



149
2ej

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

ANÁLISIS DE LA DESCOMPOSICIÓN DE RAMAS
(FRACCIÓN FINA) EN UNA SELVA HUMEDA TROPICAL

T E S I S
Que para obtener el Título de
B I O L O G O
p r e s e n t a
MUÑOZ CRUZ MIRIAM VIRGINIA

México, D. F.

Agosto 1992

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

RESUMEN

La caída descomposición y acumulación de las ramas desempeña un papel muy importante en los procesos de regeneración y funcionamiento de las comunidades tropicales húmedas.

Por ello, en la Selva de los Tuxtlas, se estudiaron aspectos relacionados con éstos procesos en ramas de dos categorías diámetricas d_1 (menor o igual a 2cm) y d_2 (mayor de 2cm y menor de 15 cm). Mediante distintas técnicas (cuadros fijos, muestras pareadas, técnica de cosecha, etc.) se evalúan la variabilidad en el tamaño de las ramas, constantes de caída, descomposición y acumulación de las ramas a nivel global (incluidas varias especies) y para dos especies: *F. yoponensis* y *N. ambigens*.

Para conocer la variabilidad en el tamaño de las ramas se compararon los sitios. Se encontró que para *N. ambigens* la longitud mostró diferencias significativas, aunque el diámetro no. En el caso de *F. yoponensis* se encontraron diferencias significativas en diámetro, pero no en longitud. Dichos aspectos están relacionados con características de las especies así como con la variabilidad de la caída.

En el aspecto de caída de ramas los patrones observados mostraron diferencias significativas en el tiempo y los diámetros, sin embargo entre sitios no hubo diferencias. Se manejan dos hipótesis, por un lado el efecto de los factores físicos en la caída de ramas y por otro la abscisión o muerte de las mismas.

Por su parte la descomposición global estimada a través de las tasas K y r muestra una influencia estacional significativa; aunque en el caso de los diámetros éstos no mostraron diferencias significativas en ambas tasas, posiblemente por el rango de diámetros.

La descomposición estimada a través de la gravedad específica y el peso remanente manifiesta la rapidez del proceso en las dos especies con respecto a las tasas K y r . En el experimento fue notoria la participación de la calidad del recurso en el proceso de descomposición. En el peso remanente se observa un efecto significativo en el tiempo, los sitios y la especie. Mientras que los cambios en gravedad específica fueron significativos en el tiempo, la especie y la interacción especie-sitio. El sitio no mostró diferencias significativas.

Finalmente se establece una comparación entre la caída acumulación y descomposición global y se comenta acerca de estos procesos en el contexto del mantenimiento de la diversidad y del funcionamiento de las comunidades.

INDICE:

Agradecimientos.....	i
Resumen	iii

INTRODUCCION

1.- LA DINAMICA DE LAS RAMAS EN LA COMUNIDAD.....	1
1.1).- Productividad de ramas.....	3
1.1.1).- Caída, acumulación y contenido de nutrientes en las ramas.....	7
1.2).- Descomposición.....	7
1.2.2).- Factores reguladores de la descomposición...	9
2.-ANTECEDENTES.....	13
3.-OBJETIVOS.....	19

LA ZONA DE ESTUDIO

1.1).- Ubicación geografica.....	20
1.2).- Orografia.....	20
1.3).- Geologia.....	21
1.4).- Edafologia.....	21
1.5).- Hidrografia.....	24
1.6).- Clima.....	24
1.6.1).- Vientos.....	25
1.6.2).- Temperatura.....	26
1.6.3).- Precipitación.....	26
1.7).- Vegetación.....	27

METODOLOGIA

1.-VARIABILIDAD DEL TAMANO DE LAS RAMAS.....	29
1.1).- Selección de las especies de estudio.....	29
1.2).- Elección del tamaño de las ramas y las trampas.....	29
2.-TIPOS DE MUESTREO UTILIZADO.....	32
2.1).- Caída y acumulación de ramas global.....	32
2.1).- Caída y acumulación de ramas por especie.....	33
2.2).- Descomposición global.....	35
2.3).- Descomposición de <i>N. ambigens</i> y <i>F. yaponensis</i>	38
3.-ANALISIS DE LABORATORIO.....	40
3.1).- Manejo de las muestras.....	40
3.2).- Obtención del peso remanente.....	40
3.3).- Obtención de la Gravedad específica.....	41
4.- ANALISIS DE LOS DATOS.....	41

5.- ANALISIS ESTADISTICO DE LOS RESULTADOS.....	43
4.1).- Variabilidad del tamaño de las ramas.....	43
4.2).- Caída de ramas.....	43
4.3).- Descomposición.....	44
4.3.1).-Descomposición global.....	44
4.3.2).-Descomposición por especie.....	45

RESULTADOS

1.- VARIABILIDAD DEL TAMAÑO DE LAS RAMAS.....	46
2.- CAIDA DE RAMAS.....	49
3.- DESCOMPOSICION.....	53
3.1).- Descomposición global.....	53
3.2).- La tasa k , la producción acumulada y la caída de	

ramas.....	57
3.3).- Descomposición por especie.....	60
3.3.1).- Descomposición a través del Peso remanente.	60
3.3.2).- Descomposición mediante Gravedad específica	62

DISCUSION Y CONCLUSIONES

1.- PROBLEMAS METODOLOGICOS

1.1).-Variabilidad y Caída de las ramas.....	66
1.2).- Descomposición.....	67

2.- LA VARIABILIDAD EN EL TAMAÑO Y CAIDA DE RAMAS.....

2.1).- Heterogeneidad temporal.....	69
2.2).- Heterogeneidad espacial.....	72
2.3).- El patrón de caída de ramas comparado con otras selvas	

.....	73
2.4).- Diferencias entre los diámetros y las especies.....	74
3.- DESCOMPOSICION.....	75
3.1).- Heterogeneidad temporal.....	75
3.2).- Heterogeneidad espacial	78
3.3).- Descomposición por especie.....	79
3.4).- Comparación con otras selvas.....	82
3.5).- Descomposición por diámetro.....	83
3.6).- La interacción de la descomposición con la producción acumulada y la caída de ramas?.....	84
3.7).- ¿Cuáles son las funciones e importancia de la caída, descomposición y acumulación de ramas a nivel de la Comunidad?.....	85

BIBLIOGRAFIA.....88

APENDICES.....102

INTRODUCCION

1.- LA DINAMICA DE LAS RAMAS EN LA COMUNIDAD

En las últimas décadas los estudios relacionados con el funcionamiento de la comunidad, como son: la productividad, el ciclo de los nutrientes y la descomposición de la hojarasca (de la cual las ramas forman parte) han tenido gran auge. Esto ha favorecido el surgimiento de gran cantidad de información sobre estos procesos en húmedas.

Sin embargo dichos estudios mostraron, entre otros aspectos, la necesidad de considerar a las propiedades intrínsecas de la hojarasca en futuras investigaciones. A estas propiedades, Swift, Heal y Anderson (1979), y Golley (1983) les denominaron calidad del recurso, y se refieren básicamente a los distintos tejidos que constituyen los órganos de las plantas los cuales difieren en sus propiedades físicas y químicas.

La caída, descomposición y acumulación de las ramas, temas de esta tesis, desempeñan un papel muy importante como parte del proceso de perturbación natural y el flujo de nutrientes, entre otros, los cuales se integran a los procesos de regeneración y de funcionamiento de la comunidad. Estos procesos cíclicos favorecen,

según algunas hipótesis, la dinámica de las comunidades y la permanencia de las especies en el tiempo (Begon, Harper y Townsend, 1986; Singh y Gupta, 1977).

Específicamente si se considera a la dinámica de las ramas en el sentido de la regeneración, como parte del proceso de perturbación, ellas producen al caer, descomponerse o acumularse, cambios ambientales que en ocasiones se traducen en un incremento en la cantidad de luz y nutrientes, además de proporcionar un espacio físico para las semillas y plántulas de especies de la selva (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1985).

Existen otras hipótesis en torno al papel de las ramas en el funcionamiento de la comunidad. En primer lugar, Jordan (1981, 1983, en Alvarez 1984) menciona que los grandes fragmentos de las ramas constituyen reservorios de energía. Así la descomposición de ramas refleja disponibilidad biológica de carbono y nutrientes a largo plazo.

En segundo lugar, la degradación lenta de las ramas, favorece una reducción en la pérdida de nutrientes (Dale, Cole & Gessel, 1975). También se ha señalado que la celulosa, constituyente propio de las plantas leñosas, actúa como sustancia clave en la estructura y tal vez la dinámica de las comunidades terrestres, al servir de alimento a diversos grupos de organismos (Takuya, 1991).

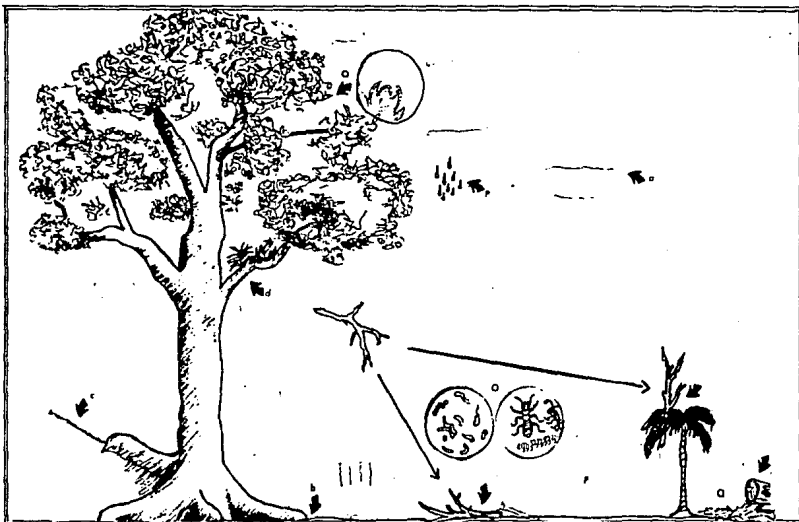


Figura 1 La dinámica de las ramas en la comunidad. Las letras indican algunos de los procesos que participan en la caída de ramas: a-viento, b-características del suelo, c-pendiente, y d-peso de epifitas; así como en la descomposición de las mismas: O-naturaleza de la comunidad desintegradora, de la cual pueden citarse bacterias, protozoarios, hongos, artrópodos entre otros. Q- Calidad del recurso y p- medio físico-químico.

La Figura 1 muestra las distintas vías que siguen las ramas dentro de la comunidad con el tiempo. Nótese que cada fase del proceso es o puede ser un campo de estudio, por lo que sólo se mencionan a continuación aspectos generales.

1.1) Productividad de ramas

La producción primaria bruta (PPB) se define como la cantidad de materia orgánica (ó biomasa) fijada mediante la fotosíntesis, e incluye la proveniente del reemplazamiento de las plantas o partes de ellas durante la estación de crecimiento, así como la biomasa consumida por los saprobios y herbívoros, incluida la respiración (Chapman, 1976, Medina y Klinge, 1983 y Jordan, 1983). La producción primaria neta (PPN) es la PPB menos el gasto respiratorio de los productores primarios Jordan (*Op. cit.*).

Ambas se denominan productividad cuando se refieren al tiempo; se expresan en unidades de energía o peso por unidad de área ó volumen por unidad de tiempo (Joules o $g\ m^{-2}\ día^{-1}$) (Chapman, 1976).

Los factores reguladores de la productividad de las ramas son fundamentalmente: a).-los factores físicos, entre los que pueden citarse: la cantidad de nutrientes (Grubb & Edwards, 1982), el agua (Hoopkins, 1966, Lampke & Dudgen, 1985), latitud (Jordan & Murphy, 1977), clima (Henry & Swan, 1974) suelo (profundidad, contenido mineral, etc.) (UNESCO/UNEP/FAO, 1978). y b).-la edad de los sitios

(en el sentido de los parches sucesionales) (Sharma & Ambasht, 1987), etc. c).-los factores biológicos: actividad de los organismos (insectos y mamíferos entre otros) debido a que se alimentan de brotes de las ramas, o por el peso que ejercen sobre éstas y d) interacciones de a), b) y c).

Otro factor es la abscisión de las ramas. Addicot (1976, en Zimmerman & Tomlinson, 1976) propone que una capa de células producto de la actividad fisiológica de las especies, favorece la separación de las ramas de los árboles, por la formación de una zona de abscisión.

Por otra parte, existen una serie de técnicas para estimar la producción de ramas y son directas e indirectas; las primeras implican el corte y la evaluación del peso de todas las estructuras vegetales, destruyéndolas, y son convenientes en sistemas de poca estratificación. A este grupo pertenecen las mediciones del incremento del peso y diámetro de las ramas. Dunham (1989) para estimar la producción de ramillas menores de dos centímetros de diámetro, en una plantación de *Acacia albida* colectó ramillas de diferentes tamaños de los árboles. Conociendo el peso de éstas al inicio del experimento y comparándolo con el peso de las ramillas de otros árboles a un año pudo estimar la productividad en $313 \text{ Kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$.

Las estimaciones indirectas, se recomiendan en sitios "maduros".

donde la PPN no se incrementa o lo hace ligeramente, este estimador se utiliza debido a que está íntimamente relacionado con el incremento en biomasa vegetal. Entre las técnicas indirectas se citan: la medición de las relaciones alométricas y la caída de hojarasca (donde se incluyen las ramas).

Las relaciones alométricas se basan principalmente en el diámetro, por ejemplo:

$$V = h \times A. B. \times 0.5$$

donde: V=volumen, h=altura, A. B.= Área basal y 0.5 factor de corrección (Dawnkins 1961, 1963; Whittaker y Woodwell (1968) en: Whitmore (1988). Esta ecuación se utiliza para partes leñosas mayores de 4 cm de diámetro. Se muestréa el 10% de lo encontrado y se extrapola a toda el área multiplicando por (1.1). Revisiones más detalladas pueden consultarse en Parde (1980), Chudnoff (1976) y Whitmore (1988).

Por su parte la caída de hojarasca, particularmente en el estudio de las ramas utiliza trampas de malla y parcelas o cuadros fijos en el suelo, donde se colectan las ramas para determinar su ingreso, acumulación, descomposición, y cambios en composición química, etc (Singh y Gupta, 1977, Swift, Heal y Anderson, 1979 y Chapman: *Op. cit.*, entre otros).

1.1.1) Caída, acumulación y contenido de nutrientes en ramas

Vitousek & Sanford (1986) definen a la caída de hojarasca como la vía de mayor ingreso de nutrientes de la vegetación al suelo en sistemas tropicales, mientras que la acumulación es la tasa de cambio en peso de fracciones orgánicas en el suelo, como resultado de la producción y la descomposición (Chapman *Op. cit.*).

El papel de las ramas como calidad del recurso, está íntimamente ligado a su composición química; es decir en las ramas los nutrientes se encuentran en diferentes concentraciones en las partes de los árboles. En un estudio de *Ficus* spp las concentraciones de N, P y Mg se incrementaban en secuencia de troncos-ramas-ramillas-hojas aunque entre ramillas y hojas las diferencias en P no fueron significativas (Grubb y Edwards, 1982).

Sobre este aspecto es necesario enfatizar que falta mayor información, dada la importancia de este tipo de estudios.

1.2).-Descomposición:

La descomposición es un complicado y prolongado proceso físico, químico y biológico, mediante el cual la materia orgánica fijada por los autótrofos, regresa al suelo como necromasa procesada por los saprófagos, con la participación de la precipitación y la temperatura (Singh y Gupta, 1977; Golley *Op. cit.*).

A continuación se enuncian las fases de la descomposición, de acuerdo con lo propuesto por Singh y Gupta *Op cit* y Jensen 1974:

- 1.- Desarrollo de la microflora
- 2.- Colonización por microorganismos saprobios.
- 3.- Fragmentación e ingestión por invertebrados, resultando en la incorporación de materia orgánica con poco cambio químico.
- 4.- Colonización microbiana, utilización de heces y catabolismo de la hojarasca resultado de la degradación de tejidos y formación de polímeros fenólicos complejos (ácidos húmicos).
- 5.- Formación de complejos organo-minerales estables (mineralización).
- 6.- Otros autores entre los que se encuentran Swift, Heal y Anderson (1979) consideran la lixiviación o pérdida de nutrientes por lavado de la hojarasca, forman parte también de la descomposición.

En general es difícil separar cada fase y todas se llevan a cabo al mismo tiempo.

La descomposición es un proceso que une dos compartimientos, subsistemas o niveles tróficos, donde en el subsistema degradador va a presentarse un flujo nutricional-energético. Whittaker (1977) divide a los organismos que conforman dicho subsistema de acuerdo a su alimentación en: consumidores de tejido vivo, consumidores detritícos (excavadores y animales que se alimentan de hongos y

bacterias) y reductores o degradadores (hongos y bacterias).

