

207
21



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**DESCOMPOSICION FOLIAR
DE CUATRO ESPECIES ARBOREAS
EN UNA SELVA HUMEDA TROPICAL .**

**T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G O
P R E S E N T A:
ROSALBA BECERRA ENRIQUEZ**

MEXICO , D. F.

1986 .



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.

I N D I C E

	Pág.
I - Introducción	1
1 - El proceso de descomposición y su importancia...	1
2 - La problemática actual de las selvas.....	4
II - Antecedentes	7
III - La zona de estudio.....	13
IV - Metodología	17
1 - Trabajo de campo	19
2 - Análisis	23
V - Resultados	26
VI - Discusion y conclusiones	56
1 - Problemas metodológicos	56
2 - El modelo	58
3 - La descomposición	60
VII - Bibliografía	73

I - INTRODUCCION

1 - El proceso de descomposición y su importancia.

La materia orgánica muerta proveniente de las plantas, junto con el aporte atmosférico, constituyen la fuente más grande de nutrientes de los ecosistemas. En la atmósfera ocurren continuamente una serie de fenómenos físicos y químicos que se encargan de llevar dichos nutrientes de un lugar a otro y de un estado a otro. De esta manera, se han establecido ciclos biogeoquímicos bien definidos dentro de los cuales los minerales -- fluyen a través de un sistema circulando constantemente entre mundo vivo y el no vivo. Esta dinámica de los nutrientes (ganancias, pérdidas y -- distribución) constituye un aspecto de particular importancia en el entendimiento de la productividad de los sistemas, así como en el análisis de las causas de la distribución y abundancia de las poblaciones vegetales. Los cambios climáticos, edáficos y bióticos ocurridos en los ecosistemas, modifican la distribución espacial y temporal de los nutrientes a nivel -- local, recíprocamente la disponibilidad de éstos puede alterar la producción, estructura y composición de los sistemas. (Borman, F.H. y G.E. Likens, 1967). Los nutrientes contenidos en la materia orgánica muerta son liberados al suelo a través del proceso de descomposición, de manera que éste regula la disponibilidad relativa de los nutrientes contenidos -- en el suelo, ejerciendo así una fuerte influencia en su formación y en la nutrición vegetal.

El proceso de descomposición implica el cambio de estado de la materia orgánica bajo la influencia de diferentes factores bióticos y abióticos. Swift, M.J, W. Heal y M. Anderson. (1979), dividen el proceso en tres cambios físicos esenciales:

- 1 - Lixiviación - proceso abiótico por el cual el material soluble es removido a otro sitio. Ocasiona una pérdida de peso y alteraciones químicas en el material vegetal.
- 2 - Catabolismo - En este proceso el recurso cambia de estado a formas inorgánicas. En esta etapa interviene la comunidad desintegradora, existiendo pérdida de material por transformación a formas volátiles o solubles.
- 3 - Trituración - proceso físico que implica la reducción del tamaño de las partículas. No existe pérdida de material.

No obstante la obvia diferencia entre los tres cambios ocurridos - durante el proceso, su acción simultánea, y la constante convergencia de las diferentes etapas, hace difícil el estudio del proceso de descomposición en su forma global.

El sistema de descomposición está regulado fundamentalmente por tres variables: a) la comunidad desintegradora, b) los factores ambientales -- (físicos, químicos, climáticos y edáficos) y c) la calidad del recurso, (Anderson y Swift, 1983).

Basándose en un estudio comparativo de diferentes trabajos de descomposición en varias regiones del mundo, Anderson y Swift (1983) dan a estas -- tres variables un orden de importancia y establecen que las condiciones ambientales, y particularmente la precipitación, resultan ser el factor más limitante. El agua es esencial tanto para la mayoría de los fenómenos químicos ocurridos como en la regulación de las poblaciones de micro-

organismos desintegradores. Las diferencias observadas en los ecosistemas con diferente régimen pluviométrico y la marcada estacionalidad observada en la acumulación de hojarasca en la época seca y su disminución con el inicio de la lluvia, evidencia la estrecha relación del fenómeno de -- descomposición con el ciclo del agua, y particularmente con la distribución de la precipitación a lo largo del año.

La calidad del recurso es el segundo factor limitante. La resistencia que el material vegetativo ofrece a la descomposición está determinada por su dureza, contenido de nutrientes y de compuestos resistentes (lignina, celulosa, sustancias tóxicas, etc.) grosor, tamaño, etc. La -- actividad de la comunidad desintegradora estará determinada en gran medida por éstas características intrínsecas de cada especie.

