores, frutos, ramas y

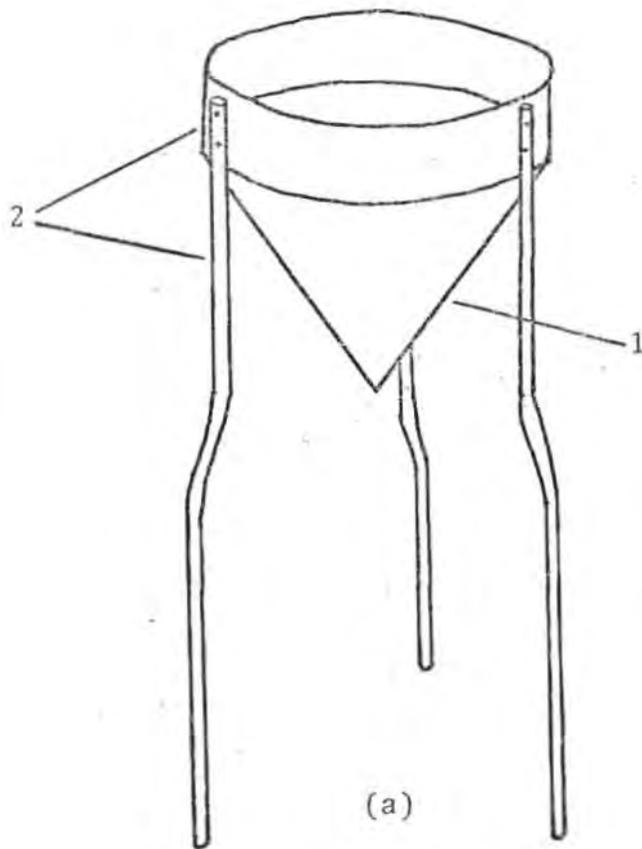


Figura 3. (a) Esquema de una de las trampas utilizadas.
(b) Sección de una trampa modificada debido a los problemas de compactación de la hojarasca. 1: Red. 2: base de aluminio.

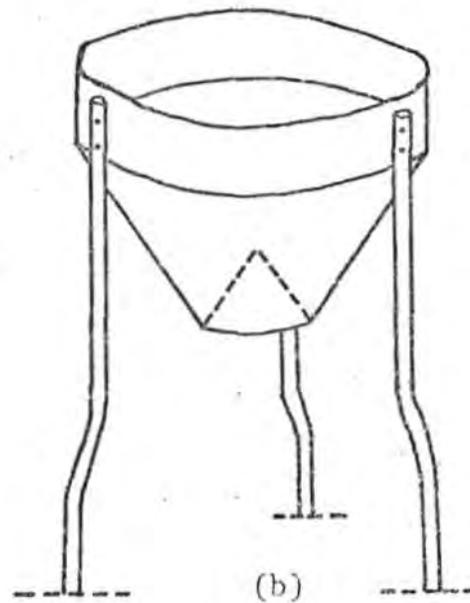


TABLA 2. PERIODOS DE MUESTREO E INTERVALOS DE COLECTA. LOS DIAS ACUMULADOS Y LOS DIAS ACUMULADOS POR CICLO SE REFIEREN SOLAMENTE A LA CAIDA DE HOJARASCA.

AÑO	MES	TIPO DE COLECCION TRAMPAS	MADERA	INTER-CEPCION	ACUMULACION	INTERVALO EN DIAS	DIAS ACUMULADOS	DIAS ACUMULADOS POR CICLO
1981	Junio	X				45	45	45
	Julio	X				31	76	76
	Agosto	X				30	106	106
	Septiembre	X				26	132	132
	Noviembre	X				44	176	176
	Diciembre	X		X	X	30	206	206
1982	Febrero	X		X	X	52	258	258
	Marzo	X		X	X	34	292	292
	Abril	X		X	X	37	329	329
	Mayo	X		X	X	24	353	353
	Junio	X		X	X	25	378	25
	Agosto	X		X	X	52	430	77
	Octubre	X		X	X	62	492	139
	Noviembre	X	X	X	X	54	546	193
1983	Enero	X		X	X	60	606	253
	Marzo	X		X	X	33	639	286
	Abril	X	X	X	X	45	684	331
	Mayo	X		X	X	43	727	374
	Julio			X	X	49	776	
	Agosto		X	X	X	34	810	
	Octubre			X	X	41	851	
	Noviembre			X	X	34	885	
	Diciembre		X	X	X	32	917	

fragmentos no identificados (≤ 3 mm),

Cada uno de ello se guardó por separado en bolsas de papel de estraza (13x25 cm) en las que se anotaron los siguientes datos: número de la colecta, número de trampa, categoría de separación y, en el caso de las hojas, el número de la especie. Finalmente, se obtuvo el peso seco de dicho material depositando las muestras en un horno durante 48 horas a 100°C.

2. Caída de Madera

El área de las trampas resulta insuficiente para estimar la caída de fragmentos grandes de ramas y pedazos de troncos, dado que pegan en ellas y se rompen (quedando sólo una porción en la red) o bien, rebotan y caen al suelo.

Es por ello que en noviembre de 1982 se inició la cuantificación de este proceso utilizando tres cuadros de 10 x 10 m delimitados en el suelo de la selva. El muestreo en estos cuadros fijos se hizo cada tres meses (Tabla 2) y en cada ocasión se colectaron todas las ramas y troncos (≥ 3 cm de diámetro, aproximadamente) que estuviesen dentro de los cuadros.

Debido a que resultaba imposible transportar toda la madera al laboratorio para obtener su peso seco, se cuantificó el peso fresco en el campo, transportándose sólo al laboratorio el equivalente al 10% del peso para cada cuadro.

Este componente se mantuvo en el horno por espacio de 25 días a 100°C, parámetros que se delimitaron observando la es

tabilización en el tiempo del peso seco de la primera muestra.

3. Intercepción de hojarasca por *Astrocaryum mexicanum*

La compleja estructura vertical de la selva (Piñero, Sarukhán y Martínez, 1977; Carabias, 1979; Bongers, F., J. Popma, J. Meave y J. Carabias, en preparación) ocasiona que una parte de la hojarasca que aportan plantas de estratos superiores, quede retenida en la cobertura vegetal inferior. En este sentido, el estrato bajo (0-5.5 m) retiene cantidades importantes a través de su elemento principal: *A. mexicanum* (Piñero, et al., op. cit.; Bongers, et al., op. cit.).

Para estimar la intercepción de hojarasca por esta palma, se escogieron al azar dentro de la hectárea de estudio 10 individuos, cuya cobertura total es de 52.97 m². A partir de diciembre de 1981 y hasta diciembre de 1983, se colectó cada 40 días en promedio la hojarasca retenida en las hojas de estos individuos así como entre los pecíolos, transportando el material al laboratorio en bolsas de polietileno (Tabla 2), se cándolo a 100°C durante 48 horas.

4. Acumulación de hojarasca

La medición de esta variable se planteó, en primer lugar, para conocer como evoluciona a lo largo del tiempo la hojarasca en el suelo. En segundo lugar, se pretendió con ello obtener elementos para estimar el coeficiente de descomposi---

ción (K) (Devineau, 1976; Edwards, 1977; Birk y. Simpson. - - 1980).

Este coeficiente relaciona la caída de hojarasca en las trampas con la acumulación de la misma en el suelo, de modo que aunque si bien no resulta ser una cuantificación exacta del proceso de descomposición, sí da una idea aceptable de su dinámica.

Se utilizaron 16 cuadros de 0.5 x 0.5 m (usando un marco de aluminio) distribuidos en grupos de cuatro en el mismo número de sitios fijos de 10 x 10 m delimitados dentro del área de trabajo. Estas zonas son distintas a las utilizadas para el muestreo de caída de madera. La hojarasca colectada de cada cuadro se guardó en bolsas de plástico para su tratamiento posterior, que consistió en la obtención del peso seco utilizando el mismo procedimiento que en el caso de la intercepción de hojarasca.

Las 18 colectas efectuadas abarcan de diciembre de 1981 a diciembre de 1983 (Tabla 2), y en cada una de ellas los cuadros de 0.5 x 0.5 m se localizaron al azar utilizando un sistema de coordenadas con parejas de números obtenidos aleatoriamente. Por supuesto, sólo se reportan los datos correspondientes a K hasta mayo de 1983.

Asimismo, se calculó el coeficiente K' (Bernhard, 1970) que denota la descomposición sobre bases mensuales. Según este autor:

$$K' = \frac{A - (L_1 - L_0)}{\frac{L_0 + L_1}{2}}$$

donde:

A = caída de hojarasca por unidad de tiempo

L = cantidad acumulada en el suelo

Según Hopkins (1966), el número de años que se requieren para el 100% de la descomposición de la hojarasca puede obtenerse con el recíproco de K, es decir:

$1/k$ = media de hojarasca en el suelo/caída total anual

También se calculó este parámetro para la selva tropical de los Tuxtlas.

5. Análisis estadístico

Para realizar el análisis de los datos de producción de hojarasca se escogieron solamente las hojas, dado que conforman el porcentaje más alto con respecto al total de hojarasca.

Los resultados se analizaron en el Centro Científico de IBM de México, usando el lenguaje APL. Para su utilización, los datos se arreglaron en una matriz tridimensional especies-trampas-colectas (135 x 100 x 18) que facilita la obtención de resultados parciales ó combinados en dichas dimensiones.

5.1 Análisis temporal

Se determinó el Coeficiente de Variación (C) del peso

seco por trampa para cada colecta y con base en ello se calculó el tamaño de muestra asociado a un nivel de confianza de 95 y 99% (Yamane, 1967):

$$n = \frac{(zC)^2}{(d')^2}$$

donde:

n = tamaño de muestra

z = nivel de confiabilidad

$$d' = \frac{zC}{\sqrt{n \text{ real}}}$$

También se obtuvo el tamaño de muestra para algunas especies importantes desde el punto de vista de su caída de hojas.

Un análisis de varianza de los pesos secos a lo largo de las colectas fué realizado según Sokal y Rohlf (1969). Como una extensión de este análisis, se llevó a cabo una comparación múltiple de medias utilizando la prueba de Tukey (Steel y Torrie, 1980).

Asimismo, se realizaron los siguientes análisis:

- a) Mediante la prueba ji-cuadrada se probó la significancia de la presencia del primer estrato de la selva sobre las trampas, en términos del peso seco capturado por todas ellas con respecto a las que no estaban cubiertas por el estrato inferior.
- b) Diferencia de las medias de peso seco, entre ciclos, para los datos totales, por estructura, con

la prueba t-student.

- c) Relación de los datos de caída de hojas (total y por estructura) con la precipitación y la temperatura utilizando el coeficiente de correlación (r).

Además, se determinó la correlación con parámetros estructurales de la selva: cobertura, área basal y volumen de la copa en 45 especies.

5.2 Análisis espacial

Con el fin de visualizar la heterogeneidad espacial con que se distribuye la hojarasca en el suelo de la selva, para al mismo tiempo extraer algunas ideas acerca de su repercusión en la descomposición y el ciclo de nutrientes, se generó un programa de computadora que mediante el uso de algoritmos de interpolación lineal permitió obtener isolíneas de producción de hojarasca (Abdou y Wong, 1982). Se analizaron la biomasa total (denominada hojarasca en el texto y que no incluye flores, frutos y fragmentos no identificados), la biomasa foliar, las ramas así como para especies interesantes desde el punto de vista de su caída de hojas.

Explicado de una manera sencilla, lo que se hizo en esta parte del análisis fué interpolar datos esperados de la distribución de la hojarasca en toda la hectárea realizándolo a partir de la suma para todo el año de la hojarasca en cada trampa, de tal modo que en la zona donde se localicen las trampas -

con más biomasa acumulada se espera sea también el lugar con más hojarasca en el suelo. Para ello, se obtuvieron nueve posibilidades de isolíneas de producción, ajustándose su proporción en una escala según los valores máximos y mínimos observados en cada caso.

IV. RESULTADOS

En este capítulo se presentan los datos obtenidos en cuanto a la caída de hojarasca en las trampas resaltando la variación espacial y temporal para cada componente (exceptuando la distribución espacial de la caída de flores, frutos y fragmentos no identificados), haciéndolo también a nivel específico con respecto a las hojas. En ambos casos se analiza la significancia del muestreo.

Para complementar los resultados, se determinaron la caída de grandes fragmentos leñosos y la intercepción de la hojarasca por la vegetación con el fin de determinar la caída total de litter (término usado cuando se considera la suma de todas las variables medidas).

Por último, se estima la velocidad de descomposición por medio de la obtención del coeficiente K.

1. Hojarasca en las trampas

1.1. Resultados globales. Distribución temporal por estructura.

Para el primer ciclo de muestreo (81-82) la caída de hojarasca fué de 8.12 t/ha/año. De éstas, 5.46 (67.24%) corresponden a las hojas, 1.64 (20.20%) a las ramas, 0.083 (1.02%) a las estructuras florales y 0.081 a los frutos (1.0%).

El peso seco de los fragmentos no identificados fué de 0.92 t/ha/año (11.33%) (Figura 4).

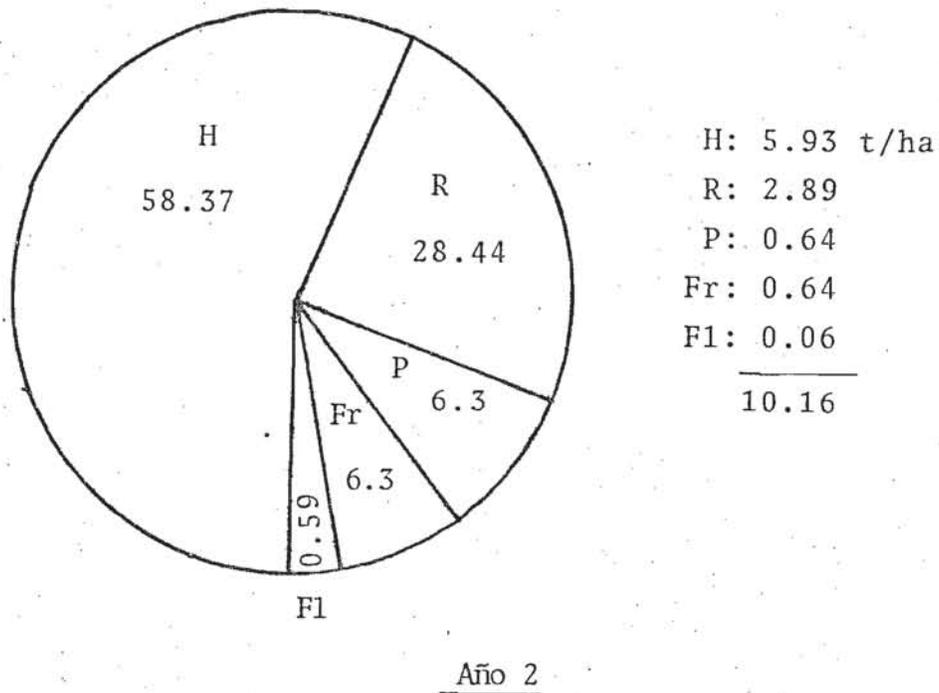
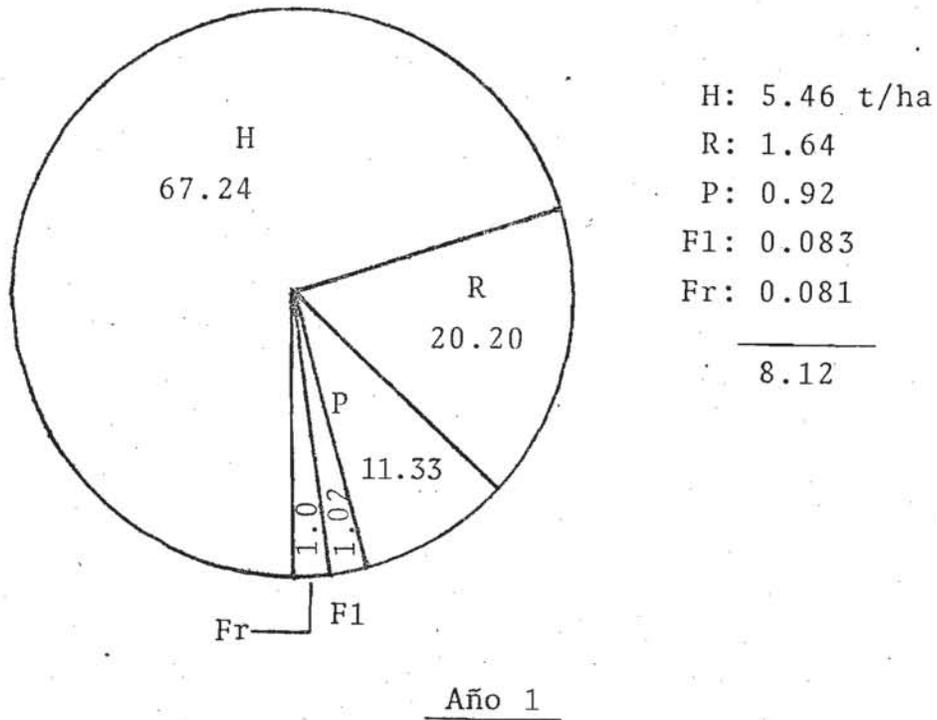


Figura 4. Proporción (%) de cada una de las estructuras con respecto a la caída global para cada ciclo. H: hojas; R: ramas; F1: flores; Fr: frutos; P: fragmentos no -- identificados. A la derecha se señalan los respectivos totales.

Los valores correspondientes al segundo año de colecta (82-83) fueron: 10.16 t/ha/año para el total, 5.93 (58.37%) de hojas, 2.89 (28.44%) en ramas, 0.06 (0.59%) de las flores, 0.64 (6.3%) para los frutos y los fragmentos no identificados - sumaron 0.64 t/ha/año (6.3%) (Figura 4).

La mayor producción de hojarasca ocurrió en la temporada seca, con valores de 5.50 gr/m²/día en abril de 1982 y de 5.69 en marzo de 1983. Sin embargo, en el primer ciclo de muestreo se observó un segundo máximo en febrero (2.33 gr/m²/día). En ambos períodos, la caída mínima se registró en las lluvias: 1.0 gr/m²/día en diciembre de 1981 y 1.68 en octubre de 1982 -- (Figura 5).

La caída de hojas mostró un patrón muy similar al global. Los valores máximos se registraron en las mismas fechas -- 4.60 y 3.52 gr/m²/día en abril y marzo, respectivamente. Asimismo, un segundo máximo ocurrió en el primer ciclo durante febrero con 1.3 gr/m²/día. Los valores mínimos se registraron en diciembre de 1981 (0.67) y noviembre de 1982 (0.85) (Figura 5).

No sólo fué mayor el peso seco cuantificado, sino que también aumentó el número de especies que cayó en esa época del año. En abril de ambos ciclos fué cuando se registraron más especies en las trampas (98), en tanto que en las lluvias se registraron los números menores: 67 y 69 en junio de 1981, 76 en diciembre del mismo año y 78 en octubre del año siguiente (Figura 6).

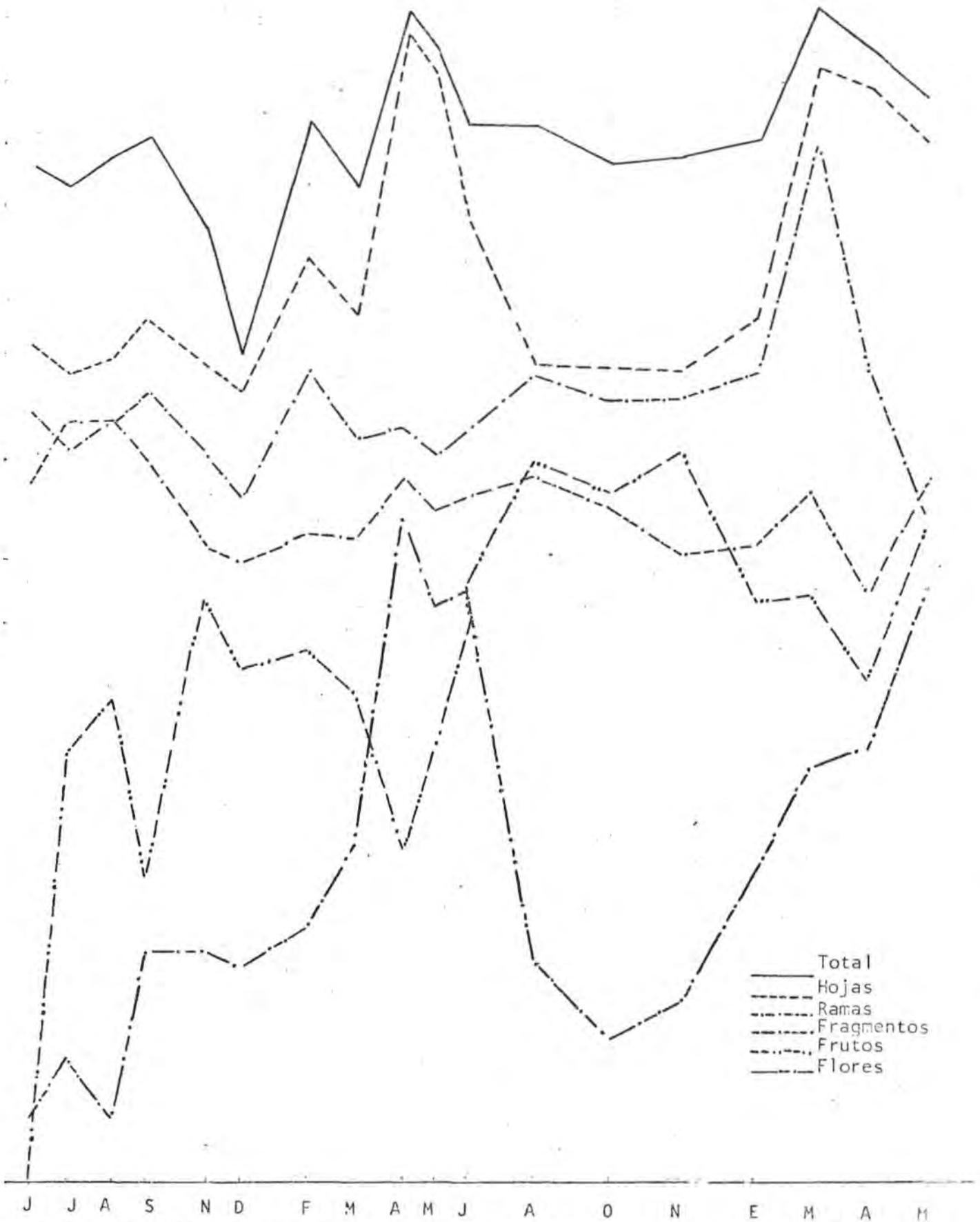


Figura 5. Caída de hojarasca y de las fracciones reconocidas. La escala en las ordenadas es logarítmica.

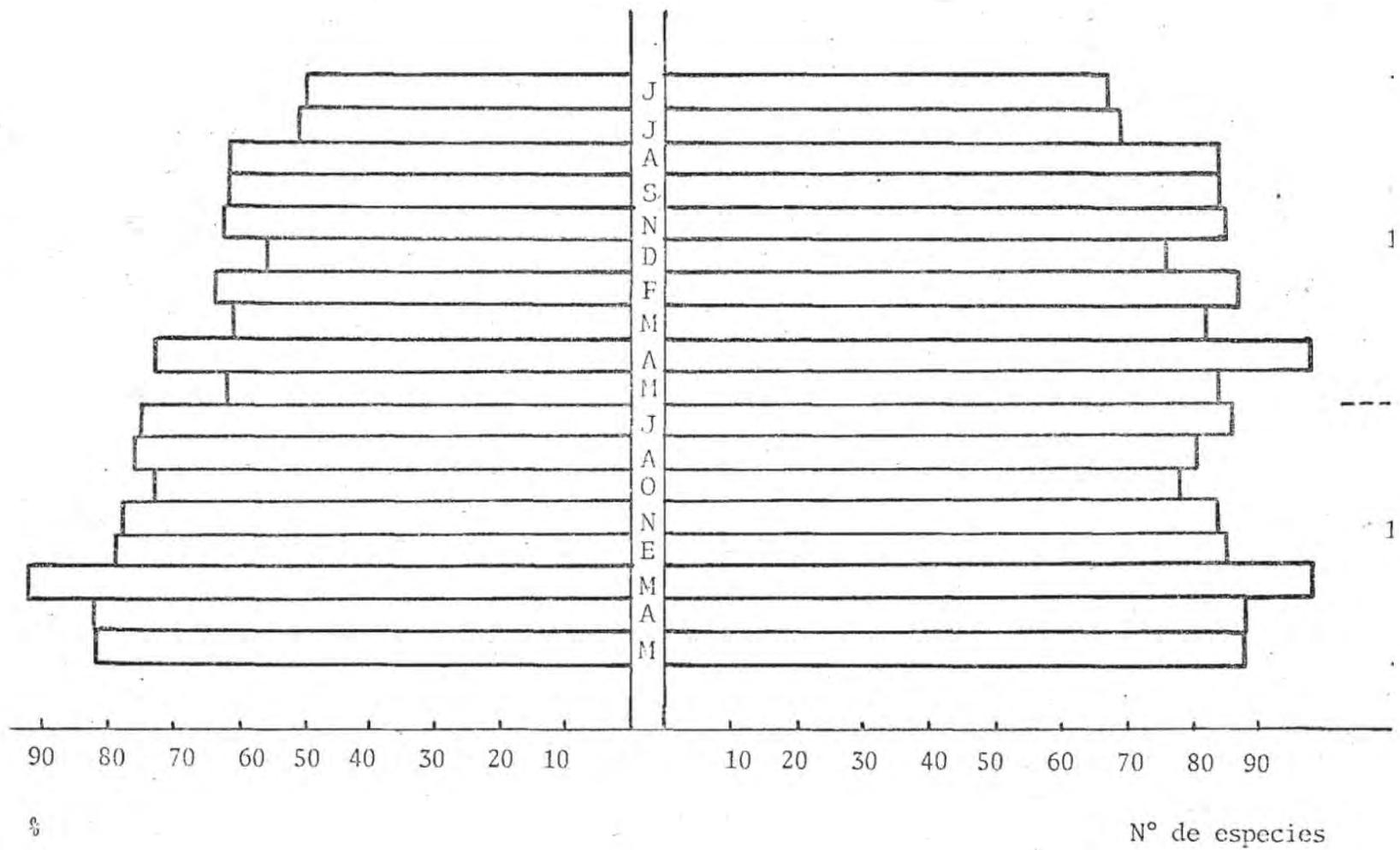


Figura 6. Número de especies registradas en las hojas en cada colecta. La parte de la izquierda indica la proporción que guardan con respecto al total de especies en cada año.

Del mismo modo, el número promedio de especies por trampa también aumentó en los meses de abril con 13 y 18 especies, respectivamente, mientras que otro ascenso se observó en febrero del primer ciclo con casi 10 especies por trampa. Los resultados de la figura 7 coinciden en su forma con los del patrón temporal de caída de hojas: mínimo en Diciembre (1981) y octubre-noviembre (1982) con 7 especies por trampa en promedio.

La caída de ramas varió en el primer año de muestreo de un máximo de $0.85 \text{ gr/m}^2/\text{día}$ en febrero (1982) a un valor mínimo de 0.20 durante diciembre de 1981. Pero en el segundo ciclo, el peso máximo se registró en marzo (1983) y fué de $2.10 \text{ gr/m}^2/\text{día}$, correspondiendo por otro lado el valor mínimo a mayo de 1983 (0.17) (Figura 5).

La caída de flores ocurrió con variaciones entre ambos períodos anuales. En la gráfica 5 puede verse que en el primer año fué marcadamente estacional, presentando un máximo en abril de 1982 ($0.172 \text{ gr/m}^2/\text{día}$) y un mínimo tanto en junio como en agosto del año anterior ($0.002 \text{ gr/m}^2/\text{día}$). Sin embargo, para el segundo ciclo se observaron dos registros máximos de 0.073 y 0.068 para junio (1982) y mayo (1983), respectivamente. La caída mínima de estructuras florales en el segundo ciclo ocurrió en octubre y fué de $0.005 \text{ gr/m}^2/\text{día}$.

La caída de frutos registró fuertes variaciones en cuanto al peso total entre los años, pero es interesante observar que conservó el mismo comportamiento a través de los dos ciclos de trabajo. Los valores máximos se registraron en noviem

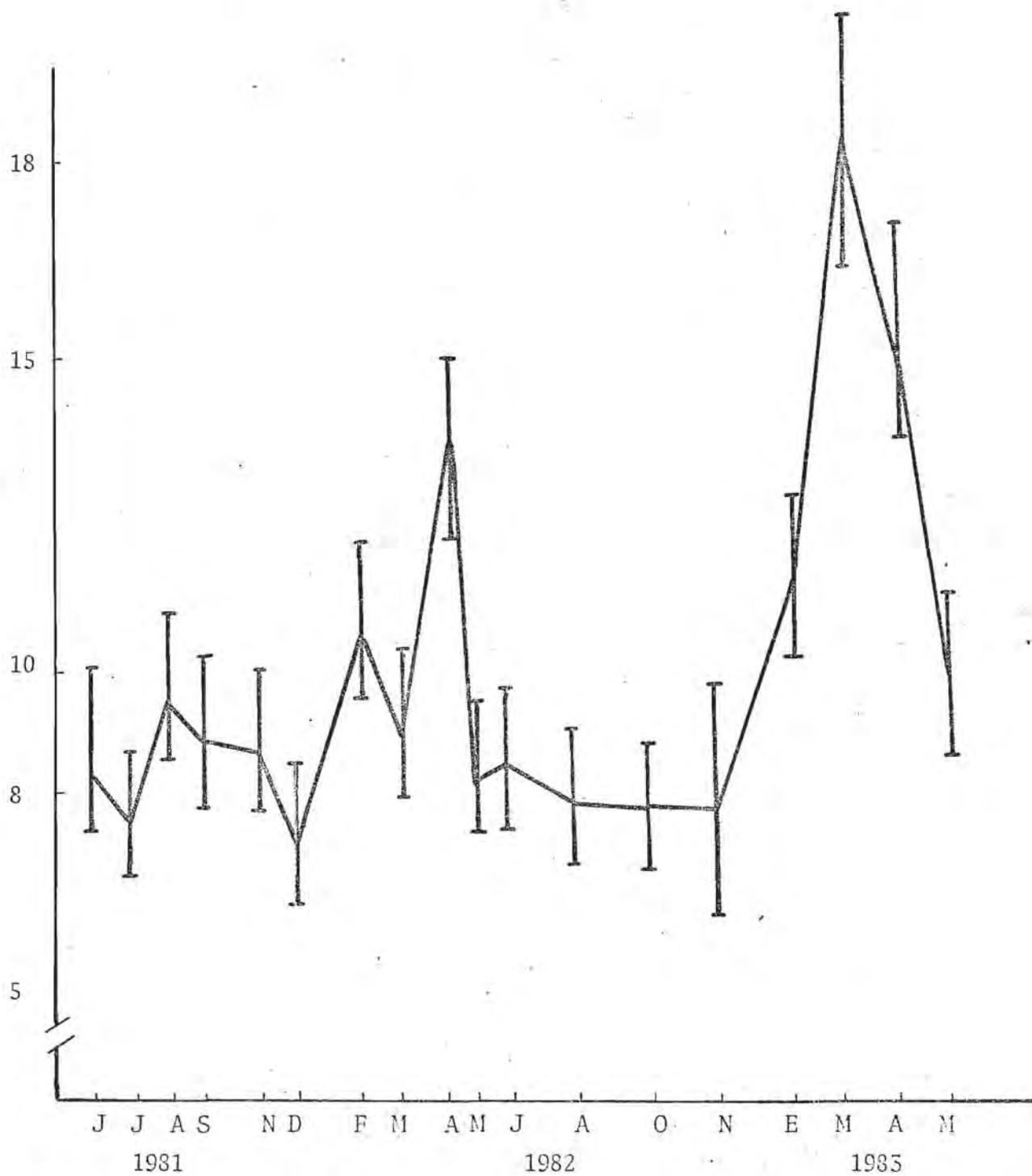


Figura 7. Número promedio de especies que cayeron por trampa en cada colecta. Se señala también la desviación estándar.

bre de ambos años (0.064 y 0.342 gr/m²/día), respectivamente), observándose por otro lado un registro mínimo en abril (0.004 y 0.014, respectivamente), no obstante que en junio de 1981 no cayó en las trampas ningún fruto (Figura 5).