Entre las principales funciones del subsistema degradador estan:

- Circulación de materiales entre la comunidad y el medio.
- Transformación de materia orgánica en el suelo.
- Mineralización (formación de elementos de formas orgánicas o inorgánicas).

1.2.1) Factores reguladores de la descomposición

Golley (1983) reconoce durante el proceso de descomposición la participación de cuatro factores reguladores: Naturaleza de la comunidad desintegradora, la calidad del Recurso, el medio físico-químico e interacciones entre estos.

Naturaleza de la comunidad desintegradora (O)

Hay una gran polémica sobre que grupo desempeña el papel más importante en la descomposición. Smith (1982) opina que lo poseen los hongos y bacterias basando sus hipótesis en que la fauna ejerce solamente un efecto mecánico con poco cambio químico y relativamente poco consumo. Además, se dice que sólo los microbios son capaces de consumir las paredes celulares de las plantas porque esos organismos producen las enzimas necesarias para la degradación (Takuya, 1991).

Sin embargo, Madge (1965) encontró una clara relación entre la abundancia de fauna del suelo y la tasa de desaparición de la hojarasca. Este autor considera que existe un ataque inicial a la hojarasca por los hongos y bacterias y que los artrópodos intervienen en fases posteriores.

Calidad del recurso (Q)

Son las propiedades intrínsecas del sustrato. Generalmente en la degradación de la madera, se utiliza como indicador de la calidad del recurso el cociente Carbono/Nitrógeno.

También la lignina y otras sustancias ácidas pueden evaluarse. Por ejemplo, Mc Clagherty (1985) encontró una correlación alta ($r=0.994$, $p=0.001$) entre la pérdida de sustancias ácidas y los extractivos en madera de Maple rojo.

Por otra parte, Bultman y Southwell (1976) observaron que en algunas maderas tropicales las termitas destruyeron maderas blandas mucho más rápido que los hongos, por lo cual algunos otros autores recomiendan tomar alguna medida de la densidad como la gravedad específica, la cual evidencia la sustancia madera y el espacio libre en los troncos (Koilman y Coté, 1968).

Medio ambiente físico (P)

Finalmente la tabla 1 muestra la influencia en la descomposición del medio abiótico: precipitación, vientos, humedad del suelo, los cuales van a influir sobre los organismos implicados en la descomposición y en está última. Con respecto a la edad de los sitios va a mostrarse el efecto de los factores físicos en la descomposición.

Tabla 1

Influencia del medio y la edad de los sitios en la descomposición

Nivel	Factor	Influencia
medio fisico	precipitación	representa el mejor agente lixivante, de igual manera afecta a las poblaciones de organismos participantes de la descomposición, tanto micro, como macro.
	aeración	la participación del O ₂ y del CO ₂ dentro de la comunidad degradadora, dependiendo de sus concentraciones, actúan como reguladores (acelerando o retardando) el proceso.
	temperatura	interaccionando con los anteriores, regula la actividad de los organismos implicados.
	humedad de la hojarasca y del suelo.	depende la precipitación y de sus propiedades intrínsecas, por ejemplo: la madera es un material altamente higroscópico, mientras que el suelo dependiendo de sus propiedades físicas y químicas va a retener en mayor o menor grado el agua.
	suelo	Vitousek & Sanford expresaron que las variaciones en descomposición están relacionadas con el clima y la fertilidad del suelo"
edad de los sitios	Nivel ecológico	"La naturaleza de un recurso en descomposición varía con la sucesión" (Begon, Harper y Townsend <i>Op.cit.</i>) "La energía declina con el tiempo", para una plantación con diferentes edades de <i>Alnus</i> , (Sharma <i>et al.</i> , 1987).
	Nivel biogeográfico	Henry y Swan (1974) en un trabajo a gran escala de tiempo, observaron que la descomposición está muy relacionada con los patrones de vientos, la topografía y la perturbación.

2.-ANTECEDENTES

Al introducirse a un campo relativamente joven como es el caso del estudio de la fracción fina leñosa, es evidente que no existe mucha información al respecto; por ello, aspectos de descomposición, caída y acumulación de las ramas finas, provienen principalmente de las siguientes fuentes:

- 1).- Información colateral proveniente de la caída de hojarasca donde es incluida esta fracción.
- 2).- Estudios que comparan plantaciones o sitios inundables con la selva.
- 3).- Estudios de grandes troncos y ramas.
- 4).- Muy pocos estudios de descomposición de pequeños fragmentos de madera o ramas, que son comparados con otras fracciones de la hojarasca.

Aunado a lo anterior, muchos de los trabajos que tratan aspectos relacionados con las ramas finas provienen de otras selvas del mundo diferentes a las de América. Por ejemplo: en algunas parcelas de Selva Alta Perenifolia, las ramas constituyeron la primera fracción en importancia dentro de la hojarasca total, según estudios efectuados en Australia y Camerún, (Brasell y Sinclair, 1983 y

Sonwe *et al.* (1988), respectivamente.

También se han realizado estudios de la caída de ramas en otras comunidades vegetales, entre la que se citan: bosque esclerófilo, bosque mesófilo, bosque tropical caducifolio, bosque tropical subcaducifolio, etc. o a comunidades de sistema templado, entre otras. En la tabla 2 se encuentran citados algunos de los trabajos para selvas de Latinoamérica, donde se incluyen de manera individual o en grupo, los temas estudiados en cada uno, referentes a caída, descomposición y contenido de nutrientes de las ramas.

En México, el estudio de las ramas está restringido, y sólo se mencionan los trabajos donde fue evaluada la caída de ramas, utilizando el peso seco.

Con relación a la selva mediana y baja caducifolia de "Chamela" Jalisco, Méx. se han realizado estudios de caída de hojarasca entre los que se encuentran el de Vizcaino (1983) quien incluyó los fragmentos finos leñosos con la fracción foliar, y otro donde se separaron los componentes leñosos finos (Martínez, 1984). En un tercer estudio se determinó la biomasa acumulada de ramas finas en $3938 \text{ Kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (Patiño, 1990).

Para este sitio, Martínez y Sarukhán (1990), destacan que la caída de fragmentos leñosos finos tuvo una estacionalidad significativa. Asimismo, encontraron diferencias significativas

Tabla 2 Algunos trabajos para Latinoamérica sobre caída, descomposición y acumulación de ramas.

<u>Lugar</u>	<u>Estudio</u>	<u>Cita</u>
Colombia	En bosque subtropical refiere datos de caída, nutrientes y descomposición en diferentes estados	Ewel 1976.
Panamá, Barro Colorado	Tratan aspectos de descomposición.	sucesionales. Satchell, Healey y Swift 1979.
Costa Rica, Finca La Selva y Venezuela, Sn Carlos del río negro	Compara producción de madera en zonas templadas y tropicales así como de caída, descomposición y nutrientes a nivel general.	Golley 1983
Sn. Carlos del río negro, Venezuela y otras selvas de Latinoamérica	Evaluación de productividad de ramillas menores de 2 cm de diámetro.	Jordan y Murphy 1982 en Proctor 1984.
Bosque secundarios de Colombia y Venezuela	Se mencionan aspectos de productividad y gravedad específica de ramas y troncos.	Saldarriaga et al 1986.
Varias Selvas de Latinoamérica, vegetación primaria y secundaria	Hacen un recopilación referente a la producción de ambos sistemas, explicando que es mayor en sitios de vegetación secundaria.	Brown y Lugo 1980

entre un valle y una colina, siendo el 5.6% del total de la hojarasca para el primero y de 9.4% para la colina.

En la misma selva de Chamela, Maass, Patiffo y Sánchez (1990) estimaron que la biomasa leñosa contribuye con el 50% ó más de la materia en descomposición. En cuanto a las ramas en pie, aquellas que se encuentran sobre el suelo de la selva, atoradas entre la vegetación o en árboles muertos, su biomasa fue significativamente mayor en relación a la presente en el suelo.

Para otro sistema, el bosque mesófilo de Tamaulipas, (Bracho y Puig, 1987) valoraron la caída de ramas y ramillas en $2.7 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$. En el mismo tipo de comunidad pero en el estado de Michoacán Carreón (1983) realizó trabajos tendientes a evaluar la caída de hojarasca, sin separar por fracción. Procesos similares fueron estudiados en el Bosque caducifolio de Veracruz por Correa (1981) y en un manglar de Veracruz (López 1981).

La descomposición sólo se ha evaluado en unos cuantos trabajos para la fracción leñosa; por ejemplo, Maass, Patiffo y Sánchez (1990) hicieron un balance parcial de lo que hay en el suelo entre lo que se produce por caída, hallando las siguientes constantes : $k= 0.24$ durante el primer año y $k=0.13$ después de dos años.

Ezcurra y Becerra (1986) para el bosque mesófilo de Tamaulipas propusieron cuatro modelos diferenciales de descomposición que

describen la pérdida de peso de segmentos de ramas, entre otras fracciones de *Liquidambar styraciflua*. Estos autores opinan que es difícil la evaluación de la pérdida de peso de las ramas, debido a la gran variabilidad en tamaño de las mismas; sin embargo mostraron que los mejores modelos para describir la descomposición de estas son de tipo lineal, no-lineal, y exponencial doble.

Particularmente, en la Selva de "Los Tuxtles", Ver. lugar donde se realizó este estudio, pueden citarse las investigaciones de :

Alvarez y Guevara (1985, en Gómez, 1985), detectaron que el pico máximo de caída de ramas fue observado en Febrero de 0.44 t/ha año, señalando que es indispensable separar los grandes fragmentos de rama, ya sea con la finalidad de maximizar la producción de madera o para estimar adecuadamente su ingreso.

Alvarez (1984, 1988) estimó la caída de grandes ramas y troncos en 1.5 t ha⁻¹ año⁻¹. Este autor encontró que las ramas proporcionan la mayor cantidad de biomasa acumulada por hectárea. En una serie de trabajos consultados por él, las ramas representaron en promedio 2.1 t oscilando los valores extremos en peso, entre 2.96 t ha⁻¹ año⁻¹ Bernhard (1970) y 1.2 t ha⁻¹ año⁻¹ (Edwards, 1977).

Otro aspecto importante que menciona este autor es que la caída de la fracción leñosa gruesa está fuertemente influida por la temporada de "nortes", los cuales provocan un efecto mecánico sobre

las ramas.

Sánchez (1989) en un estudio realizado para determinar los comportamientos de distribución espacial y temporal de hojarasca, entre sitios de vegetación primaria y secundaria de la misma selva, estimó que el aporte de ramas también en este trabajo, osciló entre el 15 y 18% respectivamente, del total de la hojarasca producida en un año. Las ramas alcanzaron su mayor producción en la época de "nortes".

Finalmente la descomposición de ramas, objetivo primordial de este estudio, se trata por primera vez para "Los Tuxtlas", teniendo únicamente como antecedente algunos estudios sobre la descomposición de la fracción foliar. En este caso pueden mencionarse el trabajo de Alvarez y Becerra, (en preparación) donde comparan por un lado las diferencias entre sitios (claros y selva) y por otro se contrastan variaciones topográficas (planos y pendientes). No se encontraron diferencias significativas en la descomposición en ambos parámetros, aunque si se hallaron diferencias significativas entre especies, y entre las temporadas de lluvias y de sequía.

3.-OBJETIVOS

-Describir y analizar los procesos de caída, descomposición y acumulación -en función del peso seco- de la fracción fina lefosa (incluidas varias especies), en una selva húmeda tropical.

-Determinar las tasas de descomposición de las ramas finas de *F. yaponensis* Desv. y *N. ambigens* Blake, en relación con los cambios en peso remanente y gravedad específica, durante un ciclo anual.

-Evaluar las tasas de caída de ramas finas de *F. yaponensis* Desv. y *N. ambigens*.

LA ZONA DE ESTUDIO

1.-ASPECTOS GENERALES

1.1).- Ubicación geográfica

La Estación de Biología Tropical "Los Tuxtles" se localiza al SE del estado de Veracruz, paralela a la línea costera del Golfo de México. Ocupa una extensión de 700 ha, localizadas entre los 38° 34'-38° 36' de latitud Norte y los 95° 04'-95° 09' de longitud oeste. (Martínez-Ramos, et al. 1985, en Gómez, 1985) (Figura 2).

1.2).- Orografía

Como la estación esta enclavada en la sierra de los tuxtles, pertenece al eje neovolcánico transversal (López-Ramos, 1981), y por ello muestra un relieve muy irregular (accidentado). Entre sus principales elevaciones destacan el Volcán Sn. Martín (1658 m) y el Cerro del Vigía (800 m).

García (1988) menciona que para la región de los tuxtles, existen

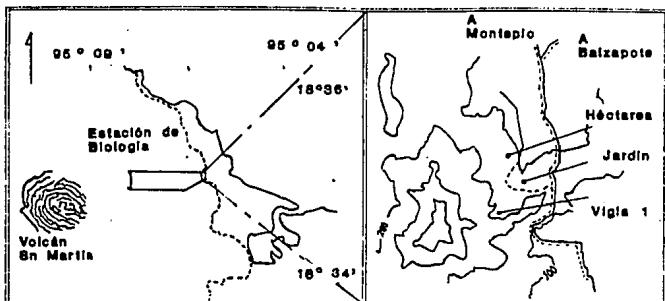


Figura 2 Localización de la Estación de Biología Tropical-
"Los Tuxtlas", Ver.

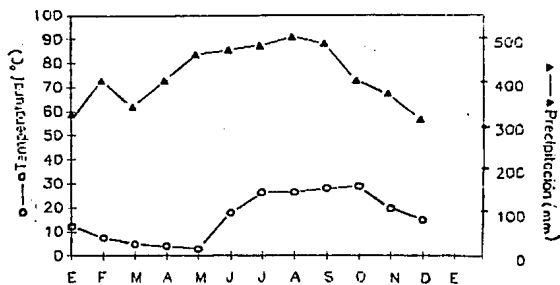


Figura 3 Climograma de la Estación de Coyame, expone la-
temperatura y precipitación promedio mensual (1968-
1981); tomado de Ibarra 1985.

unidades morfológicas provenientes de diversos orígenes: volcánico, por erosión, fluvial y marino.

1.3).- Geología

El Área de estudio corresponde, de acuerdo con Ríos Macbeth (1952) al Oligoceno reciente (Cenozoico). Fundamentalmente se distinguen 3 épocas basadas en las estructuras volcánicas:

-Periodo Oligocenico (arcillas tobáceas y areniscas sedimentarias y calizas (Flores, 1971 en: Alvarez 1988).

-Plio-Pleistocenico (flujos basálticos en cuencas riverinas, cubiertas gruesas de 3 a 50 m).

-Otro periodo (conos de escoria localizados al NE de Sn. Andrés).

1.4).- Edafología

En general hay pocos los trabajos de la región, pero Chizón (1984) señala que el suelo es joven y poco desarrollado. Este autor considera cuatro unidades cartográficas de suelos que caracterizan a una zona de pendientes pronunciadas con horizontes orgánicos de 5 cm, y debido a la pendiente y juventud geológica no han desarrollado

todos sus horizontes, aunque destacan el A y B.

Entre los suelos que mencionan Andrie (1964), Sousa (1968), Flores (1971), Rico (1972) y Chizon (1984) (citados por García, 1988) para la estación "Los Tuxtlas", se encuentran: andosoles, litosoles, regosoles, gleisoles, feozems, luvisoles y latosoles.

García (1988) caracterizó 4 tipos de suelos con base en la textura, color, profundidad y altitud. El primer tipo eran suelos profundos a moderadamente profundos, de color negro, limo-arenoso, bien drenado. El segundo tipo eran suelos superficiales de color negro, limo-arenoso de buen drenaje. El tercer tipo está representado por complejos de suelos profundos a moderadamente profundos y superficiales, negros, arcillosos, y de drenaje imperfecto. Finalmente un complejo de suelos similares en profundidad al complejo anterior pero de color rojizo limo arenosos.

El rango de pH observado en estos suelos es 6.5 - 7 y de cantidad de materia orgánica es de 0.72-15.5%.

Un estudio más reciente es el que están llevando a cabo Sommers *et al.*, (datos no publicados), aún cuando no ha sido finalizado ya ha producido sus primeros resultados, se mencionan sintéticamente a continuación:

La estructura de los suelos es de regularmente fina a masiva y

compacta. Su textura es limosa en el horizonte superior y arcillosa a mayor profundidad. Tienen un porcentaje de arena del 10% y de porosidad del 40%. El contenido de humedad de estos suelos es del 8 % a 40 cm de profundidad y varía con la profundidad. El pH es de 6.8-6.2, mientras que la capacidad de intercambio es de 11.4-34.4 meq/100g. Finalmente el porcentaje de materia orgánica oscila entre 0.12 y 6.8% (Sommers *et al.*, datos no publicados).