Finalmente tenemos a las poblaciones de desintegradores, que en última instancia son los que realizan el proceso de transformación de la materia orgánica muerta. Estos organismos del suelo se clasifican regularmente en dos grandes grupos de acuerdo a su tamaño: los microorganismos, que solo pueden observarse bajo el microscopio y que incluyen bacterias, actinomicetos, protozoos, hongos y algas, y los microorganismos que incluyen moluscos, oliquetos, nemátodos y artrópodos, entre los que podemos -- mencionar a los quilópodos, diplódos e insectos. (Jackson, R.M y F. Raw. 1981). Algunos de estos organismos pasan todo su ciclo vital en el suelo, mientras que otros habitan en este medio solo parte de su tiempo o durante etapas específicas de su ciclo de vida. La actividad de estos organis-

mos, así como la dinámica de sus poblaciones responde a cambios ambientales como la temperatura, humedad, incidencia de luz, interacción con ---- otros organismos, etc., pudiéndose establecer ciclos diurnos y estacionales, así como diferentes niveles tróficos y etapas sucesionales (Jackson y Raw op. cit.; Anderson, 1975). Sin embargo, a pesar de jugar un papel fundamental en el proceso de descomposición, los desintegradores parecen tener una capacidad funcional equivalente en los diferentes ecosistemas, es decir, en ausencia de ciertos grupos de organismos, otros adquieren -- una capacidad compensatoria, de manera que la velocidad del proceso no se ve fuertemente influenciada (Anderson y Swift, op. cit.)

2 - La problemática actual de las selvas.

Uno de los fenómenos más alarmantes en la actualidad y que ha llamado la atención de varios investigadores, es el grave deterioro en que se encuentran las áreas tropicales de todo el mundo, y particularmente los -- bosques húmedos tropicales. Estos ecosistemas son las zonas biológicamente más ricas del planeta por lo cual se pensó que serían altamente productivas si se sometían a un uso y explotación intensiva. Sin embargo los -- modelos de explotación aplicados hasta la fecha no han resultado ser los más adecuados, pues se han introducido sistemas y tecnologías modernas apropiados a ecosistemas templados o fríos, pero no para las zonas tropicales. La utilización de estos sistemas inapropiados se ha pretendido justificar con la idea de aumentar la productividad a través del cambio en el uso del suelo, mediante la introducción de otros cultivos o ganadería. Los resultados obtenidos han sido, sin embargo, muy desalentadores en tanto que la alta productividad se limita a períodos de tiempo muy cortos, o bien, se -

observan niveles de productividad bajos a largo plazo. -Las consecuencias manifiestas por el cambio de uso del suelo y por la utilización de tecnologías no específicas para la explotación de los bosques tropicales han sido irremediamente la degradación y desaparición de las selvas.

Cualquier sistema de explotación debe considerar la diversidad biológica existente, ya que el grado de sensibilidad y respuesta de los diferentes ecosistemas a la intervención y a las modificaciones producidas por el hombre no es igual en todas la regiones.

Las investigaciones más recientes realizadas por ecólogos en diferentes partes del mundo, demuestran que los ciclos de los nutrientes y los -- flujos de energía revisten gran importancia para estimar la productividad de los ecosistemas, su sensibilidad a la perturbación y su capacidad de regeneración. Se ha sugerido, por ejemplo, que en los bosques tropicales de suelos pobres (oligotróficos) se presentan una serie de mecanismos estructurales y funcionales que permiten una mayor eficiencia en la retención de nutrientes, como respuesta al bajo contenido de éstos en el suelo y a la -- gran potencialidad del medio para extraerlos; (Herrera, R., C.F. Jordan, H. Klinge y E. Medina, 1978). Estos mecanismos pueden ser: la formación de una densa capa de raíces con una elevada capacidad de retención de nutrientes, el paso directo de los nutrientes de la hojarasca a las raíces de los árboles a través de sistemas micorrísicos (Cuevas E. y E. Medina, 1983), recuperación de nutrientes antes de la abscisión foliar (Edwards, 1977, Jordan, C. y R. Herrera, 1981), adaptación fisiológica de los árboles, formación de hojas con mayor contenido de compuestos resistentes a la descomposición

(Edwards, op. cit. Jordan, C. y R. Herrera, op. cit.). Así, en los bosques tropicales el mayor contenido de nutrientes se encuentra en la vegetación, no en el suelo, y sus mecanismos de conservación forman parte de la estructura viva del bosque que se destruye al talarlos con sistemas que no -- consideran estas características.

No obstante la exuberante vegetación y la rica fauna encontrada en los bosques tropicales, estos ecosistemas son en realidad muy frágiles como resultado del delicado equilibrio establecido entre el gran número de especies y su medio físico.

Así pues, este estudio, como parte de una investigación más amplia sobre el ciclo de nutrientes en la selva, pretende contribuir a una mejor planeación del uso y conservación de los bosques tropicales en México y en el mundo tropical en general.

II - ANTECEDENTES.

Existen tres maneras comunmente utilizadas para estudiar el fenómeno de descomposición; (Anderson y Swift, 1983). La primera de ellas consiste en medir la respiración del suelo, la cual incluye la respiración de los organismos heterótrofos más la de las raíces. Este método puede ser el indicador de los flujos de carbono a través del sistema, dando información sobre todo de la influencia de los cambios ambientales sobre el metabolismo del mismo.