Los valores de caída máximos de los fragmentos no identificados se observaron en junio (1981) con 0.53 gr/m²/día y agosto de 1982 (0.26). Los valores mínimos ocurrieron en diciembre (0.10) y en abril (0.07) (Figura 5).

1.2. Distribución espacial

En las figuras 8 y 9 se muestra la distribución espacial de la hojarasca (hojas + ramas) para cada uno de los años de muestreo. El patrón del año 1 es más heterogéneo, siendo más evidente la repartición diferencial de restos vegetales en el suelo de la selva, lo que indica una variación mayor con respecto al año 2, en el cual se observa un espaciamiento más grande entre las líneas de producción.

De las figuras resaltan dos aspectos:

- a) Coinciden las zonas de mayor producción de hojarasca dentro de la hectárea, aunque aparentemente no es así dado que los números en la escala para cada ciclo son diferentes. No obstante, los rangos de la escala del año 1 son muy aproximados a los del año 2 considerando desfases en la misma (Tabla 3). Esto se explica porque los valores máximos y mínimos variaron en ambos ciclos --

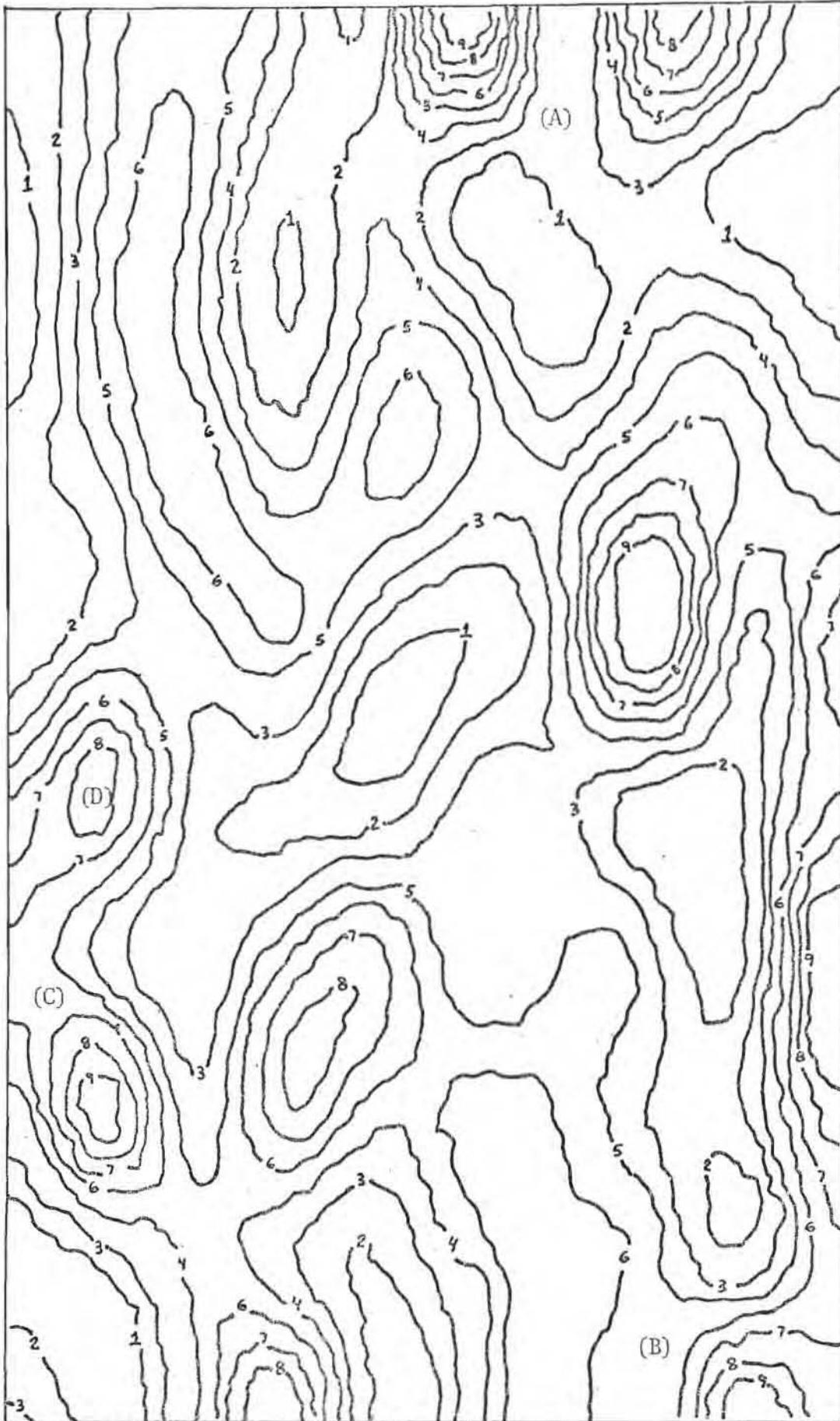


Figura 8. Isolíneas de producción de hojarasca en el año 1; las letras "A" a la "D" señalan zonas de alta producción que no lo fueron para el año 2. Los valores correspondientes a la escala pueden consul

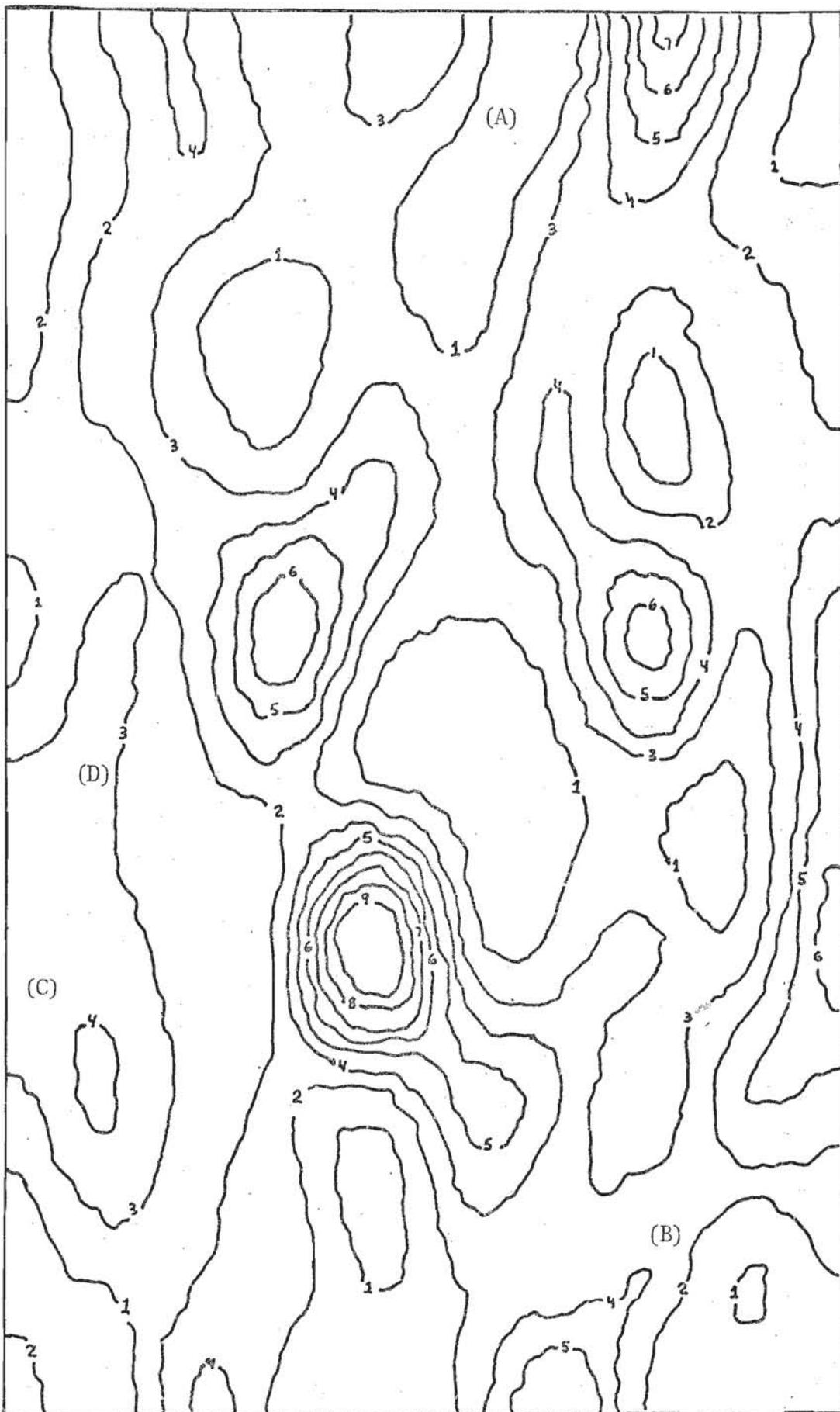


Figura 9. Isolíneas de producción de hojarasca en el año 2; las letras "A" a la "D" indican zonas que fueron de alta producción en el primer ciclo. Los valores de la escala se presentan en la Tabla 3.

TABLA 3. VALORES (gr) PARA LAS ISOLINEAS DE CAIDA DE HOJARASCA,
HOJAS Y RAMAS PARA AMBOS CICLOS DE MUESTREO.

ESCALA	HOJARASCA		H O J A S		R A M A S	
	AÑO 1	AÑO 2	AÑO 1	AÑO 2	AÑO 1	AÑO 2
1	98.81	127.51	79.78	82.07	20.62	44.12
2	119.85	167.54	94.54	97.78	37.38	76.97
3	140.89	207.58	109.30	113.48	54.14	109.82
4	161.93	247.61	124.07	129.19	70.90	142.67
5	182.97	287.64	138.83	144.89	87.66	175.52
6	204.01	327.67	153.59	160.60	104.42	208.37
7	225.06	367.70	168.36	176.30	121.17	241.22
8	246.10	407.73	183.12	192.01	137.93	274.07
9	267.14	447.76	197.88	207.71	154.69	306.92

- (recordar que en el año 2 cayó más hojarasca).
- b) Sin embargo, resalta la ausencia de cuatro zonas (marcadas en las figuras con las letras "A" a la "D") que resultaron de alta producción en el primer año, y cuya ausencia es evidente en el segundo.

La distribución espacial de las hojas en el ciclo 1 se presenta en la figura 10 y puede notarse que es la que proporciona la configuración del patrón global. La distribución de las ramas para el mismo ciclo (Figura 11) muestran que las isolíneas que unen a los puntos con mayor biomasa son las que están coincidiendo con las zonas de mayor caída de hojarasca.

Las isolíneas de distribución para las hojas en el año 2 se muestran en la figura 12. Nuevamente, éstas delimitan y configuran el patrón espacial, pero es importante señalar que no se observaron grandes variaciones con respecto al patrón foliar del ciclo 1, ni en lo que se refiere a la configuración espacial ni tampoco por lo que toca a los rangos de gramos acumulados (Tabla 3).

La caída de ramas en el año 2 (Figura 13) nuevamente corresponde a las áreas de mayor producción con respecto al total global, aunque ya no se localizaron dos zonas de alta caída de ramas (letras E y F en la figura), mientras que el área marcada con la letra "G" resultó con valores mayores para el segundo ciclo. La presencia de menos zonas con elevada producción contrasta con la máxima biomasa de ramas registrada en este ciclo.

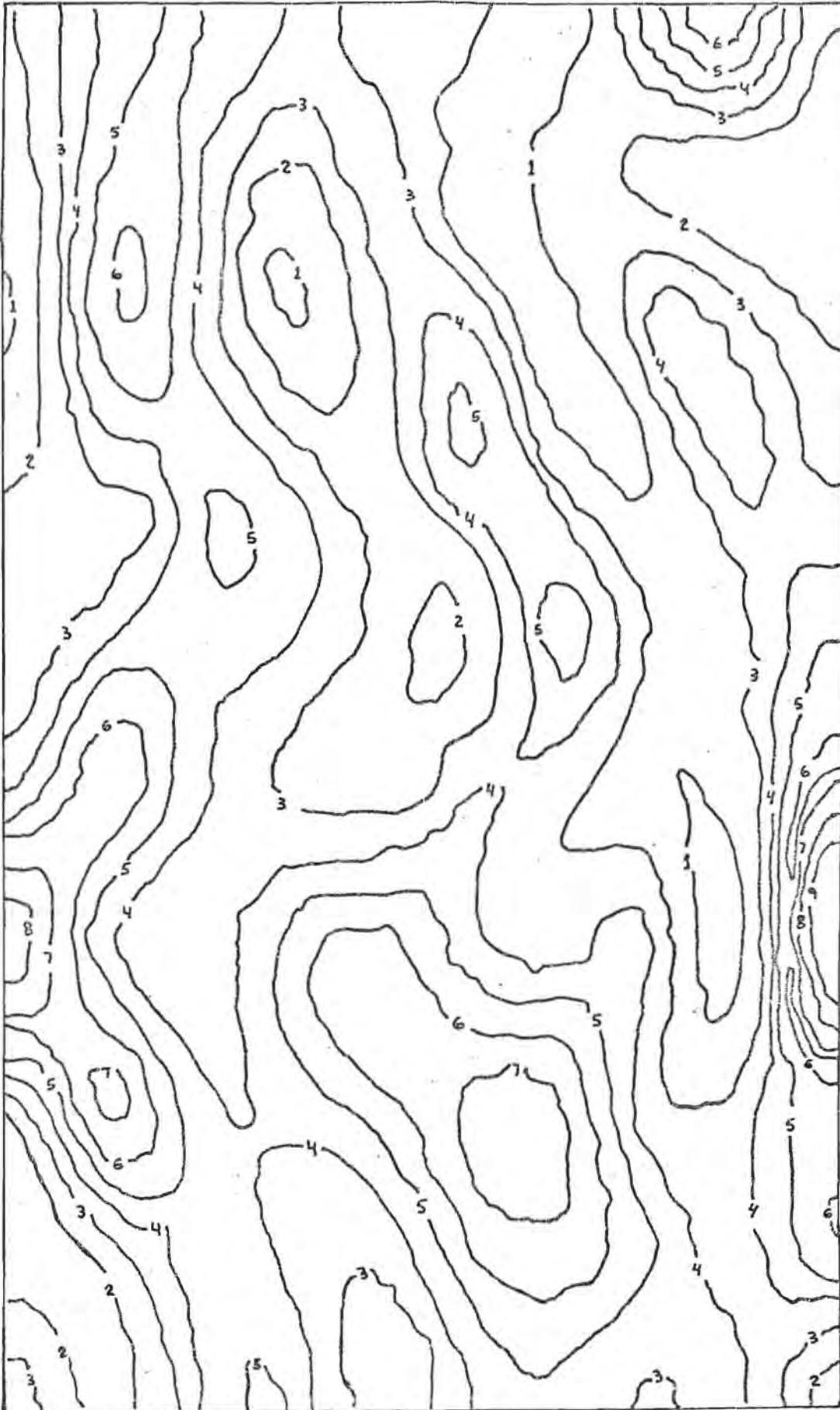


Figura 10. Isolíneas de caída de hojas en el año 1. Los valores de la escala pueden consultarse en la Tabla 3.



Figura 11. Isolíneas de caída de ramas en el año 1. Los valores de la escala pueden consultarse en la Tabla 3.

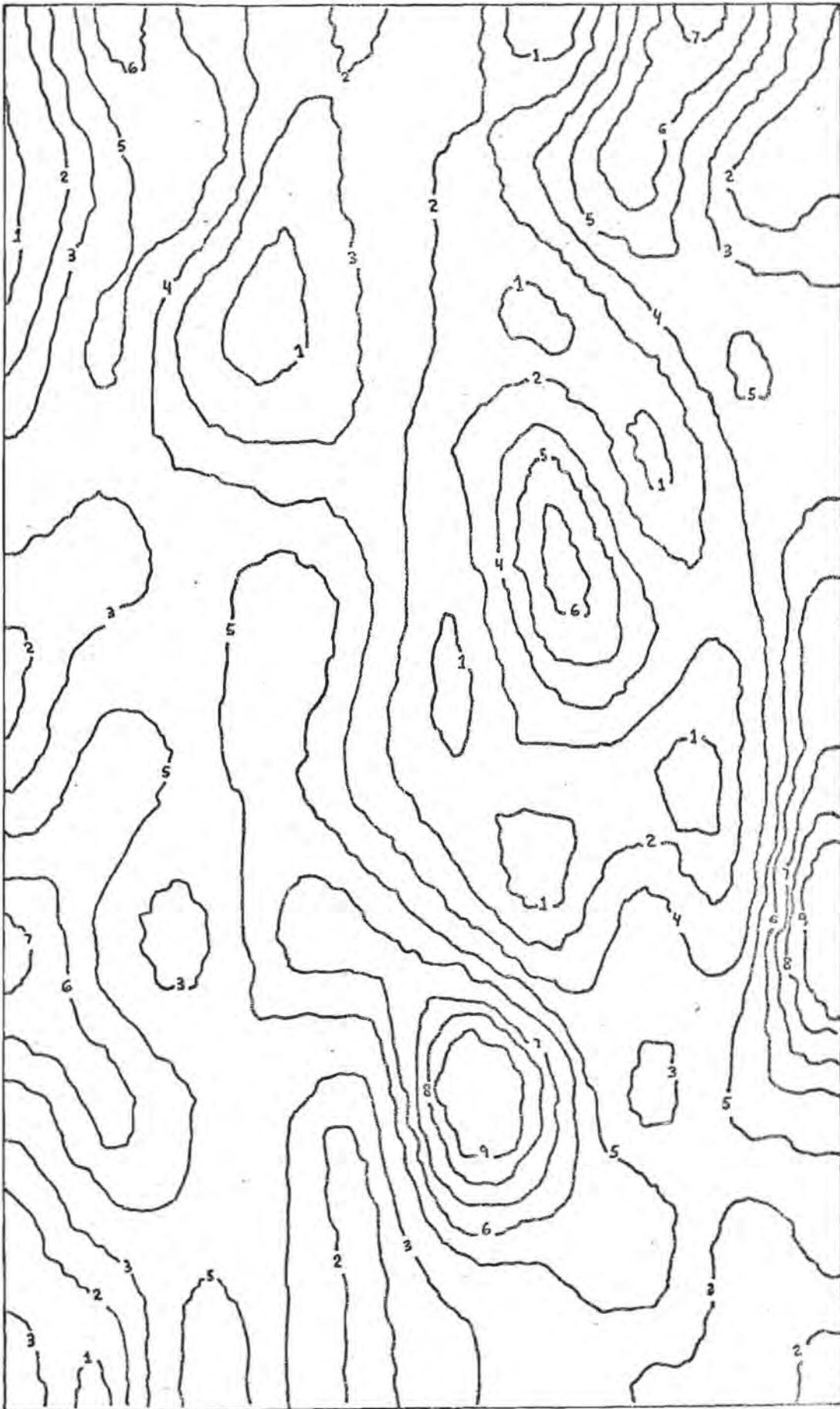


Figura 12. Distribución espacial de la caída de hojas en el año 2. Los valores correspondientes a la escala se señalan en la Tabla 3.

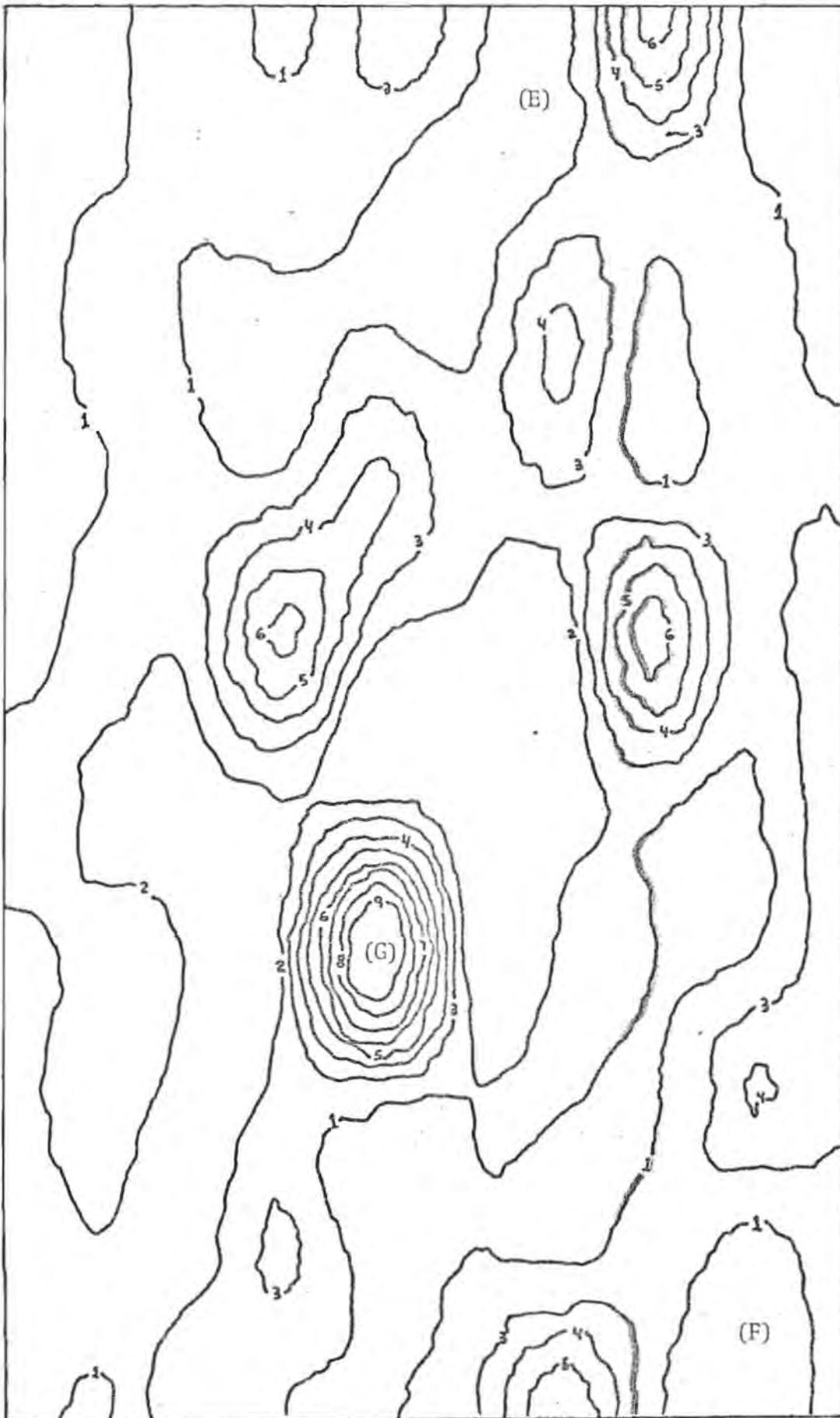


Figura 13. Distribución espacial de la caída de ramas en el año 2. Las letras "E" y "F" indican zonas que fueron de más alta producción en el ciclo 1 y la letra "G" una zona con valores más altos en el segundo. Los valores de la escala están en la Tabla 3.

1.3 Variabilidad intra-anual. Significancia del muestreo.

¿Cuáles son realmente las diferencias intra-anales - en el proceso de producción de hojarasca?. ¿Son éstas significativas?. ¿Resultó suficiente el muestreo realizado para la estimación de la caída?. Las anteriores son las preguntas básicas - que quisieron contestarse en esta sección.

Un primer análisis llevado a cabo con el coeficiente de variación (C) obtenido para los datos de las trampas en cada colecta, indica que existieron variaciones intramensuales en el proceso de caída de hojarasca. Este parámetro tomó valores extremos de 0.31 y 0.71 (Tabla 4), con los mínimos en los meses de la estación seca (en particular abril) cuando, la gran magnitud de caída de hojas (refiriéndose con ello a más especies y más biomasa) ocasiona que la desviación estándar sea más pequeña con respecto a la media de caída por mes, aunque esta explicación no sería convincente con respecto a mayo de 1982 (C=0.60). En otras palabras, lo anterior se traduce, para los meses de la estación seca, en una mayor confiabilidad estadísticamente hablando. Además, debe señalarse que los valores máximos de C se registraron en el mes de noviembre de ambos ciclos; 0.64 en el primero y 0.71 en el segundo.

La caída de hojarasca presentó variaciones significativas a lo largo del año pudiéndose distinguir, de manera subjetiva, los meses de la época seca con respecto a los demás.

TABLA 4. TAMAÑO DE MUESTRA ESPERADO CON 95% (2s) Y 99% (3s) DE CONFIABILIDAD. C: COEFICIENTE DE VARIACION.

AÑO	MES	C	2s	3s
1981	Junio	0.4832	93.39	105.07
	Julio	0.6234	77.72	87.44
	Agosto	0.4318	93.22	83.90
	Septiembre	0.6437	82.87	93.23
	Noviembre	0.6034	72.82	109.23
	Diciembre	0.5113	104.57	117.64
1982	Febrero	0.6283	78.95	88.82
	Marzo	0.6007	72.17	108.25
	Abril	0.3540	100.25	112.78
	Mayo	0.6007	73.62	110.43
	Junio	0.4634	107.37	96.63
	Agosto	0.4686	97.59	98.81
	Octubre	0.5109	104.41	117.46
	Noviembre	0.7100	100.82	112.50
1983	Enero	0.3396	92.26	103.80
	Marzo	0.3364	90.53	101.85
	Abril	0.3697	91.12	123.01
	Mayo	0.4821	103.30	104.59

Esta variación intra-anual se confirmó al realizar un análisis de varianza. Los resultados están en la Tabla 5, y en ambos ciclos F resultó altamente significativa ($P < 0,01$).

Para definir el origen de esta variación se realizó la prueba de Tukey la cual especifica las diferencias señaladas por el análisis de varianza. Alvarez y Guevara (en prensa) obtuvieron los siguientes resultados para el primer año:

$w = 2.73$ (Diferencia mínima significativa).

MES	\bar{X}	
Diciembre	3.93 + w = 6.66	
Julio	4.93 + w = 7.66	
Agosto	5.35 + w = 8.08	
Septiembre	5.69 + w = 8.42	
Marzo	7.59 + w = 10.32	
Noviembre	7.72 + w = 10.45	
Junio	9.22 + w = 11.95	
Febrero	13.70 + w = 16.43	
Mayo	16.33 + w = 19.06	
Abril	33.54	

Las líneas continuas señalan las medias que no son -- significativamente distintas y las punteadas unen a los meses - que subjetivamente podrían considerarse semejantes.

Para este caso, pueden puntualizarse las siguientes - observaciones:

1) Existen tres grupos (señalados por las líneas pun-

TABLA 5. ANALISIS DE VARIANZA DEL PESO SECO TOTAL POR TRAMPA A LO LARGO DE LAS COLECTAS EN LOS DOS CICLOS DE MUESTREO. g.1.: GRADOS DE LIBERTAD; S.C.: SUMA DE CUADRADOS; C.M.: CUADRADO MEDIO; F: PRUEBA DE F, SIGNIFICATIVA A 0.01 Y 0.05.

AÑO	FUENTE DE VARIACION	g.1.	S.C.	C.M.	F
Año 1	Meses	9	70,882.34	7,875.82	211.60 **
	Error	990	36,847.53	37.22	
	Total	999	107,729.87		
Año 2	Meses	7	36,087.06	5,155.29	116.02 **
	Error	792	35,191.65	44.43	
	Total	799	71,278.71		

La coincidencia con el primer año es que pueden separarse los meses de secas de los del resto del año. En este momento entonces se podría decir que quizá sería suficiente medir la caída de hojarasca en algunos meses de la época de secas y de la temporada de lluvias para estimar el aporte anual de hojarasca.

Con ello se confirma el razonamiento de que los parámetros asociados a la caída de hojarasca en los meses de sequía guardan características especiales (por lo que se refiere a la respuesta de las especies a la falta de agua, a los mecanismos de abscisión y a las condiciones ambientales como la luz, por ejemplo).

El análisis efectuado hasta este punto requirió examinar si la cantidad de trampas utilizadas resultó suficiente para cubrir la variabilidad inherente al proceso de caída de hojarasca.

En la Tabla 4 se presentan los resultados obtenidos que permiten afirmar que la cantidad de trampas utilizadas fue suficiente ya que:

- i) Con 95% de confiabilidad prácticamente fue de 100 trampas, con un tamaño mínimo de 72 en marzo de 1982 y un máximo de 107 para junio del mismo año.
- ii) Si bien es cierto que el rango de variación para el 99% de confiabilidad fue más amplio (83 en agosto de 1981 hasta 123 para abril de 1983), el tama-

ño teórico de la muestra continuó con valores cercanos a 100.

- iii) El que los resultados demuestran que para algunos meses se hubieran requerido menos de 100 trampas, no significa que se haya sobre-estimado el muestreo.

Algo que también debe subrayarse es que el tamaño de muestra teórico resultó ser más grande para el segundo año, a la vez de que el rango (en trampas) máximo-mínimo fué más pequeño en este ciclo. Ello significa que para el primer año tales diferencias fueron de 32 y 29 trampas (para 95% y 99% de confiabilidad, respectivamente), mientras que para el segundo año lo fueron de 17 y 26 trampas. En este sentido, no hay que olvidar que el segundo año estuvo constituido por dos colectas menos, aunque en él se registró mayor cantidad de biomasa. Las dos últimas aseveraciones confirman que podría estimarse confiablemente la caída de hojarasca con menos colectas a lo largo del año.

1.4. Comportamiento por especie

1.4.1. Distribución temporal

La caída de hojas está conformada por comportamientos diferentes a nivel específico. En la Tabla 6 se muestran las especies más importantes en el primer año de muestreo. Son 37 las especies (27.41% del total) que suman el 90% de la caída total de hojas. De ellas, tan solo cinco suman casi la mitad (53.37%):

TABLA 6. PORCENTAJE DE BIOMASA DE LAS ESPECIES MAS IMPORTANTES EN CUANTO A SU CAIDA DE HOJAS EN EL AÑO 1.

	%	%ACUMULADO	kg/ha
<u>Nectandra ambigens</u>	28.18	28.18	1,274.40
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	8.04	36.22	363.60
<u>Vatairea lundelli</u>	6.92	43.13	312.88
<u>Poulsenia armata</u>	5.95	49.08	268.93
<u>Ficus insipida</u>	4.29	53.37	194.00
<u>Dussia mexicana</u>	3.93	57.30	177.75
<u>Dendropanax arboreus</u>	3.05	60.35	137.78
<u>Cordia megalantha</u>	2.54	62.89	115.05
<u>Fornsteronia viridescens</u>	2.01	64.91	91.12
<u>Coccoloba barbadensis</u>	2.00	66.90	90.35
<u>Spondias mombin</u>	1.86	68.77	84.33
<u>Psychotria simiarum</u>	1.79	70.55	80.75
<u>Lonchocarpus guatemalensis</u>	1.70	72.26	77.03
<u>Guarea glabra</u>	1.61	73.87	72.95
<u>Davilla aspera</u>	1.59	75.46	72.04
<u>Ampelocera hottlei</u>	1.28	76.74	57.72
<u>Trichillia breviflora</u>	1.19	77.93	53.95
<u>Ficus sp. 2</u>	1.19	79.12	53.90
<u>Abuta panamensis</u>	0.93	80.05	41.91
<u>Oreopanax obtusifolius</u>	0.88	80.93	39.82
<u>Palmas</u>	0.77	81.70	34.65
<u>Ficus sp. 1</u>	0.69	82.39	31.16
<u>Dialium guianense</u>	0.69	83.07	31.06
<u>Araceae 1</u>	0.67	83.74	30.19
<u>Salacia megistophylla</u>	0.62	84.36	28.13
<u>Bursera simaruba</u>	0.61	84.98	27.78
<u>Ficus sp. 3</u>	0.61	85.59	27.56
<u>No identificada 73</u>	0.54	86.13	24.60
<u>Cynometra retusa</u>	0.53	86.66	24.09
<u>Piper hispidum</u>	0.50	87.16	22.69
<u>Trichospermum mexicanum</u>	0.50	87.66	22.67
<u>Eupatorium sp.</u>	0.50	88.17	22.65
<u>No identificada 173</u>	0.44	88.61	20.11
<u>Cymbopetalum baillonii</u>	0.42	89.03	19.20
<u>Mechaenium floribundum</u>	0.42	89.45	18.89
<u>Aspidosperma megalocarpon</u>	0.40	89.05	17.99
<u>Couepia poliandra</u>	0.40	90.25	17.87

Nectandra ambigens, Pseudolmedia oxyphyllaria, Vatairea lundellii, Poulsenia armata y Ficus insipida.