1.5).- Hidrografía

El drenaje neto de la región es radial y los lagos son originados en sitios de pendientes empinadas que lentamente se vuelven planos hasta alcanzar el nivel de base. A due con la peculiar orografía, estos cuerpos fluviales se originan en planos amplos con abundantes áreas pantanosas. Las vías principales son: río máquinas, río cañas, arroyo de oro, entre otros y la laguna Zacatal es de tipo permanente, aunque existen en la zona otras de tipo estacional (García *op. cit.*).

1.6).- Clima

La clasificación de Köopen adaptada para el territorio nacional de García (1964) lo define como Af(m)w''(i')g o cálido húmedo con abundantes lluvias todo el año.

1.6.1.) Vientos

Como parte de la circulación atmosférica que domina gran parte del territorio, los vientos alisios provenientes desde la celda anticiclónica Bermuda-Azores provocan grandes aportes de humedad (Soto, 1976).

Otros fenómenos climáticos importantes, influidos por las fluctuaciones en la circulación general del hemisferio norte, que afectan a la zona de "Los Tuxtlas" son:

- i) La habitual presencia de vientos huracanados, localmente denominados "Nortes", a fines del otoño y durante el invierno (Sarukhán 1978 en: Martínez-Ramos, 1985); ocurren de septiembre a febrero y varían en intensidad y duración viajan aproximadamente a 60 km por hora proporcionando el 15% de la precipitación anual total (Estrada 1985, en Gómez, 1985).
- ii) Los ciclones tropicales favorecen el incremento de la precipitación durante los meses de septiembre a octubre, viajando a una velocidad de 300 a 500 km (Jáuregui, 1975).
- iii) En otoño se presenta un aire polar durante el mes de agosto que se manifiesta en una disminución de la precipitación, conocido como canícula.

1.6.2.) Temperatura

Dentro de la reserva prevalecen 3 zonas térmicas citadas por García (1964 en García 1988) se mencionan a continuación :

- Muy caliente, localizada hacia el SO con una temperatura media anual (T.M.A.) de más de 26 °C (una porción muy pequeña de la reserva).
- Caliente, T.M.A. entre 24 y 26 °C. Dominante en la zona, aprox. hasta los 300m de altitud .
- Medio Caliente: la T. M. A. entre 18 °C dentro de los 700 y 800 a 1500 o 1700 m.s.n.m.

Mientras que a nivel anual, en un estudio realizado por Soto (Op. cit.) donde evaluó 14 estaciones climatológicas indicó que la temperatura máxima promedio corresponde al mes de mayo (35.3- 41.4 °C), mientras que la mínima se presentó en los meses de enero a Diciembre (16.6 °C). Cabe señalar que la T.M.A. global oscila entre (24.2-27 °C) (Ibarra, 1985) y en altitudes por abajo de los 700 m es cercana o ligeramente inferior a 18 °C (Alvarez, 1976).

1.6.3) Precipitación

Se distinguen dos periodos donde existen diferencias en

precipitación: la temporada de "lluvias" y la de "secas"; la primera corresponde de junio a octubre con un promedio de 486 mm/mes en tanto que la segunda es de marzo a mayo con una precipitación no menor a 100 mm. La precipitación anual promedio es de 4900mm (Figura 3).

1.7) Vegetación

El tipo de vegetación predominante es una Selva Alta Perennifolia (Miranda y Hernández X., 1963), o Bosque Tropical Perennifolio (Rzedowsky, 1966).

Fisionómicamente la altura del dosel oscila entre 30 y 35 m, la mayoría de las especies no trepadoras, de diámetro a la altura del pecho (d.a.p.) mayor de un cm son aproximadamente el 90% perennes y entre 11-15% de las especies deciduas alcanzan el dosel, de acuerdo a un estudio realizado por (Bongers *et al*, 1988) .Sin embargo ocurren diferencias en la fisionomía debidas fundamentalmente a propiedades intrínsecas de la comunidad (distribución espacial y dinámica sucesional). Según Ibarra (1985) la selva es esencialmente un mosaico de piezas de vegetación en diferentes etapas serales, sujeta a elevada tasa de perturbación en la que predominan etapas sucesionales iniciales, que están influidas decisivamente por las abruptas pendientes, escasez de suelo y fuerte acción de los vientos.

Por otra parte la estratificación de la selva varía considerablemente de un sitio a otro. Sin embargo diversos autores hacen referencia a 3 estratos, los cuales comprenden de 0 a 10 m, de 10 a 20 m y de 20 a 35 m según la recopilación efectuada por Ibarra *Op cit.* (1985); se indican a continuación:

El primero estrato está caracterizado por la presencia de las especies: *Astrocaryum mexicanum*, *Faramexa occidentalis* y *Trophis racemosa*; en cambio en el segundo destacan *Pseudolmedia oxyphilaria*, *Stemmadenia donell-smithii* *Croton glabellus*. Finalmente el tercer estrato se encuentran: *Nectandra ambigens*, *Poulsenia armata*, *Dussia mexicana* y *Brosimum alicastrum*, entre otras.

En contraposición a lo anterior Bongers *et al.* (1988) reconocen un sólo estrato inferior, claramente diferenciable, constituido por las palmas y arbustos. Y opinan también que esta estratificación no se observa en niveles superiores del dosel de la selva.

Florísticamente las familias mejor representadas son: Araceae, Bignoniaceae, Compositae, Eubhorbiaceae, Graminae, Leguminosae, Moraceae, Palmae y Piperaceae (Ibarra *Op.cit.*)

METODOLOGIA

1.- ESTUDIOS PREVIOS AL MUESTREO

Dada la gran variación existente en las ramas finas, tanto en dimensiones, como en el estado de descomposición en el que ingresan a la selva, tuvieron que realizarse por un lado la selección de especies y por otro la elección del tamaño de las ramas a estudiar.

1.1).- Selección de las especies de estudio

Las especies se eligieron *F. yaponensis* Desv. y *N. ambigens* Blake, por tratarse de dos especies importantes en su aporte al volumen de hojarasca, además forman parte de las especies que están determinando la fisonomía y estructura de la selva, y porque se conocen datos parciales de producción y descomposición de ambas especies, pero sobretodo porque se contrastan dos propiedades de dureza, teniendo ramas blandas la primera especie y duras la segunda.

1.2).- Elección del tamaño de las ramas y las trampas

Con relación a las observaciones en el campo, las ramas finas

("leaf litter", "fine litter", o "small litter" (Golley, 1975; Klinge 1973, 1978; Vitousek, 1984 y Proctor, 1984; citados por: Dantas, 1989) tuvieron una mayor concentración en el suelo. Whitmore (1988), Songwe (1988). Proctor (1983) y Golley *et al.* (1975) relacionan las ramas finas con un diámetro inferior o igual a dos centímetros, mientras que la fracción gruesa excede a tal diámetro.

Para poder caracterizar los tamaños de las trampas y las ramas se establecieron, en un principio, los siguientes objetivos:

- 1.- Conocer la variabilidad (largo y diámetro) de las ramas finas presentes en el suelo de la selva, y así poder determinar si existía relación entre estos parámetros.
- 2.- Establecer, en función de lo anterior, el tamaño máximo de las ramas y las trampas para el experimento de descomposición.
- 3.- Buscar criterios para a caracterizar un determinado estado de descomposición.

Considerando la propuesta de Healey y Swift (1971, en Chapman, 1976)de que el estudio de las ramas requiere la utilización de parcelas de tamaño conocido, en Diciembre de 1989, se ubicaron bajo la copa de dos árboles de *N. ambigens* y uno de *F. yoponensis*, se bajo los cuáles, se colocaron por cada árbol seis cuadros, dos de

cada área (1m², 25m² y 100m²) respectivamente.

Fueron recogidas las ramas de cada cuadro de acuerdo a las siguientes categorías diámetricas:

diámetro	abreviatura	rango (cm)	cuadro donde se muestreaba del perímetro
1	d1	<2	1m ²
2	d2	>2 <15	25m ²
3	d3	>15	100m ²

Otro punto importante es que en cada cuadro, de las ramas colectadas se tomaban datos de: diámetro, longitud, estado de descomposición, y la presencia de organismos (hongos, hormigas, termitas, etc.). El estado de descomposición se determinó cualitativamente utilizando las categorías propuestas por Castillo (1987) que consideran entre otras cosas el hecho de poder cortar o no la madera con herramienta y la cantidad de humedad.

Asimismo, las ramas de cada especie eran reconocidas tomando como base características macroscópicas de la corteza, tales como el color, tipo de estipulas, textura, etc, además de la arquitectura de las ramas y la presencia de las hojas.

Dado que los datos del d3 fueron pocos, sólo se analizaron los datos para los otros diámetros.

De los datos obtenidos se determinó el tamaño máximo de las ramas para ser utilizadas en el experimento de descomposición, este correspondió a un diámetro menor o igual a 2 cm (d1) con su longitud de 11 cm, y a un diámetro superior a 2 cm (d2) y longitud de 19cm. En ambas especies las ramas fueron cortadas de acuerdo a estas características.

También para las trampas se estableció que el tamaño máximo esperado correspondió a las dimensiones de 15 X 15 X 30cm (anchura X altura X longitud).

Por último en Marzo de 1990, se incrementó el número de árboles a 4 por especie, así como el número de cuadros por árbol, haciendo un total de 4 cuadros de 25m² y 8 de 1m². Así por especie se tenían 16 cuadros de 25m² y 32 de 6m². Estos cuadros fijos sirvieron de base para el estudio de caída de ramas, a la par que se tomaron ramas para el experimento de descomposición en los meses de Abril y Mayo 1990.

2).- TIPOS DE MUESTREO UTILIZADO EN EL TRABAJO DE CAMPO

Se emplearon tres técnicas referidas a caída, acumulación y descomposición de las ramas de ingreso reciente al suelo de la selva.

2.1).- Caída y acumulación de ramas global

Se evaluó directamente de los resultados de peso seco de la técnica de muestras pareadas, que se describirá posteriormente. La caída se estimó para poder calcular la tasa K de descomposición.

2.2).- Caída y acumulación de ramas por especie

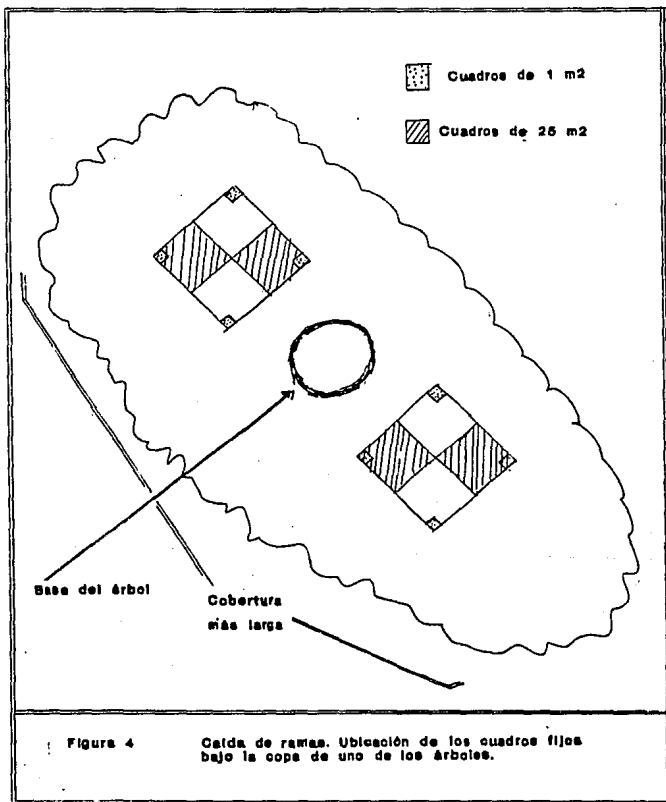
La caída y acumulación de ramas se cuantificó para relacionarla con aspectos de descomposición de las especies.

Se utilizaron los cuadros fijos descritos en la sección previa, los cuales se encontraban orientados a lo largo del diámetro más largo de la cobertura del árbol (Figura 4).

La localización de los árboles fue la siguiente:

N. ambigens: el árbol 1 y 2 se encuentran en una área de selva con dosel cerrado, del cerro del vigía, cercanos al circuito 1; mientras que los árboles 3 y 4 estaban en una zona de selva con dosel cerrado, denominada la hectárea, donde se han realizado varios estudios, como los de Bongers (*et al.*, 1988), Alvarez (1984, 1988), Carabias (1979), y Sánchez (1988).

F. yoponensis: Los árboles 1 y 2 se ubicaron cercanos a los árboles 3 y 4 de *Nectandra*. Los árboles 3 y 4 de *Ficus* se encontraban en el área de vegetación secundaria del Jardín botánico de la estación de Biología (Figura 2).



En los cuadros fijos de ambas especies se evaluó mensualmente el ingreso de ramas, para las dos categorías (d1 y d2), de acuerdo a los siguientes criterios:

- 1.- En los cuadros de 1 m² sólo se colectaban las ramas del d1 y se excluían las del d2; el proceso inverso ocurría en los cuadros de 25 m².
- 2.- Se recogían ramas únicamente de *Ficus* o *Nectandra*, según el caso.
- 3.- El material en contacto con el suelo fue el único que se colectó.

2.3).- Descomposición global (incluidas todas las especies)

Esta parte experimental se basó en la técnica de **muestras pareadas** (Wiegert y Evans 1962, 1964).

La técnica consiste en colocar dos cuadros de la misma área uno frente al otro. A t_0 se recogen las ramas de la primera parcela, y a un tiempo posterior t_1 se recogen las de la segunda parcela; además se colectan las ramas que ingresaron entre t_0 y t_1 a la primera parcela. Del material colectado obtiene el peso seco. Las diferencias en peso seco (entre el material presente en el suelo y el que ingresa) permiten calcular constantes de descomposición

mensuales y anuales, junto con la producción acumulada, y la caída. Esta última se toma directamente de los datos de la parcela donde ingresaron las ramas.

Para aplicar esta técnica en el campo, se colocaron en Marzo de 1990, 12 cuadros fijos (6 cuadros de 1 m² y 6 de 25m²) en un transecto de 60 m. con orientación N-S. Cabe señalar que es la primera vez que se aplica el transecto (Figura 5).

En Abril de 1990, frente a esta hilera de cuadros se colocó otra hilera de cuadros de la misma área y número, siguiendo la misma orientación.

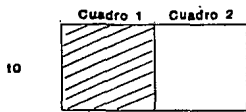
Cada mes se trazaba un nuevo transecto, del tal manera que los cuadros se desplazaban en espacio y tiempo.

Los criterios de selección del material de los cuadros fueron los siguientes:

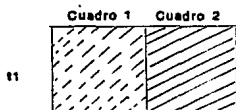
Se colectaron dentro del cuadro todas las ramas de todas las especies, eliminando las lianas y bejucos, junto con las ramas fragmentadas (donde no se pudo determinar el diámetro), además de aquellas que no estuvieron en contacto con el suelo.

En las cuadros de 1m² fueron excluidos los peciolos u otros que no fuesen ramas, o que no correspondieran al di. Por su parte los

La técnica de muestras pareadas

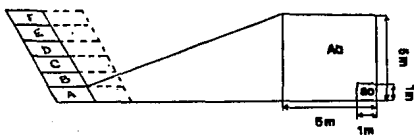


A t₀ se colectan las ramas del cuadro 1



A t₁ se colectan las ramas del cuadro 2, pero además nuevamente se colectan las del cuadro 1

Transecto del experimento de descomposición



A₀ representa los cuadros del d₂, se hacen lo propio para el d₁ ambos son muestreados a t₀; la serie de cuadros con líneas punteadas es para t₁, nuevamente se muestra A₀ y S₀.

Figura 5 Experimento de descomposición de ramas incluidas varias especies.

cuadros de 25m², se usaron para coleccionar ramas del d2.

2.4).- Descomposicion de *N. ambicens* y *F. yoponensis*

Para el experimento de descomposicion de ramas de *N. ambicens* y *F. yoponensis*, se usó la técnica de cosecha, la cual consiste en colocar ramas de peso y tamaño conocido dentro de trampas o cajas de malla metálica, y recogerlas en tiempos posteriores. Por ello, en cada caja fueron puestas 8 ramas (cuatro de cada diámetro), 2 ramas testigo y su repetición. Cada trampa tenía una repetición (Figura 6).

Dentro de cada sitio fueron establecidas al azar lotes de 24 cajas.

Tres sitios de selva sirvieron a este experimento:

N. ambicens sitio 1: se localiza en el cerro del vigia 1, en el circuito 1, y corresponde al árbol 1 del experimento de caída de ramas.

N. ambicens sitio 2: está situado aproximadamente a 200 m del sitio 1; a diferencia de los otros sitios, las trampas de este lugar contenían ramas del d1 de ambas especies, de tal manera que es el sitio 2 de *F. yoponensis*.