Si consideramos a la categoría "fragmentos de hoja no reconocidos", esta fracción sumó 0,93 t/ha/año, lo que representa 17.03% con respecto a la caída de hojas. Así, N. ambigens y los fragmentos mencionados (las dos "morfoespecies" más importantes en el componente foliar) constituyen 2.2 t/ha/año, o sea, 40.29% de la fracción foliar. No es posible evaluar la importancia real de estos fragmentos, ya que están constituidos por porciones de hojas de todas las especies cuya contribución relativa quizá les esté restando valor.

Para el segundo año, las cinco especies más importantes fueron las mismas que en el año 1 y su porcentaje acumulado fué de 54.55 (Tabla 7).

Otra vez son 37 las especies (34.58% del total registrado en este ciclo) que aportan el 90% de la caída de hojas, aunque aparecen algunas que no estaban en el primer ciclo, como por ejemplo Allophyllus campostachis, Brosimum ali-castrum e Hiraea obovata.

En este ciclo el peso seco de los fragmentos de hojas no identificados fué de 1.3 t/ha/año (21.10% de las hojas) que sumado al registrado para N. ambigens (1.3 t/ha/año), da un total de 2.6, equivalente al 43.69% de toda la fracción foliar (también en el segundo año ambas son las "morfoespecies" más importantes).

TABLA 7. PORCENTAJE DE BIOMASA DE LAS ESPECIES MAS IMPORTANTES EN LO QUE SE REFIERE A LA CAIDA DE HOJAS EN EL AÑO 2.

	%	% ACUMULADO	kg/ha
<u>Nectandra ambigens</u>	28.63	28.63	1,345.72
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	10.37	39.00	489.13
<u>Vatairea lundelli</u>	6.88	45.88	323.48
<u>Poulsenia armata</u>	5.54	51.42	260.63
<u>Ficus insipida</u>	3.13	54.55	147.07
<u>Coccoloba barbadensis</u>	2.46	57.01	115.78
<u>Dendropanax arboreus</u>	2.37	59.38	111.42
<u>Dussia mexicana</u>	2.32	61.70	109.22
<u>Cordia megalantha</u>	2.30	64.00	108.17
<u>Fornsteronia viridescens</u>	1.99	65.99	93.68
<u>Spondias mombin</u>	1.87	67.86	87.84
<u>Lonchocarpus guatemalensis</u>	1.81	69.67	85.06
<u>Guarea glabra</u>	1.62	71.29	76.32
<u>Ficus sp. 2</u>	1.55	72.84	72.78
<u>Ampelocera hottlei</u>	1.46	74.30	68.60
<u>Davilla aspera</u>	1.44	75.74	67.72
<u>Psychotria simiarum</u>	1.23	76.97	57.65
<u>Oreopanax obtusifolius</u>	1.14	78.11	53.37
<u>Trichillia breviflora</u>	0.95	79.05	44.71
Palmas	0.91	79.97	43.01
<u>Salacia megistophylla</u>	0.77	80.74	36.15
<u>Cymbopetalum baillonii</u>	0.77	81.51	36.05
<u>Ficus sp. 3</u>	0.77	82.28	36.05
<u>Bursera simaruba</u>	0.74	83.02	34.71
<u>Hiraea obovata</u>	0.69	83.71	32.38
<u>Nectandra sp. 2</u>	0.65	84.36	30.73
No identificada 73	0.64	85.00	30.26
<u>Abuta panamensis</u>	0.63	85.63	29.75
<u>Ficus sp. 1</u>	0.61	86.24	28.62
<u>Cynometra retusa</u>	0.56	86.80	26.33
Araceae 1	0.53	87.33	25.10
<u>Brosimum alicastrum</u>	0.53	87.86	24.88
<u>Eupatorium sp.</u>	0.46	88.32	21.57
<u>Dialium guianense</u>	0.44	88.76	20.48
<u>Allophyllus campostachis</u>	0.43	89.19	20.11
<u>Piper hispidum</u>	0.42	89.61	19.58
<u>Parathesis sp.</u>	0.41	90.02	19.35

Para poder hacer una observación con más detalle en el curso de los dos ciclos de muestreo, en la Tabla 8 se presentan las especies que acumularon hasta el 75% de la caída de hojas en cada colecta.

Las especies que aportaron una mayor cantidad de hojarasca al sistema corresponden a aquellas que en los estudios de estructura de la misma zona tienen área basal, cobertura y volumen de la copa mayores (Tabla 1).

Las correlaciones obtenidas con el índice de Pearson para la caída de hojas de 45 especies, las señaladas en la Tabla 1, con respecto a los parámetros estructurales mencionados arriba fueron:

	Año 1	Año 2
Area basal	0.943	0.927
p	0.0001	0.0001
Cobertura	0.513	0.528
p	0.0003	0.0002
Volumen de la copa	0.842	0.841
p	0.0001	0.0001

TABLA 8. ESPECIES QUE CONFORMAN EL 75% DE LA CAIDA DE HOJAS EN CADA INTERVALO DE MUESTREO.

	JUN.	JUL.	AGO.	SEP.	A NOV.	O DIC.	FEB.	MAR.	ABR.	MAYO
<u>Nectandra ambigens</u>	25.81	25.00	15.13	11.58	14.26	16.33	17.70	12.75	21.68	47.33
<u>Fragmentos foliares</u>	24.35	31.92	24.10	16.89	26.75	15.15	22.47	24.32	9.50	9.87
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	8.61	5.98	3.69	4.48	7.52	13.61	6.12	7.18	7.88	3.22
<u>Coccoloba barbadensis</u>	6.02		1.68							
<u>Psychotria simiarum</u>	4.41								1.27	
<u>Poulsenia armata</u>	3.26	2.48	4.15	13.18	12.39	5.10	5.32	5.20	3.88	
<u>Lonchocarpus guatemalensis</u>	2.56							2.33		
<u>Cecropia obtusifolia</u>		3.81								
<u>Ficus insipida</u>		2.71	3.26	5.36	3.00	4.67	6.86		3.75	
<u>Fonsteronia viridescens</u>		2.60	4.06	4.40	3.35	2.91				
<u>Dendropanax arboreus</u>			7.15	2.16		1.74			1.74	7.40
<u>Dussia mexicana</u>			2.57			5.36	4.75	3.60	5.28	
<u>Vatairea lundelli</u>			2.55	3.22	2.74	2.54	7.11	7.79	11.39	
<u>Spondias mombin</u>			2.20	3.80	2.25	5.41	4.35	3.05		
<u>Ampelocera hottlei</u>			1.93						1.44	
<u>Salacia megistophylla</u>			1.79							
<u>Palmas</u>			1.67							
<u>Cordia megalantha</u>				7.48	2.20	2.10			3.26	
<u>Davilla aspera</u>				2.24						
<u>Polypodium sp.</u>								3.43		
<u>Ficus sp. 2</u>								2.57	1.95	
<u>Abuta panamensis</u>								2.53		
<u>Ficus sp. 3</u>									1.34	
<u>Guarea glabra</u>									3.07	2.59
Total especies	7	7	14	11	9	11	8	11	13	6

TABLA 8. Continuación

	JUN.	AGO.	OCT.	NOV.	A Ñ O 2		ABR.	MAYO
					ENE .	MAR .		
<u>N. ambigens</u>	29.65	17.02	16.01	12.59	14.39	10.31	28.00	44.37
<u>Fragmentos foliares</u>	19.35	42.78	33.43	27.89	22.79	13.97	19.42	10.63
<u>P. oxyphyllaria</u>	5.03	6.88	6.39	8.26	6.69	11.65	9.41	6.10
<u>C. barbadensis</u>			2.73	3.41				
<u>P. simiarum</u>						1.36		
<u>P. armata</u>	2.94	4.45	6.77	5.69	4.28	3.93	3.88	4.22
<u>L. guatemalensis</u>	2.32					1.41		2.99
<u>C. obtusifolia</u>							1.29	4.00
<u>F. insipida</u>	5.28			2.19	3.81	2.14		
<u>F. viridescens</u>			2.86	3.80	3.86	1.51	1.50	
<u>D. arboreus</u>	2.63					2.81	2.31	
<u>D. mexicana</u>					3.32	4.42	1.93	
<u>V. lundelli</u>	2.08			7.26	8.14	10.35	5.11	
<u>S. mombin</u>				2.15	4.45	2.37		
<u>A. hottlei</u>						2.88		
<u>S. megistophylla</u>								
Palmas				1.89				
<u>C. megalantha</u>		3.25	7.72			2.48		
<u>D. aspera</u>	2.43				1.79	1.64		
<u>Polypodium sp.</u>								
<u>Ficus sp. 2</u>					2.15	2.00		
<u>A. panamensis</u>								
<u>Ficus sp. 3</u>								
<u>Guarea glabra</u>								2.96
<u>Bursera simaruba</u>							1.51	
<u>Trichillia breviflora</u>							1.48	
Total especies	10	5	7	10	11	16	11	7

Por otro lado, a lo largo de los dos años, se observó variación a nivel interespecífico. Los comportamientos de todas las especies pueden resumirse en ocho tipos generales - que se presentan en la figura 14 y pueden agruparse como los de respuesta a la sequía (los tres primeros), los de la época de lluvias y "nortes" (los dos segundos) y los de distribución irregular (los tres últimos).

I. De respuesta a la sequía.

1. Especies con un máximo en las secas de los dos años, abril en el primero y en el segundo pudiendo ser en marzo, abril o mayo. Ejemplos representativos son: P. oxyphyllaria (Figura 15,a), Ampelocera hottlei, Davilla aspera, Cynometra retusa, Bursera simaruba, Sapranthus microcarpus, Trichillia breviflora, A. campostachis, Orthion oblanceolatum, V. lundelli, B. alicastrum, Pouteria subrotata, Fornsteronia viridescens, Robinsonella mirandae, Ficus sp. 2 y Sapindus saponaria (Figura 14,1).

Este es el comportamiento más común al que también se ajustan los fragmentos de hojas no identificados.

2. Aquellas especies con un máximo en secas pero -- con diferencias entre los años. La producción máxima ocurrió en abril o mayo del primer ciclo, pico que es bastante más alto que la máxima caída del segundo año la cual se reparte en la estación seca. Siguen este comportamiento Dendropanax arbo-

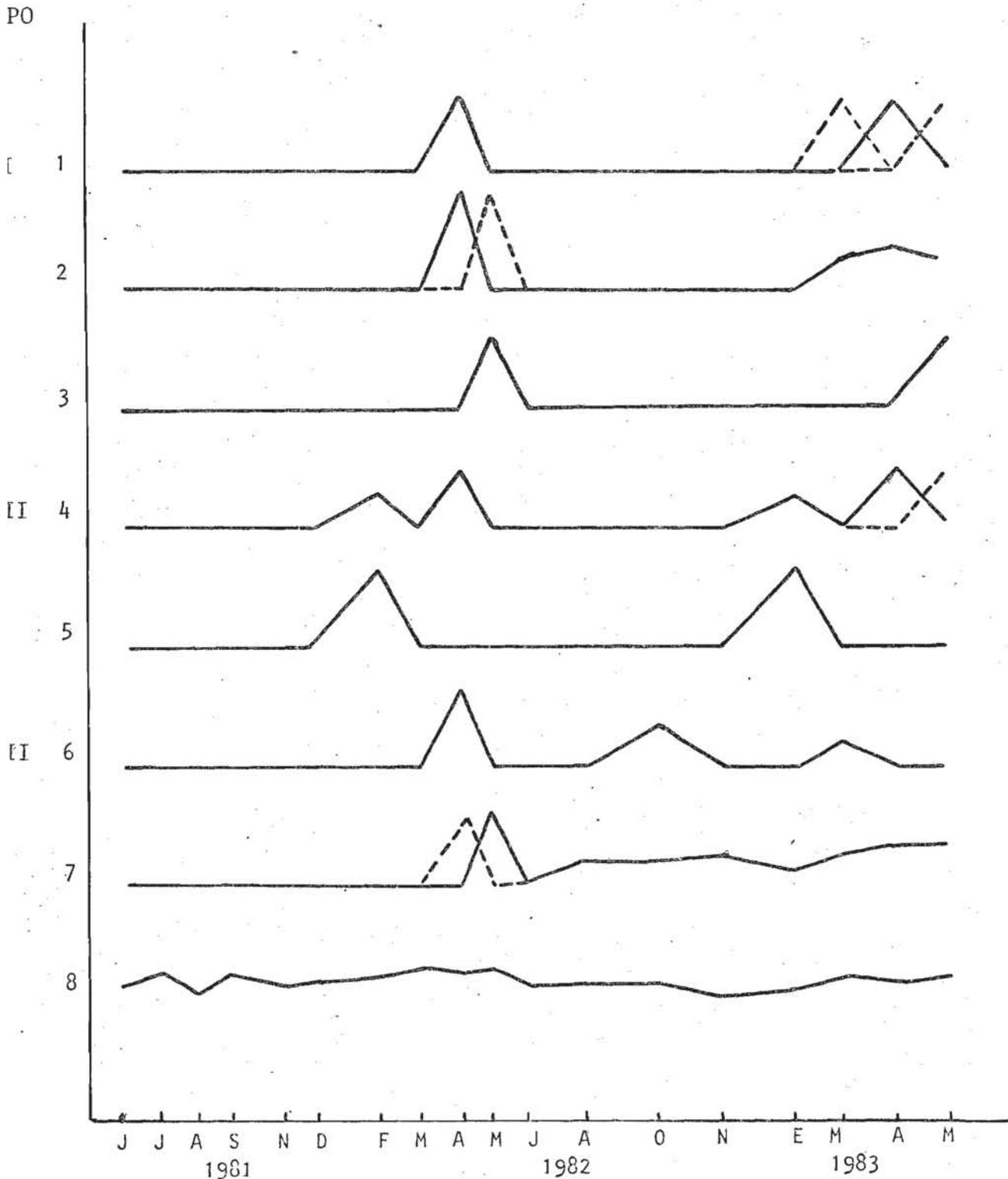


Figura 14. Representación esquemática de los comportamientos de las especies de acuerdo a su caída de hojas. Tipo I: respuesta a la sequía (1 a 3); Tipo II; de la época de lluvias (4 y 5); Tipo III: distribución irregular (6 a 8). La línea punteada indica variaciones dentro de cada grupo.

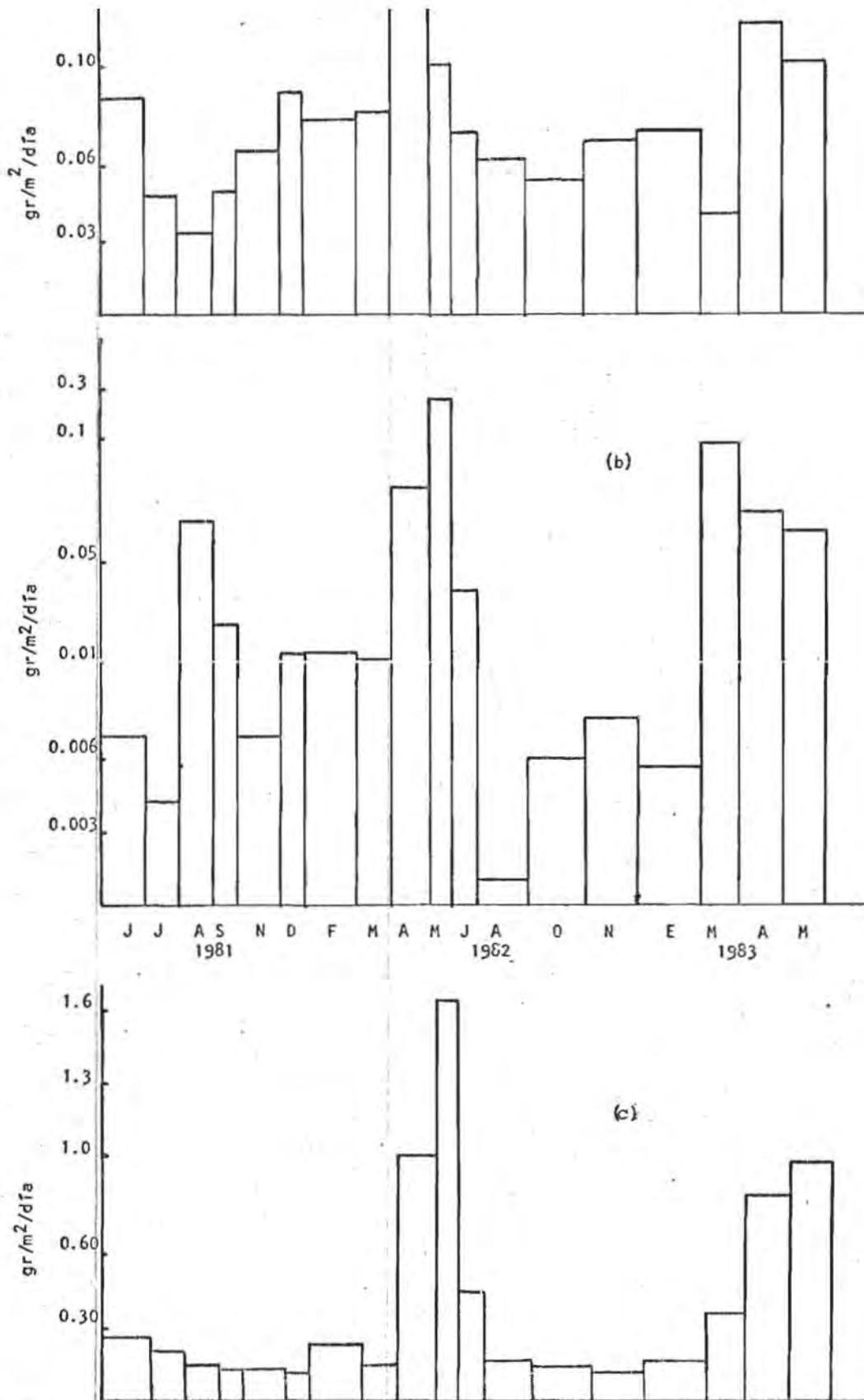


Figura 15. Caída de hojas en *Pseudolmedia oxyphyllaria* (a), *Dendropanax arboreus* (b) y *Nectandra ambigens* (c) (Especies de máxima defoliación en secas).

reus (Figura 15,b), Dussia mexicana, Turpinia occidentalis, Cymbopetalum baillonii, Aspidosperma megalocarpon, Stemmadenia donnel-smithii, Mechaenium floribundum, Abuta panamensis, Trophis mexicana, Mortoniiodendron guatemalensis, Hiraea obovata y Lunania mexicana (Figura 14,2).

3. El comportamiento más claro y constante, donde ambos máximos se presentaron a finales de las secas (mayo), lo tienen especies como N. ambigens (Figura 15,c), Guarea glabra, Lonchocarpus guatemalensis, Coccoloba barbadensis y Salacia megistophylla (Figura 14,3).

II. De lluvias ó "nortes".

4. Especies con dos épocas de máxima producción de hojarasca en el año, una en los "nortes" (febrero y enero para cada año, respectivamente) y otra más intensa que ocurrió en abril durante el primer ciclo, y que sucedió en abril o mayo del segundo. Ficus insipida (Figura 16,a), Poulsenia armata y Oreopanax obtusifolius son ejemplos muy claros (Figura 14,4).

5. La configuración temporal más peculiar la presentaron Spondias mombin (Figura 16,b), Lasistema aregata y 1 especie no identificada 92, con valores máximos de peso seco en el mes de enero para ambos ciclos. Constituyen las únicas especies que no responden, a través de la caída de hojas, al "stress" de la época de sequía (Figura 14,5).

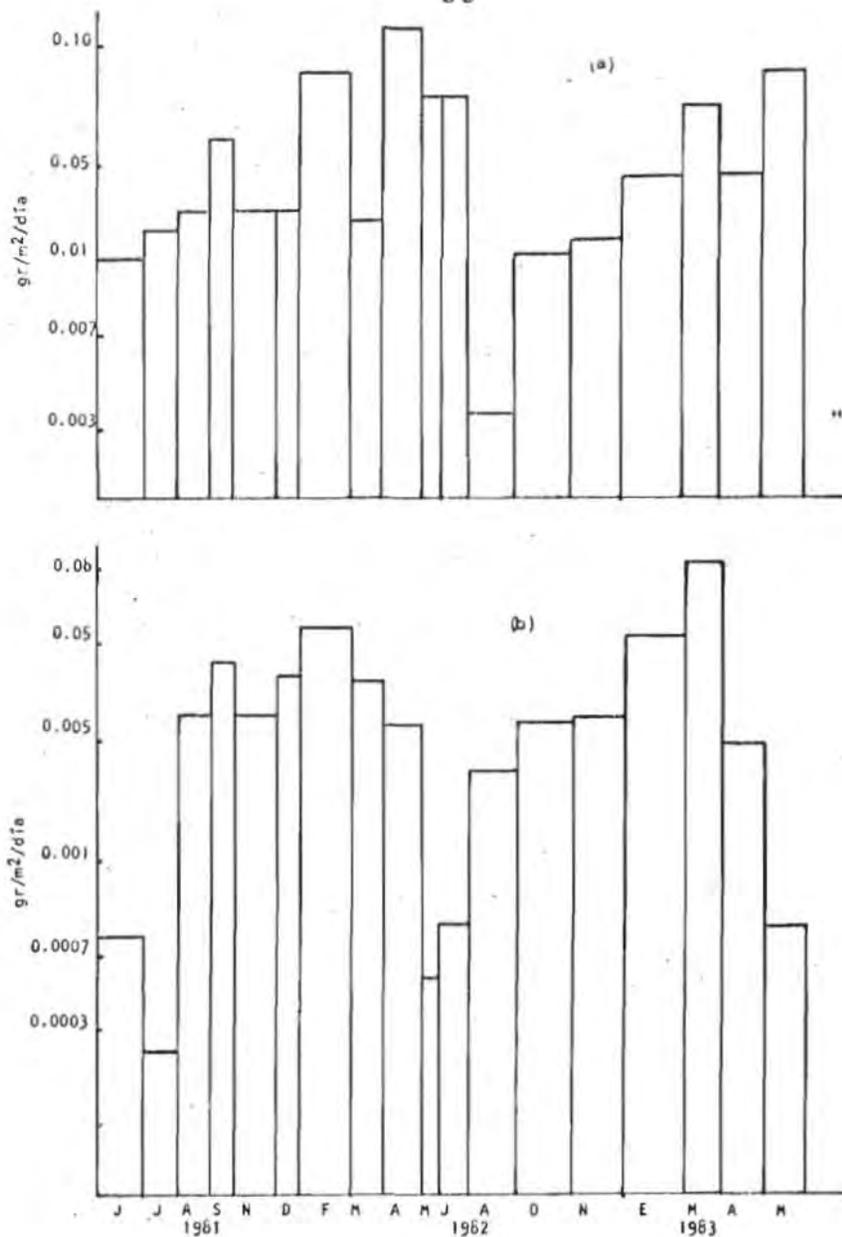


Figura 16. Caída de hojas en *Ficus insipida* (a) y *Spondias mombin* (b) (especies con alta defoliación en las lluvias).

III. Irregulares.

6. Cordia megalantha fué la única especie observada para este caso. El valor más alto ocurrió en abril del primer ciclo (0.15 gr/m²/día), y dos máximos más o menos claros se presentaron en el segundo año (0.07 en octubre y 0.09 en marzo) (Figura 17, a; Figura 14,6)!

Psychotria simiarum podría considerarse dentro de este grupo, ya que el valor máximo del primer año se presentó en abril (0.06 gr/m²/día), mientras que en el segundo sucedió en marzo (0.05) de 1983. En el mismo caso está Piper hispidum con valores extremos de 0.037 y 0.048 para los mismos meses.

7. Las especies que se ajustan a esta distribución presentan su valor más alto en el primer ciclo durante abril o mayo, pero en el segundo aparentemente no hay ninguna definición a adquirir valores máximos en el transcurso del año. Ejemplifican este comportamiento especies como Paulinia, Sp. (Fig. 17,b) Amphitecna tuxtlenensis, Croton nitens, Paulinia pinnata y Rheedia edulis (Fig.14,7)

8. Finalmente, está el grupo de especies que no tuvieron un comportamiento definido en ninguno de los años, - - siendo difícil distinguir máximos y mínimos. Eupatorium sp. - (Figura 17,c), Couepia poliandra, Trichospermum mexicanum y - las palmas son algunos de los casos (Figura 14,8).

Debe señalarse en este punto, que dado que las hojas de las palmas en la mayoría de las ocasiones no pudieron reconocerse hasta especie (casi siempre cayeron fragmentos en

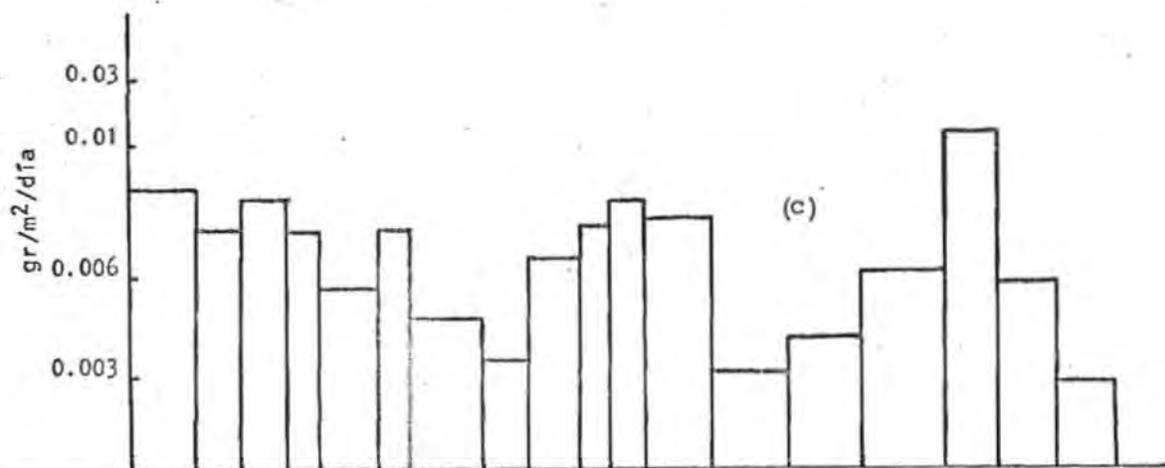
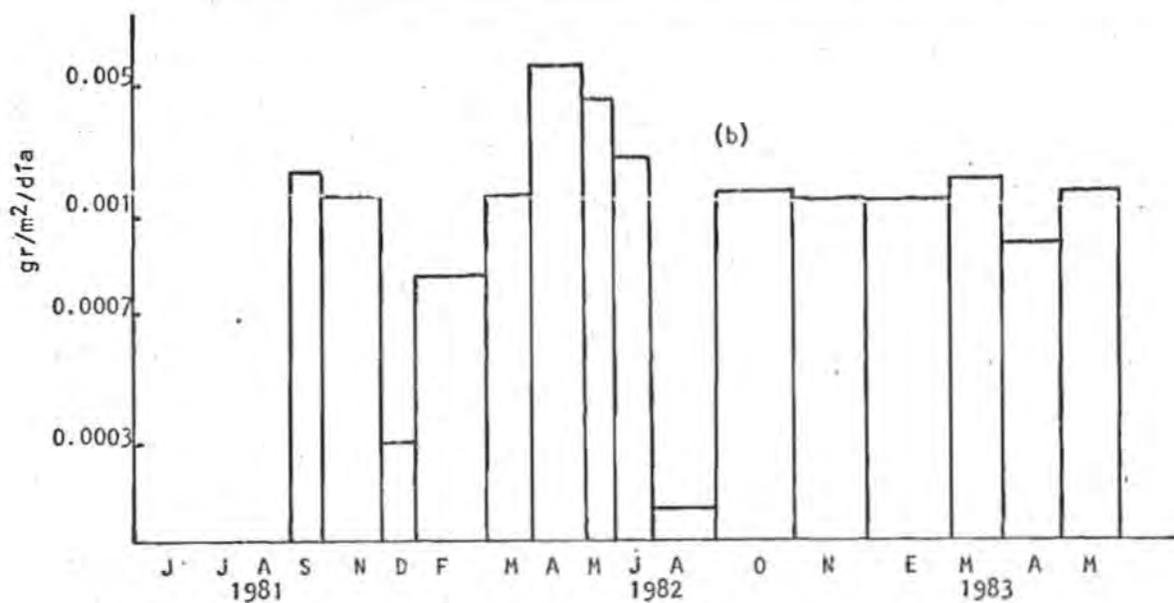
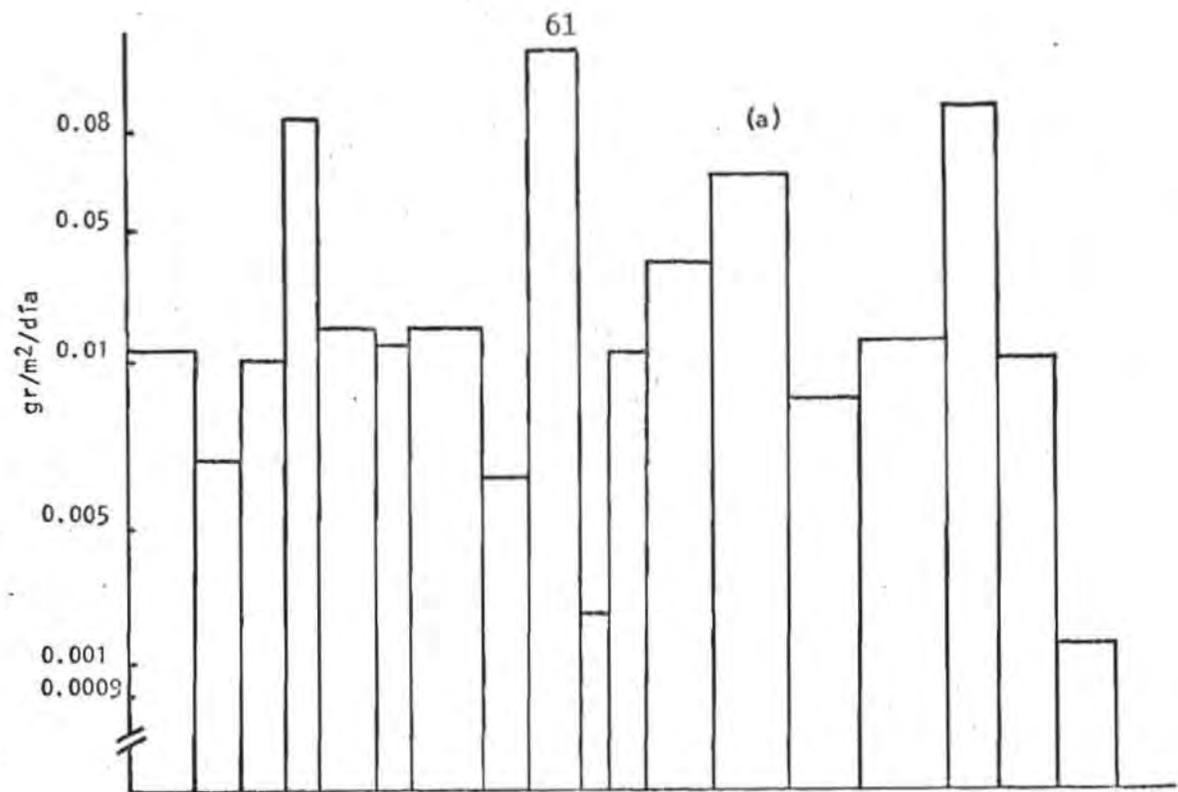


Figura 17. Caída de hojas en *Cordia Megalantha* (a), *Paulinia* sp. (b) y *Eupatorium* sp. (c) (Especies con comportamiento irregular).

las trampas), se incluyó bajo el rubro de palmas a todos aquellos fragmentos de hojas pertenecientes a individuos con esta forma de crecimiento.

Otras especies se registraron sólo esporádicamente en las trampas debido a su escasa abundancia en la hectárea, - como Cecropia obtusifolia en julio del año 1 (0.031 gr/m²/día) y tuvo un máximo en marzo del segundo ciclo de 0.008, no cayendo en las trampas en agosto, octubre y mayo. Inga sp. fué un caso parecido con un máximo en abril del primer ciclo (0.022), no registrándose en las trampas ni en junio y mayo del año 1, - así como tampoco en junio, agosto, abril y mayo del segundo año.