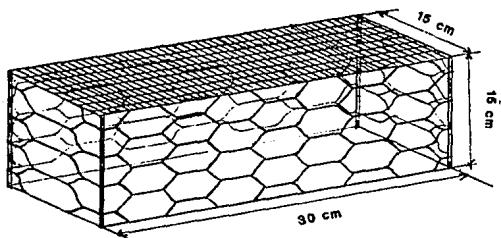


Figura 6

La trampa de malla metálica. "techo" y "piso" de malla de plástico (1mm de apertura), paredes de malla metálica. (2.5 cm de apertura), y estacas de aluminio

F. yoponensis sitio 1: Está ubicado en el árbol 1 de caída de ramas de esta especie, y las cajas compartieron ambos diámetros.

Las colectas de dos cajas de ramas por sitio, se realizaron mensualmente para el d1, y bimestralmente para el d2.

3.-ANALISIS DE LABORATORIO

3.1).- Manejo de las muestras

Las muestras provenientes de las técnicas de cuadros fijos y muestras pareadas, se separaron de acuerdo con los criterios especificados.

Posteriormente el material se metió a bolsas de papel estraza, y se secó en un horno a 90° C, durante 25 días.

Por otra parte las muestras obtenidas de la técnica de cosecha, se pusieron en fragmentos de papel aluminio, en charolas de disección, secándose en horno durante 3 días a 90° C.

3.2).- Obtención del peso remanente

La proporción de peso remanente se estimó através del cociente Peso seco final/peso inicial de la muestra secada al aire, expresado en porcentaje.

3.3).- Obtención de la gravedad específica

Al igual que el peso remanente, en la gravedad específica se utilizó para calcular la tasa de descomposición de ambas especies. En este caso, se utilizó un fragmento de rama que fue cortado, secado sobre un pedazo de papel aluminio en horno a 90° C, y pesado en balanza analítica. Posteriormente, mediante una aguja de disección, el fragmento se introducía en un recipiente que contenía 50 ml. de agua, del que se conocía su peso. El peso desplazado por el fragmento se pesaba, y con esta diferencia de pesos se determinó la gravedad específica, usando el cociente Peso de la muestra/peso del volumen desplazado (Barajas M., Com. pers.).

4.- ANALISIS DE LOS DATOS

Se mencionan la secciones donde fue necesaria su aplicación.

tasa r

Para el cálculo de esta constante se empleó la fórmula propuesta por Wiegert y Evans (1962, 1964):

$$r = \text{LN} \frac{W_1/W_0}{t_1 - t_0} \quad \text{donde:}$$

W_0 es el peso seco en la parcela 1 cuyo material se removió a t_0 .
 W_1 es el peso seco en la parcela 2, cuyas ramas se colectaron a t_1 :
y t es el tiempo expresado en días.

tasa K

La estimación de esta tasa requirió el empleo de la fórmula de Jenny *et al.* (1949) y Olson (1963):

$$K = \frac{I}{X_{\text{mss}}} \quad \text{donde:}$$

I es el material muerto que ingresa (caída de ramas) y X_{mss} es el material muerto presente en el suelo (ramas sobre el suelo).

Peso remanente

La proporción de peso remanente se estimó a través del cociente que relaciona el Peso final/peso inicial, expresado en porcentaje.

Gravedad específica

Se utilizó el cociente Peso de la muestra/peso del volumen desplazado para determinar esta variable.

5.- ANALISIS ESTADISTICO DE LOS RESULTADOS

A continuación se presentan los análisis que se usaron por cada sección metodológica:

4.1).- Variabilidad del tamaño de las ramas

Fueron elaborados histogramas de frecuencia de diámetro y longitud para ambas especies en sus dos diámetros. Aplicándose pruebas no-paramétricas para comparar diferencias en diámetro y longitud entre cuadros.

En el caso de *N. ambigens* para cada diámetro se aplicó la prueba de Kruskal-Wallis (Spain, 1982 y Siegel, 1986) para comparar entre sitios, en tanto que para confrontar los sitios de *F. yaponensis* se utilizó la prueba de U-Mann Whitney (Siegel, *Op. cit.*).

4.2).- Caída de ramas

Se aplicó un análisis de varianza multifactorial (Steel y Torrie, 1980) considerando el cambio en el peso seco con respecto a

2 diámetros X 4 árboles X 12 colectas, por especie.

Posteriormente mediante una prueba de rango múltiple de Tukey se compararon dichos factores para determinar que valores formaban grupos homogéneos.

4.3).- Descomposición

4.3.1).- Descomposición global (incluidas varias especies)

tasa r

Con los datos obtenidos por esta ecuación, se aplicó un análisis de varianza multifactorial,

2 diámetros X 12 colectas.

Finalmente mediante un análisis de rango múltiple de Tukey se establecieron los grupos homogéneos en tiempo y diámetro.

tasa K

Dadas las características de los valores de esta tasa, fue necesaria la transformación de los mismo obteniendo su raíz cuadrada. A los datos resultantes de esa transformación se les aplicó análisis de varianza multifactorial.

2 diámetros X 12 colectas.

4.3.2).- Descomposición por especie

Peso remanente

Con estos datos se utilizó un análisis de varianza múltiple y una prueba de rango múltiple de Tukey.

2 especies X 2 sitios X 12 colectas

Gravedad específica

Se aplicaron las mismas pruebas que en el caso del análisis del peso remanente para medir la influencia de:

2 especies X 2 sitios X 12 colectas en la gravedad específica.

RESULTADOS

Al final de este capítulo se presenta un resumen de los resultados (Tabla 5).

1.-VARIABILIDAD DEL TAMAÑO DE LAS RAMAS

Nectandra ambigua Como se muestra en la figura 7, esta especie tuvo mayor cantidad de ramas de diámetro de 0.08 a 0.2 cm con longitudes de 6 a 13 cm para el d1 (o menor de 2 cm), mientras que para el d2 (>2 cm <15 cm) las ramas fluctuaron en diámetro entre 1.3 y 1.6 cm, sin embargo sus longitudes cubrieron su máximo entre los 15 y los 30 cm.

De la comparación entre sitios resultaron significativas las diferencias en las longitudes ($p < 0.001$) del d1, y $p < 0.001$ del d2); sin embargo los diámetros no manifestaron cambio alguno entre los sitios ($p_{d1} = 0.06$ y $p_{d2} = 0.08$) (Apéndices 1a-1d).

Ficus yoponeis En la Figura 8 puede verse que en el d1, los diámetros más frecuentes estuvieron entre los 0.2 y 0.3 cm con longitudes menores de 20 cm, mientras que el d2 mostró valores en diámetro entre 1.5 y 1.9 cm y las longitudes de 12 a 35 cm.

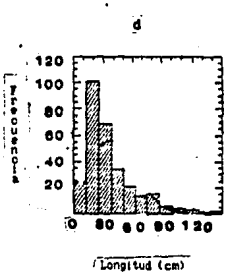
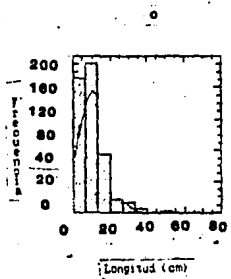
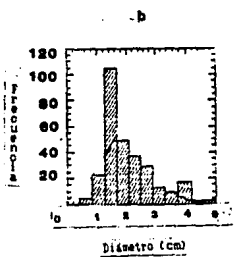
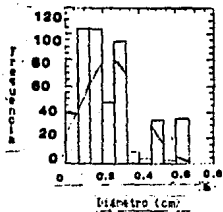


Figura 7 Histograma de Frecuencia de diámetro y longitud para ramas de *M. ambigua* en 4 sitios de selva; a y c corresponden al d1, y b y d al d2.

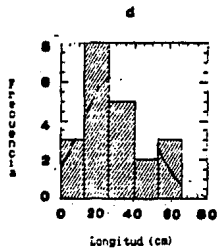
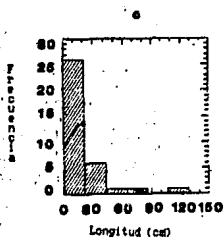
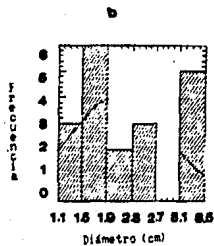
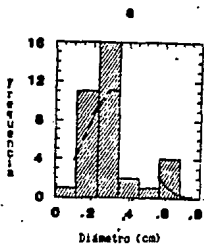


Figura 8 Histograma de Frecuencia de diámetro y longitud para ramas de *F. yoponensis* en 2 sitios de selva; a y c representan al d1 b y d al d2.

Al comparar los sitios, se encontraron diferencias significativas en los diámetros ($p_{d1} = 0.01$ y $p_{d2} = 0.01$) Apéndice 2.

En lo referente a las longitudes, en el d1 no hubo diferencia ($p = 0.178$); sin embargo, en el d2 las longitudes si fueron diferentes entre los sitios ($p = 0.01$) (Apéndice 2).

2.-CAIDA DE RAMAS

En la Figura 9 se muestra el promedio del ingreso de ramas mensual incluidos todos los sitios para cada especie en sus dos diámetros.

A continuación se describirán los comportamientos por especie:

N. ambigua Ambos diámetros presentaron un pico máximo de caída en el mes de octubre, de $7 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ para el d1 y $38 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ para el d2. Los picos mínimos para el d1 correspondieron a los meses de Junio y Enero con $2.6 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ cada uno, y en el d2 fueron los meses de Junio y Agosto, con $0.86 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ y $1.5 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ respectivamente.

Los picos máximos y mínimos fueron significativos entre colectas ($F = 2.388$, $p < 0.05$) (Apéndice 3a y 3b).

También entre diámetros hubo diferencias significativas ($F =$

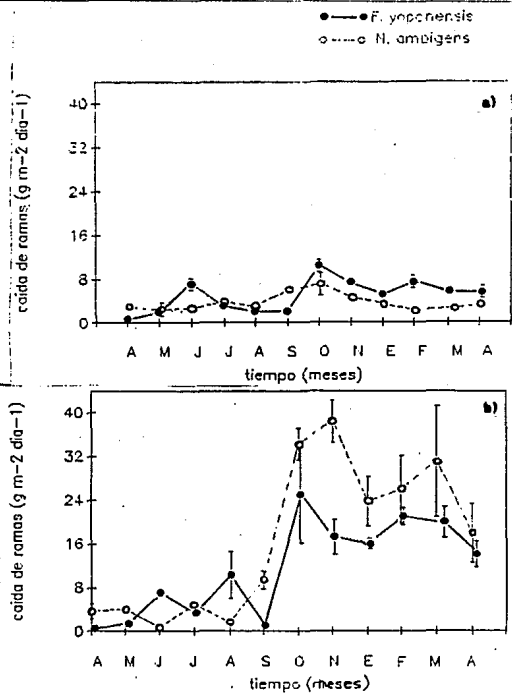


Figura 9 Caída de ramas expresada como promedio mensual para *N. ambigens* y *F. yaponensis*, a) del d1 y b) del d2. (+— Error standar)

21.408, $p < 0.001$) (Apéndice 2a y 2c). Sin embargo, los árboles (sitios) no mostraron diferencias ($F = 0.068$, $p < 0.05$) Apéndices 2a y 2d.

La caída anual total de ramas, expresada como un promedio de los sitios, fue de 33.1 g en el d1 y de 156.903 g m^{-2} día $^{-1}$. Como se señala en la figura 10 a. Esta especie contribuyó con mayor biomasa leñosa en el sitio 1 (para los dos diámetros).

F.yoponensis se distingue en la figura 9b que para el d1 son dos los picos de mayor caída de ramas, uno en Junio-90 y otro en Octubre del mismo año, siendo de 7 g m^{-2} día $^{-1}$ y 10 g m^{-2} día $^{-1}$, respectivamente. El d2 aportó su máxima caída en el mes de Noviembre (25 g m^{-2} día $^{-1}$).

Además, se observa que la caída mínima en ambos diámetros se presentó en los meses de Abril, Mayo y Septiembre con valores de 0.7, 1.9 y 1 g m^{-2} día $^{-1}$ en el d1 y 0.4, 1.3 y 1.2 g m^{-2} día $^{-1}$ para el d2. Tanto los picos máximos como mínimos fueron significativamente distintos al resto de las colectas ($F = 3.189$, $p = 0.001$); además entre árboles no hubo diferencias ($F = 1.17$, $p = 0.32$) (Apéndices 4a-4c). Entre diámetros, sí hubo diferencias significativas ($F = 14.46$, $p < 0.001$) Apéndice (4a y 4d).

Por otra parte, en lo que se refiere a la caída anual total promedio para los sitios fue de 58.96 g m^{-2} día $^{-1}$, en el caso del

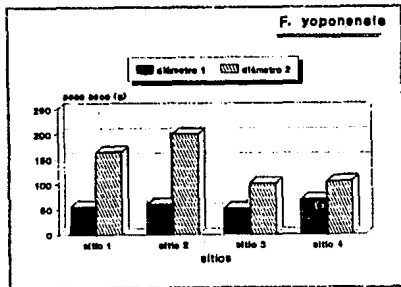
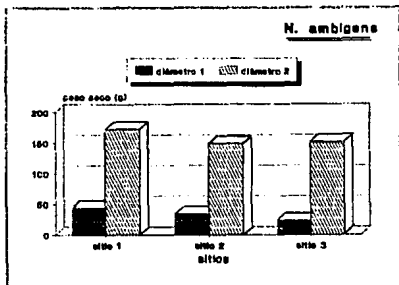


Figura 10 Caída de ramas expresada como promedio total anual ($g\ m^{-2}\ día$) por especie, sitio y categoría diamétrica.

d1, y de 142.32 g m⁻² día⁻¹ en el d2.

Cabe mencionar que en el sitio 4 esta especie proporciona mayor biomasa en el d1, pero en el d2, la principal fuente es el sitio 2 (Figura 10b).

Finalmente, el abocarse a un cierto rango de diámetro de ramas se está produciendo una subestimación de la biomasa leñosa total. Asumiendo las restricciones que se producen por diferencias metodológicas, en la tabla 3 se comparan la biomasa leñosa producida para cada categoría en el sitio de estudio, exceptuando árboles muertos en pie.

La tabla 4 muestra el ingreso de ramas global para otras selvas dentro de cada categoría diamétrica, y puede decirse que los datos encontrados se encuentran dentro del rango.

3.-DESCOMPOSICION:

3.1).- Descomposición global

Tasa r.- en la figura 11 se presentan un pico de mayor descomposición para ambos diámetros en Noviembre-Enero. El pico mínimo de descomposición se observa para el d1 en Febrero y para el d2 en el mes de Marzo-91. los meses restantes el comportamiento es más o menos homogéneo.

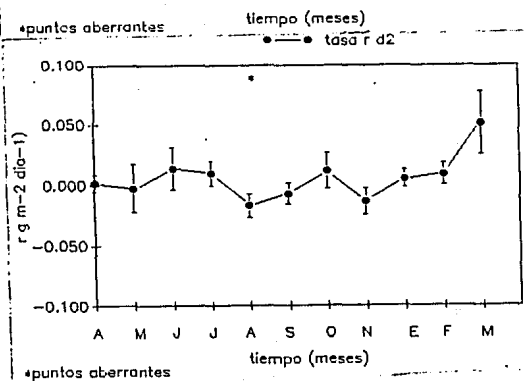
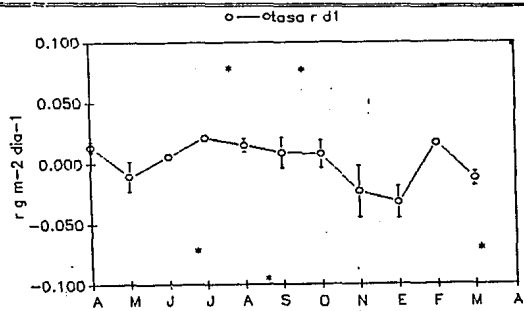


Figura 1) Descomposición (tasa r) expresada como un promedio mensual $g\ m^{-2}\ dia^{-1}$ (* - error estándar), a- d1, b- d2

Tabla 3 Comparación en peso seco g m⁻² día⁻¹ con otras selvas del mundo.

Lugar	A.	M.	P.	Rango cm	Autor(es) año
Barro Colorado, Panamá.	0.083	230	>0.4	<2.5	Haines y Folster 1977
Colombia	0.075	309	<3.5		Folster y de las Salas 1978.
	0.075	197	<3.6		
Guyana Francesa	1.0	192			Puig 1980
Mansua, Brasil	1.0	99			Franken et al 1979
Montañas Azules, Jamaica	1.0	152	-		Tanner 1980
		22	-		
		116	-		
		91	-		
Panamá	1.0	402	<2		Golley 1975
	4.0	451	>2		
Bakundo, Camerón	1.0	298	<2.5		Songwe 1988
		535			
Los Tuxtlas, México	1.0	60.48	<2		Muñoz 1982
	5.0	294	>2		

Tabla 4 Comparación en peso seco (Kg ha⁻¹ año⁻¹) de otros componentes de la fracción leñoso para la selva de los Tuxtlas, Veracruz.

Categoría	U. M.	Kg ha ⁻¹ año ⁻¹	Autor y Año
Grandes ramas y troncos.	100m ²	1640- 2890- 2023 a	Alvarez 1988
hojarasca fina	1m ²	1.028- 1.3- 0.75 b	Sánchez 1989
General (<2cm)	1m ²	1.632	
(>2<15)	5m ²	7.950	
			Este estudio
<i>N. ambigua</i>	1m ²	1.217	
	5m ²	5.284	
<i>F. yoponenensis</i>	1m ²	1.574	
	5m ²		3.702

U. M. unidad muestral a-promedio de 3 años b-promedio de 3 sitios en un año.

Cada uno de los picos señalados anteriormente fueron significativamente distintos con respecto a las otras colectas ($F=3.069$, $p=0.001$) (Apéndices 5a y 5b), aunque la descomposición no mostró cambios significativos respecto al diámetro ($F=0.622$, $p=0.44$) (Apéndices 5a y 5c).

Tasa K.— La figura 12 señala que la tasa k en ambos diámetros presenta dos picos mínimos en Mayo-90 y Marzo-91, y 1 pico máximo Noviembre. En el caso del d2, ocurre la tasa máxima en Enero.

De los análisis puede verse que tanto los valores máximos como mínimos fueron significativos entre colectas ($F=2.877$, $p<0.05$), y entre diámetros no hubo diferencia ($F=0.001$, $p=0.9$) (Apéndices 6a-6c).

3.2).— La tasa k, la producción acumulada y la caída de ramas a partir de la técnica de muestras pareadas.

En la figura 13 se muestra un balance parcial de la producción acumulada en el suelo de la selva, y el ingreso de las ramas para cada categoría de diámetro. Comparando estas gráficas con la figura 12, puede verse que los tres procesos: caída, descomposición y producción acumulada en el suelo están vinculados; por ejemplo, en el d1, el proceso de caída de ramas parece mostrar un patrón inverso a la producción acumulada, debido a que es muy notorio que cuando se incrementa drásticamente la caída de ramas la producción acumulada

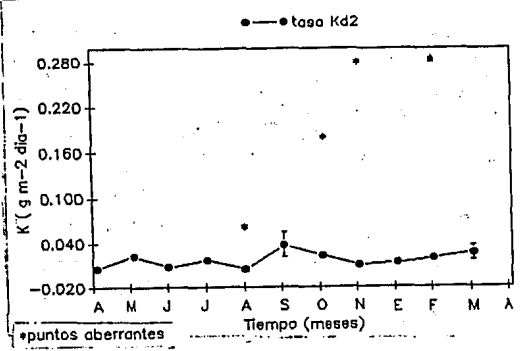
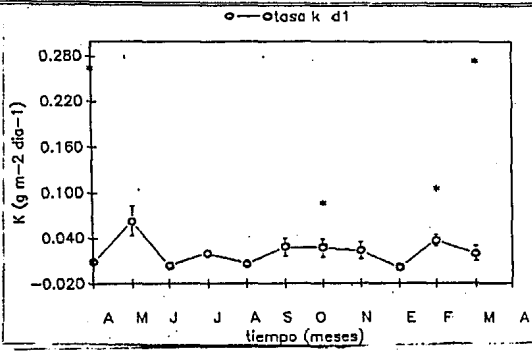


Figura 12 Descomposición (tasa k) expresada como un promedio mensual (g m⁻² día⁻¹) (— E. E.). a- d1, b- d2.

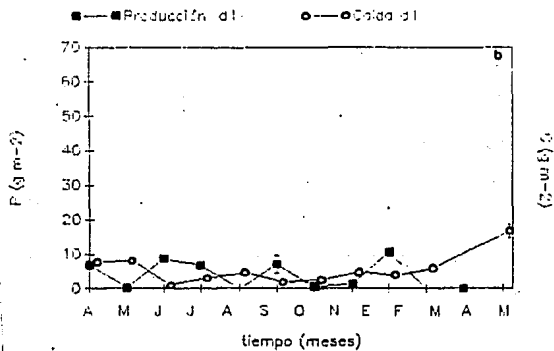
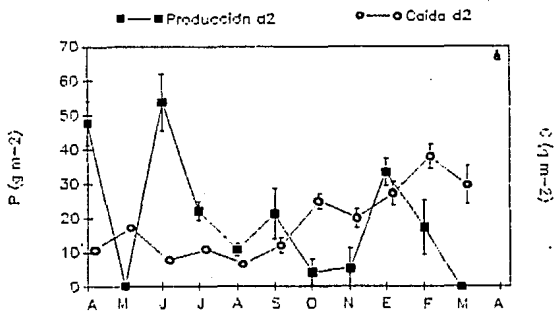


Figura 18 Balance parcial en peso seco de las ramas (producción acumulada en el suelo y caída de ramas vs. tiempo) \pm E.S. a d1, y b d2.

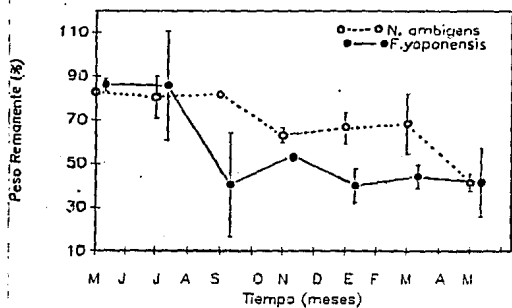
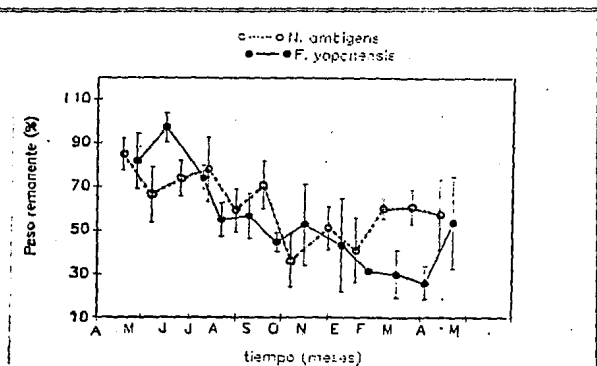


Figura 14 Descomposición por especie a través del Peso remanente (%), promedio mensual por especie y categoría diámetros (-- E. E.); a- d1, b- d2.

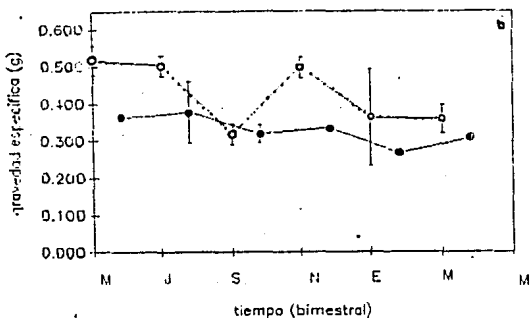
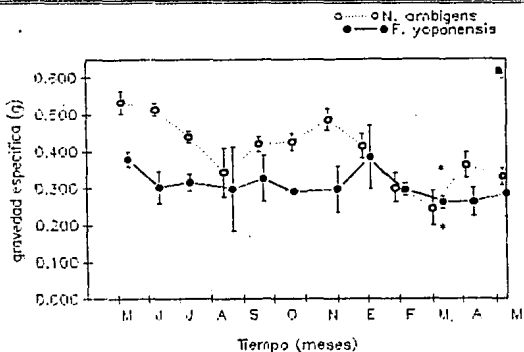


Figura 16 Descomposición por especie mediante la gravedad específica (g, promedio mensual por especie y categoría diamétrica (\pm E. E.); a-d1 y b-d2.

Asimismo entre las ramas de las especies hubo diferencias ($F=33.267$, $p< 0.001$), aunque no se evidenciaron entre sitios ($F= 1.848$, $p= 0.176$). Finalmente la única interacción significativa fue especie-sitio ($F= 6.99$, $p< 0.05$) (Apéndices 8a, 8c y 8d).

Tabla 6

RESUMEN DE LOS RESULTADOS			
PROCESO	FACTOR (ES)	VALOR DE F	SIGNIFICANCIA
VARIABILIDAD DE RAMAS	N longitud (ambos diám.) diámetro (ambos diám.)	----- -----	*** N. S.
	F longitud d1 longitud d2 diámetro (ambos diám.)	----- ----- -----	N. S. *** **
CAIDA DE RAMAS	N tiempo sitio diámetro	2.388 0.068 21.408	** N. S. ***
	F tiempo sitio diámetro	3.189 1.177 14.465	*** N. S. ***
DESCOMPOSICION DE RAMAS GLOBAL.	r tiempo diámetro	3.069 0.622	*** N. S.
	K tiempo diámetro	2.443 0.110	** N. S.
DESCOMPOSICION DE RAMAS POR ESPECIE.	P. R. tiempo sitio especie interacciones tiempo-sitio especie-tiemp especie-sitio	2.893 9.252 6.405 0.976 0.794 0.028	*** *** ** N. S. N. S. N. S.
	G. E. tiempo sitio especie interacciones tiempo-sitio especie-tiemp especie-sitio	6.976 1.848 33.267 1.235 1.219 6.995	*** N. S. *** N. S. N. S. **
Abreviaturas : N- <i>Nectandra ambigens</i> F- <i>Ficus yoponensis</i> diám.- diámetro r- tasa r K- tasa K P. R.- peso remanente G.E. gravedad específi ca ---Dato de estadística no paramétrica. Probabilidades: **p<0.01 ***p<0.005 ****p<0.001 y N. S. no significativo			

DISCUSION Y CONCLUSIONES

1.- PROBLEMAS METODOLOGICOS

1.1).-Variabilidad y Caída de ramas

Si se desea considerar a otras especies en estudios posteriores, es necesario conocer las características macroscópicas de la corteza, arquitectura de las ramas y las hojas de las especies, lo cual facilitará la identificación en campo.

Con respecto a la utilización de cuadros fijos en este tipo de estudios, y tomando en cuenta la variabilidad de caída de ramas, es mejor el uso de esta técnica al de anillos o trampas, debido a que se reduce la subestimación producida por estos últimos.

Otras ventajas que ofrece la técnica de cuadros fijos es que ingresan libremente las ramas y se trata de un método poco costoso y seguro. Una de las desventajas de esta técnica consiste en que se debe cuidar el tamaño y número de los cuadros y los criterios de colecta, porque puede producirse una sobreestimación.

Es posible que el hecho de que se encontraran diferencias entre

sitios en *Nectandra ambigens* , pero no en *Ficus yoponensis*, se deba fundamentalmente al número de cuadros utilizados para este último, y que se requirió como mínimo otro sitio para poder comparar.

1.2).-Descomposición

Por lo que se refiere a características de las especies, las ramas ingresan al suelo en condiciones "verdes" y "secas", presentandose en diversos estados de descomposición para los cuales no han sido descritos criterios cuantitativos para caracterizarlos.

Por lo que respecta a las trampas, estas tuvieron un tamaño y apertura que favoreció el desarrollo de cuerpos fructíferos de hongos macroscópicos y la introducción de insectos tales como coleópteros, hemipteros, isópodos, entre otros. De esta forma se reduce en parte la subestimación que se produce por el empleo de las bolsas de malla.

Algunos de los posibles errores en la estimación de la descomposición se pueden explicar en parte porque al tratarse de experimentos de campo existen dos variables importantes que no se están controlando, son la temperatura y la humedad, entre otras (Ezcurra y Becerra, 1987).

Con respecto a las tasas de descomposición, el comportamiento de estas tasas fue distinto, debido a que la tasa r proviene de una

relación de logaritmo natural, y la tasa k , de un modelo exponencial simple. En el caso de la tasa r , esta asume que la tasa de desaparición del material muerto, debe ser igual entre parcelas, así como que las parcelas sean idénticas en composición y peso de la hojarasca. Además, se supone con el cálculo de esta tasa que la biomasa y la descomposición del material muerto de las especies en las dos parcelas debe ser igual. Asimismo que no debe ingresar material muerto adicional durante el intervalo de medición.

Considerando lo anterior, existen varios puntos sobre los cuales debe prestarse atención:

1.- Comparando con la técnica de muestras pareadas, aquí no se restringió el acceso de material durante el intervalo de medición, principalmente porque de cierta manera este ingreso ocurre en condiciones naturales.

2.- Originalmente, esta técnica la propusieron Wiegert y Evans (1962, 1964) para cuantificar la descomposición en un pastizal, aunque posteriormente, se aplicó a diversos sistemas, entre los que se encuentran zonas inundables, mesetas, campos de maíz y retama, entre otros (Wiegert y Mc Ginnis (1975, en Singh y Gupta, 1977)). Por el contrario, Lauenroth (1970) considera que realmente esta metodología no era aplicable a otros sistemas, sobretodo por la gran heterogeneidad ambiental y estructural.

La descomposición global a través de las tasas K y r pueden estimarse mediante la técnica de las muestras pareadas, porque refleja el comportamiento de la descomposición a nivel de la comunidad. Ello será posible siempre y cuando se delimiten claramente los criterios de selección de las muestras en las parcelas.

2.- LA VARIABILIDAD EN EL TAMAÑO Y CAIDA DE RAMAS

2.1).-Heterogeneidad temporal

Anderson y Swift (1983) señalaron que la caída de ramas es muy variable en espacio y tiempo, aunque contribuye significativamente a la hojarasca acumulada; de manera más específica, Whitmore (1988) menciona que la hojarasca gruesa, ramas de diámetro mayor y grandes troncos muertos caen más azarosamente que la ramas finas en espacio y tiempo.

Complementando estas hipótesis, puede decirse que la caída de ramas global durante la temporada de secas fue menor, debido, principalmente, a la influencia conjunta de la temperatura y los vientos. Comparativamente la caída fue mayor en la temporada de lluvias y nortes, donde los vientos y la precipitación manifiestan mayor actividad.

Así, puede señalarse que los factores físicos, que regulan la

caída de ramas son los vientos, la temperatura, la precipitación y el fotoperiodo (Martínez, 1985, Álvarez y Guevara (1985 en Gómez-Pompa, 1985) pero debe tenerse en consideración que de un año a otro las condiciones climáticas varían.

La estacionalidad de la caída se observó también a nivel de especie. Tal es el caso de *N. ambigua*, donde en sus dos diámetros la caída máxima correspondió a la temporada de los nortes, mientras que la caída mínima ocurrió en el mes de Junio. En *F. yoponensis* presentó también sus máximos valores en la temporada de nortes, aunque a diferencia de aquella, el día tuvo un pico adicional en Junio. Los picos mínimos ocurrieron en las temporadas "secas", donde la temperatura y precipitación son más bajas.

Tal vez el hecho de que una especie sea más sensible a un factor o factores físicos con respecto a otro, está explicado en parte por las características intrínsecas de la rama, fundamentalmente por la composición química de las mismas (Grubb & Edwards, 1982) así como tal vez su densidad.

Es posible que exista una compleja interacción entre los factores físicos citados anteriormente, y los factores biológicos, para determinar el patrón de caída de ramas en el tiempo.

Considerando que la caída de hojarasca (donde están incluidas las ramas) además de estimar la PPN puede ser utilizada para analizar la

fenología vegetal (Klinge (1978) y Proctor (1983 en: Dantas 1989), es necesario indicar que para el di de *N. ambigens* se presentó un sólo pico de caída de ramas posterior a la temporada de sequía, donde ocurrió el pico de mayor producción de hojas, mientras que en *F. yaponensis* se observaron dos picos de caída de hojas (Álvarez, 1988) al igual que de ramas; esto se presentó en el di. Posiblemente, esta coincidencia de patrones pueda deberse a que existe una estacionalidad en la respuesta fenológica por parte de los individuos a los cambios ambientales, o bien a la senescencia fisiológica o abscisión de las ramas, o interacciones de ellos.

Lampks & Dudgen (1985) observaron que la temperatura y el estrés hídrico son factores importantes en la mortalidad de las ramas, aunque la abscisión es más rápida en las hojas con respecto a las ramas. Hoopkins (1966) encontró procesos similares explicando que la caída de ramas es resultado de un proceso fisiológico muy complejo, donde se secretan enzimas y se forma una capa de abscisión.

Dicha abscisión mantiene la homeostasis de la planta mediante un balance de órganos vegetativos y reproductivos, y entre la planta y el medio. Además facilita el reciclaje de nutrientes y mejora la calidad del suelo (Adiccott, 1982). Este autor reconoce distintos tipos de abscisión de ramas, desde la que se produce por el envejecimiento de estos órganos, hasta aquella que se origina por estrés hídrico además de la que se produce debido a la actividad de los organismos, entre otros.