Erytroxylon tabascense y Swartzia guatemalensis son especies que no se encontraron en las trampas sino hasta el segundo año, aunque ésto sólo ocurrió en marzo, abril (la primera, con 0.003 y 0.002 gr/m²/día, respectivamente) y mayo (la segunda, con 0.0008, 0.0007 y 0.0007, respectivamente).

Para los grupos de la época de lluvias se llega a considerar inclusive incluido en esa época al mes de marzo del segundo año, ya que la colecta correspondiente a éste fué el día primero, es decir, inmediatamente después de los meses en los que se presentan la mayoría de los "nortes".

En la selva de Los Tuxtlas casi la totalidad de las especies guardan una mayor relación con la precipitación en lo que se trata a su caída de hojas (Tabla 9). Como puede notarse existen variaciones desde especies con alta correlación signi-

TABLA 9. VALORES DE LOS COEFICIENTES DE CORRELACION (r) DE LA CAIDA DE HOJAS EN ALGUNAS ESPECIES CON LA PRECIPITACION (pp) Y TEMPERATURA (T) PARA LOS DOS AÑOS DE MUESTREO. EL NIVEL DE SIGNIFICANCIA (p) ESTA DADO ENTRE PARENTESIS.

	C I C L O 1			C I C L O 2		
	pp	T	pp+T	pp	T	pp+T
<u>Nectandra ambigens</u>	0.88 (0.01)	0.32 (0.38)	0.92 (0.01)	0.74 (0.03)	0.41 (0.31)	0.75 (0.12)
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	0.60 (0.06)	0.01 (0.92)	0.61 (0.20)	0.33 (0.42)	0.30 (0.48)	0.58 (0.36)
<u>Poulsenia armata</u>	0.16 (0.66)	0.06 (0.85)	0.18 (0.89)	0.17 (0.69)	0.14 (0.74)	0.28 (0.81)
<u>Davilla aspera</u>	0.80 (0.01)	0.27 (0.45)	0.83 (0.02)	0.03 (0.91)	0.74 (0.04)	0.80 (0.08)
<u>Cordia megalantha</u>	0.36 (0.31)	0.13 (0.72)	0.37 (0.60)	0.64 (0.08)	0.11 (0.78)	0.66 (0.24)
<u>Allophyllus campostachis</u>	0.76 (0.01)	0.15 (0.68)	0.76 (0.05)	0.41 (0.32)	0.26 (0.55)	0.62 (0.31)
<u>Stemadennia donnel-smithii</u>	0.73 (0.02)	0.12 (0.74)	0.74 (0.06)	0.72 (0.04)	0.09 (0.81)	0.76 (0.12)
<u>Dussia mexicana</u>	0.50 (0.13)	0.40 (0.70)	0.54 (0.30)	0.08 (0.82)	0.66 (0.07)	0.76 (0.13)
<u>Dendropanax arboreus</u>	0.74 (0.01)	0.42 (0.22)	0.82 (0.02)	0.68 (0.06)	0.02 (0.92)	0.74 (0.14)
<u>Spondias mombin</u>	0.25 (0.49)	0.81 (0.01)	0.83 (0.02)	0.44 (0.28)	0.91 (0.01)	0.91 (0.01)
<u>Lonchocarpus guatemalensis</u>	0.87 (0.01)	0.30 (0.41)	0.90 (0.01)	0.78 (0.02)	0.14 (0.73)	0.80 (0.08)

TABLA 9. Continuación

	C I C L O 1			C I C L O 2		
	pp	T	pp+T	pp	T	pp+T
<u>Abuta panamensis</u>	0.40 (0.25)	0.43 (0.20)	0.62 (0.18)	0.44 (0.28)	0.11 (0.78)	0.5 (0.4)
<u>Oreopanax obtusifolius</u>	0.35 (0.32)	0.60 (0.07)	0.71 (0.08)	0.19 (0.66)	0.28 (0.51)	0.4 (0.6)
<u>Salacia megistophylla</u>	0.02 (0.91)	0.19 (0.60)	0.19 (0.88)	0.13 (0.76)	0.24 (0.57)	0.2 (0.8)
<u>Fornsteronia viridescens</u>	0.06 (0.83)	0.08 (0.82)	0.10 (0.95)	0.75 (0.03)	0.88 (0.01)	0.9 (0.0)
Palmas	0.36 (0.30)	0.18 (0.60)	0.39 (0.56)	0.08 (0.83)	0.45 (0.26)	0.5 (0.4)
<u>Ampelocera hottlei</u>	0.51 (0.13)	0.22 (0.54)	0.54 (0.29)	0.15 (0.72)	0.45 (0.26)	0.5 (0.3)
<u>Psychotria simiarum</u>	0.68 (0.03)	0.47 (0.17)	0.79 (0.03)	0.44 (0.28)	0.15 (0.72)	0.5 (0.3)
<u>Croton nitens</u>	0.78 (0.01)	0.30 (0.41)	0.82 (0.02)	0.84 (0.01)	0.40 (0.33)	0.8 (0.0)

ficativa con la precipitación durante los dos años (como es el caso de Nectandra ambigens, Croton nitens y Lonchocarpus guatemalensis), ó bien especies con alta correlación un año y baja en otro, sin coincidir los años (entre otras: Pseudolmedia oxyphyllaria, Allophyllus campostachys y Davilla aspera).

Por lo que toca a la correlación con la temperatura, en general los coeficientes son bajos, la única excepción es -- Spondias mombin con valores de $r=0.81$ y 0.91 , aspecto que resulta interesante ya que esta especie es una de las tres únicas -- que tienen su máximo en lluvias. Otras especies como D. aspera y Fornsteronia viridescens tienen coeficientes altos de correlación temperatura-caída superiores a 0.7 , pero sólo en uno de -- los años.

Sin embargo, no existe una relación directa de estas correlaciones con los patrones temporales de caída de hojas propuestos anteriormente (Figura 14) en la que pudiera ajustarse - algún patrón con algún tipo de comportamiento respecto a la temperatura y precipitación.

Esta aseveración concuerda con los resultados de las correlaciones múltiples caída-temperatura+precipitación, cuando en todos los casos éstas resultaron más altas, excepto para A. campostachys (año 1), S. mombin (año 2) y Salacia megistophylla (en ambos ciclos) (Tabla 9).

1.42. Distribución espacial

Existe también una distribución horizontal diferencial de la caída de hojas a nivel específico, registrándose -- variaciones interanuales para cada especie sólo en los valores de gramos acumulados correspondientes a cada número de la es-- cala.

Sin embargo, la configuración espacial se conservó en general para cada especie en los dos años. Las distribucio-- nes observadas se separaron en tres grandes grupos:

1. Distribución local de la caída de hojas. Se pre-- senta en especies poco abundantes cuya produc-- ción de hojarasca únicamente se localiza agrega-- damente en algunos lugares (muy particulares) -- del área de muestreo. Entre ellas se encuentran: Cynometra retusa (Figuras 18 y 19), Cordia me-- galantha, Coccoloba barbadensis, Ficus insipida, Dussia mexicana y Dialium guianense, entre otras.
2. Distribución moderada de las hojas en el suelo, -- lo que quiere decir que son especies más abundan-- tes y la distribución de sus hojas es extensa pe-- ro sin cubrir por completo la hectárea. Ejemplos de ello son las líanas y bejucos (dado su creci-- miento a través de las copas de varios árboles) -- como Davilla aspera (Figuras 20 y 21), Fornstero-- nia viridescens y Abuta panamensis, entre otras, y árboles con distribución amplia en la selva co

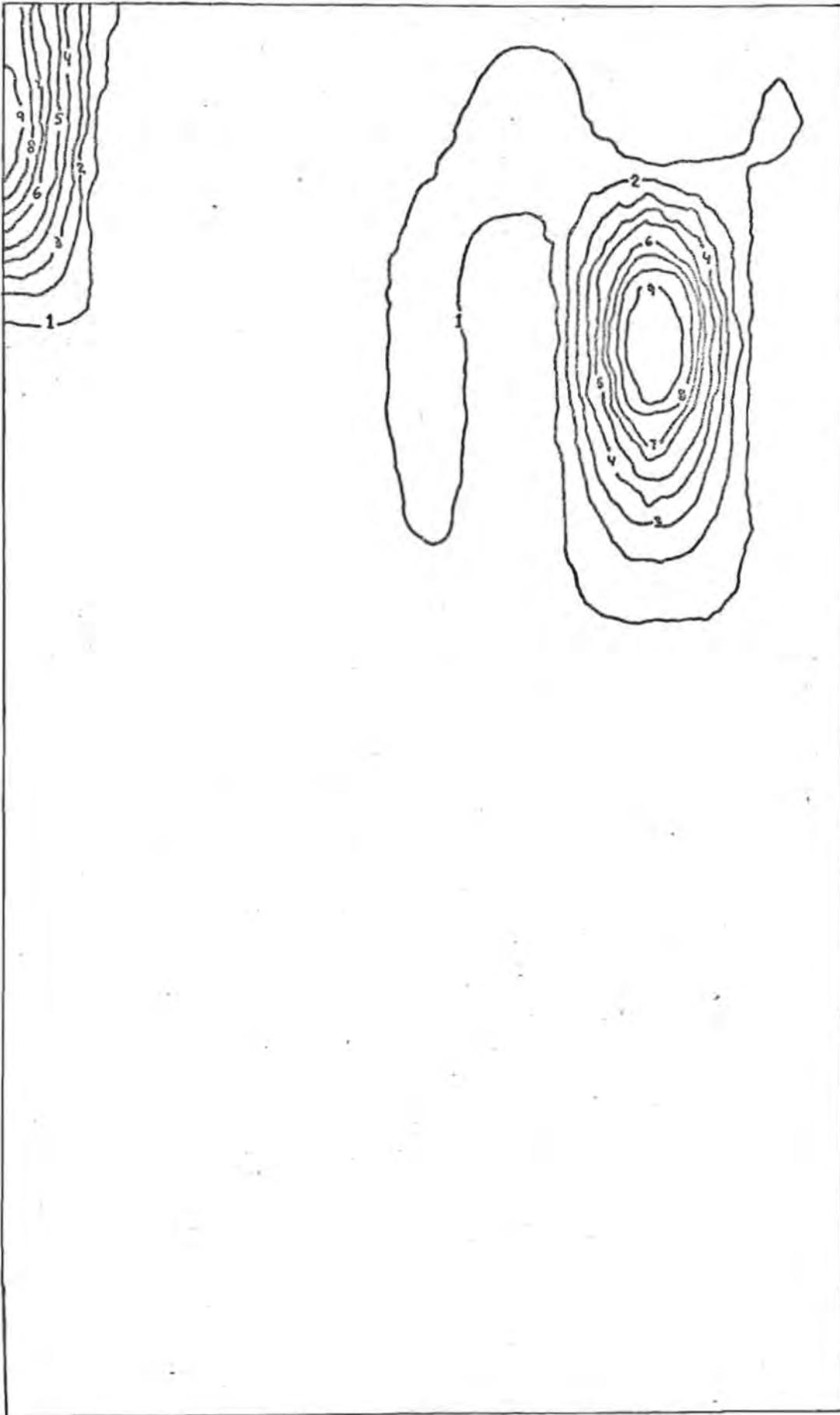


Figura 18. Distribución espacial de la caída de hojas en *Cynometra retusa* durante el año 1. Los valores equivalentes a cada número de la escala se presentan en la Tabla 10.

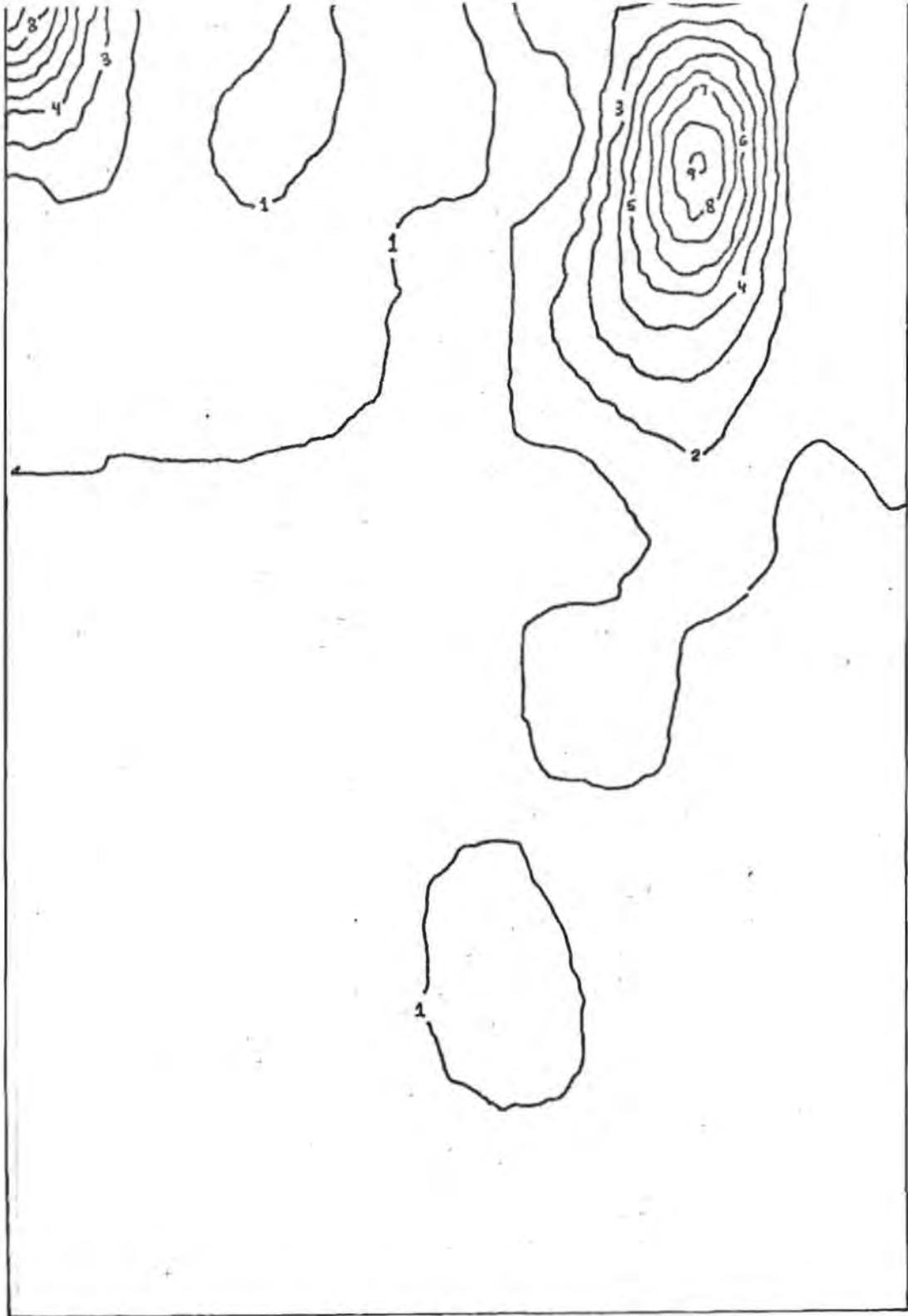


Figura 19. Distribución espacial de la caída de hojas en *Cynometra retusa* durante el año 2. Los valores de la escala se presentan en la Tabla 10.



Figura 20. Isolíneas de la caída de hojas en *Davilla aspera* para el año 1. Los valores de la escala se presentan en la Tabla 10.



Figura 21. Isolíneas de la caída de hojas en Davilla aspera para el año 2.
Los valores de la escala se presentan en la Tabla 10.

TABLA 10. VALORES (gr) PARA LAS ISOLINEAS DE LA CAIDA DE HOJAS EN LAS CUATRO ESPECIES REPORTADAS.

ESCALA	<u>Cynometra retusa</u>		<u>Davilla aspera</u>		<u>Dendropanax arboreus</u>		<u>Nectandra ambigens</u>	
	Año 1	Año 2	Año 1	Año 2	Año 1	Año 2	Año 1	Año 2
1	1.49	1.04	1.52	1.16	3.05	1.76	9.52	10.63
2	2.87	2.04	3.00	2.27	5.99	3.43	10.79	21.05
3	4.25	3.05	4.48	3.38	8.94	5.10	28.06	31.47
4	5.63	4.06	5.97	4.50	11.88	6.77	37.37	41.90
5	7.01	5.06	7.45	5.61	14.82	8.44	46.60	52.32
6	8.39	6.07	8.93	6.72	17.76	10.11	55.87	62.72
7	9.77	7.07	10.41	7.84	20.70	11.78	65.14	73.17
8	11.15	8.08	11.89	8.95	23.64	13.45	74.41	83.59
9	12.53	9.08	13.37	10.06	26.58	15.12	83.68	94.02



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
UNAM

mo Dendropanax arboreus (Figuras 22 y 23), Tri-
chillia breviflora, Guarea glabra, Cymbopetalum
baillonii y también las palmas.

3. Especies con una distribución completa de sus ho-
jas a través de la selva. Es el caso de Nectan-
dra ambigens (Figuras 24 y 25) y Pseudolmedia --
oxyphyllaria, que con ello acentúan su importan-
cia en el proceso de caída de hojarasca. Debe no-
tarse que estas especies son muy abundantes (Ta-
bla 1).

1.5. Tamaño de muestra por especie

El tamaño de muestra teórico fué calculado para al-
gunas especies (entre ellas las más importantes) siguiendo el
mismo razonamiento que el planteado para la caída total de ho-
jarasca, el cual se mencionó anteriormente.

Para ello, se exigió en las operaciones una certeza,
para el error permisible, del 10% de s según la especie (Tanner
1980), luego de lo cual se procedió a calcular el tamaño de ---
muestra con 95% de confiabilidad.

Los resultados se presentan en la Tabla 11, y lo más
relevante es que, independientemente de la jerarquía de la espe-
cie, tanto para el año 1 como para el 2, el tamaño de muestra -
resultó mayor a 323 trampas para el primero (en el caso de Tur-
pinia occidentalis, y de 372 para el segundo (el caso de las pal

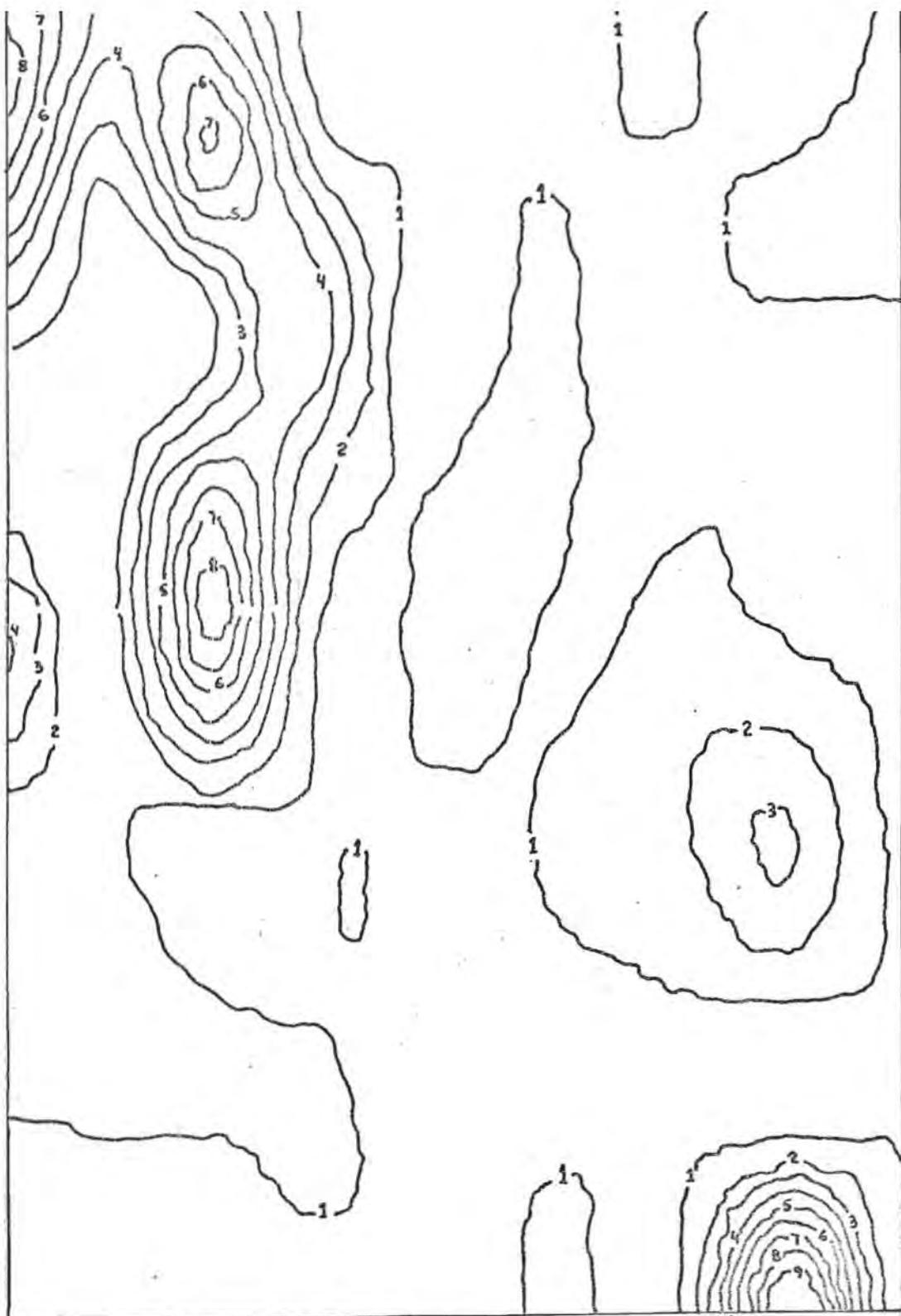


Figura 22. Distribución espacial de la caída de hojas en *Dendropanax arboreus* durante el año 1. Los valores de la escala se pueden consultar en la Tabla 10.

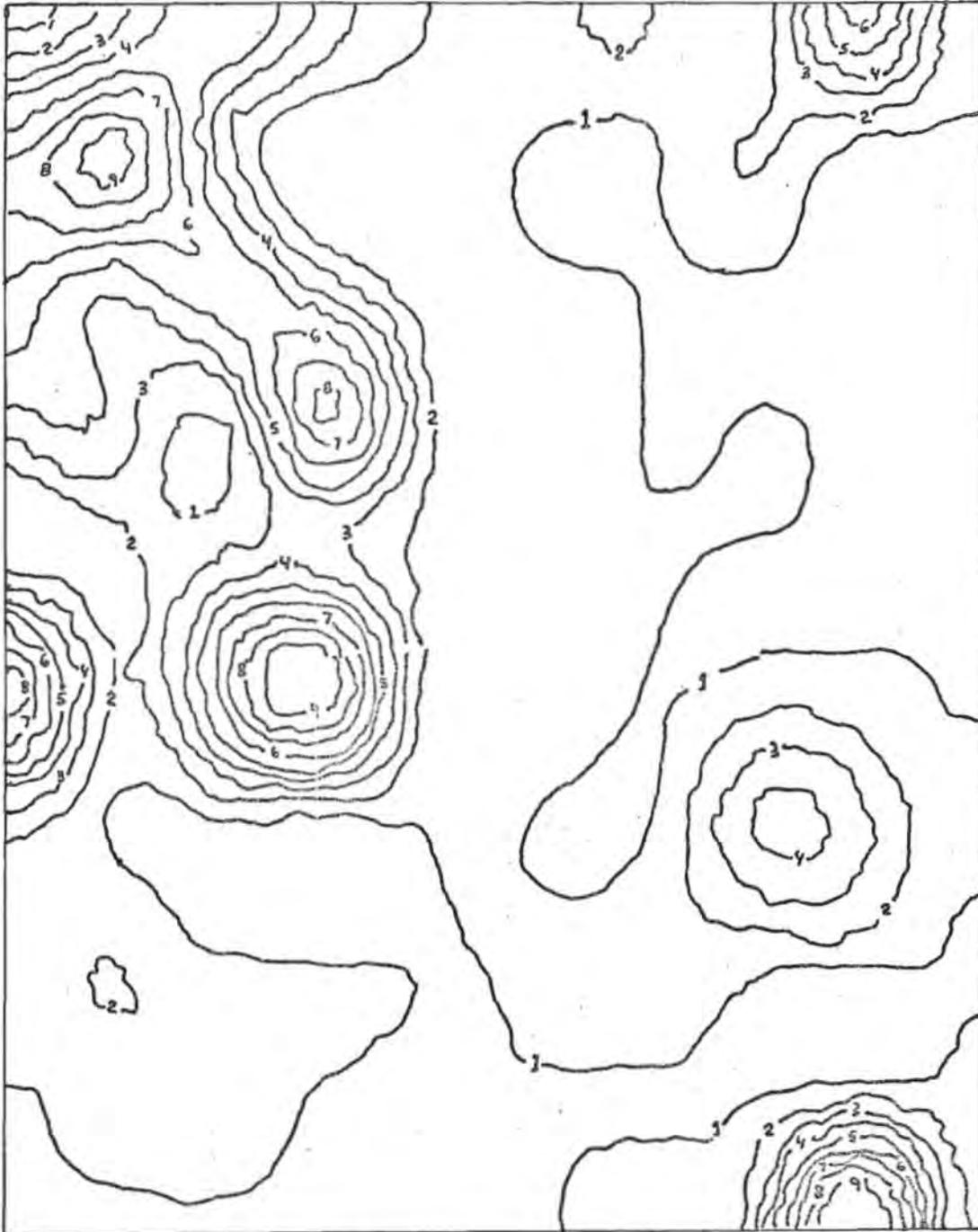


Figura 23. Distribución espacial de la caída de hojas en *Dendropanax arboreus* durante el año 2. Los valores de la escala se pueden consultar en la Tabla 10.



Figura 24. Isolíneas de la caída de hojas en *Nectandra ambigua* para el año 1. En la Tabla 10 se presentan los valores de la escala.

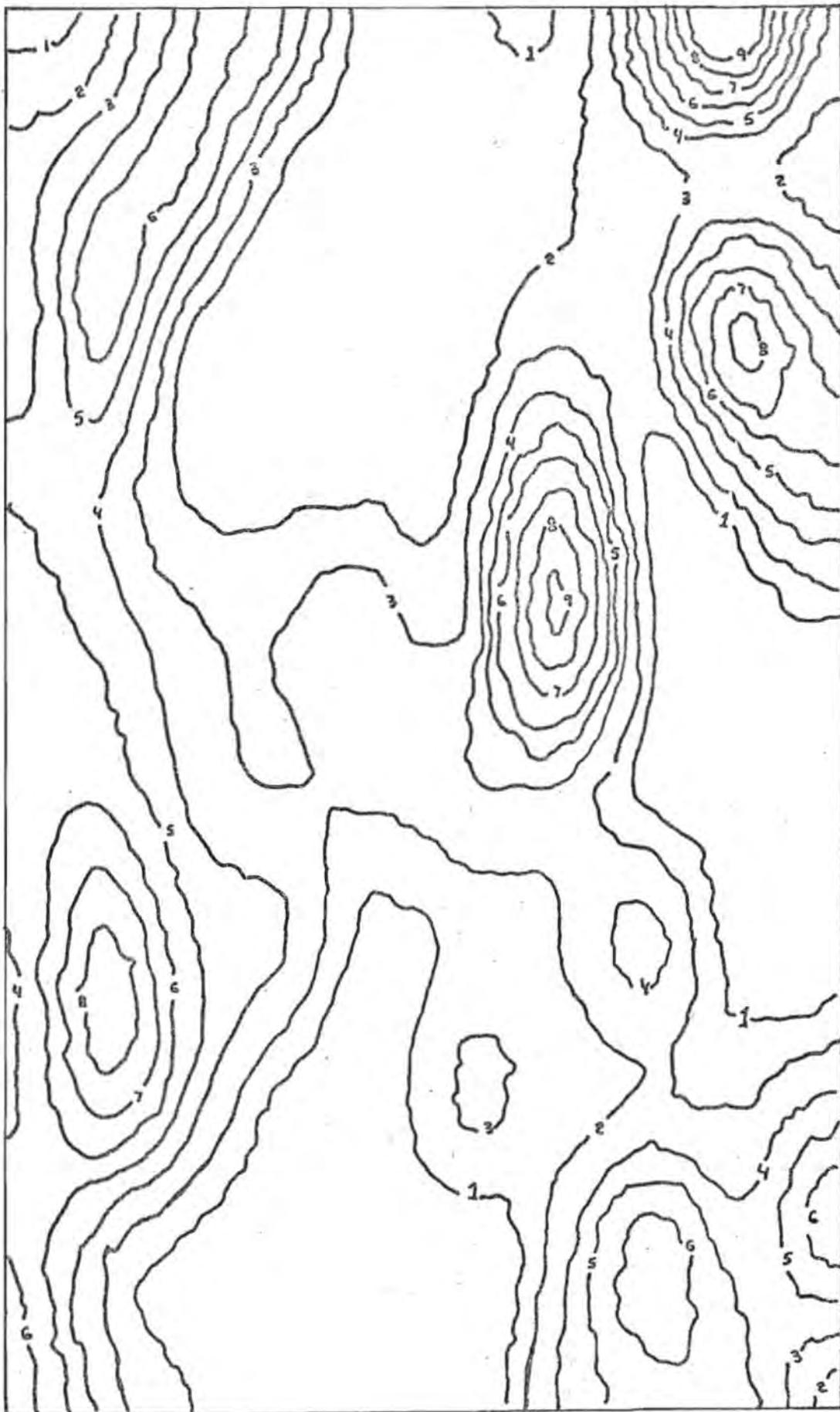


Figura 25. Isolíneas de la caída de hojas en *Nectandra ambigua* para el año 2. En la Tabla 10 se presentan los valores de la escala.

TABLA 11. TAMAÑO DE MUESTRA PARA ALGUNAS ESPECIES, CON UN ERROR PERMISIBLE DEL 10% DE LA DESVIACION ESTANDAR (s) Y 95% DE CONFIABILIDAD.

	A Ñ O s	1 Tamaño (Trampas)	A Ñ O s	2 Tamaño (Trampas)
<u>Nectandra ambigens</u>	24.26	392	21.59	387
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	8.91	385	10.66	388
<u>Guarea glabra</u>	3.92	387	3.36	376
<u>Poulsenia armata</u>	16.84	383	14.36	387
<u>Ficus insipida</u>	10.06	381	7.97	382
<u>Dussia mexicana</u>	9.21	384	4.68	380
<u>Dendropanax arboreus</u>	5.84	390	3.67	377
<u>Cordia megalantha</u>	7.70	384	6.31	385
<u>Coccoloba barbadensis</u>	8.99	383	10.99	384
<u>Spondias mombin</u>	4.15	375	4.40	384
<u>Davilla aspera</u>	2.79	381	2.03	395
<u>Ampelocera hottlei</u>	4.25	375	3.14	394
<u>Lonchocarpus guatemalensis</u>	7.12	386	5.99	383
<u>Turpinia occidentalis</u>	0.37	323	0.79	375
<u>Cynometra retusa</u>	2.15	402	1.56	367

mas).

Los valores máximos fueron para Cynometra retusa -- (402 trampas) y Davilla aspera (394) para el primer y segundo ciclo, respectivamente. Por otro lado, resalta de los datos - que los valores mayores se registraron en el segundo año.

Ya que el tamaño de muestra (teórico) resultó muy - alto, se procedió a calcular cual es el error en gramos con - que se muestreó con el tamaño de muestra real (es decir, el - número promedio de trampas/año en las que cayó la especie), - al mismo tiempo que se determinó el porcentaje que representa dicho error con respecto a la media de la especie, según sea - el caso. La Tabla 12 agrupa los resultados.

2. Caída de madera

La caída de grandes ramas y troncos fué en el año - de 1983 de 1.5 t/ha, distribuídas de la siguiente manera:

Abril	0.59 t/ha
Agosto	0.19
Diciembre	0.72

Los valores máximos coinciden nuevamente para este - tipo de estructuras leñosas con la temporada lluviosa, lo que reafirma el comportamiento de caída de ramas encontrado en la evaluación por trampas (Figura 5).