2.2).- Heterogeneidad espacial

Con respecto al tamaño de las ramas, en términos generales puede decirse que las ramas de *Ficus* son ligeramente más gruesas y largas que las de *Nectandra* en sus dos diámetros.

Otro aspecto importante, en *N. ambigens* es el hecho de que existan diferencias significativas entre las longitudes en los sitios, pero no entre los diámetros, lo cual puede deberse a que las ramas que ingresan son sumamente variables en longitud, mientras que los diámetros son relativamente homogéneos debido a las características anatómicas de la especie, y a que el diámetro fue uno de los criterios de selección del cuadro.

Aunque en *Ficus* el hecho de que no existieran diferencias en longitud, puede interpretarse como que se requeriría un mayor número de cuadros. Aún con las consideraciones anteriores, se puede decir que hay gran variabilidad en las longitudes de las ramas, y en la distribución de las mismas en el suelo.

No se encontraron diferencias significativas entre los sitios posiblemente porque cada especie tiene un aporte relativamente homogéneo en caída de ramas entre sus individuos, aún cuando estos se encuentren en sitios diferentes; o bien es posible que se deba a la forma sistemática en que fueron colocados los cuadros bajo los árboles.

Sin embargo, debe considerarse para estudios posteriores otro aspecto de gran importancia la edad de los sitios. Brown y Lugo (1990) en un estudio realizado para vegetación secundaria de selvas tropicales, encontraron que la cantidad de biomasa leñosa incrementa con la edad de los sitios, es decir en estados tempranos asciende rápidamente de 15 a 20 años, seguida de una estabilización hasta la madurez.

2.3).- El patrón de caída de ramas en el tiempo comparado con otras selvas

Diversos estudios realizados de caída de ramas (Alvarez *Op cit.*, Bernard-Reversat 1972, Malaisse *et al* 1975 y Kunkell-Wesphal, 1979), mostraron que el aporte de ramas es mayor durante la temporada de lluvias donde alcanza su pico máximo, y es menor durante la temporada secas. Este cambio en el tiempo es explicado por Kunkell-Wesphal y Kunkell (*Op. cit.*) quienes indican el hecho de que la rama ya está podrida en los árboles, lo cual le permite absorber la lluvia para luego romperse y caer.

Por otro lado, es interesante notar como en otras selvas no ocurrió lo mismo, es decir, aún cuando al igual que en este trabajo la mayor producción de ramas se presentó en Febrero, 23-38% (de 12.9 y 14.9 t ha⁻¹, <2.5 cm de diámetro), la caída de ramas se correlacionó positivamente con la temperatura ambiente, pero

negativamente con la humedad del medio (Dudgen en: Songwe, 1988), siendo que aquí el máximo aporte está asociado principalmente con los vientos y la precipitación.

2.4).- Diferencias entre los diámetros y las especies

Comparando el ingreso de ramas por categoría diámetrica, se observó que el aporte anual del d2 es una categoría intermedia entre la hojarasca fina y los grandes troncos, mientras que el d1 quedaría incluido en la hojarasca fina.

Por otra parte, la caída de ramas de *Nectandra* superó en casi 2 Kg en peso al de *Ficus* dentro del d2. Sin embargo para el d1 no fue muy grande la diferencia, ya que estas pueden deberse a las diferencias en densidad y propiedades anatómicas de las dos especies.

Finalmente, el aporte de todas las fracciones leñosas, (incluyendo a las dos especies) fue de $2.2 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$. Comparando este valor con los datos de las tablas 3 y 4, puede decirse que los valores encontrados están dentro del rango. Weaver (1986, en Brown y Lugo op. cit.), señala que la biomasa leñosa fina en la tasa de producción promedio anual para selvas maduras de América tropical es mayor o igual a $2 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$.

Estos recursos potencialmente utilizables para la comunidad

vegetal, así como para los desintegradores, que tienen como almacén de carbono, nutrientes y energía disponibles a largo plazo.

3.- DESCOMPOSICION DE RAMAS

3.1.- Heterogeneidad temporal

Con respecto al tiempo, puede notarse que en condiciones de campo para las tasas r y K (en ambos diámetros) se observó una estacionalidad en la descomposición.

Durante el año se distinguieron tres periodos principales. Primero, el pico mínimo de descomposición correspondiente al mes de Mayo de 1990 (época de "secas"), segundo, las tasas más altas de descomposición que se observaron en los meses de Octubre a Marzo (época de "lluvias" y "nortes"). Y por último las tasas de los meses restantes se mantuvieron constantes. Dicha estacionalidad en la descomposición es debida a una compleja interacción de factores tales como la precipitación, el suelo, la edad de los sitios, la temperatura, el cambio en la concentración del CO_2 , entre otros (UNESCO/UNEP/FAO, 1978).

De lo anterior puede decirse que la precipitación es uno de los factores que está influyendo en las tasas de descomposición, ya que las tasas mínimas correspondieron a la época de baja precipitación, mientras que las tasas más altas coincidieron con los meses de mayor

precipitación.

A este respecto, Swift, Heal y Anderson (1979), UNESCO/UNEP/FAO (1978), Melin (1930) y Nye (1961), señalan la influencia de la precipitación como agente lixivante, ya que actúa directamente como suministro de agua y de componentes solubles, que son fuente de energía para la fauna desintegradora como nemátodos, protozoarios e insectos.

Otro factor que está regulando las tasas globales de descomposición es la temperatura. La menor descomposición ocurrió cuando la temperatura era mayor; sin embargo las tasas más altas de descomposición se presentaron cuando la temperatura era de moderada a baja. Podolsky (1978) y Swift, Heal y Anderson (*op.cit.*) demostraron que existe un efecto directo de la temperatura sobre las comunidades de desintegradores, al regular sus actividades.

Futuras investigaciones tendrán que encontrar correlación de la temperatura o la precipitación con la descomposición.

De igual importancia es la calidad del recurso y la naturaleza de la comunidad desintegradora en la estacionalidad de la descomposición de las ramas. Witkamp (1975 en: Anderson y Mc Fayden, 1975) menciona que las tasas anuales, como las que se encontraron en este trabajo, pueden depender de las interacciones de la fauna microbiana, así como de la concentración de N presente en

la madera por la interacción de la hojarasca con el suelo.

Finalmente, el hecho de que las tasas globales no se evalúen a la misma velocidad durante el tiempo de estudio puede deberse a las distintas proporciones relativas de las fracciones lábiles y recalcitrantes del sustrato (Ezcurra & Becerra, 1987).

Por otra parte, a nivel de descomposición por especie, no fue tan notoria la estacionalidad en el peso remanente. Sólo que la descomposición por especie se produce más rápidamente con respecto a la descomposición global. Cabe resaltar que al final del experimento de peso remanente se detectó un ligero incremento en el d1.

Además de los factores ambientales citados anteriormente, existen dos aspectos a resaltar que afectan el cambio en el peso remanente, por un lado las pérdidas rápidas de peso implican que el agua y las sustancias lixiviables están siendo utilizadas por los desintegradores (Melin 1930 y Nye 1961 en Singh y Gupta, 1977), y por otro lado, posiblemente porque las diferencias en degradabilidad sean más evidentes en los estados iniciales de la descomposición, la cual decrece cuando se incrementa el contacto con el suelo (Olson, Crosley y Witkamp, 1966 en: Pearson y Derr, 1986).

En el caso de los componentes solubles de la madera, estos muestran un gradiente en susceptibilidad a la descomposición ya que los azúcares se liberan más rápidamente con respecto al almidón y

este a su vez que las hemicelulosas, y estas que las proteínas y pectinas (Begon, Harper y Townsend, 1986). Este patrón puede homologarse al observado en la gravedad específica, debido a que durante los primeros meses se observan pérdidas de densidad muy altas al igual que durante el periodo de máxima precipitación, mientras el resto de los meses mostró tasas relativamente homogéneas. A diferencia del peso remanente, en las fases finales del experimento de gravedad específica se presentó un incremento significativo ($F= 6.976, p < 0.001$).

Ello podría explicarse debido a que la descomposición por raíces fue muy notoria en el campo, así como por la presencia de hongos macroscópicos sobre las ramas. Esto implicaría que los tejidos leñosos fueron invadidos por tejido radicular y/o fúngico, por lo que se produjo un incremento en la densidad de las ramas en las fases finales del experimento.

Aunque el peso remanente es una variable adecuada para mostrar el proceso de descomposición, la gravedad específica tiene la ventaja de que es más sensible. Cartlwright y Finday (1950 en Kollman y Coté, 1968) encontraron que los cambios en la dureza se detectan antes que en el peso en la degradación de la madera.

3.2).- Heterogeneidad espacial

En el cálculo de las tasas globales se encontró variación; esta

puede deberse a que la topografía del suelo pueden ocasionar variaciones en las mezclas de hojarasca, así como en las condiciones físicas, albergando diferentes poblaciones microbianas (Dwyer y Merriam, 1984 en Alvarez, 1988). Por otra parte lo anterior también explicaría el hecho de que las parcelas del transecto no tuvieron una descomposición homogénea.

En el caso de la gravedad específica, hubo una interacción significativa especie-sitio. Esto podría ser porque en uno de los sitios se combinaron ramas finas de ambas especies, y al variar la descomposición localmente, las poblaciones de desintegradores también pudieron ser muy diversas, producto de la variabilidad espacial.

3.3).- Descomposición por especie

Si se recuerda, ambas especies difieren en dureza teniendo ramas duras *Nectandra* y blandas *Ficus*. Sobre esta base existen dos puntos a destacar; primero las ramas de *Nectandra* perdieron peso más lentamente con respecto a las ramas de *Ficus* y segundo en el caso de la gravedad específica, el cambio en la densidad de *Ficus* fue mayor con respecto a *Nectandra* en ambos diámetros. Esto puede interpretarse como que la pérdida de peso y por tanto de densidad fue mayor y en algunos casos más rápida en *Ficus* con respecto a *Nectandra*.

La posible explicación de el porque existen diferencias entre la descomposición de ambas especies es muy compleja. Vista desde un enfoque de nivel trófico, Pimm (1982) describe la relación entre los desintegradores y su alimento como controlada por "el donante" (presa), que controla la densidad del receptor (depredador), pero no a la inversa; esta opinión fundamenta la importancia de la calidad del recurso en el proceso de descomposición, e implicaría que en términos de recurso probablemente sean más atractivas a los desintegradores las ramas de *Ficus*.

Sin embargo, Erian (1984) menciona que existe una selección por parte de los organismos hacia determinadas especies vegetales, lo cual indicaría que las comunidades de desintegradores estan teniendo una mayor afinidad hacia la misma especie.

Un experimento que enlaza el aspecto de la calidad del recurso y las comunidades de organismos en la descomposición, es el de Bultman y Southwell (1976) quienes observaron en un estudio de maderas tropicales atacadas por termitas y hongos, que las maderas blandas son más susceptibles al ataque de estos organismos y que las termitas desintegran la madera más rápidamente con respecto a los hongos; comparando ese trabajo con los experimentos aqui realizados los resultados coinciden en que *Ficus* fue desintegrado en mayor proporción y más rápido que *Nectandra*.

Por otra parte, las diferencias en la descomposición entre las

especies, están relacionadas con diferencias estructurales y de composición química de la madera. Estructural o anatómicamente difieren en la madera las proporciones en tipos celulares, así como en sus dimensiones y engrosamientos (Kollman y Cotté, 1968, Kitany, 1989).

Probablemente las diferencias en las tasas de descomposición pueden deberse a la liberación diferencial de nutrientes y otros componentes que se encuentran en las ramas, tal como lo mostró un estudio realizado por Grubb y Edwards (1982) donde algunos elementos como K, Ca, y Mg se liberaron más rápidamente que el N y P en las ramas.

A priori puede decirse que la madera de *Ficus* es menos rica en lignina y extractivos que la de *Nectandra* (Barajas, M. com. pers.). Esta, entre otras propiedades químicas va a propiciar que la lignina al formar un complejo con la celulosa favorece una mayor resistencia a la descomposición que la celulosa por sí misma (Kollman y Coté, 1968). Estos autores señalan que la lignificación reduce el número de organismos capaces de degradar el tejido, fundamentalmente porque le proporciona rigidez y cementación a los tejidos.

Finalmente, tal vez sería bueno comparar en un futuro la gravedad específica de diámetros diferentes para determinar la sensibilidad de esta variable a la descomposición. Asimismo será necesario en futuras investigaciones complementar esta propiedad física de la

madera con otra serie de propiedades de esta última a fin de obtener resultados que complementen el espectro de la descomposición.

3.4).- Comparación con otras selvas

La pérdida de peso de las ramas de ambas especies en los diámetros estudiados mostró cierta similitud a los encontrados por los trabajos de Hopkins (1966) en tres localidades de selva en Nigeria (Olokemeji, Omo y el Banco), los cuales mostraron diferencias tanto en el tiempo como en el porcentaje de peso perdido por los fragmentos de madera de aproximadamente el mismo tamaño. Por ejemplo en Banco las ramas de 1 a 2 cm de diámetro perdieron 32% de su peso en aproximadamente 6.5 meses; comparado con las ramas de *Ficus* estas perdieron en el d1 52% en 8 meses y en *Nectandra* en el d1 perdieron el 43% en el mismo periodo. De lo anterior puede decirse que las ramas de *Ficus* se descomponen más rápidamente que las de Banco, pero las de *Nectandra* lo hacen de manera similar en esta categoría diámetrica.

Otros estudios realizados por el I.B.P. en Pasoh (Lim 1974 en UNESCO/UNEP/FAO, 1978) obtuvieron diferencias en pérdida de peso en 3 diámetros distintos, por ejemplo en las ramas que se encontraban entre los 1.5 y 6.5 cm de diámetro perdieron entre 19 y 39 % de su peso cada 13 meses. Las ramas de *Ficus* tuvieron un descenso del 50% en peso en el d2 en 4 meses y en *Nectandra* del d2 de 38% en un año. Al igual que en el d1 el comportamiento de *Ficus* fue diferente al de

las ramas de *Pasoh*, mientras que las de *Nectandra* tuvieron un comportamiento parecido.

El hecho de las similitudes y diferencias en las pérdidas de peso entre los diámetros y las especies aquí estudiadas con respecto a los de otras selvas, posiblemente se deban a las características inherentes de estas últimas, y/o a las propiedades estructurales y químicas de las ramas.

3.5).- Descomposición por diámetro

En la descomposición global (incluidas varias especies), puede decirse que no se presentaron diferencias entre los diámetros para ambas tasas (k y r), tal vez por los rangos de los mismos, o bien porque a nivel de estos diámetros no fue evidente algún cambio en la calidad del recurso o en la participación de los organismos desintegradores.

A este respecto Brian (1984) señala que el tamaño del sustrato coadyuva al proceso de descomposición; es decir, existe una selección por parte de los desintegradores hacia ciertos tamaños de ramas. Por ello, será necesario en futuros experimentos, contrastar rangos de diámetros extremos para establecer diferencias en descomposición.

Ahora bien, considerando las propuestas anteriores y retomando la

hipótesis inicial de que las ramas representan un almacén de nutrientes y energía disponibles a largo plazo (Jordan, 1981, 1983), será necesario recalcar que posiblemente esta hipótesis se cumpla para el diámetro mayor de las ramas, mientras que en el caso del diámetro menor los recursos serán más rápidamente disponibles para los herbívoros y desintegradores (Jordan 1971).

3.6).- La interacción de la descomposición con la producción acumulada y la caída de ramas

En primer lugar, se puede decir que la biomasa acumulada es mucho mayor que la que ingresa o se descompone, porque se trata de un sistema maduro donde la biomasa leñosa esta manteniéndose constante.

Weaver (1986, en Brown y Lugo *op. cit.*), menciona que la biomasa leñosa fina en la tasa de producción promedio anual para selvas maduras de América tropical es mayor o igual a $2 \text{ t ha}^{-1}\text{año}^{-1}$; el valor encontrado en este estudio está en ese rango.

En segundo lugar, el cambio estacional ejerce un fuerte efecto sobre los procesos de caída, acumulación y descomposición. Es decir, para ambos diámetros durante la temporada de secas es claro el descenso en las tasas de descomposición al igual que en la caída de ramas, mientras que la producción acumulada se ve incrementada. Lo anterior coincide en parte con lo encontrado por Dantas (1989) quien señaló que grandes cantidades de hojarasca acumulada durante la

estación seca son el resultado en el incremento de la caída de hojarasca y una baja en la tasa de descomposición; a diferencia de dicho estudio, en la presente investigación, la producción acumulada máxima en ambos diámetros no correspondió con la temporada de "secas".

Por otra parte, la caída y descomposición tuvieron sus valores más altos durante la época de "lluvias" y principalmente la de "nortes", sin embargo, la producción acumulada fue mayor con respecto a aquellos, porque aún cuando la descomposición de las ramas fue alta, la caída de ramas resultó muy grande por lo cual se acumula mayor cantidad de ramas en el suelo.

3.7).- ¿Cuáles son las funciones e importancia de la caída,

descomposición y acumulación de ramas a nivel de la comunidad?

La caída de ramas proporciona un aporte nutricional, energético así como de espacio físico y de luz, que va actuar como factor selectivo en la dispersión, germinación y establecimiento de las especies (Gómez-Pompa y Vazquez-Yanes, 1985; Brokaw, 1985, en: Picket y White 1985). Además, al descomponerse las ramas van a provocar una depositación diferencial de los nutrientes en el suelo, de tal forma que las especies que se descomponen rápidamente deben contribuir con grandes niveles de nutrientes con respecto a aquellas ramas más resistentes a la degradación (Uhl, 1988).

El papel de la descomposición a nivel de comunidad de desintegradores puede verse a tres niveles: en términos de energía, en el cambio a la estructura física del medio y en la interacción con otros organismos.

Por otra parte, desde el punto de vista de la perturbación natural, la caída, descomposición y acumulación de ramas puede crear microhábitats especiales (Runkle 1985, en: Picket y White 1985). Otro factor que puede influir en estos microhábitats es el diámetro de las ramas. Como se indicó anteriormente las ramas probablemente representan, en función del diámetro, recursos disponibles a corto y largo plazo. Estas ramas vistas desde un enfoque de la regeneración, al ser recursos diferenciales tanto en el tiempo de uso por parte de las plantas, como en sus características estructurales y químicas, van a contribuir a la integración de nichos que contribuyen al mantenimiento de la riqueza de las especies en las comunidades vegetales (Grubb, 1977).

Por ejemplo, de acuerdo con investigaciones recientes en selvas tropicales, los fragmentos de ramas y/o troncos, permiten el establecimiento de plántulas (Jack, 1991). Este tipo de especialización por parte de la plántula sobre un determinado microhábitat ha sido un recurso muy importante en la diversificación ecológica de las especies de la selva (Denslow, 1980).

Posiblemente uno de los problemas más importantes que enfrenta

la conservación es la preservación de la diversidad (Westhoff, 1971 y Vander Maarel, 1971 en Grubb, 1977), y en un futuro este tipo de investigación podrá proporcionar algunos conocimientos para alternativas en el manejo de las comunidades vegetales.

BIBLIOGRAFIA

- Anderson, J. M. & Mc Fayden 1975 The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes. Blackwell Scientific Publications, Oxford 679 pp.
- Anderson, J. M. & M. J. Swift 1983 Decomposition in Tropical Forest. En: Sutton, L., T. C. Whitmore y A. C. Chadwick (eds.) Tropical Rain Forest: Ecology and Management. Special Publication 2. British Ecological Society, Blackwell, Oxford. pp 287-308.
- Alvarez del C., G. C. 1976. Estudio Ecológico y florístico del cráter del Volcán Sn. Martín Tuxtla, Veracruz, México. Tesis F.C. UNAM, México. 101 pp.
- Alvarez, S. J. 1984. Dinámica de la caída de la hojarasca en una Selva Alta Perenifolia: los Tuxtlas, Veracruz. Tesis Maestría Fac.Ciencias UNAM, México 147 pp.
- Alvarez S. F. J. (1988) Estimación de la caída y descomposición de la hojarasca y su relación con la dinámica de una selva mexicana. Tesis doctoral (Biología) F.C. UNAM. 105 pp.

- Barajas, J. 1987. Wood specific gravity in species from two tropical forest in México. *Iawa Bull.* n. s. Vol. 8 (2): 143-48.
- Becerra, R. 1986. Descomposición foliar de cuatro especies arbóreas en una selva húmeda tropical. Tesis Profesional Facultad de Ciencias UNAM. 79 pp.
- Begon, M.J., L. Harper & C.R. Townsed. 1986. *Ecology individuals population and Communities* Blackwell Scientific Publications. 876 pp.
- Bernard-Reversat, F. 1970. Etude de la litière et sa cotribution au cycle des éléments minéraux en forêt embrophilo de Cote-d'Ivoire. *Oec. Plant.* 5: 247-266.
- Bongers, F., J. Popma, J. Meave & J. Carabias 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 74: 55-80.
- Bracho, R. & H. Puig 1987. Producción de hojarasca y fenología de 8 especies importantes en el estrato arbóreo. en :El Bosque Mesófilo de Montaña de Tamaulipas. Puig, H. y R. Bracho (eds.) Inst. Ecol. México, D. F. pp 81-106.
- Brassell, H. M. & D. F. Sinclair 1983. Elements returned to forest

floor in two rainforest and three plantation plots in tropical Australia. *J. of Ecol.* 71: 367-378.

Brian, M. V. 1984. *Production ecology of ants and termites.*

Cambridge University Press. 409 pp.

Brown, S. & A. Lugo 1990 Tropical secondary forests. *J. of Ecol.* 61 : 1-32 pp.

Bultman J. D. & Southwell R. 1976. Natural Resistance of Tropical American woods to terrestrial wood-destroying organisms *Biotropica* 8 (2): 71-95.

Carabias, J. 1979. *Análisis de la Vegetación de la Selva Alta Perennifolia y comunidades derivadas de esta en una zona cálida húmeda de México. Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis Profesional F. F. UNAM, México 68 pp.*

Carreón, A. Y. 1983. *Producción de hojarasca en el bosque mesófilo de Montaña del estado de Michoacán, México. Tesis Profesional. Escuela de Biología Universidad Michoacana de Sn. Nicolás Hidalgo, Morelia Michoacán México. 77p.*

Castillo, M. L. 1987. *Descripción de la Comunidad de Coleóptera Passalidae en el Bosque Tropical Perennifolio de "Los*

Tuxtias", Veracruz. Tesis Profesional (Biologo). Fac.
Ciencias UNAM. México 89 pp.

Correa, C. 1981. Cuantificación de la Producción de hojarasca en
un bosque caducifolio de Xalapa, Veracruz, México. Tesis
Profesional Fac. Ciencias. UNAM. 42 pp.

Chapman, S. B.(ed.) 1976. *Methods in Plant Ecology* Blackwell
Scientific Publications. 157-228.

Chizón, S. E. 1984. Relación suelo-vegetación en la estación de
Biología Tropical de los Tuxtias Veracruz. Tesis
Profesional (Biólogo).ENEP Zaragoza. UNAM, México. 66
pp.

Chudnoff, M. 1976. Density of tropical timbers as influenced by
climatic life zones. *Commonw. For. Rev.* 55: 203-17.

Dale, J., D.W. Cole & S. P. Gessel 1975. Processes of nutrient
transfer in tropical rain forest. *Biotropica* 7 (3): 208-
215.

Dantas, M. & J. Phillipson 1989. Litterfall nutrient content in
primary and secondary Amazonian Terra Firme rain
forest. *J. of Trop. Ecol.* 5: 27-36.

- Denslow, J. S. 1980. Gap partitioning among tropical rain forest trees *Tropical succession* 47-55.
- Dunham, K. M. 1989. Litterfall, nutrient fall and Production in *Acacia albida* woodland in Zimbabwe. *J. of. Tro. Ecol.* 5: 216-227.
- Edwards, P. J. & P. J. Grubb 1977. Studies of Mineral Cycling in a Montane rain forest in New Guinea I. The distribution of organic matter in the vegetation and soil. *J. of Ecol* 65: 943-969.
- Ewell, J. J. 1976. Litterfall and leaf decomposition in a tropical succession forest in eastern Guatemala. *J. of Ecol* 64: 293-308.
- Ezcurra, E. J. & J. Becerra 1987. Experimental decomposition of four litter from Tamaulipan Cloud forest: a comparison of four simple models. *Biotropica* 19 (3).
- García, A. C. 1988. Landscape Ecological Approach for forest Conservation. Tesis Maestría. 150 pp.
- García, E. 1984. Modificaciones al sistema de clasificación de

- Köeppen (para adaptarlo a las condiciones de la República). OFFSET La-Ricos. México. 71 pp.
- Golley, F. B., J. T. Mc Ginnis, R. G. Clements, G. I. Child & M. J. Deuver. 1975. Mineral Cycling in a tropical Moist Forest Ecosystems. University of Georgia Press.
- Golley, F. (ed). 1983. Tropical Rain Forest Ecosystems. Golley, F. N. Y. U.S.A. pp 157-166.
- Gómez-Pompa, A. & S. del Amo (eds.) 1985. Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol II. INIREB. Alambra. México. pp-379-393.
- Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities : the importance of regeneration niche. Biol. Rev. 52: 107-45.
- Grubb, P. J. & P. J. Edwards 1982. Studies of Mineral Cycling in Montane rain forest in New Guinea J. of Ecol. 70: 623-48.
- Henry J. D. & Swan J. M. A. 1974 Reconstructing forest history from live and dead plant material A approach to the study of forest sucesion in Southwest New hampshire. Ecology 55: 772-783

- Hopkins, B. 1966. Vegetación of Olokemeji Forest Reserve Nigeria
IV. The litter and soils with special reference to
their seasonal changes. *J. of Ecol* 54: 687-703.
- Ibarra, M. G. 1985. Estudios preliminares sobre la Flora lefosa
de la estación de Biología Tropical; Los Tuxtias Ver.
Mex. Tesis Profesional (Biólogo) F. C. U.N.A.M. 264 pp.
- Jack, A. M. 1991. Nurse logs. *J. of Trop. Ecol.* 401-405.
- Janzen, H. D. 1977. Why fruits rot, seed mold and meat spoils.
Amer Nat. 111 (980) : 691-713.
- Jáuregui, E. 1975. Los sistemas de tiempo en el Golfo de México y
su Vecindad. *Boletín del Instituto de Geografía* 6: 7-
34.
- Jensen, V. 1974. Descomposition of Angioperm Tree Leaf litter
Biology of Plant litter decomposition Dickinson C. A.
Pugh (eds.) Vol. I Academic Press U. S. A.
- Jenny, H., S. P. Gessel & F. G. Bingham 1949. Comparative studies
on decomposition rates on organic matter in temperate
and tropical regions. *Soil Science* 68 417-432.

- Jordan, C. F. 1971 A world pattern in plant energetics. 322-330.
- Jordan, C. F. & Murphy, P. G. 1977 A latitud gradient of wood and litter production and its implications regarding compartment and species diversity in trees. *The American Naturalist*. 99 (2): 415-34.
- Jordan, C. F. 1983. Productivity of tropical forest ecosystems and the implications for their use as future wood and energy Golley, F.B. (ed) *Tropical rain forest ecosystems, structure and function*. Elsevier Amsterdam. pp. 117-136.
- Kollman F. F. P. & Cote W.A. Jr. 1968. *Principles of Wood Science and Technology I Solid Wood*. Springer-Verlag Berlin. 592 pages.
- Kunkell-Wesphal, T. & P. Kunkell 1979. Litterfall in a Guatemalan primary forest, with details of shedding by some common tree species. *J. of Ecol.* 67: 665-86.
- Lampks & Dudgeon, D. 1985. Seasonal changes in Hong kong mixed forest. *J. of Trop. Ecol.* 1 : 55-64.
- Lauenroth, W. K. 1970. Dynamics of dry matter production in a mixed grass prairie in western North Dakota State. *Univ.*

Fargo. 102 pp.

Lomnick, A., Bandola E. & K. Janskowska 1968. Modification of de Wiegert y Evans method for estimation of net primary production. *Ecol.* 49 147-149.

López, J. 1981. Ecología de manglares y otras comunidades de halófitas en la laguna de Mecocacán, Tabasco. Tesis Profesional. Fac. Ciencias. UNAM.

López-Ramos 1981 *Geología de México*. Tomo III. S.E.P. 445 pp.

Maass, M., Patiño-Alvarado, M.C. Y Sánchez, A. Caracterización de la biomasa leñosa muerta en una selva baja caducifolia. RESUMENES DEL XI CONGRESO MEXICANO DE BOTANICA.

Mac Clagherty, C. A., J. Pastor & J. D. Abe 1985. Forest litter decomposition in relation to soil N dynamics and litter quality *Ecology* 66: 266-275.

Madge, D. 1965. Litterfall and disappearance in a tropical forest. *Pedobiol.* 5 273-278.

Malaisse, D. S., R. Freson, G Goffinet & M. Malaisse-Mousset 1975. Litterfall and litter breakdown in Miombo. En: Golley F. B. y Medina (Eds.) *Tropical Ecological systems*. *Ecol.*

Stud. Vol II Springer Verlag, N. Y pp 137-152.

Martínez, Y. A. 1984. Procesos de producción y descomposición de hojarasca en selvas estacionales. Tesis Maestría. Fac. Ciencias. UNAM, México 98 pp.

Martínez, Y. & J. Sarukhán. 1990. Litterfall Patterns in a tropical deciduous forest in México over a five-year period. *J of Trop. Ecol.* 6:433-44.

Medina, E. & H. Klinge 1983. Productivity of tropical forest and tropical woodlands. En: *Enciclopedia of Plant Physiology* O. L. Lange, et al. (eds.) New Series Vol 12 Springer Verlag, N. Y.

Miranda, F. & Hernández, X. 1963. Los tipos de Vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 28.: 29-72.

Olson, J. 1963. Energy storage and balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecol.* 44 (2) 322-331.

Parde, J. 1980. Forest Biomass. *For Abstr.* 41: 343-62.

Patino, M.C. 1990. Variación espacial y temporal en la capa de hojarasca (mantillo) en una selva baja caducifolia de

Chamela Jalisco. Tesis Profesional (Biología). F. C.
UNAM. México.

Pearson, D. L. & J. A. Dear 1986. Seasonal patterns of lowland forest floor arthropod abundance in southeastern Peru. *Biotrópica* 18 (3): 224-256.

Pickett, S. A & White, P. S. (eds.) 1985) *The Ecology of natural disturbance in the patch dynamics*. Academic Press London.

Pim, S. L. 1982. Bound on food web connectance. *Nature* 284. p-591.

Podolsky, A. S. 1978. *New Phenology* Wiley.

Proctor, J. 1984. Tropical forest litterfall II: The data set: *Luds Philosophical Literary Society*. pp 83-113. *

Pugh, G. J. F. 1980. Strategies in fungal ecology. *Transactions of the British Mycological Society* 75 1-14.

Rios Macbeth, F. 1952. Estudio geológico de la region de Los Tuxtias, Ver. *Asoc. Mex. Geol. Petrol. Bol.* 4: 325-376.

Rzedowski, J. 1966. *La Vegetación de México*. Limusa. México.

- Saldarriaga, J. G., West, D. C. & Thorp M. L. 1986. Forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. Environmental Science Division Publication No. 2694 Oak Ridge National Laboratory TN.
- Sánchez, R. 1989. Producción de hojarasca en una selva húmeda tropical: vegetación primaria y secundaria. Tesis Profesional (Biología) Fac. Ciencias UNAM, México 78 pp.
- Satchell, Heal, O. W. & M. J. Swift 1979 en: Proctor, J. 1984. Tropical forest litterfall II: The data set: Lids Philosophical Literary Society. pp 83-113.
- Scheffer, T. C. & E. B. Cowling 1966. Natural resistance of woods to microbial deterioration. Ann Rev Phytopathology 4: 147-170.
- Sharma, E. & R. S. Ambasht 1987 Litterfall, Decomposition and Nutrient Release un an age sequense of *Alnus nepalensis* plantation stands in the eastein Himalaya J. of Ecology 75, 997-1010.
- Siegel, S. 1986. Estadística no paramétrica Ed. Trillas 344 pp.
- Singh, J. S. & S. R. Gupta 1977. Plant Descomposition and Soil

Respiration in terrestrial Ecosystems *The Botanical Review* 43 (4): 449-528.

Smith, O. L. 1982. *Soil Microbiology A model of decomposition and Nutrient Cycling*. CRC Press Inc U.S.A. 273 pages.

Steel, R. G. & J. H. Torrie. 1985. *Principios y procedimientos de Estadística* Mc Graw Hill. 633p.

Songwe, W. C., F. E. Fasehun & D. U. Okali 1988. Litterfall and productivity in a Tropical Rain forest southern Bakundo Forest Reserve, Cameroon. *J. of Trop. Ecol.* 4: 25-37.

Spain, A. V. 1984 Litterfall and standing crop of litter in three tropical Austrian rain forest. *Ecol.* 947-96

Swift, M. J., O. W. Heal & J. M. Anderson. 1979. *Decomposition in terrestrial Ecosystems*. Blackwell Sc. Publications, Oxford.

Takuya, A. 1991. Cellulose centered perspective on terrestrial community structure. *Oikos* 60 (1): 127-133.

Uhl, C. et. al. 1988. *Ecology* 69 (3): 751-763.

UNESCO/UNEP/FAO, 1978 *Tropical Forest Ecosystems*. UNESCO 683pp.