Deben asimismo señalarse otros dos aspectos: en di- ciembre de 1982, al iniciar el muestreo, se colectó un equiva

TABLA 12. ERROR COMETIDO (en gramos) CON LA ESTIMACION USANDO EL TAMAÑO DE MUESTRA REAL PARA CADA ESPECIE.

	ANO 1			ANO 2		
	t.m.real	Error	% de \bar{x}	t.m.real	Error	% de \bar{x}
<u>Nectandra ambigens</u>	78	5.4	21.58	86	4.6	17.39
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	58	2.3	32.21	72	2.5	26.08
<u>Guarea glabra</u>	12	2.2	153.52	18	1.6	106.74
<u>Poulsenia armata</u>	17	8.0	151.46	22	6.1	119.16
<u>Ficus insípida</u>	20	4.4	115.49	22	3.4	117.73
<u>Dussia mexicana</u>	20	4.0	114.58	24	1.9	66.58
<u>Dendropanax arboreus</u>	20	2.5	92.39	26	1.4	63.56
<u>Cordia megalantha</u>	12	4.2	185.84	15	3.3	115.37
<u>Coccoloba barbandensis</u>	6	6.5	366.40	7	7.8	343.0
<u>Spondias mombin</u>	12	2.4	144.93	15	2.2	127.54
<u>Davilla aspera</u>	31	1.0	70.67	35	0.7	52.63
<u>Ampelocera hottlei</u>	10	2.7	238.10	12	1.7	126.21
<u>Lonchocarpus guatemalensis</u>	13	3.8	251.16	21	2.5	149.61
<u>Cynometra retusa</u>	5	1.9	401.69	11	0.9	174.08
<u>Turpinia occidentalis</u>	5	0.4	301.72	11	0.4	138.04

lente a 2,9 t/ha que no se adjuntaron a los resultados debido a que existía una sobreposición de períodos en los que cayó al suelo dicha madera. Además, en la colecta de abril del mismo año se registró la caída de un árbol cuyo peso seco estimado fué de 103.24 kg (dentro de uno de los cuadros de 10 x 10 m).

3. Intercepción de hojarasca en las palmas

Utilizando los datos de cobertura de Astrocarym mexicanum mencionados para esta hectárea de la selva, el mecanismo de intercepción de hojarasca por dichas palmas se tradujo en 0.25 t/ha/año para el primer ciclo de muestreo (diciembre 1981-noviembre 1982), lo que representa el 2.77% con respecto al total de producción para ese lapso. Durante el segundo período de muestreo (enero-diciembre 1983) fue de 0.14 t/ha/año.

Se detectaron máximos en mayo (0.285 gr/m²/día) y abril (0.124) de 1982 y 1983 respectivamente, registrándose un segundo pico a finales de la época de lluvias en el primer año (0.225 en diciembre de 1981) y después de los "nortes" en el segundo (0.104 en marzo de 1983) (Figura 26).

La prueba de ji-cuadrada demostró que es significativa ($p < 0.01$) la presencia de este primer estrato sobre las trampas. Los resultados fueron para el primer año, $\chi^2 = 9.38$ y para el segundo $\chi^2 = 283.82$.

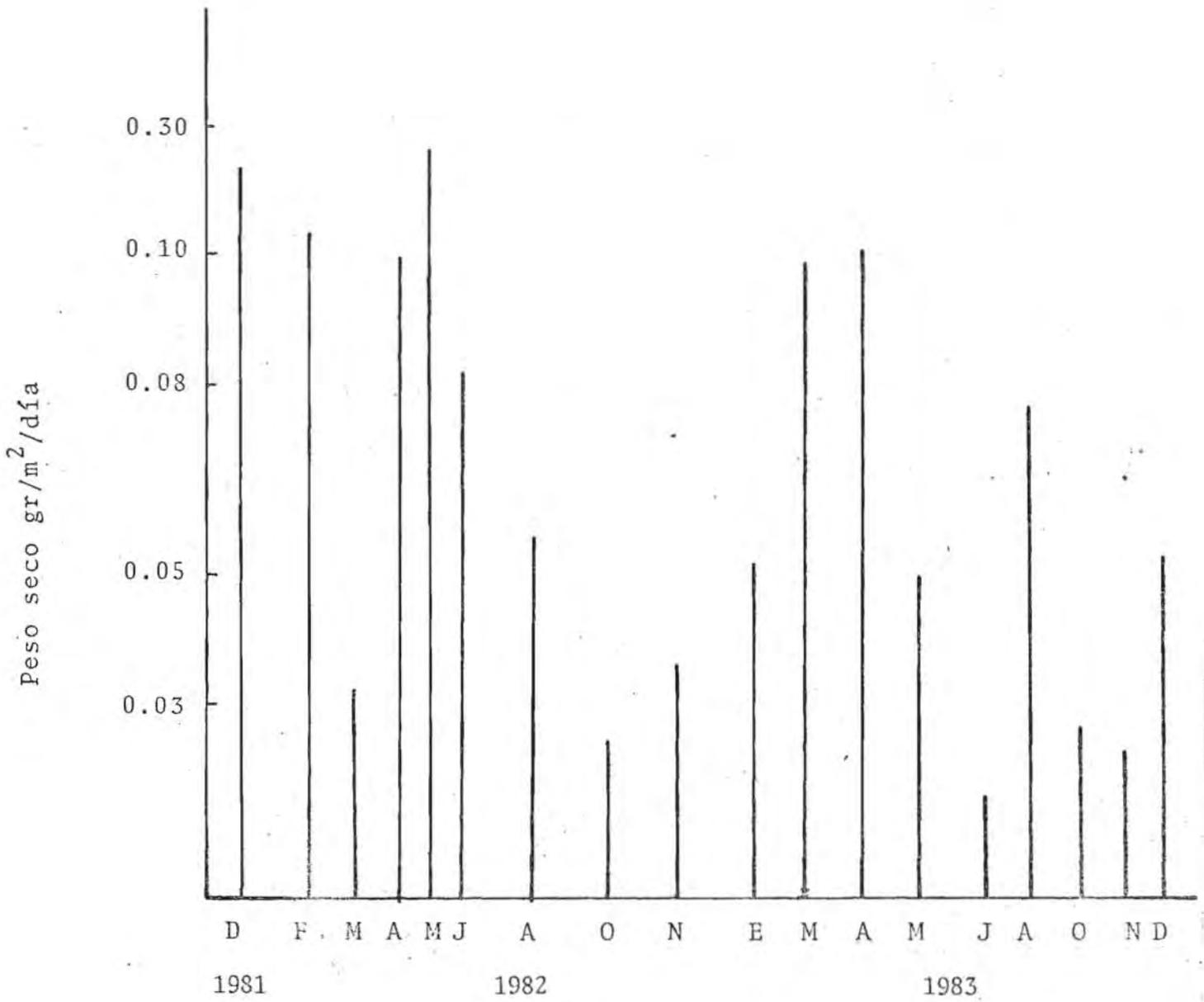


Figura 26. Intercepción de hojarasca por la palma *Astrocaryum mexicanum*.

4. Caída total de litter

Para estimar todo el aporte de litter, se sumaron los resultados obtenidos en cada una de las distintas metodologías presentadas anteriormente (trampas+madera+intercepción) para el período en que coincidieron los muestreos. Por esa razón, y dado que los datos de caída de hojarasca en las trampas a partir de junio de 1983 aún no están analizados, se consideró para efectos de la estimación de la caída de litter un promedio de la hojarasca en los dos años.

De esta manera, puede decirse que la caída total de litter en un ciclo anual fué de: $9.14+1.5+0.14 = 10.78$ t/ha/año.

5. Coeficiente de descomposición

La acumulación de hojarasca en el suelo de la selva fué más alta durante los períodos de escasa precipitación (Figura 27). En ellos, se registraron valores máximos de 3.07 y 3.56 t/ha en abril de cada año.

Los valores mínimos ocurrieron en la época lluviosa, de 1982, en octubre y noviembre (1.90 y 1.66 t/ha, respectivamente). Llama la atención que en mayo del mismo año la acumulación fué la mínima registrada en todo el período de muestreo (1.54 t/ha).

El coeficiente de descomposición anual (k) fué de 5.10 para el ciclo iniciado en las lluvias (diciembre de 1981

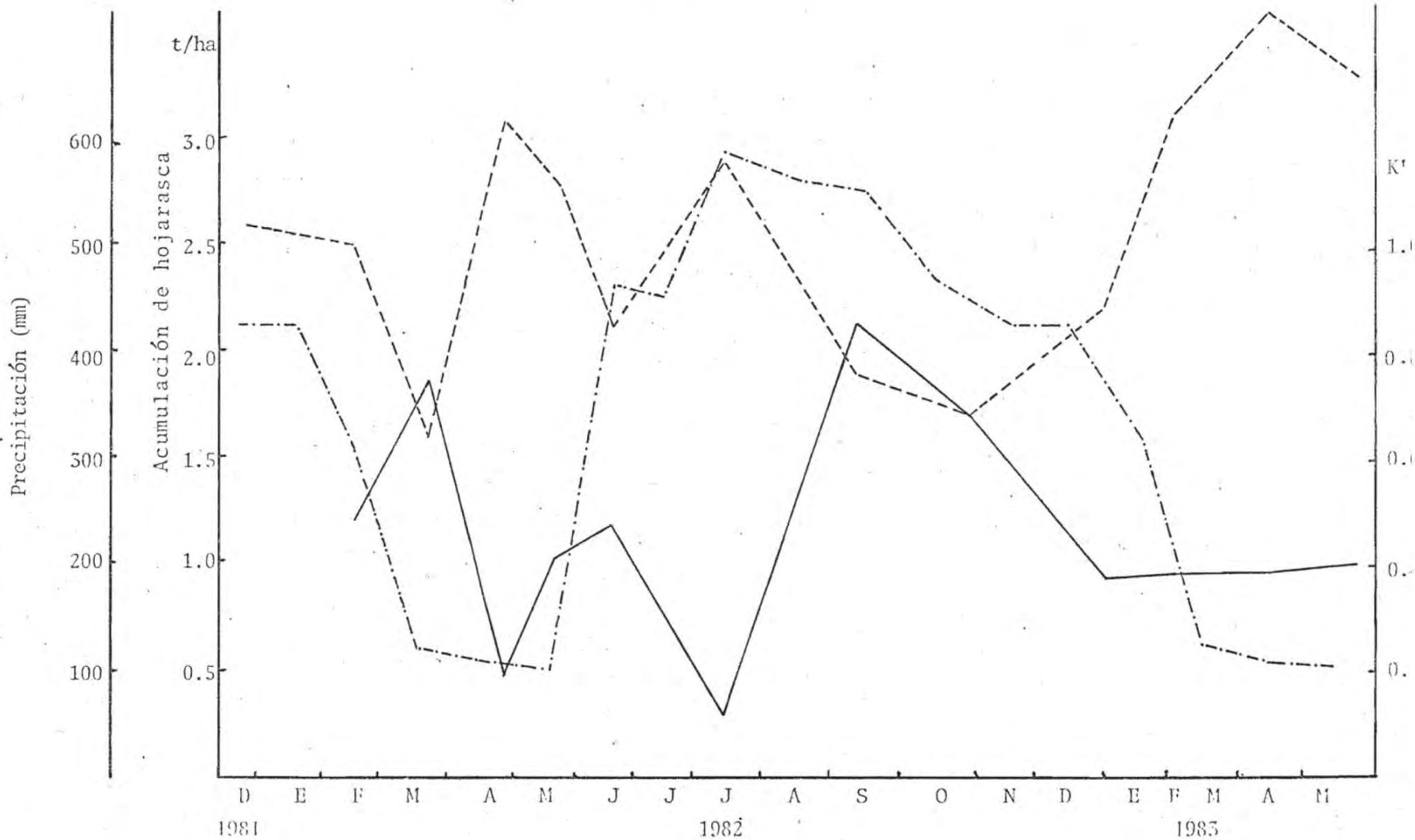


Figura 27. Coeficiente de descomposición (K' , línea continua) y acumulación de hojarasca en la selva (línea discontinua). la precipitación (---) corresponde a valores promedio de los datos registrados por la Estación de Biología de 1972 a 1981.

a noviembre de 1982) y de 2.89 para el de las secas (junio de 1982 a mayo de 1983).

El coeficiente K' (que denota la descomposición sobre bases mensuales) se calculó para la selva de los Tuxtlas. La hojarasca se descompone más rápidamente en los meses más lluviosos, octubre y noviembre, con $K'=0.86$ y $K'=0.68$, respectivamente (Figura 27).

En general, los coeficientes de menor descomposición coincidieron con los meses más secos, en los que la acumulación fué mayor (Figura 27), aunque lo ocurrido en agosto de 1982 ($K'=0.11$) no se ajusta totalmente a esta explicación. Otro aspecto es que, debido a la escasa humedad en el suelo, el proceso de descomposición es muy constante y mínimo en la época de sequía.

El valor de $1/K$, que indica el 100% de la descomposición, fué de:

$$1/K = 2.35/8.47 = 0.277$$

Lo anterior significa que la hojarasca desaparece luego de tres meses como resultado del proceso de descomposición.

V. DISCUSION

1. Significancia del muestreo. Comparaciones entre metodolo-- gías.

Uno de los problemas más serios al estudiar la caída de hojarasca reside en el desarrollo del método de muestreo. - Esto es obvio cuando se consultan los resultados de otros trabajos y se intenta compararlos entre sí, dado que se encuen--- tran variaciones desde el número de trampas, el tamaño y la -- forma de las mismas así como su distribución.

En los estudios donde se determina este proceso - - en comunidades como la que nos ocupa, pocas veces los autores justifican y analizan la significancia del muestreo realizado.

Sólo cuatro de los trabajos consultados analizan -- los niveles de confianza del muestreo. En una selva baja cadu cifolia Vizcaíno (1983) utilizó 98 trampas que resultaron sig nificativas, mientras que para Kubíček (1977) el área de mues treo, estimada con la prueba de t, fué suficiente en un bosque de encino.

Por lo que se refiere a las selvas tropicales, úni- camente son dos los casos encontrados. Kira (1978) en Malasia y Tanner (1980) en Jamaica, probaron que el muestreo fué su-- ficiente ya que la desviación estándar de los datos fué menor al 100% de la media.

Como ya ha sido señalado, el muestreo de la caída - de hojarasca en la selva de los Tuxtlas resultó suficiente, -

asegurándose ésto al menos con un 95% de confiabilidad.

La Tabla 13 muestra comparativamente los resultados de caída de hojarasca, de hojas y número de trampas utilizadas en varias comunidades de selvas tropicales. Leig y Windsor -- (1983) también utilizaron 100 trampas en el muestreo, aunque el área cubierta por ellas en Barro Colorado, Panamá, fué de 50 m².

Edwards (1977) con menos trampas (64) colectó en 64 m² en su estudio llevado a cabo en Nueva Guinea, así como también Puig (1979) quien estimó el proceso de producción de hojarasca en Guyana utilizando 60 redes de 1 m².

El otro extremo está representado por trabajos como el de Kunkel-Westphal y Kunkel (1979) en Australia y el de Tanner (1980) en Jamaica, con 20 m² distribuídos en igual número de trampas. Por otro lado, Brassel (1980) sólo ocupó 20 trampas de 0.7 m² cada una.

Hay que hacer notar que, en todos éstos y en otros trabajos más (Tabla 13), no existen grandes diferencias en los resultados obtenidos, sobre todo si se toma en cuenta la fracción foliar, que en la mayoría de los trabajos considerados varía entre 5 y 6 toneladas por hectárea.

Utilizar pocas trampas, a decir de Proctor (1983) - dificulta las comparaciones y muchas veces no se hace ninguna indicación acerca de la confiabilidad de la media de los datos.

TABLA 13. CAIDA DE HOJARASCA Y HOJAS EN VARIAS SELVAS TROPICALES DEL MUNDO.
LOS DATOS SE REFIEREN A DOS CICLOS ANUALES.

CAIDA (t/ha/año)		TAMAÑO DE MUESTRA (TRAMPAS)	AUTOR Y LUGAR
HOJARASCA	HOJAS		
5.4		50 de 0.25 m ²	Lugo (1978) en Puerto Rico
11.1	7.03	30 de 1 m ²	Kira (1978) en Malasia
9.0		20 de 0.8 m ²	Ewel (1976) en Guatemala
8.4 y 7.3			Kiffer <i>et al.</i> (1981) en Guyana
11.3 y 13.4	8.2 y 9.1	20 de 1 m ²	Bernhard (1970) en Costa de Marfi
6.6	5.3	20 de 1 m ²	Tanner (1980) en Jamaica
10.0	6.5	100 de 0.5 m ²	Leigh y Windsor (1983) en Panamá
10.8	5.6		Foster (1983, a) en Panamá
10.5 y 11.5	6.1 y 7.6	20 de 1 m ²	Kunkel-Westphal y Kunkel (1979) en Guatemala
7.5	6.4*	64 de 1 m ²	Edwards (1977) en Nueva Guinea
8.2		20 de 0.7 m ²	Brassell (1980) en Australia
7.4	5.4	20 de 1 m ²	Wooi-Khoon y Jin-Eong (1983) en Penang
	6.8	4 de 1.2 m ²	Cornforth (1970) en Trinidad
	5.5	45 de 1 m ²	Jordan (1971) en Puerto Rico
7.5		20 de 1 m ²	John (1973) en Ghana
4.6 y 7.2	4.5 y 4.7	10 de 0.5 m ²	Hopkins (1966) en Nigeria
8.7	5.8	60 de 1 m ²	Puig (1979) en Guyana
5.7 y 4.5	4.1 y 3.1**	98 de 0.19 m ²	Vizcaíno (1983) en México
8.1 y 10.2	5.5 y 5.9	100 de 0.2 m ²	Este trabajo

* Incluyendo flores y frutos

** Sitio plano

En algunas ocasiones especiales, y tratándose del muestreo de estructuras reproductoras, ocurre que los autores aumentan considerablemente el tamaño de muestra, como Jackson (1978) en Brasil, quién usó 120 trampas de 1.4 m^2 para determinar la caída de flores, y Foster (1983 a) quien estimó la caída de frutos de Barro Colorado con 312 trampas de 0.5 m^2 .

A lo anterior, hay que añadir otros problemas metodológicos que complican la comparación entre los distintos estudios: longitud del período de investigación, tamaño y forma de las trampas, el intervalo entre colectas y la temperatura de secado del material (Alvarez, 1982; Proctor, *op.cit.*), así como también la definición de las fracciones constituyentes de la hojarasca, en cuyo caso a veces se separa en hojarasca no leñosa y leñosa (como Edwards, 1977) o bien, agrupando a flores y frutos en la categoría de estructuras reproductivas (como Bernhard, 1970).

También resulta un problema la definición de los tipos de vegetación, ya que casi todos se consideran "Tropical Rain Forest", pero existen diversas condiciones de tipo de suelo, altitud, regímenes de lluvia y temperatura, así como de estructura y composición de la vegetación.

Pasando a la estimación de la caída de hojas por especie, con este análisis se pudo observar que, a mayor tamaño de muestra real, menor es el porcentaje del error, para ambos ciclos. Así, las especies cuya caída de hojas se estimó como

la más confiable fueron Nectandra ambigens y Pseudolmedia oxyphyllaria dado que en promedio cayeron en más trampas (Tabla 12).

Dicho razonamiento se confirmó cuando se consultaron los datos correspondientes a las ramas. Estas se localizaron en 95 trampas en cada año (valor promedio) traduciéndose en un error, promedio también, de 7.6 gr que representan un 10.74% con respecto a su media.

El contraste ocurre en especies como Salacia megistophylla, Bursera simaruba y Croton nitens, con valores del orden de 618, 592 y 399 por ciento de error con respecto a las respectivas medias. Para las palmas este fué de 61.5% en promedio para los dos ciclos.

Todo lo mencionado antes lleva a afirmar que: a) existe una subestimación del muestreo a nivel específico. b) Apparentemente, resultaría costoso (en términos del número de trampas) muestrear con alta confiabilidad, si se decidiera omitir los resultados de especies que caen muy frecuentemente en las trampas (como es el caso de N. ambigens y P. oxyphyllaria).

Se desprende de estos resultados que si se quisiera hacer un estudio autoecológico de alguna de estas especies (desde el punto de vista de su producción de hojarasca), habría que utilizar por lo menos más de 300 trampas pero distribuidas en más de una hectárea, ya que en esta superficie no se refleja lo que en realidad es la distribución de esas especies.

2. La estructura de la vegetación

El hecho de que el área basal presente las correlaciones más altas, corrobora la relación que mantiene la caída de hojas con la producción de biomasa y por lo tanto con la producción primaria neta.

Es interesante notar la alta correlación de los datos con el volumen de la copa de los árboles. Ello tal vez se explique porque se trata de una medición que indirectamente refleja la cantidad de área foliar presente en el individuo.

Por otro lado, la densidad de individuos por especie no tiene ninguna relación estadística con la caída de hojas, ya que por ejemplo sólo existen dos individuos de Dussia mexicana y Ficus insipida en la hectárea, pero son muy altos y con cobertura, área basal y volumen de la copa grandes, a diferencia de Cymbopetalum baillonii, Mortonioidendron guatemalensis y Turpinia occidentalis, entre otras, que son muy abundantes en la selva pero con atributos estructurales no muy altos (poca cobertura, por ejemplo). Ellos son organismos más pequeños, muchos juveniles (Bongers, F., J. Popma, J. Meave y J. Carabias, en preparación), lo que posiblemente refleje la insuficiencia del área de las redes para muestrear su caída de hojas debido a que su talla y sus copas son más pequeñas y las trampas están muy esparcidas con respecto a éstas.

Por el contrario, la frecuencia y densidad de las especies sí limitan la distribución de la hojarasca. Las especies con distribución local de la caída de hojas son aquellas que no

tienen más de siete individuos en la hectárea.

Las de distribución moderada, alcanzan hasta 32 individuos (por ejemplo C. baillonii). En este caso una excepción son las palmas, con 1605 individuos en toda la hectárea, pero presentan el problema de que sólo fragmentos de sus hojas caen en las trampas, además de que su tasa de recambio de hojas es muy baja (Mendoza, 1981).

Finalmente, especies con más de 40 individuos distribuyen sus hojas por toda la hectárea, como es el caso de Nectandra ambigens y Pseudolmedia oxyphyllaria con 43 y 134 individuos respectivamente (aunque muchos individuos son juveniles).

3. Distribución temporal y espacial

Jordan (1983) determinó, luego de analizar los datos de caída de hojarasca y producción primaria neta en alrededor de 34 selvas en el mundo, que la PPN es 1.3 veces la producción de hojarasca. Eso querría decir que una primera estimación muy general de la PPN en la selva de los Tuxtlas es de 14.01 t/ha/año, faltando por considerar el daño ocasionado por los herbívoros, la biomasa hipógea y la muerte de árboles en pie.

Gran parte del control en la productividad se debe a efectos climáticos, específicamente en relación al ingreso de energía (Etherington, 1975). En las zonas tropicales existen condiciones de alta radiación continua manteniéndose altas las

temperaturas que, junto con la lluvia abundante, aunque con variación estacional, determinan niveles altos de productividad.

Es así que la temperatura y la precipitación se con--vierten en factores determinantes en la regulación de la es---tructura y de la dinámica energética del ecosistema. Sus variauciones estacionales reflejan una periodicidad en recursos como el agua, la luz y el fotoperíodo (Golley, 1979), cuya disponiubilidad determina a su vez la magnitud en la respuesta fenolóugica de los individuos.

En comunidades como la que nos ocupa, la caída de houjarasca ocurre durante todo el año presentando variaciones esutacionales que corresponden a una máxima producción en la épuoca de mayor "stress" hídrico ambiental (Birk y Simpson, 1980; uLeigh y Windsor, 1983). Bernharad (1970) y Wooi-Khoon y Jin-Eong (1983) confirmaron con sus estudios la aseveración anterior, umientras que Kira (1978) y Kunkel-Westphal y Kunkel (1979) seuñalan haber registrado un segundo pico en la caída de hojarasca, el primero a mediados del verano en Malasia, y el segundou entre septiembre y enero en Guatemala.

Durante el primer año del desarrollo de la investigaución que constituye esta tesis, el 47.95% del total de la caíuda de hojarasca ocurrió en los meses de mayor "stress" hídrico que son marzo, abril y mayo. En dichos meses únicamente se preusentó el 7.10% de la precipitación anual. Por lo que toca al usegundo ciclo, la caída en los meses de secas fué de 55.92% (de

ahora en adelante se utilizará el término "stress" hídrico para indicar que existe una falta de agua para remplazar la que se ha perdido por transpiración).

Lo antes mencionado significa que casi la mitad del peso seco cuantificado para la hojarasca en un año cayó en sólo tres meses, pero lo más interesante es que a pesar de la marcada estacionalidad de este fenómeno, no existieron diferencias significativas de las medias de los meses entre los años ($t = -2.01$; $p < 0.01$).

Considerando la proporción máximo/mínimo de caída, parece que la variación en la producción de hojarasca en el trópico húmedo es más bien baja. Bernhard (op. cit.) la evaluó por tres años en una selva de Costa de Marfil y fué de 1.1:1, igual que la obtenida por Edwards (1977), aunque en este caso se refiere a una selva de elevada altitud; por otro lado, Brassell (1980) obtuvo un valor de 1.07:1. En el caso de la selva de los Tuxtlas la proporción mencionada adquirió un valor de 1:1.3.

Así, es obvio que existe una correlación entre la disponibilidad de agua y su estacionalidad con los procesos de crecimiento, producción y posiblemente con la caída de hojarasca en el ecosistema, habiéndose demostrado ya en varias ocasiones que la falta de agua (ya sea en forma de lluvia, como humedad del suelo o en el potencial de agua interno) provoca una disminución en el crecimiento (Jordan, 1983).

Lugo (1978) encontró que existe una alta correlación entre la precipitación y la caída de hojarasca en una selva sub

tropical en Puerto Rico. En el mismo contexto los coeficientes de correlación para tales variables en los Tuxtlas fueron de $r=0.68$ ($p=0.03$) y $r=0.16$ ($p=0.71$) para los dos años de trabajo.

Por otra parte, las correlaciones con la temperatura para la producción total de hojarasca fueron más bajas (0.09 ($p=0.79$) y 0.41 ($p=0.30$), para los años 1 y 2 respectivamente), lo que señala su menor influencia en el proceso, aunque Jordan (1983) opina que quizá exista también una relación (con pocas evidencias hasta el momento) entre las altas producciones de los trópicos con respecto a la dualidad temperatura-radiación fotosintéticamente activa.

Obviamente, conforme se sume el efecto de las variables inmiscuidas en el proceso de caída de hojarasca, mayor será su relación con este fenómeno. Se obtuvieron también las correlaciones de la caída total con respecto a la precipitación y temperatura, considerándolas conjuntamente en una correlación múltiple; el valor de los coeficientes cambió a 0.68 ($p=0.12$) y 0.54 ($p=0.42$).

En algunas otras zonas se ha encontrado justamente un comportamiento contrario, es decir, con una producción de hojarasca más intensa durante la época de lluvias. Tal es el caso de los trabajos de Miller y Hust (1957) en Nueva Zelanda (en Jackson, 1978), Cornforth (1970) en Trinidad, Edwards (1977) en una selva tropical de Nueva Guinea, el propio Jackson (op. cit.) en Brasil (aunque se trata de una selva baja), Puig - -

(1979) en Guyana, Tanner (1980) en una selva alta perennifolia de Jamaica y también Brassell (1980) en Australia.

Es posible que ello se deba a la conjunción de tres causas:

- a) Que la caída de ramas sea alta debido a que absorben humedad y se rompen finalmente en esta época lluviosa.
- b) Que exista un desfaseamiento en la época de máxima caída de hojas de algunas especies.
- c) Que la hojarasca retenida en la vegetación caiga al suelo como consecuencia del arrastre ocasionado por la lluvia.

Esta última idea pudiera ayudar a explicar el hecho de que la intercepción de hojarasca por Astrocaryum mexicanum disminuya en los meses lluviosos. Esta palma es el elemento más importante del estrato inferior de la selva (Piñero, Sarukhán y González, 1977; Bongers, F., J. Popma, J. Meave y J. Carabias, en preparación) y por ello debe considerarse su influencia conjuntamente con las otras especies componentes de dicho estrato. Seguramente, incrementará la magnitud de la hojarasca (hablando en términos de peso seco) retenida en las copas de esos árboles. Debe recordarse que existieron diferencias significativas del peso seco que se registró en las trampas cubiertas por el estrato bajo de la vegetación, con respecto a las que no lo estaban.

Las hojas son el componente más importante de la producción global. Edwards (1977) encontró que pueden alcanzar valores de hasta 96% en relación al material no leñoso, en tanto que John (1973) estimó esta fracción en 77%.

En los Tuxtlas las hojas constituyen un promedio de 63.97% de toda la hojarasca (Figura 4). Los resultados de caída de hojas en otras selvas del orbe se muestran en la Tabla 13 pudiéndose comprobar su alta proporción, así como también que es el componente menos variable entre todos los estudios. En promedio constituyen 5.5 t/ha (Golley, 1979).

La abscisión de las hojas también es estacional ocurriendo principalmente en los meses secos. Para el primer ciclo, el 57.73% de este constituyente de la hojarasca cayó en el período seco, mientras que en el segundo año la caída de hojas en estos meses fué de 62.67% (recordar que se refiere al porcentaje en relación a la caída anual de hojas).

La defoliación está más correlacionada con la precipitación que las otras categorías. Estas correlaciones fueron $r=0.70$ ($p=0.01$) y $r=0.47$ ($p=0.24$), mientras que con respecto a la temperatura los coeficientes fueron de 0.11 ($p=0.75$) y 0.14 ($p=0.74$) para los años 1 y 2, respectivamente. Considerando ambos elementos climáticos a la vez, las correlaciones aumentaron hasta 0.76 ($p=0.05$) y 0.59 ($p=0.34$).

Al igual que la producción total, no existió una variación significativa del promedio de la caída de hojas entre años

($t=0.98\%$; $p = 0.01$) y el cociente máximo/mínimo fué de 1:1.1. Por el contrario, Kunkel-Westphal y Kunkel (1979) sí encontraron en Guatemala diferencias significativas en la caída de hojas de año a año.

La caída de hojas está conformada por distintos comportamientos a nivel específico pudiéndose agrupar, como ya se mencionó, en especies de secas, de húmedas y con comportamiento irregular. Es así que se presentan diferentes ritmos entre las especies (Leigh y Windsor, 1983) y seguramente también a nivel individual. Tales discontinuidades intraespecíficas sugieren, según Golley (1979), la influencia de factores genéticos.

En la Tabla 14 se pueden consultar las especies más importantes durante el mes de más intensa caída en cada ciclo (abril y marzo), así como su respectivo porcentaje con respecto al total de producción foliar para ese mes.

Esencialmente las especies son las mismas, aunque el nivel jerárquico varió entre años. Las diferencias más evidentes se notan en:

- a. Las especies más importantes cambian entre sí su posición en los dos años. Nectandra ambigens baja de 21.68% a 10.31% y Pseudolmedia oxyphyllaria aumenta de 7.88 a 11.65%.
- b. Los fragmentos de hojas no identificados aumentan su biomasa de una equivalente a 9.50% en abril del primer año, a 13.92 en marzo del segundo.
- c. Ficus sp. 3 es una especie que forma parte del pico

TABLA 14. ESPECIES QUE CONTRIBUYEN JUNTO CON LOS FRAGMENTOS FOLIARES NO IDENTIFICADOS A CONFORMAR (HASTA EL 75%) LOS MAXIMOS DE LA CAIDA DE HOJAS EN LOS DOS AÑOS. LA POSICION JERARQUICA ESTA SEÑALADA ENTRE PARENTESIS.

	ANO 1 (%)	ANO 2 (%)
<u>Nectandra ambigens</u>	21.68 (1)	10.31 (4)
<u>Vatairea lundelli</u>	11.39 (2)	10.35 (3)
Fragmentos foliares	9.50 (3)	13.92 (1)
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	7.88 (4)	11.65 (2)
<u>Dussia mexicana</u>	5.28 (5)	4.42 (5)
<u>Poulsenia armata</u>	3.88 (6)	3.93 (6)
<u>Ficus insipida</u>	3.75 (7)	2.14 (11)
<u>Cordia megalantha</u>	3.26 (8)	2.48 (9)
<u>Ficus sp. 2</u>	1.95 (9)	2.00 (12)
<u>Dendropanax arboreus</u>	1.74 (10)	2.81 (8)
<u>Ampelocera hottlei</u>	1.44 (11)	2.88 (7)
<u>Ficus sp. 3</u>	1.34 (12)	—
<u>Psychotria simiarum</u>	1.27 (13)	1.36 (16)
<u>Fornsteronia viridescens</u>	1.27 (14)	1.51 (14)
<u>Spondias mombin.</u>	—	2.37 (10)
<u>Davilla aspera</u>	—	1.64 (13)
<u>Lonchocarpus guatemalensis</u>	—	1.41 (15)

máximo en el primer ciclo pero no se encuentra en el segundo.

- d. Inversamente, Spondias mombin, Davilla aspera y Lonchocarpus guatemalensis constituyen el segundo ciclo, pero no se les localizó entre las más importantes del primer año.
- e. Las demás especies (hasta cubrir el 75% del total de las hojas) conservan con poca oscilación su respectivo porcentaje.

Por lo que se refiere a su distribución espacial, S. mombin (84.33 kg en el primer año y 87.84 en el segundo) casi no aumentó su biomasa de un año al otro y conservó su patrón espacial con valores muy aproximados de las isolíneas (Figuras 28 y 29; Tabla 15). En cambio, L. guatemalensis sí aumentó su biomasa de un ciclo a otro (77.03 kg a 85.06) por lo que aumentaron también los rangos de los números en las escalas, pero conservando la apariencia de su patrón espacial (Figuras 30 y 31; Tabla 15). En el mismo caso está Nectandra ambigens con una diferencia de 71.32 Kg.

Por lo contrario, la biomasa aportada por D. aspera disminuyó de 72.04 kg/ha/año a 67.72 y el peso de las hojas acumuladas en el suelo bajó en toda la hectárea. Otra vez, se mantuvo su distribución espacial con las mismas características entre los años (Figuras 20 y 21, Tabla 10). Lo mismo ocurrió con Pseudolmedia oxyphyllaria con una variación entre ciclos de 125.53 kg.

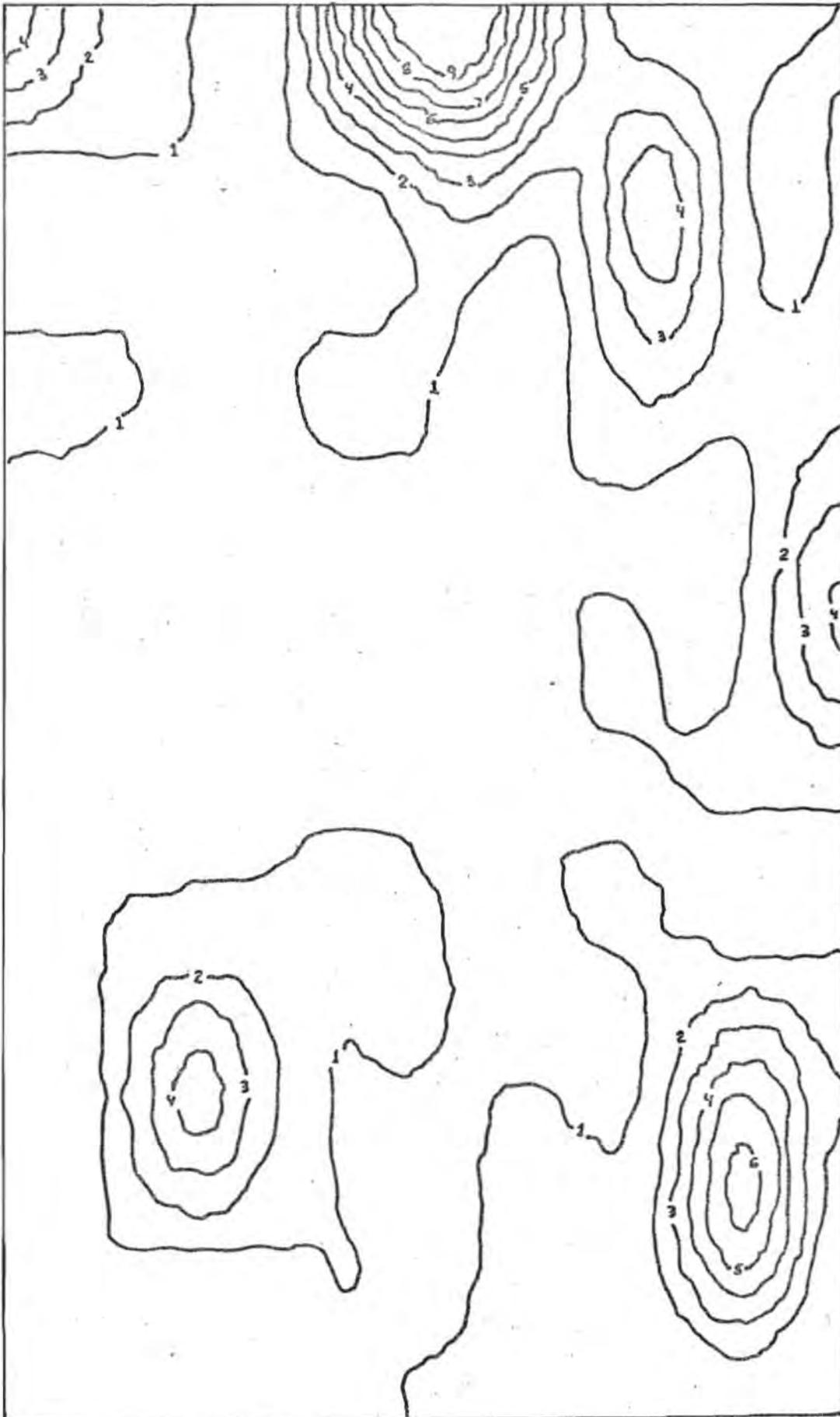


Figura 28. Isolíneas de caída de hojas para *Spondias mombin* durante el año 1.
En la Tabla 15 se presentan los valores de la escala.

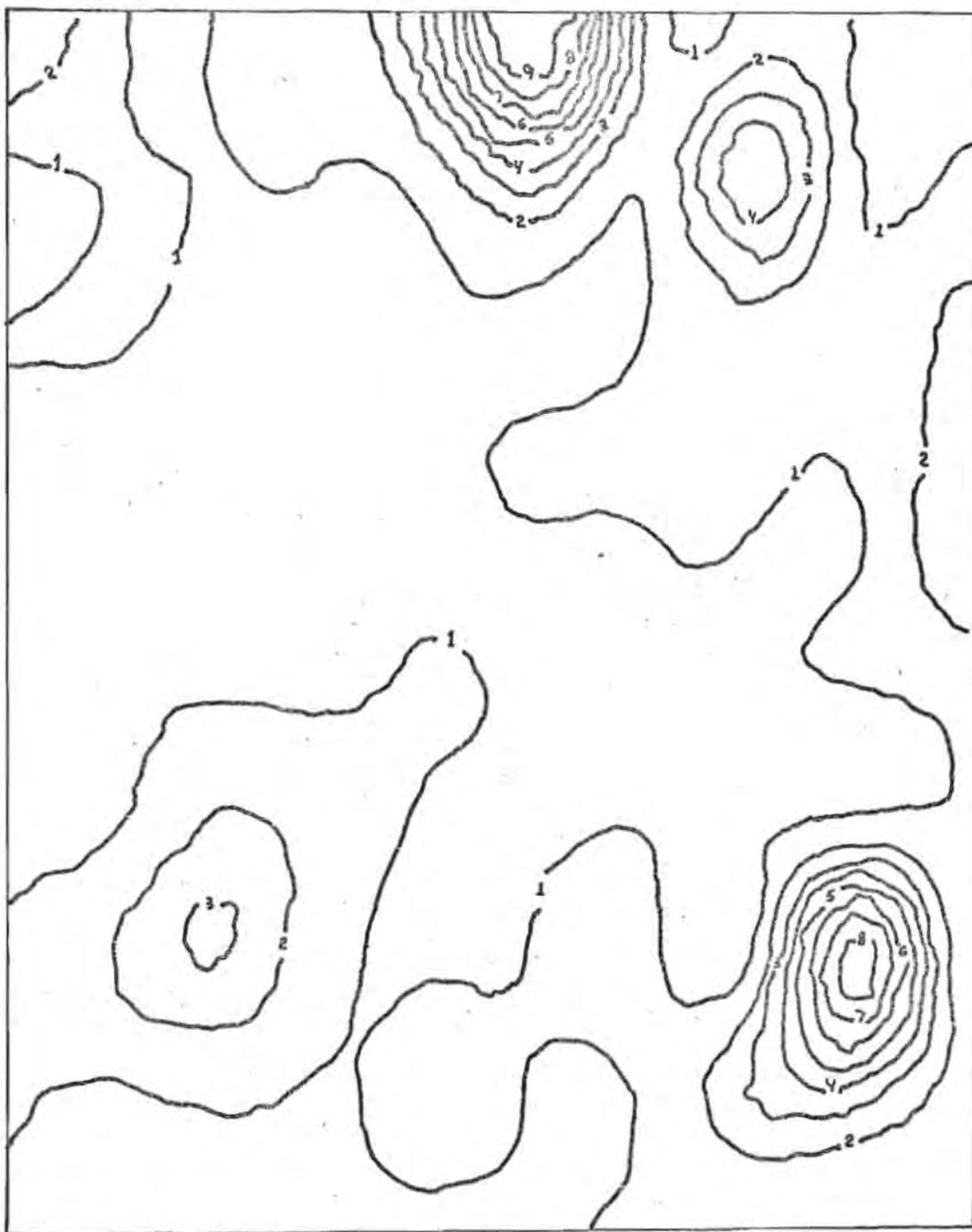


Figura 29. Isolíneas de caída de hojas para *Spondias mombin* durante el año 2. En la Tabla 15 se presentan los valores de la escala

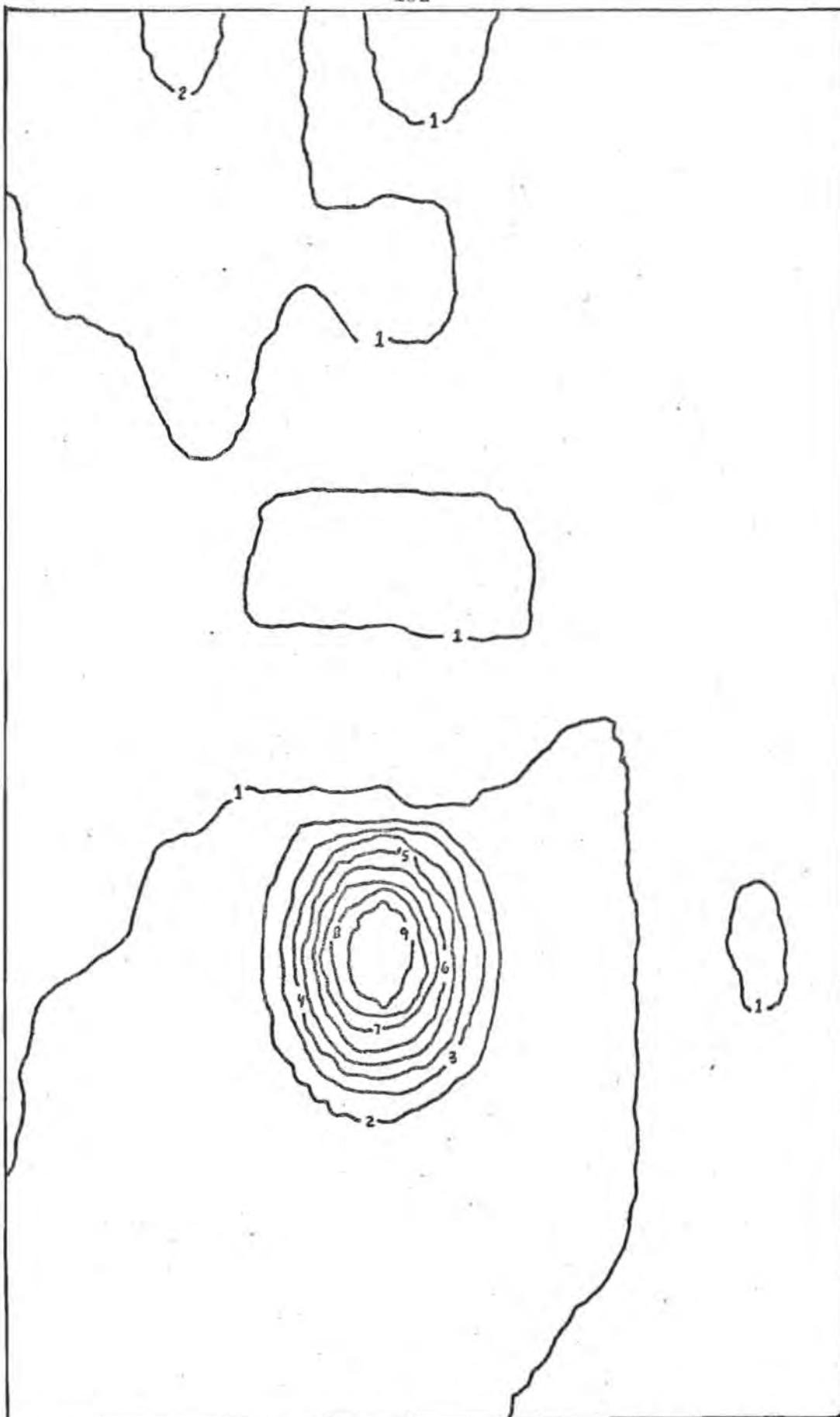


Figura 30. Distribución espacial de la caída de hojas en *Lonchocarpus guatemalensis* durante el año 1. En la Tabla 15 se presentan los valores de la escala.

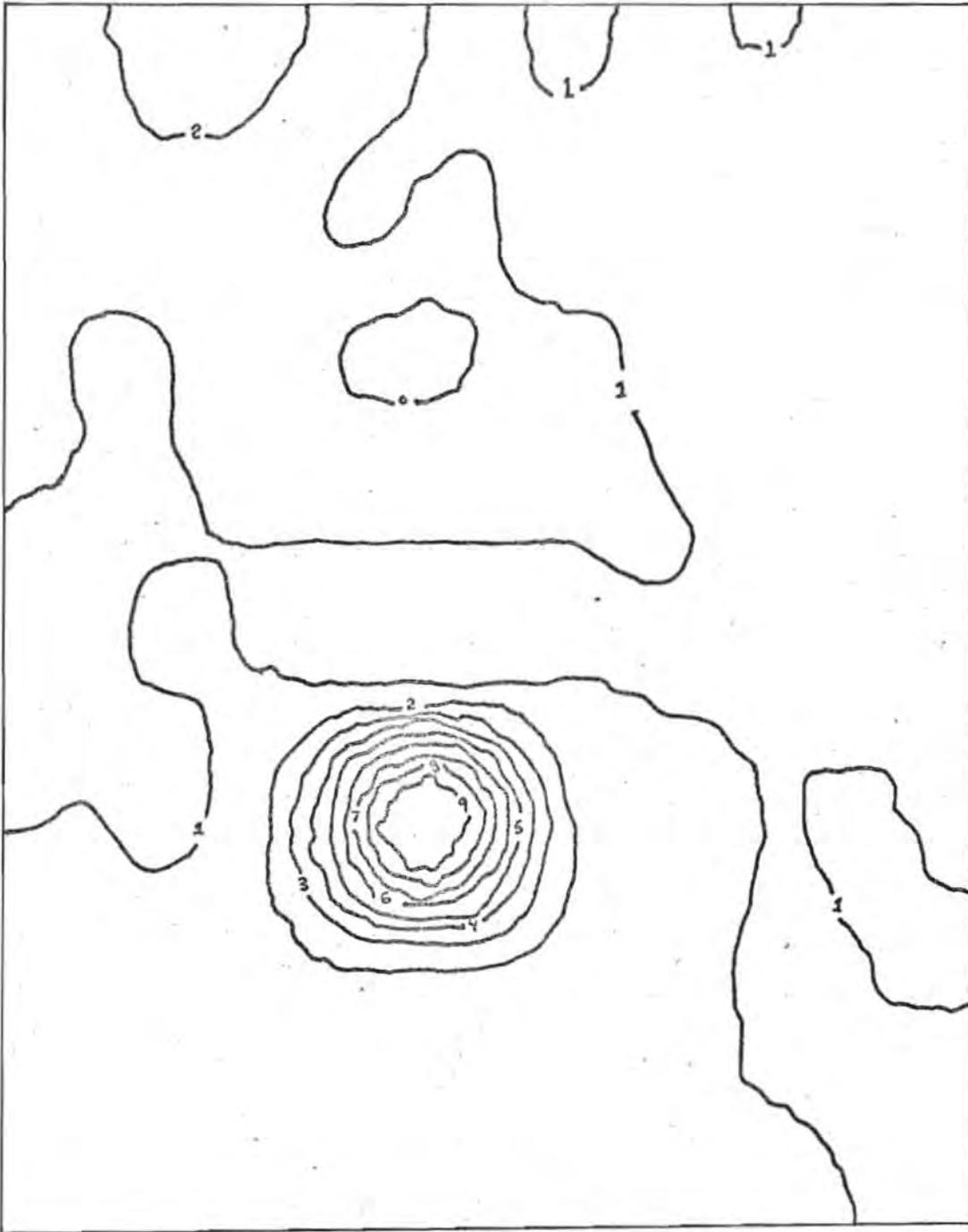


Figura 31. Distribución espacial de la caída de hojas en *Lonchocarpus guatemalensis* durante el año 2. En la Tabla 15 se presentan los valores de la escala.

TABLA 15. VALORES (gr) DE LAS ISOLINEAS DE CAIDA DE HOJAS EN Spondias mombin y Lonchocarpus guatemalensis

ESCALA	S. mombin		L. guatemalensis	
	AÑO 1	AÑO 2	AÑO 1	AÑO 2
1	2.78	3.13	6.76	5.32
2	5.50	6.14	13.29	10.58
3	8.21	9.14	19.91	15.84
4	10.93	12.14	26.52	21.10
5	13.64	15.15	33.14	26.36
6	16.36	18.15	39.76	31.62
7	19.07	21.15	46.37	36.87
8	21.78	24.16	52.99	42.13
9	24.50	27.16	59.60	47.39

Lo anterior permite confirmar que es la distribución y abundancia de los individuos en la hectárea lo que caracteriza la distribución espacial de la caída de sus hojas, complementado con los cambios que sufra el follaje por debajo de ellos, y no la magnitud del peso seco aportado en hojas.

En la temporada seca la escasez de agua y el estado de "stress" resultante provoca la caída de las hojas, fenómeno que representa para las plantas un medio de reducción de superficie que les permite disminuir las pérdidas de agua por transpiración (Koslowski, 1971; Longman y Jeník, 1974).

Las especies tienen adaptaciones morfológicas y fisiológicas a dicho estado, ya sea presentando una tolerancia plasmática a bajos potenciales de agua, ligados muchas veces con bajos potenciales osmóticos en la savia vascular (Medina, 1983), ó bien adquiriendo características que les permitan sobrellevar la falta de agua sin reducir notoriamente el potencial de agua, como podría ser una eficiente regulación estomatal. Como se recordará, las correlaciones más altas para la caída de hojas de las especies fueron con la precipitación y aumentaron al considerarla conjuntamente con la temperatura.

Lo expresado anteriormente nos lleva a unirnos a la opinión de otros autores quienes dicen que diversas causas pueden influenciar la caída de hojas, y que podrían actuar conjuntamente. La edad de las hojas, la competencia con hojas jóvenes, la deficiencia mineral, el tipo de suelo, la longitud del día y las bajas intensidades de luz son algunos de estos factores - -

(Longman y Jeník, 1974; Lugo, 1978).

También la intensidad de los vientos ha sido considerada como otra probable causa que incrementa la caída de las hojas. Este efecto se hace más obvio si los vientos fuertes se presentan al final de la etapa de senescencia de la hoja cuando únicamente está apoyada por elementos vasculares, por lo que se facilita su desprendimiento (Hopkins, 1966; John, 1973).

Es muy posible que los "nortes" tengan una influencia de este tipo en los Tuxtlas, donde se observan ascensos en la -- producción de hojarasca en esa temporada, Madge (1965, en Bernhard, 1970) observó que la caída de hojas incrementaba durante -- cortos períodos de vientos fuertes causados por depresiones tropicales.

Considerando la opinión de Edwards (1977) quizá en -- esos meses la caída sea también alta debido a que las lluvias -- acarrean el material que cayó en otros períodos y se quedó retenido en los estratos bajos de la vegetación.

Otro daño muy importante es ocasionado en las plantas a través de la herbivoría y se ha descubierto que tiene una relación directa con los procesos de abscisión foliar (Wint, 1983).

La producción primaria, y por ende la formación de materia orgánica a través de la producción de hojas, puede afectarse severamente por el ataque de los herbívoros y se ha hipotetizado que hasta puede llegar a estimular el crecimiento incrementando la tasa de ciclaje de nutrientes (Jordan, 1983).

El ataque de los animales puede provocar la defoliación en algunos árboles ó bien en una gran proporción de ellos (Bray, 1964). Edwards (op. cit.) estimó los niveles de herbivoría del orden del 10% del área foliar total en Nueva Guinea; Leigh y Windsor (1983) encontraron que el nivel de daño resultó ser de 7.3% en una selva de Panamá, mientras que en los Tuxtlas, México, Dirzo (1984) la determinó en un promedio del 8% (ocasionada fundamentalmente por insectos). Aunque este autor aclara que existen variaciones entre las especies, hace notar que una gran mayoría de ellas presentan valores de daño en pie del 10% ó menos. Ello se traduciría en una subestimación de entre 0.5 y 1.4% con respecto a la fotosíntesis total (Bray, op. cit.) y del 1% en términos de la producción primaria neta. En la selva de los Tuxtlas, considerando el promedio de caída de hojas en los dos años, el efecto -- por los herbívoros se traduciría en 0.46 t/ha/año por lo que la PPN sería entonces de 14.47 t/ha/año. Bray (op. cit.) menciona que un ataque sería eficiente si ocurriese inmediatamente antes de la caída de las hojas, para no afectar la producción primaria.

En el estudio realizado por Dirzo (op. cit.), él descubrió que son varios los herbívoros que afectan a las plantas de la comunidad. Analizando 56 especies encontró que sólo el 4% de las hojas muestreadas no presentaron daño por insectos, mientras que los otros tipos de daño reconocidos fueron: patógenos (en 19.6% de las hojas), mamíferos (10.7) y daño desconocido (3.5%).

Como se ve, el daño por insectos es particularmente importante y el mencionado autor supone que el efecto más común de

la defoliación es la reducción del crecimiento o de la capacidad reproductiva de los individuos.

Algunas observaciones realizadas por Wint (1983) en Panamá, revelaron que las hojas que se desprendieron durante el período de estudio fueron aquellas que estaban severamente dañadas. En la selva de los Tuxtlas, las hojas de Nectandra ambigens que cayeron en las trampas presentaban fuerte daño por herbívoros. Estos datos sugieren en mucho que la abscisión foliar pudo haber sido inducida por estos animales.

Sin embargo, en alguna ocasión Leigh y Windsor (1983) observaron que los insectos abundan en la época de producción de hojas, y parece que los animales prefieren las jóvenes pero su efecto está determinado por la forma en que crecen los hoyos con respecto a la lámina de la hoja.

El nivel de daño por fitófagos en las lianas fué más bajo y ocurrió particularmente en la época de secas cuando hubo menos presión sobre ellas debido a su menor apariencia o a su menor área fotosintética. Estas observaciones fueron realizadas por Wint (1983) en Panamá y sugieren algún efecto diferencial en el proceso de abscisión de las hojas de las lianas con respecto a las de los árboles.

Esta posibilidad se investigó en los Tuxtlas con los datos de la caída de hojas de seis especies de lianas y bejucos: Davilla aspera, Abuta panamensis, Fornsteronia viridescens, Mechaenium floribundum, Eupatorium sp. y la especie no identificada 103. Sin embargo, no se encontró ninguna relación directa en

los ciclos de muestreo entre las mencionadas variables observándose, como en muchos otros casos, un máximo en la estación seca y en los mismos meses con respecto a la caída total de hojas. Los valores promedio fueron $28.4 \text{ gr/m}^2/\text{día}$ en el año 1 y 29.7 en el año 2 (Tabla 16).

Se podría decir entonces que la composición florística tiene una gran influencia en la repartición del litter en el suelo (Bernhard, 1970) y "la periodicidad de la defoliación depende de la acción simultánea de los ritmos internos de las especies y de factores del medio ambiente" (Devineau, 1976). Estos distintos comportamientos generan una disponibilidad continua de hojarasca en el suelo de la selva y por lo tanto de los distintos nutrientes contenidos en ella lo que permite un abastecimiento y reducción de la pérdida de los mismos para las especies a todo lo largo del año (Monk, 1966).

Por otro lado, la variación en la intensidad de las estaciones secas sucesivas en los últimos años podría explicar la coexistencia de las especies que poseen diferentes rangos de tolerancia a la sequía (Foster, 1983 b). En este sentido, Carabias (en prensa) sugiere que el efecto de condiciones como la humedad y temperatura sean acumulados a través de uno o más ciclos anuales, de modo que sea difícil establecer una correlación causa-efecto entre los cambios fenológicos observados y las condiciones climáticas imperantes en la selva de los Tuxtlas.

En relación a la caída de ramas, ésta ocurrió durante todo el período de muestreo, con un máximo en la época de llu---

TABLA 16. CAIDA PROMEDIO DE HOJAS (+ 1s) EN SEIS ESPECIES DE LIANAS Y BEJUCOS (mg/m²/día). (a) Año 1; (b) Año 2.

(a)	Jun	Jul	Ags	Sept	Nov	Dic	Feb	Mar	Abr	Mayo
\bar{x}	7.1	7.5	11.6	15.4	10.2	6.8	8.6	11.5	29.7	13.4
$+ 1s$	5.3	7.5	13.6	18.5	10.7	7.2	6.9	10.7	21.7	25.0

(b)	Jun	Ags	Oct	Nov	Ené	Mar	Abr	Mayo
\bar{x}	10.2	10.5	7.6	9.1	12.6	28.4	13.5	3.4
$+ 1s$	13.2	7.2	8.7	12.4	16.1	22.0	9.3	2.4

vias, durante la cual cayó, para el primer año, el 42.53% mientras que en los "nortes" cayó un 31% del total de ramas. En el segundo ciclo, la caída en las lluvias fué de 28.95% y en los "nortes" de 54.80%, ambas también en relación a su propio total anual. En cambio, en la temporada seca cayó el 26.5% y 7.5%, respectivamente.

En la Tabla 17 se presenta un cuadro comparativo de la caída de ramas en algunas selvas del trópico húmedo y puede notarse que existen variaciones desde 1.2 t/ha/año (Edwards, 1977), hasta 2.96 (Bernhard, 1970), pero en todos los casos este componente fué el segundo más importante de la caída de hojarasca. Lo más relevante es que, al igual que ocurre en los Tuxtlas, también se ha observado en otros lugares un máximo de la caída de las ramas en las lluvias. Tal es el caso de Bernhard (*op. cit.*), Malaisse y Malaisse-Mousset (1970), Edwards (*op. cit.*) y Kunkel-Westphal y Kunkel (1979), aunque Kira (1978) no notó un comportamiento como el anterior.

La explicación que se ha dado es que las ramas mueren antes de caer y están sujetas a la descomposición en el árbol, pueden absorber agua de lluvia y finalmente se rompen y caen. Además, el efecto mecánico ejercido por los "nortes" se añade a esta explicación. La correlación de la caída de ramas en la selva con los datos de precipitación fué de $r=0.13$ ($p=0.71$) y $r=0.50$ ($p=0.21$) para cada uno de los años, de 0.45 ($p=0.19$) y 0.72 ($p=0.04$) con respecto a la temperatura y de 0.46 ($p=0.44$)

TABLA 17. CAIDA DE RAMAS (t/ha/año) EN ALGUNOS LUGARES DEL TROPICO HUMEDO.

L U G A R	CAIDA DE RAMAS	A U T O R
Malasia	2.43	Kira (1978)
Costa de Marfil	2.2 y 2.96	Bernhard (1970)
Panamá	2.5	Leigh y Windsor (1983)
Guatemala	1.4 y 2.5	Kunkel-Westphal y Kunkel (1979)
Nueva Guinea	1.2	Edwards (1977)
Guyana	1.9	Puig (1979)
Los Tuxtlas, México	1.64 y 2.89	Este trabajo

y 0.76 ($p=0.14$) en lo que se refiere a la correlación múltiple; además, tampoco hubo variaciones significativas entre las medias de los años ($t=-1.09$; $p < 0.01$) al igual que para las otras estructuras.

En el esquema general de productividad en la selva, es importante añadir el peso de la caída de grandes ramas y madera que, como se mencionó anteriormente, fué de 1.5 t/ha/año; en Guatemala varió entre 2.9 y 6.5 (Kunkel-Westphal y Kunkel, op. cit.) y puede llegar a alcanzar proporciones muy altas, como ocurrió en Malasia donde fué de 9.3 t/ha/año (Kira, op. cit.). Desde el punto de vista energético, estos grandes fragmentos constituyen reservorios de energía a largo plazo (dado su lenta descomposición) en contraste con las hojas, que lo son de corto plazo (Jordan, 1971).

Martínez (1980) afirma que a la selva de los Tuxtlas puede aplicarse la frecuencia de un árbol caído por hectárea, en un año. Tal mención elevaría a 1.6 t/ha el aporte de madera al suelo, aunque, sin embargo, la caída de los árboles no forma estrictamente parte de la distribución temporal de la abscisión de ramas. La caída de árboles no debe incluirse en la de hojarasca ya que en el funcionamiento energético de la selva su capacidad productiva presumiblemente está compensada por los renuevos que lo reemplazan (Jordan 1983).

La caída de flores es la que ocurre con una estacionalidad más marcada en la selva de los Tuxtlas, siendo de 9%_

en la época seca del primer año y de 48% en el segundo ciclo. Las correlaciones obtenidas fueron de 0.72 ($p=0.02$) y 0.79 -- ($p=0.02$) con respecto a la precipitación, de 0.20 ($p=0.59$) y 0.54 ($p=0.17$) con la temperatura y de 0.73 ($p=0.07$) y 0.83 -- ($p=0.05$) considerando a ambas. No existieron diferencias significativas de la caída entre años ($t=0.004$; $p < 0.01$).

Algunos datos encontrados para la caída de flores - en otras selvas se muestran en la Tabla 18. Esta fracción, -- conjuntamente con los frutos, es la que más varía entre los - distintos lugares en los que se ha evaluado, aunque rara vez _ llegan a sobrepasar de una tonelada al año.

La máxima abscisión de flores que ocurre en la temporada de secas fué observada también por Jackson (1978) y fi siológicamente es muy similar a la de las hojas (Koslowski, - 1971).

Son varias las ventajas de la floración en la temporada de secas, siendo una de ellas la que se permite la fructificación en la época húmeda y se minimiza la co-ocurrencia _ de la floración con el crecimiento vegetativo. Jackson (op. - cit.) es el autor de esta idea y piensa que además las lluvias podrían dañar físicamente a las flores o inhibir la acti vidad del polinizador.

La mayoría de los árboles en este tipo de ecosistemas florecen cuando pierden sus hojas viejas (Kunkel-Wetsphal y Kunkel, 1979; Carabias, en prensa) lo que facilita el acce so a polinizadores. En este sentido, a decir de Jackson (1978)

TABLA 18. CAIDA DE FLORES Y/O FRUTOS (t/ha/año) EN ALGUNAS SELVAS TROPICALES.

L U G A R	FLORES	FRUTOS	AMBOS	A U T O R
Malasia	0.082	0.381		Kira (1978)
Costa de Marfil			0.98	Bernhard (1970)
			1.20	
Panamá		1.00		Leigh y Windsor (1983)
Panamá		0.93		Foster (1983 a)
Guatemala			0.38	Kunkel-Westphal y Kunkel (1979)
			0.14	
Guyana			0.95	Puig (1979)
Gabón			0.51	Hladik (1)
Malasia			0.35	Lim (1978) (1)
México	0.083	0.081		Este trabajo
	0.060	0.640		

(1) En Leigh y Windsor (1983)

sería una estrategia útil evitar la competencia entre especies relacionadas para los mismos polinizadores y dispersores, separando los períodos reproductivos de las especies.