- Vitousek, P.M. & R. L. Sanford, Jr. 1986. Nutrient Cycling in Moist Tropical forest. *Ann Ecol Syst* 17: 137-67.
- Vizcaino, C. M. 1983. Patrones espaciales y temporales de producción de hojarasca en una selva baja perennifolia en la costa de Jalisco, México. Tesis Maestría. Fac. Ciencias. UNAM. 137pp.
- Weaver 1986 en Brown, S. & A. Lugo 1990 Tropical secondary forests. *J. of Ecol.* 61 : 1-32 pp.
- Whitmore, T. C. 1988. Tropical Rain Forest of Far east 2nd ed. Oxford Science Publications. 352 pages.
- Whittaker, R. H. 1975. *Communities and Ecosystems* 2nd Ed Macmillan N.Y.
- Wiegart, R. G. & F. C. Evans. 1964 Primary disappearance of dead vegetation on old field in southeastern Michigan. *Ecology* 45: 49-63.
- Zimmerman & Tomlinson 1976 *Tropical Trees as living systems.* Cambridge University Press London, 675 pp.

Apéndice 1 Variabilidad de ramas. Pruebas no paramétricas.

b).-Comparación entre sitios en diámetro para las ramas de N. ambigua d1(p< 2cm) .

Análisis de Kruskal-Wallis de los diámetros vs. el sitio, para el d1

Nivel	Tamaño de Muestra	rango promedio
1	500	225.748
2	98	248.026
3	41	272.563
4	35	287.214

Valor de la χ^2 Prueba = 7.2219 Nivel de Significancia = 0.063354

b).- Comparación entre sitios en diámetro para las ramas de N. ambigua d2(p< 18cm).

Análisis de Kruskal- Wallis de los diámetros vs. el sitio, para el d2

Nivel	Tamaño de la muestra	rango promedio
1	113	155.544
2	103	145.233
3	50	151.397
4	28	161.214

Valor de la χ^2 Prueba = 6.71023 Nivel de Significancia = 0.1517302

c).- Comparación entre sitios en longitud para las ramas de N. ambigua d1.

Análisis de Kruskal- Wallis de las longitudes vs. el sitio, para el d1.

Nivel	Tamaño de Muestra	rango promedio
1	500	250.682
2	98	229.505
3	41	188.233
4	35	230.324

Valor de la χ^2 Prueba = 14.3212 Nivel de Significancia = 0.492917-3

Apéndice 1 continuación

d).- Comparación entre sitios en longitud para las ramas de *N. ambigua* d2.

Análisis de Kruskal-Wallis de las longitudes ya los sitios, para el d2

Nivel	Tamaño de la muestra	rango promedio
1	113	124.279
2	105	150.291
3	55	174.279
4	25	185.143

Valor de la prueba = 18.432 Nivel de Significancia = 3.58215E-4

a).-Comparación entre sitios en diámetro para las ramas de *F. yoponensis* d1(p>2cm).

Comparación de dos muestras en diámetro para *F. yoponensis* del d1

Muestra 1: diámetros del sitio 1

Muestra 2: diámetros del sitio 2

Basado en: pares

Range promedio del primer grupo 15.0652 basado en 23 valores
 Range promedio del segundo grupo 22.5909 basado en 11 valores

Valor estadístico: $Z = 2.12416$

Probabilidad de dos colas (igual o superior a): $Z = 0.0336566$

Nota: 34 observaciones totales.

b).-Comparación entre sitios en diámetro para las ramas de *F. yoponensis* d2(p>2cm +15 cm).

Comparación de dos muestras en diámetro para *F. yoponensis* del d2

Muestra 1: diámetros del sitio 1

Muestra 2: diámetros del sitio 2

Basado en: ramos

Número de diferencias positivas = 0 con range promedio = 1

Número de diferencias negativas = 4 con range promedio = 2.5

Valor de prueba estadístico $Z = 1.64317$

Probabilidad de dos colas (igual o superior a): $Z = 0.100346$

Nota: 4 pares totales 0 pares ignorados

Apéndice 2 continuación

c).-Comparación entre sitios en longitud para las ramas de *F. yoponenis* d1.

Comparación de dos muestras de *F. yoponenis* del d1

Muestra 1: longitudes del sitio 1

Muestra 2: longitudes del sitio 2

Basada en: pares

Rango promedio del primero = 17.1504 basado en 25 valores

Rango promedio del segundo = 15.2727 basado en 21 valores

Valor de la prueba estadística = 0.294771

Probabilidad de dos sitios igual o superior a $Z = 0.766165$

Nota: 34 observaciones totales.

d).-Comparación entre sitios en longitud para las ramas de *F. yoponenis* d2.

Comparación de dos muestras de *F. yoponenis* del d2

Muestra 1: longitudes del sitio 1

Muestra 2: longitudes del sitio 2

Basada en: rangos

Número de diferencias positivas = 2 con rango promedio = 2.5

Número de diferencias negativas = 2 con rango promedio = 2.5

Valor de la prueba estadística = 0.162574

Probabilidad de dos sitios igual o superior a $Z = 0.855127$

Nota: 4 pares totales 0 pares ignorados

Apéndice 8

Caída de ramas de *N. ambigua*. Pruebas paramétricas.

a).- Análisis multifactorial de peso seco con respecto al tiempo, árbol y diámetro.

Análisis de Varianza Multifactorial para la caída de ramas de *N. ambigua*

Fuente de variación	Suma de cuadrados	g. l.	C. M.	Valor de F	nivel de sig.
Efectos principales	6165.1006	14	440.3643	3.366	.0006
tiempo	3435.2134	11	312.2921	2.366	.0166
árbol	17.6990	2	8.8490	.066	.9346
diam.	2799.2032	1	2799.2032	21.408	.0000
Residuos	7322.1526	56	130.7521		
TOTAL (COPE.)	13467.253	70			

o valores no sido extraídos

b).- Prueba de rango múltiple para comparar entre tiempos.

Prueba de rango múltiple de Tukey para la caída de ramas de *N. ambigua* vs. tiempo

Nivel	(%)	Promedio de Tukey	Intervalo de grupos homogéneos
Jun	6	1.771167	*
Ago	6	2.345333	*
May	6	3.745333	*
Abr	5	3.753440	*
Jul	6	4.330933	*
Oct	6	7.944633	*
Abr 01	6	10.576667	*
Nov 01	6	13.725333	*
Feb 01	6	14.696000	*
Mar 01	6	16.827100	*
Oct	6	20.563167	*
Nov	6	22.075000	*

Apéndice B continuación

c) .-Prueba de rango múltiple para comparar entre los diámetros.

Prueba de rango múltiple de Tukey para comparar entre diámetros

Nivel	ccc	Promedio de Tukey	Intervalos de grupos homogéneos
dt	35	3.962820	*
da	36	16.324078	*

d).- Prueba de rango múltiple para comparar entre los árboles.

Prueba de rango múltiple de Tukey para comparar entre árboles (altos).

Nivel	ccc	Promedio de Tukey	Intervalos de grupos homogéneos
alte B	24	9.465263	*
alte f	23	10.558296	*
alte B	24	10.677000	*

Apéndice 4

Caída de ramas de *F. yoponenae*. Pruebas paramétricas.

a).- Análisis multifactorial de peso seco con respecto al tiempo, árbol y diámetro.

Análisis de Varianza multifactorial para la caída de ramas de *F. yoponenae*.

Puente de Variación	Suma de cuadrados	G.L.	C. M.	Valor de F	Nivel de significancia
Efectos principales	4237.1373	15	282.4758	3.507	.0001
ATMOSf. tiempo	2925.3572	11	256.8507	3.189	.0013
ATMOSf. árbol	264.4349	3	94.8116	1.177	.3238
ATMOSf. diam	1165.1351	1	1165.1351	14.465	.0003
Residuos	6363.2218	79	80.547112		
TOTAL (CORR.)	10600.359	94			

0 valores han sido excluidos.

b).- Prueba de rango múltiple para comparar entre tiempos.

Prueba de rango múltiple de Tukey para comparar la caída de ramas vs tiempo

Nivel	COEN	Promedio de Tukey	Intervalos de grupos homogéneos
Apr	7	1.62775	*
May	6	1.631673	*
Jun	6	1.641750	*
Jul	6	3.298875	**
Ag	8	6.260787	**
Jun	6	7.008462	**
Ene 01	9	10.293875	**
Nov	8	12.299750	**
Mar 01	6	12.839137	**
Abr 01	6	15.222750	**
Feb 01	6	14.262375	**
Oct 01	8	16.976750	*

Apéndice 4 continuación

c).- Prueba de rango múltiple para comparar entre diámetros.

Prueba de rango múltiple para comparar la caída de ramas por diámetro.

Nivel	Casos	Promedio de Tukey	Intervalos de grupos homogéneos
d1	47	5.009247	*
d2	48	11.860400	*

d).- Prueba de rango múltiple para comparar entre los sitios.

Prueba de rango múltiple de Tukey para comparar la caída de ramas por árbol (sitio).

Nivel	Casos	Promedio de Tukey	Intervalos de grupos homogéneos
sitio 3	24	6.321322	*
sitio 4	24	7.264023	*
sitio 1	23	9.486846	*
sitio 2	24	10.643667	*

Apéndice 5

Descomposición de ramas global (incluidas varias especies) a través de la tasa r.

a).- Análisis multifactorial de peso seco con respecto al tiempo y los diámetros.

Análisis de Varianza Multifactorial para la descomposición de ramas (tasa r).

Fuente de variación:	Suma de cuadrados S. L.	C. M.	Valor de F	nivel de Significancia
Efectos principales				
tiempo	.0371842	11	.3033604	.0024
diám.	.0384250	10	.3036428	.0017
	.0007381	1	.0007381	.4403
Residuos	.1412373	119	.0011669	
TOTAL (CORR.)	.1784221	130		

0 valores no sido analizados

b).- Prueba de rango múltiple para comparar entre tiempos.

Prueba de rango múltiple de Tukey para la tasa r vs. tiempo

Nivel	%	Promedio de Tukey	Intervalo de grupos homogéneos
Nov	12	-.0318751	+
May	12	-.0064264	++
Oct	12	-.0055771	++
Ago	12	-.0056769	++
Ene 01	12	-.0015033	++
sep	11	.0003357	++
Jun	12	.0062777	++
Abr	11	.0070140	++
Ene 01	12	.0112483	++
Jul	12	.0197143	+
Mar 01	12	.0373667	+

c).- Prueba de rango múltiple para comparar entre los diámetros.

Prueba de rango múltiple de Tukey para la tasa r con P. d. respecto a los diámetros.

Nivel	%	Promedio de Tukey	Intervalo de grupos homogéneos
01	65	.0057783	+
08	66	.0053840	+

Apéndice 8 Descomposición de ramas globales (incluidas varias especies) a través de la tasa k.

a).- Análisis multifactorial de peso seco con respecto al tiempo y los diámetros.

Análisis de Varianza multifactorial para descomposición de ramas (tasa K)

Punto de Variación	Suma de cuadrados	g.l.	C. M.	Valor de F	Nivel de Significancia
Efectos principales	.8295377	11	.0754125	2.231	.0169
AIXM, tiempo	.8256207	10	.0825621	2.443	.0109
AIXM, diám.	.0037170	1	.0037170	.110	.7443
Residuos	4.0561281	120	.0338611		
TOTAL (COPP.)	4.8856655	131			

0 valores han sido omitidos

b).- Prueba de rango múltiple para comparar entre tiempos.

Prueba de rango múltiple de Tukey para comparar la descomposición de ramas vs. tiempo

Nivel	g.l.	Promedio de Tukey	Intervalos de grupos homogéneos
Jun	12	.0695059	*
Ene 01	12	.1048910	**
Jul	12	.1154293	**
Nov	12	.1261277	**
Abr	12	.1401234	**
Oct	12	.1553221	**
Ag	12	.1737486	**
Feb 01	12	.1876526	**
May	12	.1882917	**
Ene	12	.3206027	*
Mar 01	12	.3283667	*

c).- Prueba de rango múltiple para comparar entre diámetros.

Prueba de rango múltiple de Tukey para comparar la descomposición de ramas por diámetro.

Nivel	g.l.	Promedio de Tukey	Intervalos de grupos homogéneos
2	66	.1688356	*
1	66	.1794416	*

Apéndice 7 Descomposición de ramas para las dos especies mediante el peso remanente.

a).- Análisis multifactorial del peso remanente con respecto al tiempo, los sitios y las especies.

Análisis de Varianza Multifactorial para descomposición de ramas por peso remanente.

Fuente de variación	Suma de cuadrados	g. l.	C. M.	Valor de F	nivel de significancia
Interacción					
tiempo-sitio	3.4526069	13	.2640466	3.562	.0004
tiempo	2.3587577	11	.2144362	2.893	.0042
sitio	.6858264	1	.6858264	9.292	.0035
especie	.4747543	1	.4747543	6.405	.0141
Intracelulares					
tiempo-sitio	1.4284072	23	.0621047	.836	.6727
especie-tiempo	.7956814	11	.0723347	.976	.4783
especie-sitio	.6475650	11	.0588695	.794	.6449
especie	.0020340	1	.0020340	.026	.8689
Residuos	4.2992599	58	.0741252		
TOTAL (CORF.)	9.1602760	94			

0 valores no están omitidos

b).- Prueba de rango múltiple para comparar entre tiempos.

Prueba de rango múltiple de Tukey para la descomposición de ramas vs. tiempo

Mes	Nivel	%	Promedio de	
			Tukey	Intervalo de grupos homogéneos
Feb-01	8		.1636625	*
Abr-01	6		.2956250	**
Nov	8		.3130000	**
May-01	8		.4207500	**
Mar-01	8		.4452175	**
Jul	6		.4635625	**
Sep-01	8		.4730000	**
Oct	8		.5777000	**
Sep	8		.5795375	**
Ago	8		.6132750	**
Jun	6		.6813500	*
May	7		.7054286	*

Apéndice 7 continuación

c).- Prueba de rango múltiple para comparar entre sitios.

Prueba de rango múltiple de Tukey para comparar entre sitios, en peso remanente.

Nivel	SSC	Prmedio de Tukey	Intervalos de grupos homogéneos
sitio 2	48	.3957958	*
sitio 1	47	.5391156	*

d).- Prueba de rango múltiple para comparar entre especies.

Prueba de rango múltiple de Tukey para comparar entre especies, en peso remanente.

Nivel	SSC	Prmedio de Tukey	Intervalos de grupos homogéneos
P. yaponensis	46	.4100813	*
N. ambigua	47	.5445213	*

Apéndice 8 Descomposición de ramas para las dos especies por la gravedad específica.

a).- Análisis multifactorial de la gravedad específica con respecto al tiempo, los sitios y las especies.

Análisis de Varianza multifactorial para la descomposición de ramas a través de la gravedad específica.

Fuente de Variación	Suma de cuadrados	gl.	C. M.	Valor de F	Nivel de significancia
Efectos principales					
tiempo	2.4344561	13	.1872659	8.674	.0000
sitio	1.8568002	11	.1506182	6.976	.0000
especie	.0338969	1	.0338969	1.648	.1760
	.7182275	1	.7182275	33.267	.0000
interacciones					
tiempo-sitio	.7351123	23	.0319706	1.481	.0845
tiempo-especie	.2932020	11	.0266547	1.235	.2686
sitio-especie	.2894655	11	.0263150	1.219	.2789
tiempo-sitio-especie	.1510160	1	.1510160	6.995	.0090
Residuos	3.3248660	154	.0215900		
TOTAL (COFF.)	6.4964449	190			

0 valores han sido excluidos

b).- Prueba de rango múltiple para comparar entre tiempos.

Prueba de rango múltiple de Tukey para comparar la gravedad específica de ramas vs tiempo.

Mes	.05%	Mediana de Tukey	Intervalos de grupos homogéneos
Abr-01	16	.1791000	*
May-01	16	.1820625	*
Jun	16	.1839500	**
Jul-01	16	.1922625	**
Aug-01	16	.2045000	***
Sep	16	.2380438	***
Oct-01	16	.2518000	***
Nov	16	.3415000	****
Dic	16	.3577688	***
Ene	16	.3707125	**
Feb	16	.3916388	**
Mar	15	.4687333	*

Apéndice 8 continuación.

c).- Prueba de rango múltiple para comparar
entre las especies

Prueba de rango múltiple para comparar la gravedad específica de ramas por especie.

Nivel	95%	Promedio de Tukey	Intervalos de grupos homogéneos
P. yaponensis	95	.2164518	*
M. ambigua	96	.3431840	*

d).- Prueba de rango múltiple para comparar
entre los sitios

Prueba de rango múltiple de Tukey para comparar la gravedad específica de ramas por sitio.

Nivel	95%	Promedio de Tukey	Intervalos de grupos homogéneos
sitio 2	96	.2673950	*
sitio 1	95	.2950333	*