La caída de frutos en los Tuxtlas ocurrió con mayor intensidad en las lluvias: 62.85% de la caída de frutos en el año 1 fué en esa temporada, mientras que resultó de 76% en el segundo ciclo. Tampoco existieron diferencias significativas de la caída de frutos entre ciclos ($t=0.788$; $p < 0.01$). Las correlaciones más altas fueron con la temperatura para el primer año ($r=0.55$; $p = 0.10$) y con la precipitación en el segundo ($r=0.72$; $p = 0.04$), en tanto que se obtuvieron valores de 0.46 ($p=0.18$) y 0.06 ($p=0.86$) con respecto a los otros factores, -- respectivamente. También aumentaron al considerar a ambas hasta $r= 0.68$ ($p=0.11$) y $r=0.82$ ($p=0.06$) para los años 1 y 2 respectivamente.

El hecho de que la caída de frutos fuera más grande en el segundo año (mayor relación con la precipitación) sugiere que los recursos asignados para este proceso pudieron no haberse utilizado el año anterior, almacenándose para ser ocupados en el período 82-83, al mismo tiempo que la escasez del -- primer año pudo ser porque las especies agotaron sus recursos en años pasados. Esta explicación, propuesta por Foster (1983 b) concuerda perfectamente con los sucesos de producción de frutos en los Tuxtlas.

Smythe (1970) y Foster (op. cit.) proponen dos facto

res que afectan la estacionalidad de la caída de frutos:

- a. Las semillas germinan al comienzo de la temporada de lluvias, cuando tienen suficiente abastecimiento hídrico para crecer.
- b. La disponibilidad de agentes dispersores puede estar presionando a las especies a fructificar en diferentes lapsos de la temporada de lluvias, bien sea para evitar la competencia entre tales dispersores ó para maximizar su dispersión.

Por otro lado, Leigh y Windsor (1983) observaron que existe una correlación entre la producción de frutos y la fertilidad del suelo.

Al mismo tiempo, los frutos son fuente energética para animales frugívoros a quienes se ha visto en una selva de Panamá que consumen $20 \text{ gr/m}^2/\text{año}$ (Leigh y Windsor, op. cit.).

Desde luego, existe una sincronía entre la distribución temporal de la caída de flores y frutos: en la selva alta perennifolia de Veracruz las épocas de máxima floración son las de menor fructificación y viceversa (Carabias, en prensa) (Figura 5). La continua disponibilidad de estos propágulos en la selva, es decir, de aquellos que son capaces de producir un individuo establecido, es un elemento muy importante para entender la dinámica de la regeneración luego de una perturbación (Guevara, 1982).

Baker y Baker (1936) sugieren que existen ritmos internos inherentes a las plantas que pueden modificar la periodi

cidad de la floración o de la fructificación. Con ello se refieren a que existen tendencias en una parte de la planta a comportarse rítmicamente en relación a la reproducción (o incluso a la caída de hojas) independientemente del medio ambiente. A decir de Wright (1905, en Baker y Baker, op. cit.) - en muchas áreas tropicales los factores internos son responsables de muchas fases de la vegetación.

Existen todavía otros aspectos que tienden a ocasionar una subestimación en la caída de hojarasca. Entre éstos se tiene el problema que representa la pérdida de peso en las trampas como consecuencia de la descomposición, la cual no ha sido cuantificada en muchos trabajos. Ewel (1976) considera que existe una subestimación en la caída por este efecto de entre 10 y 15%, aunque Edwards (1977) determinó que fué sólo del 1%.

Es evidente que con ello existe una contribución a la variabilidad en la producción de hojarasca. En la figura 5 se graficó el peso seco por mes para los fragmentos no identificados en la selva húmeda de los Tuxtlas. Los valores más altos corresponden al inicio de la época de lluvias que es también la temporada con la más alta descomposición en el suelo de la selva (Figura 27). Ello se confirmó al determinar la presencia de estos fragmentos en las lluvias, que fué en el año 1 de 64.23% en relación a su total en el año, y que resultó tan sólo de 21.9% en la época seca.

Seguramente también existe una subestimación del --- aporte de hojarasca de los individuos que componen el sotobosque ya que el tamaño y altura de las trampas no son los óptimos para su muestreo. Aunque especies con este tipo de crecimiento son importantes dado que contribuyen a un almacenamiento de energía a corto plazo (Jordan, 1971), su aporte de hojarasca al suelo resulta despreciable, por lo menos para Edwards (1977) en una selva africana.

Sin embargo, sí sería conveniente determinar la influencia de esas plantas a través de un muestreo más adecuado en la región de los Tuxtlas.

En términos de producción primaria restaría evaluar la importancia de la acumulación de la biomasa hipógea, aspecto que ha sido pasado por alto en muchas ocasiones debido a -- los problemas metodológicos y prácticos que implica su evaluación (Golley, 1979).

Su peso alcanza proporciones muy importantes. Por -- ejemplo, Kira (1978) estimó que varía entre 0.5 y 8.8 t/ha; -- Klinge y Rodríguez (1973) la cuantificaron en 225 t/ha en Brasil mientras que en el Amazonas la acumulación fué de 1.17 - - t/ha/año (Jordan y Escalante, 1980).

4. Descomposición

La hojarasca que se deposita en el suelo proveniente de las especies componentes de la vegetación constituye una --

fuentes de recursos minerales. La fluctuación en la caída de hojarasca como la observada en la selva de los Tuxtlas, en el espacio y en el tiempo, en estructuras y entre especies, tiene un efecto sobre la capa de nutrientes en el suelo, en el mosaico foliar ahí mismo, en el microclima del suelo de la selva (Longman y Jeník, 1974), y es posible que la humedad relativa así como las horas de sol tengan alguna relación con el incremento en la acumulación de hojarasca, como ha sido señalado anteriormente por Woods y Gallegos (1970) y John (1973).

Además, ya en el suelo, existe un cierto movimiento de las hojas debido principalmente a las pendientes o por corrientes de agua (Orndorff y Lang, 1981). Las ramas y troncos caídos, arbustos, piedras, pequeñas depresiones, contrafuertes y raíces ayudan a configurar la heterogénea distribución espacial de la hojarasca acumulada en el suelo, aspecto que seguramente repercute en la liberación diferencial de los nutrientes.

Las hojas de cada una de las especies varían en una serie de características intrínsecas como señalaron Anderson y Swift (1983): dureza, contenido de lignina, contenido de nutrientes, compuestos secundarios y tamaño de partícula. Estos constituyen algunos de los reguladores de la descomposición.

La disponibilidad de recursos originada por estas características diferenciales según la especie, ocasiona que en el suelo de la selva se almacenen los nutrientes en un complejo de "parches" que varían en calidad y cantidad dependiendo de la

época del año. Aún no existe evidencia en el sitio de estudio de cuál es la proporción en que se encuentran los nutrientes en las hojas y por consiguiente tampoco en el piso. Sin embargo, la Tabla 8 nos dá algún indicio que permite hipotetizar -- acerca de la posible influencia de la variabilidad en la disponibilidad de nutrientes. En esta tabla, se presentan las especies más importantes (hasta acumular el 75% del total de caída de hojas) en cada colecta. Algunas de ellas están presentes -- todo el año en cantidades importantes, pero otras sólo son determinantes algunas veces al año (por ejemplo Psychotria simiarum o Abuta panamensis), mientras que muchas más cambian su -- proporción con respecto al mes (como Dendropanax arboreus o -- Spondias mombin).

Debe señalarse también que en época de sequía son menos las especies que contribuyen a formar la mayor parte de -- los recursos en el suelo. Así, la imbricación de estos comportamientos seguramente debe limitar en algún grado aspectos relacionados con la descomposición y tal vez otros relacionados -- con el crecimiento y/o la reproducción.

Existen otras variables que tienen influencia en el -- proceso de descomposición como las características físico-químicas del medio, la naturaleza de la comunidad de desintegradores además de las características de la materia orgánica. Por -- ejemplo, Heath y Arnold (1966) (en Ewel, 1976) encontraron que las hojas de sol son menos susceptibles a la fragmentación en -- el suelo.

La toma de nutrientes provenientes de la hojarasca y su respectiva descomposición están relacionados con los patrones de disponibilidad de agua (Borman y Likens, 1967). Lugo -- (1978), Tanner (1981), Kiffer, Puig y Kilbertus (1981) y Anderson y Swift (1983) observaron variaciones estacionales en la descomposición asociadas a la temporada lluviosa, llegándose a detectar variaciones interanuales.

En general, se dice que la descomposición en zonas tropicales es de 1% por día (Kiffer et al., op. cit.); la máxima descomposición ocurre en las lluvias y el ascenso que se observa en agosto de 1982 puede explicarse si se piensa que es el inicio de esta época, cuando apenas comienza el proceso de descomposición (Figura 27); Woods y Gallegos (1970) también observaron este comportamiento en una selva de Panamá. La consiguiente liberación de nutrientes de la hojarasca que ha permanecido acumulada hasta la etapa de aceleración de la descomposición, puede ser una causa que aumente la probabilidad de sobrevivencia de las plántulas que empiezan a germinar luego de la caída de frutos en la temporada lluviosa (Smythe, 1970).

Por otra parte, resulta interesante que el dato de $K'=0.75$ para marzo de 1982 se presente en un mes seco. Sin embargo, debe tenerse presente que el registro de ese mes refleja la descomposición de la hojarasca que ocurrió el mes anterior, por lo que este punto está influenciado quizá por una precipitación más alta en ese lapso o por el efecto de algún "nor--

te retrasado".

En la Tabla 19 se presentan algunos datos de tiempo necesario para la descomposición en diferentes selvas. Los tiempos varían entre 2 y 4 meses, correspondiendo a los Tuxtlas, según el valor de $1/K$ obtenido, un período de 12 semanas.

El anterior es un resultado muy general que varía considerablemente cuando se analiza por especie. R. Becerra (en preparación) ha encontrado en la selva de los Tuxtlas en un estudio con cuatro especies arbóreas, que las tasas de descomposición también son más altas en las lluvias y casi constantes en la temporada seca, pero mientras que las hojas de Ficus insipida se descompusieron totalmente después de seis meses, las de Nectandra ambigens y Pseudolmedia oxyphyllaria sólo perdieron en ese lapso aproximadamente la mitad de su peso. Sin embargo, debe recordarse que todas estas especies y muchas más, con diferentes características, son las que componen la hojarasca que conjuntamente se está descomponiendo en el suelo.

Las determinaciones del coeficiente de descomposición dan una idea muy general del funcionamiento de dicho proceso, aunque también involucran una serie de problemas que impiden su completa confiabilidad y es necesario tomarlos en cuenta. Anderson y Swift (1983) los resumen en los siguientes rubros:

- a. Las fracciones de caída de hojarasca rara vez se dividen de tal manera que sean comparables a la hojarasca acumulada, y los fragmentos no identifica-

TABLA 19. TIEMPO NECESARIO PARA QUE OCURRA EL 100% DE LA DESCOMPOSICION DE LA HOJARASCA EN ALGUNAS SELVAS HUMEDAS.

LOCALIDAD	1/K	F U E N T E
Nueva Guinea	0.4	Edwards (1977)
Puerto Rico	0.43	Lugo (1978)
Ghana	0.5	John (1973)
Nigeria	0.2	Hopkins (1966)
Congo	0.3	Laudelot y Meyer (1954) **
Colombia	0.6	Jenny <u>et. al.</u> (1949)**
México	0.3	Este trabajo

** En Hopkins (1966).

- dos generalmente no se definen siendo incluso casi imposible colectarlos en el suelo de la selva.
- b. Existe una pérdida de peso del material en las trampas.
 - c. La caída de grandes ramas es muy variable en el espacio y en el tiempo, aunque contribuye significativamente a la hojarasca acumulada.

Los coeficientes de descomposición determinados para selvas de algunas partes del mundo se muestran en la Tabla 20. Oscilan entre 1.5 en Penang (Wooi-Khoon y Jin-Eong, 1983) y 3.8 en Costa de Marfil (Bernhard, 1970). En los Tuxtlas fué de 2.5.

Los valores de $K > 1$ sugieren que la tasa de cambio de materia orgánica en el suelo ocurre en un año o menos (al igual que K') y las variaciones son consecuencia de condiciones climáticas, energéticas y fisiológicas particulares a cada lugar (Anderson y Swift, op. cit.).

5. Relación con fenología

Los resultados de este trabajo han podido enriquecerse en ambos sentidos con el estudio acerca de la fenología de algunas especies de la selva de los Tuxtlas que ha venido realizando Carabias (en prensa).

La menor proporción de hojas seniles en los árboles observada por dicha autora en los meses de abril y mayo, coin-

TABLA 20. VALORES DE K DETERMINADOS PARA ALGUNAS SELVAS DEL MUNDO.

A U T O R	Acumula- ción t/ha	Caída t/ha/año	K	LUGAR
(1) Jenny <u>et. al.</u> (1949)	5.04	8.5	1.69	Colombia
(2) Cornforth (1970)	4.16	6.8	1.64	Trinidad
(3) Ogawa (1978)	3.2	10.6	3.3	Malasia
(3) Laudelot y Meyer (1954)	3.9	12.3	3.2	Zaire
Puig (1979)	3.9	8.7	2.2	Guyana
(2) Hopkins (1966)	3.0	7.2	2.4	Nigeria
(2) Bernhard (1970) Banco	2.5	8.1	3.3	Costa de Marfil
	2.1	7.8	3.8	
Yapo	2.4	6.6	2.8	
	2.0	5.7	2.9	
Wooi-Khoon y Jin-				
Eong (1983)	3.1	7.4	1.5	Isla Penang
Kira (1978)	4.5	11.1	2.5	Malasia
Este trabajo	3.3	9.5	2.9	México

(1) En Edwards (1977)

(2) Se refiere sólo a las hojas

(3) En Anderson y Swift (1983)

cide con las tasas de caída foliar más altas (Figura 32). Específicamente, la producción de hojas seniles en Nectandra ambigens y Pseudolmedia oxyphyllaria tiene su momento más importante en los meses de marzo y abril, que como se recordará también son los de máxima caída.

En el caso de Poulsenia armata, Carabias (op. cit.) registró una disminución de hojas seniles en los individuos de esta especie durante el mes de octubre, lo que comprueba justamente el pico en caída de hojas encontrado en ese período (Figura 33, a). También se corroboraron los máximos y mínimos en Dendropanax arboreus que ocurrieron en agosto y abril (Figura 33, b).

Otras especies exhiben un comportamiento caducifolio. Este carácter decídúo puede ser facultativo u obligado y el período sin hojas se reduce conforme aumenta la disponibilidad de agua en la sequía o bien dependiendo de su intensidad, aunque el fotoperíodo puede estar involucrado y probablemente también la longitud del día y/o el mayor incremento de las temperaturas nocturnas al inicio de la temporada húmeda (Medina, 1983).

Especies caducifolias en la selva de los Tuxtlas que pierden sus hojas en febrero-marzo (con hojas seniles en los nortes) son: Dussia mexicana, Brosimum alicastrum, Dialium guianense, Cordia megalantha, Pterocarpus rohrii y a veces P. armata. Bursera simaruba también tiene este comportamiento, aunque permanece más tiempo sin hojas (Carabias, en prensa).

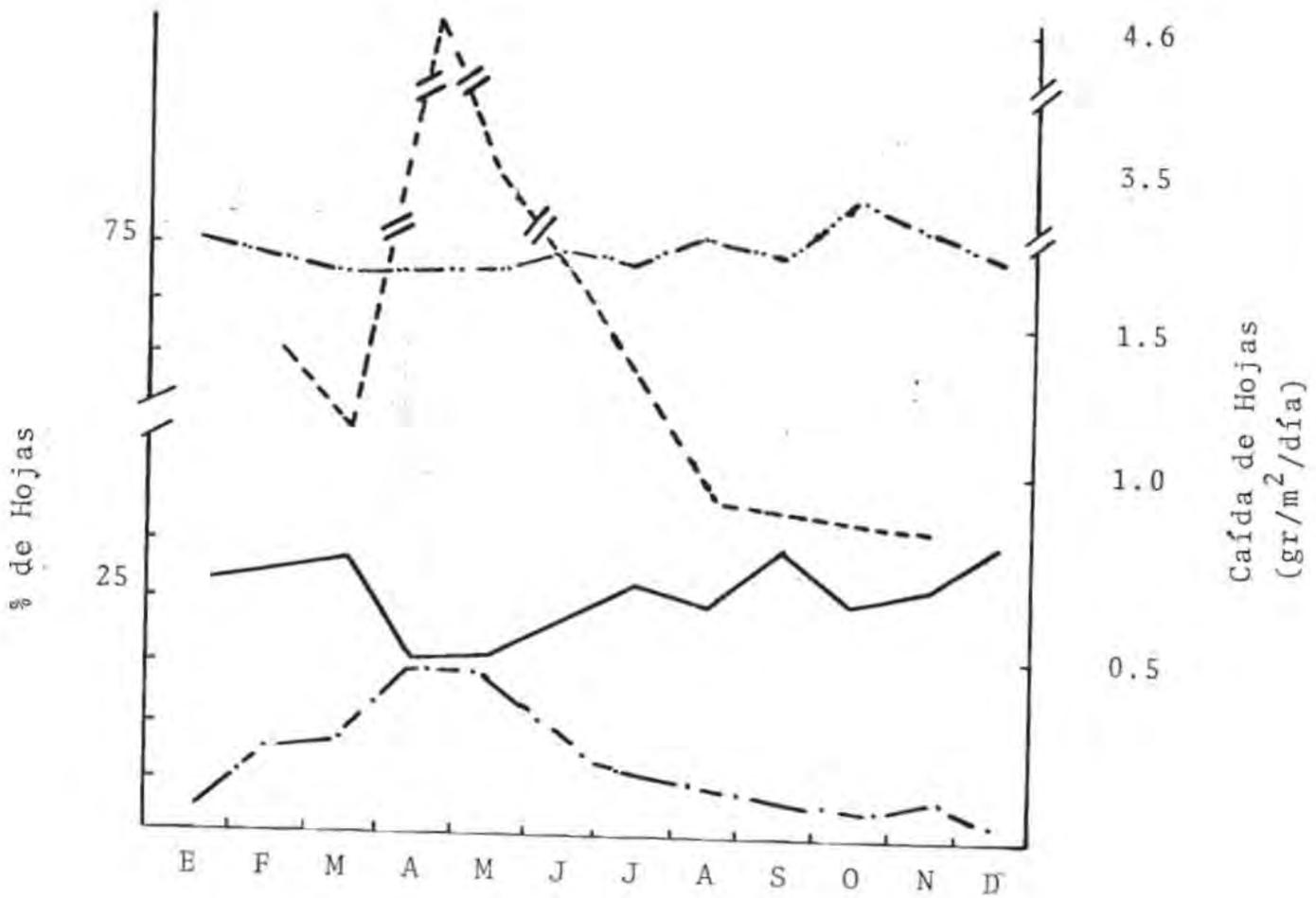


Figura 32. Comparación de la caída de hojas (1982) con observaciones fenológicas.-----Caída de hojas.-----hojas jóvenes;---hojas maduras;_____hojas seniles (tomada de Carabias, en prensa).

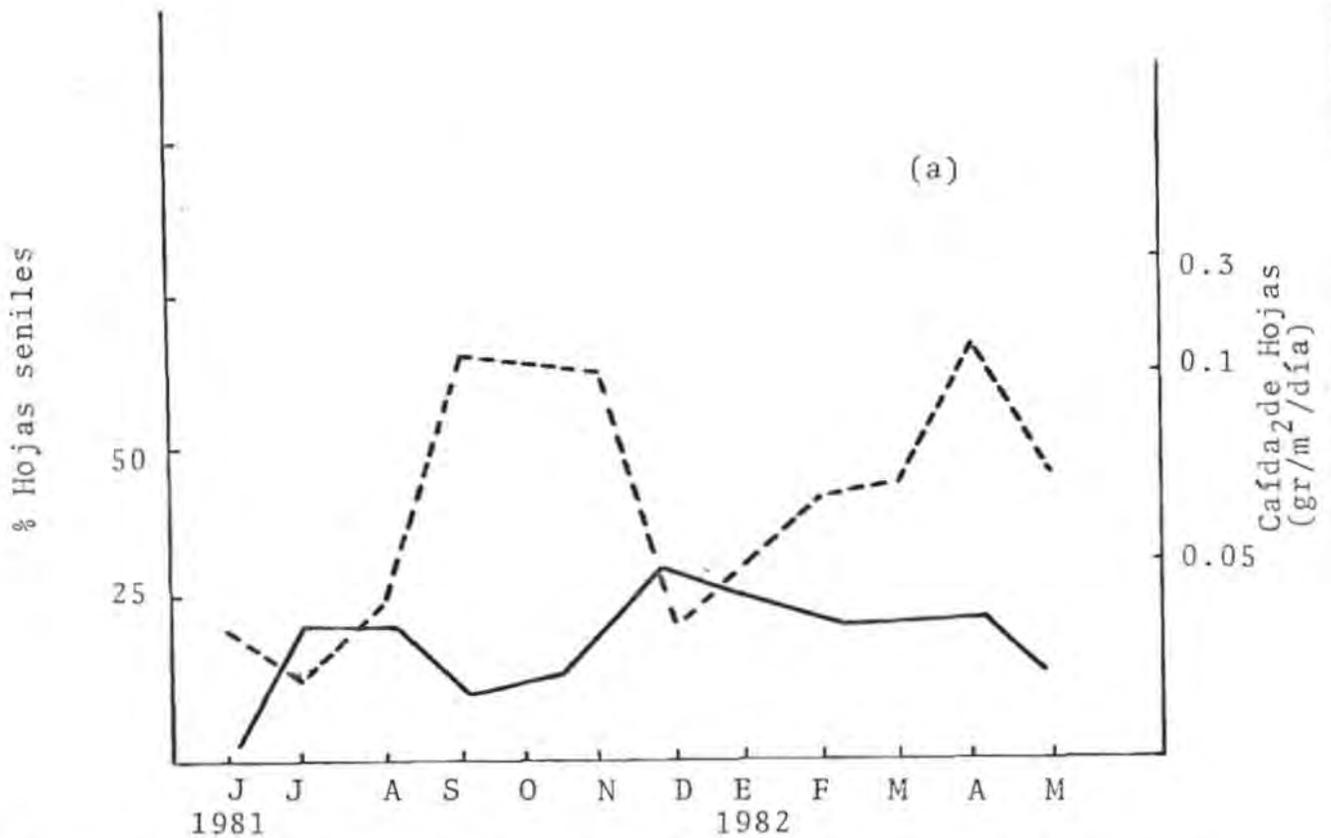
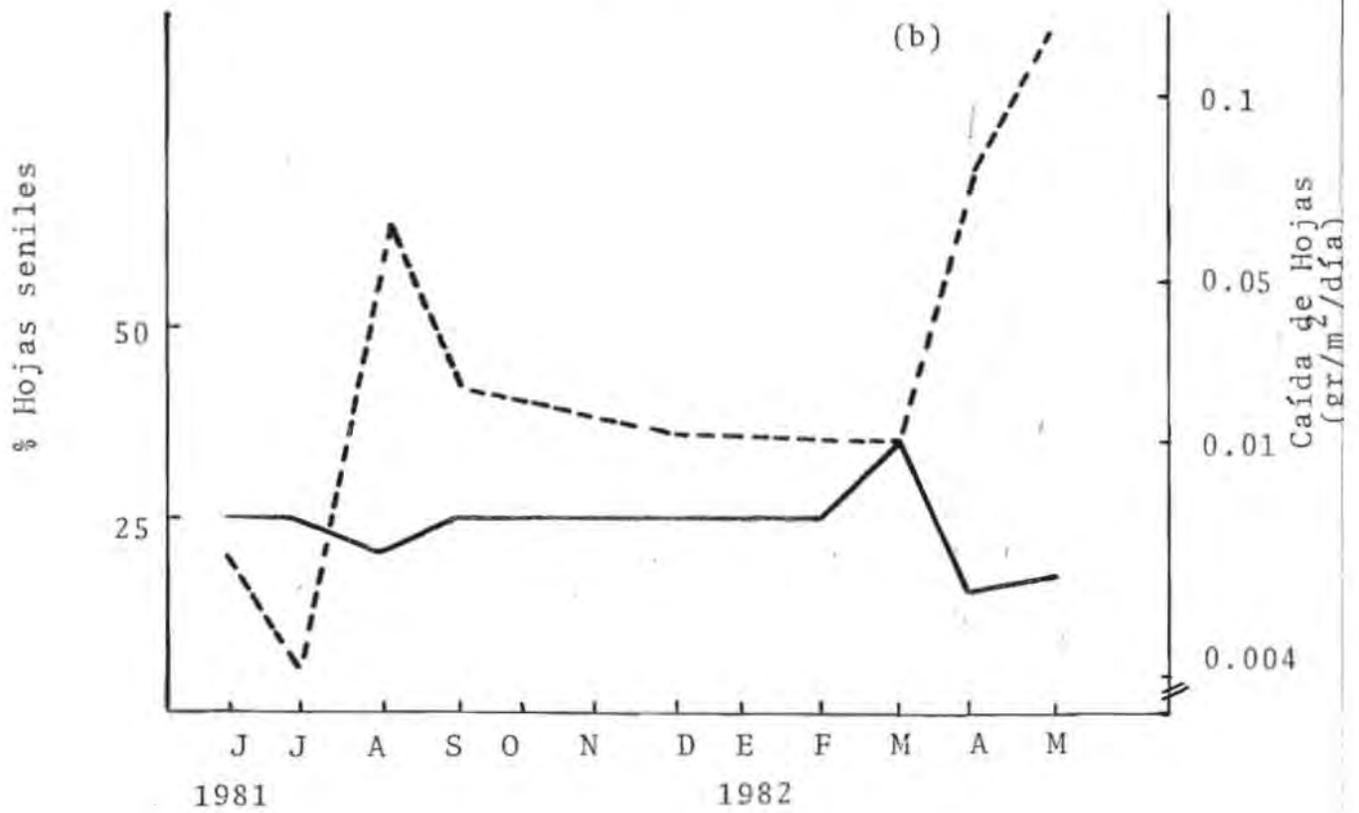


Figura 33. Comparación de la caída de hojas y la presencia de hojas seniles (línea continua) en *Poulsenia armata* (a) y *Dendropanax arboreus* (b). (Datos tomados de Carabias, en prensa).

Es de señalarse que todas estas especies están agrupadas en las categorías con máxima abscisión en la temporada seca (propuestas en este estudio). En las figuras 34 y 35 se presentan los datos del porcentaje del peso seco acumulado para Dussia mexicana, Brosimum alicastrum, Cordia megalantha y Bursera simaruba en los años 1 y 2. Estos valores comprueban el carácter decídúo de las especies citadas debido a que la mayor parte de la biomasa (de la caída de hojas) se registró en los meses de sequía.

En cuanto a la caída de hojas, se observó este comportamiento decídúo también en Lonchocarpus guatemalensis, Dendropanax arboreus y Cymbopetalum baillonni que no son mencionadas por Carabias (op. cit.) .

La Figura 36 muestra los datos correspondientes a Spondias mombin, donde se reafirma su máxima producción en la época de "nortes".

En el otro extremo se encuentran especies perennifolias, con hojas seniles todo el año, caso que se ejemplifica con Hiraea obovata, Eupatorium sp., Salacia megistophylla, las palmas, Trichillia breviflora, Abuta panamensis, Ampelocera hottlei, Psychotria simiarum (Figura 36), Nectandra ambigens y Pseudolmedia oxyphyllaria, entre otras.

Por lo que respecta a las flores y frutos, los picos en la floración fueron observados por Carabias (op. cit.) uno en abril-mayo (25% de especies con flor en el sitio I, que - -

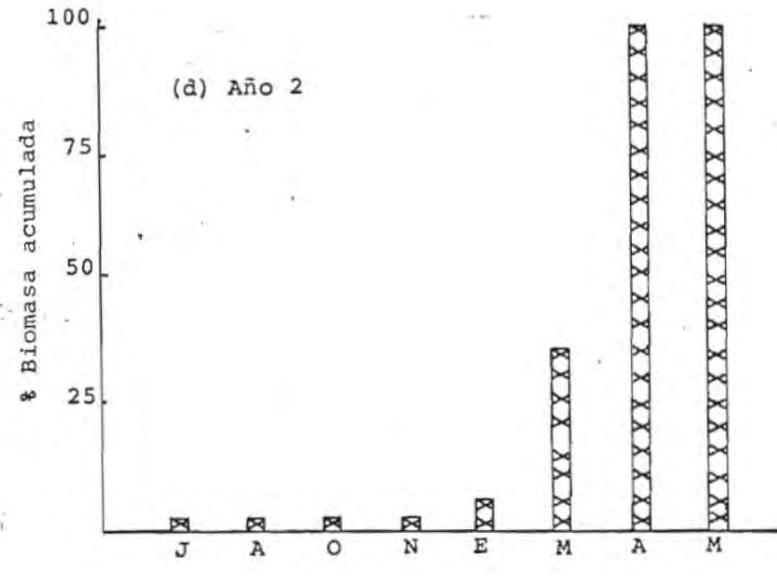
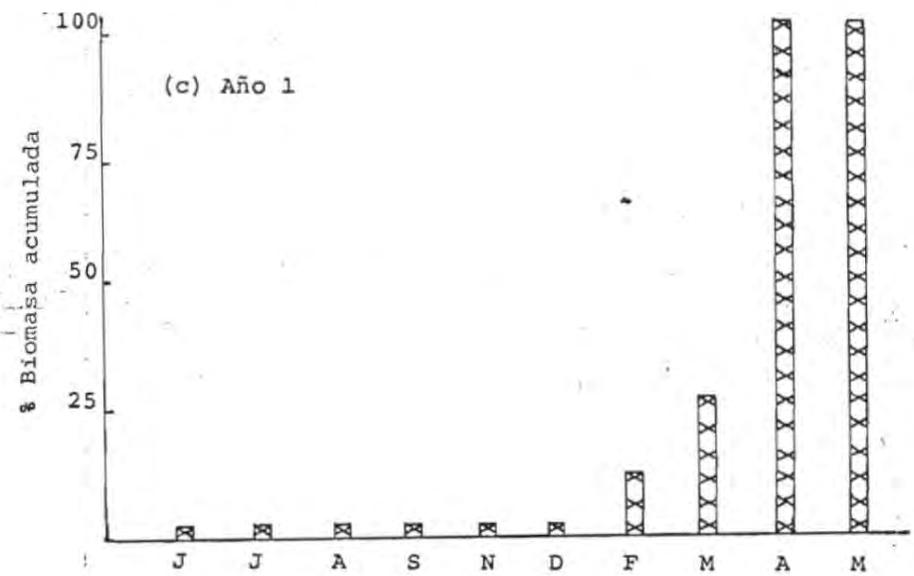
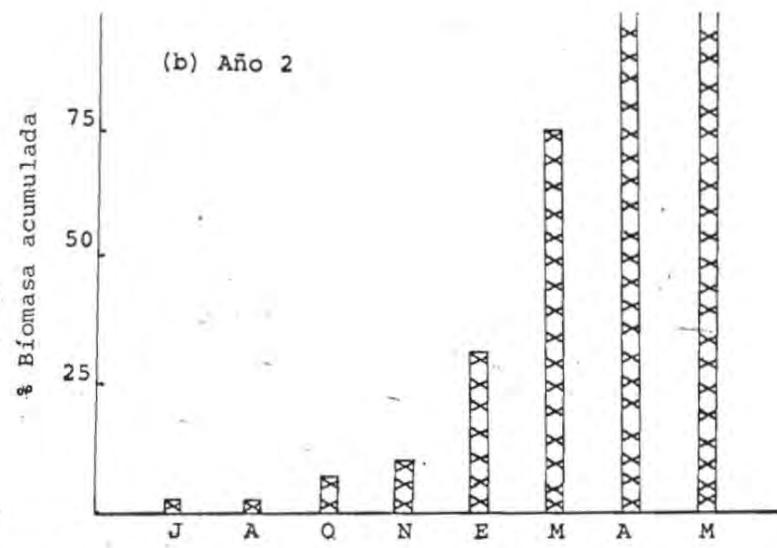
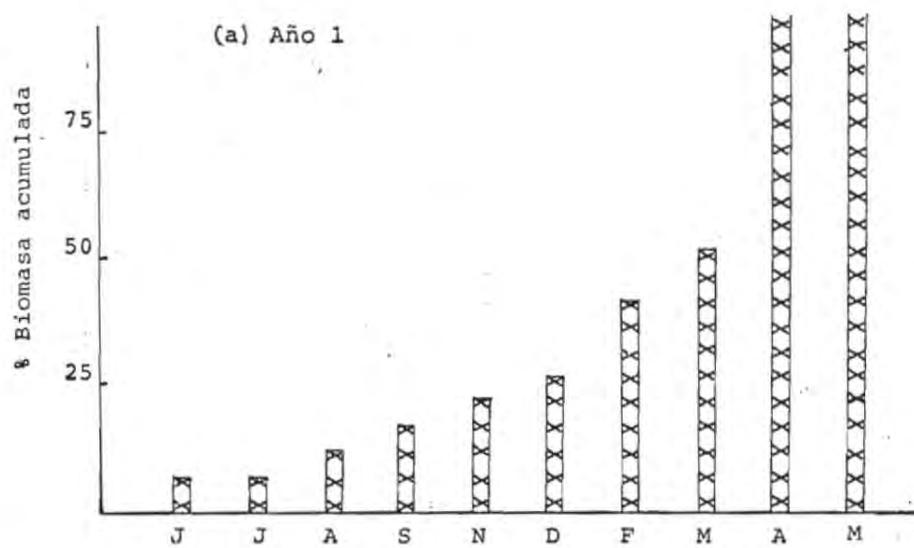


Figura 34. Porcentaje de la biomasa acumulada (hasta cada colecta, con respecto al total anual) en Dussia mexicana (a y b) y Brosimum alicastrum (c y d). Estas especies presentan un comportamiento decidido.

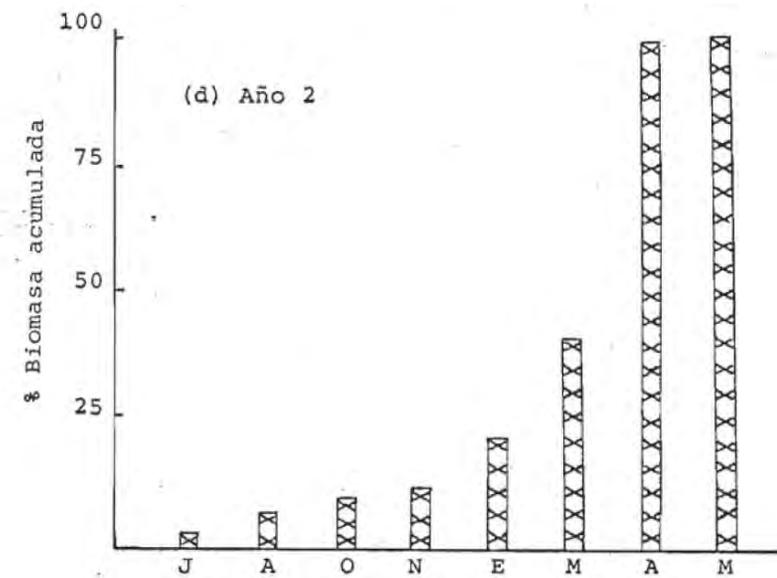
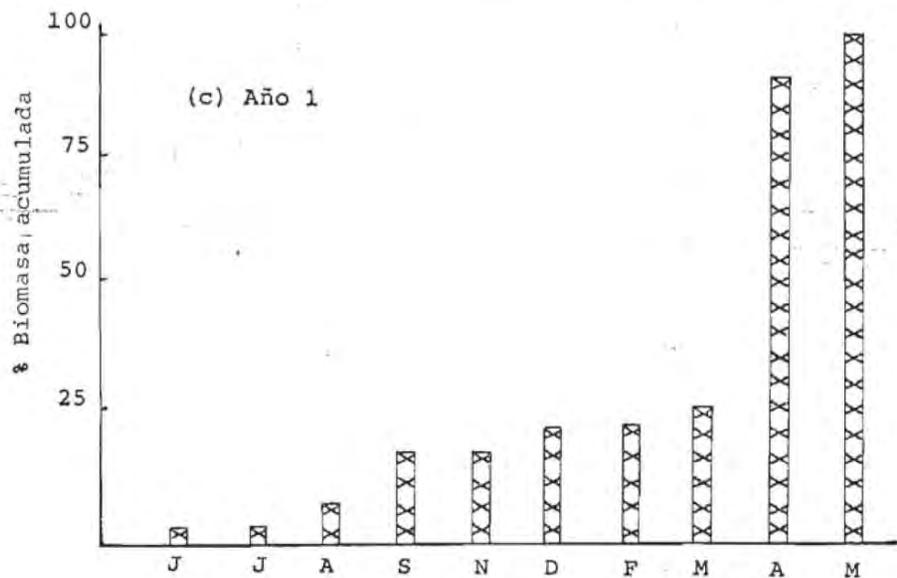
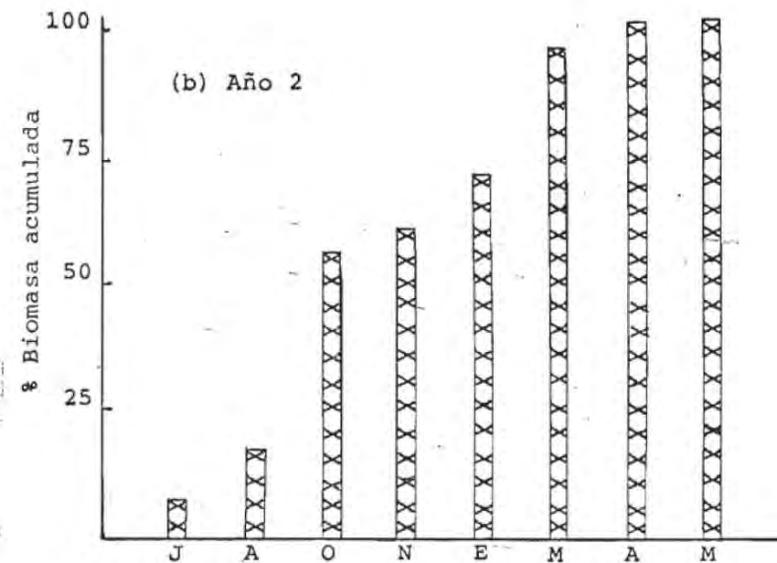
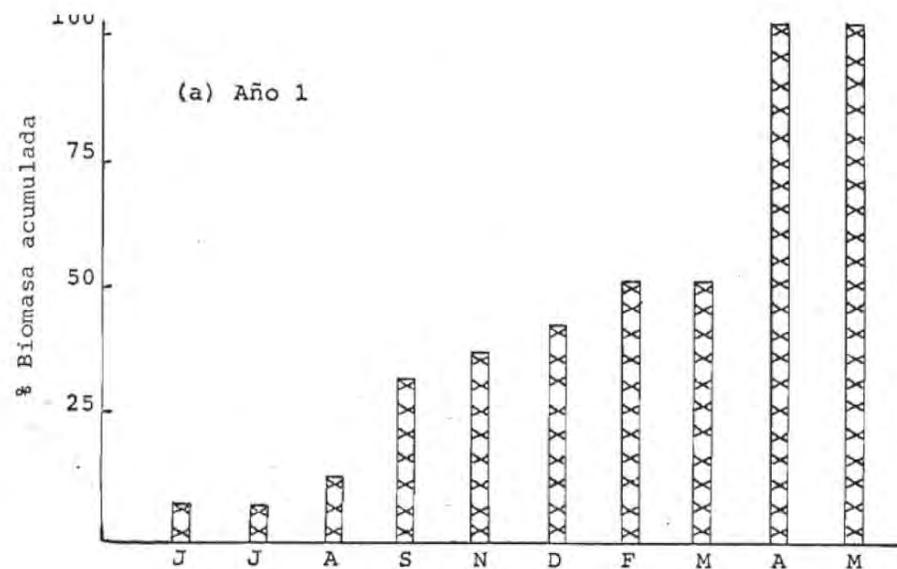


Figura 35. Porcentaje de la biomasa acumulada (hasta cada colecta, con respecto al total anual) en dos especies con carácter deciduo: Cordia megalantha (a y b) y Bursera simaruba (c y d).

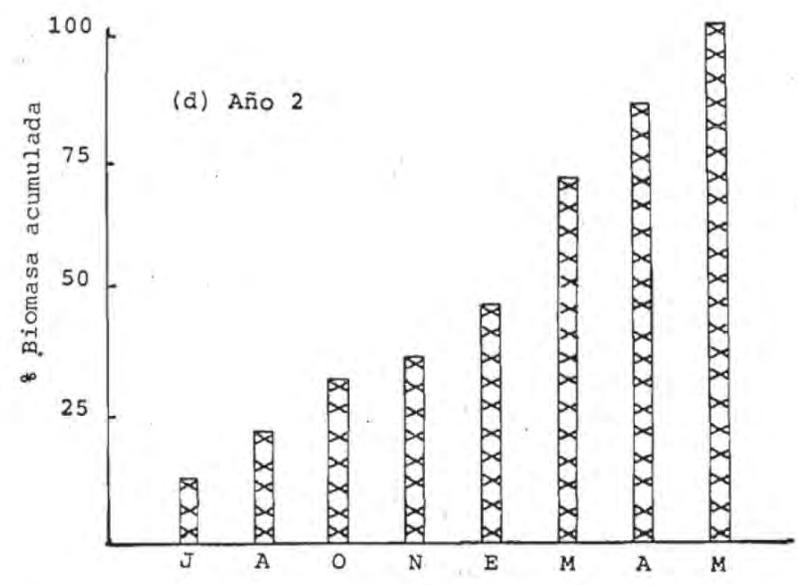
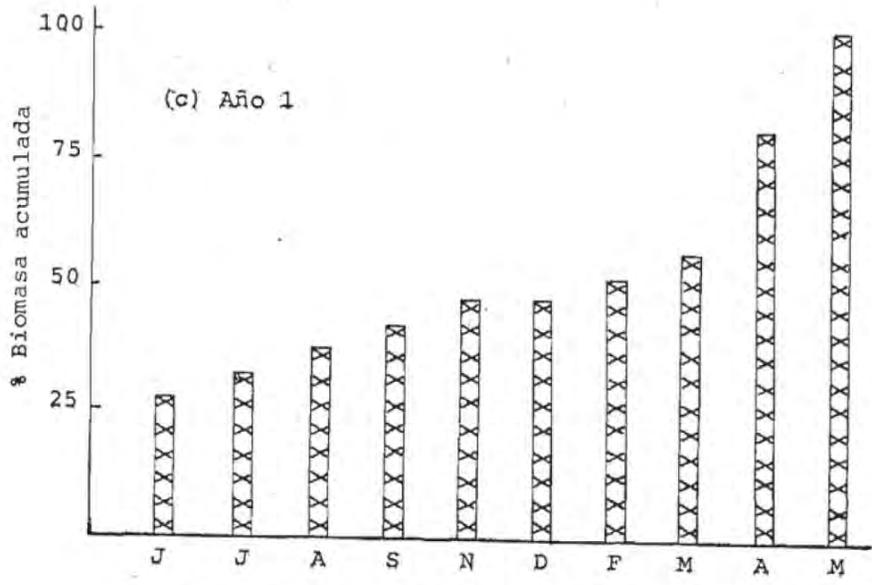
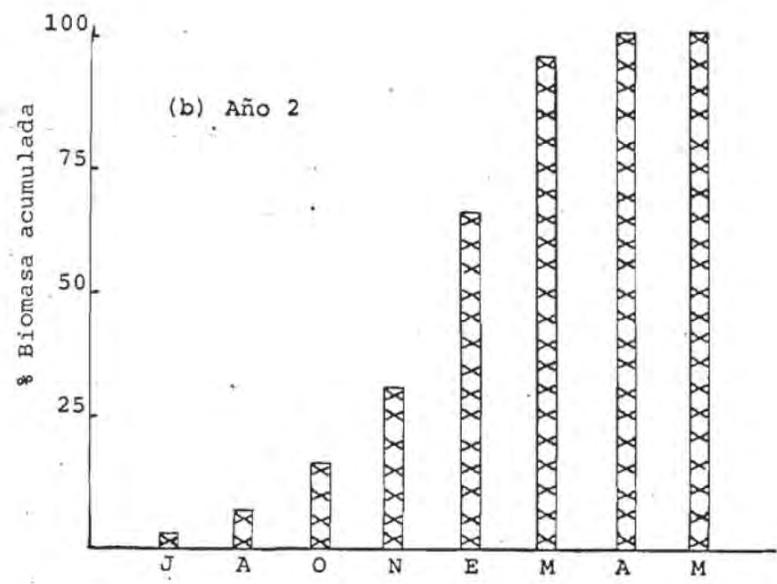
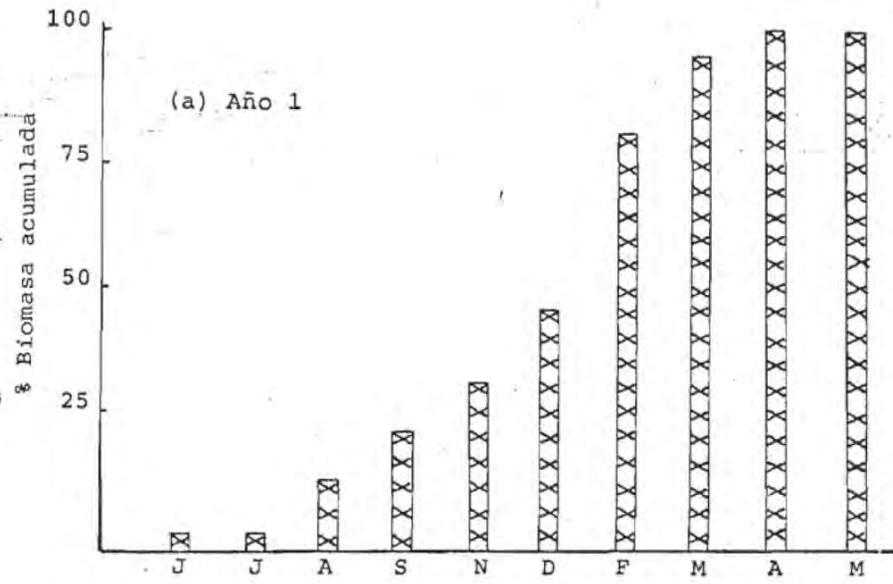


Figura 36. Porcentaje de la biomasa acumulada (hasta cada colecta, con respecto al total anual) en Spondias mombin (a y b), especie con una máxima producción en los "nortes", y en Psychotria simiarum (c y d), especie perennifolia.

coincide con la hectárea de muestreo de esta tesis, y 15% en el sitio II, situado en el Jardín Botánico de la Estación de Biología) y otro en julio-agosto (15% de las especies con flor) los cuales están desfasados ligeramente con los máximos de caída de flores (ver Figura 5). La máxima producción de frutos la registró la mencionada autora en el mes de octubre (en el sitio I con 50% de especies con fruto) que coincide con la temporada de máxima abscisión. En el sitio II los máximos los reporta para mayo y septiembre con 30% de las especies con fruto. Finalmente, en ambos casos, observó que son más las especies que están floreciendo y fructificando.

Muchos aspectos relacionados con la dinámica energética del ecosistema, como son el comienzo y final de la temporada de crecimiento, la germinación y algunos aspectos del banco de semillas, entre otros, pueden ser evaluados a partir de la cuantificación de la caída de hojas, flores y frutos lo cual permite la comprobación numérica de la evaluación de las fenofases de dichas estructuras (Lieth, 1973). También es posible derivar información útil en estudios de productividad como lo serían datos cuantitativos del crecimiento, de la producción y cambio de biomasa, longitud del período de crecimiento y la comparación de distintas fenofases.

Es por esta razón que resulta importante considerar los estudios de caída de hojarasca como parte del funcionamiento energético del ecosistema y, en particular, desde un punto de vista fenológico.

VI. CONCLUSIONES

La dinámica de la regeneración de la selva alta perennifolia está muy ligada a su compleja constitución en mosaicos con distintos períodos de maduración de la vegetación.

Cada uno de éstos posee una cierta peculiaridad florística que determina cambios en las características estructurales de la comunidad y, muy ligados a ellos, se presentan variaciones en el espacio del proceso de caída de hojarasca. En primer lugar, la frecuencia y densidad de las especies limita el aporte de hojarasca ocasionando, conjuntamente con la arquitectura de las especies, que se depositen en el suelo recursos de diversa índole (cualitativamente hablando) donde las hojas aportan recursos energéticos utilizables a corto plazo, mientras que las ramas lo hacen a largo plazo. A lo anterior debe añadirse la compleja distribución que tienen estos recursos en el suelo dados los distintos comportamientos de las especies en cuanto a su caída de hojas.

Por otro lado, la cantidad de biomasa presente en la vegetación, entendida en este caso en términos de su área basal, se encuentra altamente correlacionada con el aporte de hojarasca (en el sentido de la PPN) y, posiblemente, con la disponibilidad de recursos minerales.

Si a esta variación espacial se añaden los cambios a que está sujeta la caída de hojarasca en el tiempo, se comprende la importancia de este proceso en el metabolismo del

ecosistema. Los ritmos internos de las especies conjuntamente con los aspectos mencionados anteriormente, permiten visualizar a la caída de hojarasca, no sólo desde un punto de vista fenológico, sino también en un sentido ecológico más amplio dadas sus relaciones con la herbivoría, que pudiera estar afectando la probabilidad de sobrevivencia de las hojas, con la reproducción y polinización (en el caso de las flores), con la dispersión y germinación (en el caso de los frutos) y, más importante aún, con el ciclo de nutrientes.

Deben existir fuertes implicaciones en el funcionamiento de la comunidad por el hecho de que cuando menos el 50% de la hojarasca caiga en la temporada seca, aportando recursos minerales que en teoría empiezan a reincorporarse con las altas tasas de descomposición en la época de lluvias. Es muy posible también que exista una relación entre la limitación en el crecimiento que provoca la falta de agua en los meses secos con el hecho de que pocas especies aportan casi la totalidad de las hojas en ese período.

En este sentido, es posible abrir varias perspectivas en cuanto a la investigación. Por el momento, en el Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias de la UNAM se han iniciado dos proyectos colaterales al de caída de hojarasca que pretenden completar algunos aspectos del ciclo de nutrientes en la selva, el primero de ellos avocándose a analizar el proceso de descomposición no sólo en términos de la

VII. BIBLIOGRAFIA

- ABDOU, I.E. AND K.Y. WONG. 1982. Analysis of Linear Interpolation schemes for bi-level image applications. IBM. J. Res. Develop. 26 (6): 667-676.
- ALMEIDA, M.R. 1982. Productividad primaria de tres praderas de especies tropicales: para (Brachiaria mutica), grama amarga (Paspalum conjugatum) y pangola (Digitaria decumbens). Bol. Soc. Bot. México. N° 41:3-13.
- ALVAREZ, S.J. 1982. Caída de hojarasca en una Selva Húmeda Tropical de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis Profesional. -- Fac. Ciencias. Univ. Nal. Autón. Méx. México, D.F., -- 62 pp.
- ALVAREZ, J. y S. GUEVARA. Caída de hojarasca en la selva. En: Gómez-Pompa, A. (Ed.), Regeneración de Selvas II. -- CECSA. México (En prensa).
- ANDERSON, J.M. AND M.J. SWIFT. 1983. Decomposition in tropical forests. In: Tropical Rain Forest: Ecology and Management. S. L. Sutton, T.C. Whitmore and A.C. Chadwick (Eds.). Blackwell Scientific Publications. Great Britain. pp. 287-309.
- BAKER, J.R. AND I. BAKER. 1936. The seasons in a Tropical Rain Forest (New Hebrides). 2. Bot. J. Linn. Soc. (2001) -- 39: 507-519.
- BERNHARD, F. 1970. Etude de la litière et de sa contribution au cycle des éléments minéraux en forêt ombrophile de Côte-D' Ivoire. Oecol. Plant V: 247-266.

- BIRK, E.M. AND R.W. SIMPSON. 1980. Steady state and the continuous input model of litter accumulation and decomposition in Australian Eucalypt forests. Ecology 61 -- (3): 481-485.
- BORMANN, F.H. AND G.E. LIKENS. 1967. Nutrient cycling. Science 155 (3761): 424-429.
- BRASSELL, H.M., G.L. UNWIN AND G.C. STOCKER. 1980. The quantity, temporal distribution and mineral element content of litter fall in two forest types at two sites in tropical Australia. J. Ecol. 68: 123-139.
- BRAY, J.R. 1964. Primary consumption in three forest canopies. Ecology 45 (1): 165-167.
- CARABIAS, J. 1979. Análisis de la vegetación de Selva Alta *Pe-rennifolia* y comunidades derivadas de ésta en una zona cálido húmeda de México. Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis Profesional. Fac. Ciencias. Univ. Nal. Autón. Méx. México, D.F. 68 pp.
- CARABIAS, J. Fenología de árboles tropicales. En: Gómez-Pompa, A. (Ed.). Regeneración de Selvas II. CECSA. México (En prensa).
- CARREON, A.Y. 1983. Producción de hojarasca en un Bosque Mesófilo de Montaña del Estado de Michoacán, México. Tesis Profesional. Escuela de Biología. Univ. Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Mich., México. 77 pp.
- CARRILLO, A. 1982. Producción primaria neta aérea del estrato herbáceo y efecto del ganado sobre su composición flo

rística en la Reserva de la Biósfera "La Michilía", Dgo. Tesis Profesional. Fac. Ciencias. Univ. Nal. - Autón. Méx. México, D.F., 187 pp.

- CORNFORTH, I.S. 1970. Leaf-fall in a tropical rain forest. J. Appl. Ecol. 7: 603-608.
- CORREA, C. 1981. Cuantificación de la producción de hojarasca en un Bosque Caducifolio de Xalapa, Veracruz, México. Tesis Profesional. Fac. Ciencias. Univ. Nal. Autón.-Méx. México, D.F., 42 pp.
- DEVINEAU, J.C. 1976. Données préliminaires sur la litière et la chute de feuilles dans quelques formations forestières semidecidues de moyenne Côte-D'Ivoire. Oecol. Plant 11 (4): 375-395.
- DIRZO, R. 1984. Insect-Plant interactions: some ecophysiological consequences of herbivory. In: Physiological - Ecology of plants of the wet tropics. E. Medina, H.-A. Mooney and C. Vázquez-Yanes (Eds.). Dr. W. Junk. Publishers, Netherlands. pp. 209-231.
- EDWARDS, P.J. 1977. Studies of mineral cycling in a Montane Rain Forest in New Guinea II. The production and disappearance of litter. J. Ecol. 65: 971-992.
- ETHERINGTON, J.R. 1975. Environment and Plant Ecology. John Wiley & Sons. Great Britain. 347 pp.
- EWEL, J. 1976. Litter fall and leaf decomposition in a tropical forest succession in eastern Guatemala. J. Ecol. 64 (1): 293-308.

- FOSTER, R.B. 1983 a. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. In: The Ecology of a Tropical Forest. Seasonal Rhythms and long-term changes. E. Leigh, S. Rand and D. Windsor (Eds.). Oxford University Press. - England. pp. 151-172.
- FOSTER, R.B. 1983 b. Famine on Barro Colorado Island. In: The Ecology of a tropical forest. Seasonal Rhythms and long-term changes. E. Leigh, S. Rand and D. Windsor (Eds.). Oxford University Press. England. pp. 201-212.
- GARCIA, E. 1964. Modificaciones al sistema de clasificación de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). OFFSET LA-Rios. México, D.F. 71 pp.
- GOLLEY, F. 1979. Production primaire brute et nette, paramètres de croissance. Dans: UNESCO. Recherches sur les Ressources naturelles: ecosystèmes forestiers tropicaux. UNESCO, PNE. FAO. France. pp. 252-268.
- GUEVARA, S.S. 1982. Ecología de la Vegetación de Dunas Costeras: Esquema de Investigación. Biótica 7 (4): 603-610.
- HOPKINS, B. 1966. Vegetation of the Olokemeji Forest Reserve, - Nigeria, IV. The litter and soil with special reference to their seasonal changes. J. Ecol. 54: 687-703.
- JACKSON, J.F. 1978. Seasonality of flowering and leaf-fall in a Brazilian subtropical lower montane moist forest. Biotrópica 10 (1): 38-42
- JIMENEZ A.E. y P. MARTINEZ. 1979. Estudios ecológicos del Agroecosistema cafetalero; II. Producción de materia orgánica

- nica en diferentes tipos de estructura. Biótica 4 (3): 109-126.
- JOHN, D.M. 1973. Accumulation and decay of litter and net production of forest in tropical west Africa. Oikos 24: 430-435.
- JORDAN, C.F. 1971. Productivity of a tropical forest and its relation to a world pattern of energy storage. J. Ecol. 59: 127-142.
- JORDAN, C.F. 1983. Productivity of tropical rain forests ecosystems and the implications for their use as future wood and energy sources. In: Tropical Rain Forests Ecosystems. F. B. Golley (Ed.) USA, pp. 117-136.
- JORDAN C.F. and G. ESCALANTE. 1980. Root productivity in an Amazonian rain forest. Ecology 61 (1): 14-28
- KIFFER, E., H. PUIG ET G. KILBERTUS. 1981. Biodégradation des feuilles d'Eperua falcata Aubl. en forêt tropicale humide (Guyane Française). Rev. Ecol. Biol. Sol. 18 (2): 135-157.
- KIRA, T. 1978. Community architecture and organic matter dynamics in tropical lowland rain forests of Southeast Asia with special reference to Pasoh Forest, West Malaysia. In: Tropical trees as living systems. P.B. Tomlinson and M. Zimmermann (Eds.). Cambridge University Press. USA. pp. 561-590.
- KLINGE, H. and W.A. RODRIGUES. 1973. Biomass estimation in a central Amazonian rain forest. Acta Cient. Venez. 24: 225-237.

- KOSLOWSKI, T.T. 1971. Growth and development of trees. Vol. II. Academic Press. New York, USA. 514 pp.
- KUBICEK, F. 1977. Organic litter production in the oak-Hornbeam ecosystem. Biologické Práce XXIII (1): 131-215.
- KUNKEL-WESTPHAL, I. and P. KUNKEL. 1979. Litter fall in a Guatemalan primary forest, with details of leaf-shedding by some common tree species. J. Ecol. 67: 665-586.
- LEIGH, E. AND D. WINDSOR. 1983. Forest production and regulation of primary consumers on Barro Colorado Island. In: The Ecology of a Tropical Forest. Seasonal rhythms and long-term changes. E. Leigh, S. Rand and D. Windsor (Eds.). Oxford University Press. England. pp. 111-122.
- LIETH, H. 1973. Phenology in productivity studies. In: Reichle, D.E. Analysis of temperate forest ecosystems. Ed. - Springer Verlag. New York, USA. Vol. I: 29-46.
- LONGMAN, K.A. AND J. JENIK. 1974. Tropical forest and its environment. Longman. London, Great, Britain. 196 pp.
- LOPEZ J. 1981. Ecología de manglares y de otras comunidades de halófitas en la costa de la laguna de Mecoaacán, Tabasco. Tesis Profesional. Fac. Ciencias. Univ. Nal. Autónoma. Méx. México, D.F.
- LOT-HELGUERAS, A. 1976. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, pasado, presente y futuro. En: Gómez-Pompa, A., C.Vázquez-Yanes, S. del Amo y A. Butanda (Eds.) Regeneración de Selvas. INIREB. CECSA. Xalapa, Ver., México. pp. 31-69.

- LUGO, E., J. GONZALEZ-LIBOY, B. CINTRON AND K. DUGGER. 1978. -- Structure, productivity and transpiration of a subtropical dry forest in Puerto Rico. Biotrópica 10 (4): - 278-291.
- MALAISSSE, F. ET MALAISSSE-MOUSSET. 1970. Contribution a l'étude de l'écosystème forêt claire. Phénologie de la défoliation. Bull. Soc. Roy. Bot. de Bel. Tome 103. pp.- 115-124.
- MARTINEZ, M. 1980. Aspectos sinecológicos del proceso de renovación natural de una Selva Alta Perennifolia. Tesis Profesional. Fac. Ciencias. Univ. Nal. Autón. Méx. - México, D.F. 181 pp.
- MARTINEZ, Y.A. 1984. Procesos de producción y descomposición de hojarasca en selvas estacionales. Tesis de Maestría. Fac. Ciencias. Univ. Nal. Autón. Méx. México, - D.F. 98 pp.
- MEDINA, E. 1983. Adaptations of tropical trees to moisture stress. In: Tropical Rain Forest Ecosystems. F.B. Golley (Ed.). New York, USA. pp. 225-237.
- MENDOZA, O.A. 1981. Modificaciones del equilibrio foliar y sus efectos en el comportamiento reproductivo y vegetativo en Astrocaryum mexicanum. Tesis Profesional. Fac. Ciencias. Univ. Nal. Autón. Méx. México, D.F. 144 pp.
- MIRANDA, F. y E. HERNANDEZ. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Bol. Soc. Bot. México 28: 29-72.

- MONK, C.D. 1966. An ecological significance of evergreenness. - Ecol. 47: 504-505.
- ORNDORFF, K.A. and G.E. LANG. 1981. Leaf litter redistribution in a west Virginia Hardwood forest. J. Ecol. 69: -- 225-235.
- PIÑERO, D., J. SARUKHAN Y E. GONZALEZ. 1977. Estudios demográficos de plantas. Astrocaryum mexicanum Lieb. I. Estructura de las poblaciones. Bol. Soc. Bot. México - 37.
- PROCTOR, J. 1983. Tropical forest litter fall. I. Problems of data comparisons. In: Tropical Rain Forest: Ecology and Management. S.L. Sutton, T.C. Whitmore and A.C. Chadwick (Eds.) Blackwell Scientific Publications. - Great Britain. pp. 267-273.
- PUIG, H. 1979. Production de litière en forêt Guyanaise: résultats préliminaires. Ext. Bull. Soc. D'Hist. Nat. Toulouse. T. 115. Fasc. 3-4 pp.
- SMYTHE, N. 1970 Relationships between fruiting seasons and dispersal methods in a Neotropical forest. Am. Nat. 104 (935): 25-34.
- SOKAL, R.R. AND F.J. ROHLF. 1969. Biometry. W.H. Freeman & Co. San Francisco, USA.
- SOTO, M. 1976 Algunos aspectos climáticos de la región de Los Tuxtlas, Ver., En: Gómez-Pompa, A., C. Vázquez-Yanes, S. del Amo y A. Butanda. Regeneración de Selvas. -- INIREB. CECSA. Xalapa, Ver., México. pp. 70-110.

- STEEL, R.G. AND J.H. TORRIE. 1980. Principles and procedures of statistics. A. biometrical approach. 2th. Ed. Mc Graw Hill. Kogakusha, Ltd. Tokyo, Japan. 633 pp.
- TANNER, E.V.J. 1980. Litter fall in montane rain forests of -- Jamaica and its relation to climate. J. Ecol. 68: -- 833-848.
- TANNER, E.V.J. 1981. The decomposition of leaf litter in Jamaican montane rain forests. J. Ecol. 69: 263-275.
- VIZCAINO, C.M. 1983. Patrones temporales y espaciales de producción de hojarasca en una selva baja caducifolia en la costa de Jalisco, México. Tesis de Maestría. Fac. - - Ciencias. Univ. Nal. Autón. Méx. México, D.F. 137 pp.
- WANNER, H. 1970. Soil respiration, litter fall and productivity of tropical rain forest. J. Ecol. 58 (2): 543-547.
- WESTLAKE, D.F. 1963. Comparisons of plant productivity. Biol. - Rev. 38: 385-425.
- WINT, G.R. 1983. Leaf damage in tropical rain forest canopies. - In: Tropical Rain Forest: Ecology and Management. S.L. Sutton, T.C. Whitmore and A.C. Chadwick (Eds.). - - Blackwell Scientific Publications. Great Britain. pp. 229-239.
- WOODS, F.W. AND C.M. GALLEGOS. 1970. Litter accumulation in selected forests of the Republic of Panama. Biotrópica 2 (1): 46-50.
- WOOI-KHOON, G. AND O. JIN - EONG. 1983. Litter production and -

decomposition in a coastal hill dipterocarp forest.
In: Tropical Rain Forest: Ecology and Management. S.
L. Sutton, T. C. Whymore and A.C. Chadwick (Eds.) Black
well Scientific Publications. Great Britain pp. 275-
285.

YAMANE, T. 1967. Elementary sampling theory. Prentice-Hall, Inc.