Otra forma de cuantificar la velocidad de descomposición de la hojarasca es por medio del coeficiente de descomposición anual denominado k -- (Jenny, H., S. Gessel y F. T. Bingham, 1949), el cual se obtiene relacionando la acumulación de hojarasca en el suelo con la caída de la misma.

$$K = \frac{A}{L} \quad \text{donde:} \quad A = \text{caída}$$

$$L = \text{acumulación.}$$

Los valores de k mayores de uno sugieren que la tasa de cambio de materia orgánica ocurre en menos de un año. Por otro lado, el recíproco de k ($1/k$) refleja el tiempo que tarda en descomponerse el 100% de la hojarasca, (Hopkins, 1966) .

Considerando que los resultados obtenidos utilizando el coeficiente de descomposición son muy generales, dado que la caída, acumulación y ---- desintegración de la hojarasca se encuentran en gran medida determinados por una serie de características diferenciales a nivel de especies, se ha derivado una tercera metodología para el estudio de la descomposición, la

cual consiste en introducir un peso conocido de hojas de ciertas especies en bolsas de malla plásticas y colocarlas en el suelo. Periódicamente se recogen las bolsas y se determina el peso perdido del material vegetal en un intervalo de tiempo también conocido. Los trabajos realizados con este método permiten llevar a cabo el estudio con ciertas especies o bajo determinadas condiciones, de acuerdo al interés del investigador. A menudo se utilizan diferentes medidas en la abertura de la malla con el fin de excluir ciertos grupos de desintegradores, determinando así el papel que desempeña cada uno de ellos en la descomposición. (Crossley y Hoglund, 1962).

Algunos resultados obtenidos con la utilización de estas dos últimas metodologías para diferentes selvas del mundo aparecen en la tabla 1.

En México son pocos los trabajos que se han realizado para comprender más a fondo el proceso de descomposición en nuestros ecosistemas. Podemos citar los realizados por Martínez (1984) en Selva Mediana y Baja Caducifolia en Jalisco, Bracho y Sosa (19) en Bosque Mesófilo de Montaña, García Aldrete, con un estudio de microartrópodos de la hojarasca en los Tuxtlas, y Alvarez (1984 y 1985) también en la región de los Tuxtlas, trabajo que dió origen a esta investigación y del cual se citan a continuación algunos resultados importantes.

Si bien la caída de hojarasca en la selva de los Tuxtlas ocurre durante todo el año, el patrón de producción es estacional, asociado a la época seca. La caída total fué de 7.26 t/ha/año, correspondiendo 5.46 t

Tabla 1. Velocidades de descomposición de restos vegetales frescos en bosques tropicales y subtropicales (modificado de UNESCO, CIEFCA, 1980). El asterisco marca los experimentos realizados con mallas plásticas.

LOCALIDAD	TIPO DE BOSQUE	K	DESPARACION COMPLETA (MESES)	AUTORES
Kade, Ghana	Húmedo siempreverde	4.7	2.5	Nye, 1961
Yangambi, Zaire	Húmedo siempreverde		4	Laudelot y Meyes, 1954.
Los Tuxtlas, México	Húmedo siempreverde	2.9		Alvarez, 1984.
Olokemeji, Nigeria	Húmedo semicaducifolio		4	Hopkins, 1966.
Omo, Nigeria	Húmedo siempreverde		5	Hopkins, 1966.
Ibadan, Nigeria	Húmedo semicaducifolio	2.2*	5*	Madge, 1965.
Banco, Costa de Mar- fil	Húmedo siempreverde (valle)	4.2	5*	Bernhard, 1970.
Banco, Costa de Mar- fil	Húmedo siempreverde (planicie)	3.3	9*	Bernhard, 1972.
Yapo, Costa de Marfil	Húmedo siempreverde	3.6*	11*	
Santa Fe, Panamá	Premontano húmedo		5.5	Golley <u>et. al</u> , 1975.
	Tropical húmedo		6.5	Golley <u>et. al</u> , 1975.
	Bosque de galería		13	Golley <u>et. al</u> , 1975.
Panamá	Secundario		17	Tropical test Center, 1966
Murciélagos, Guatemala	Húmedo caducifolio		2.5*	Ewel, 1976.
Colíma, Colombia	Muy húmedo		7	Jenny <u>et. al</u> , 1949.
Chinchina	Subtropical		19	Jenny <u>et. al</u> , 1949.

a las hojas (75.21%). Los períodos con mayor caída de hojarasca ocurren uno en febrero, de 1.13 t/ha, y otro mayor en abril, de 1.94 t/ha. El valor mínimo se registró en diciembre, con 0.27 t/ha. (Alvarez, 1985).

El coeficiente de descomposición (k) para 1982, fué de 2.9, y el recíproco de k ($1/k$) indica que para esta región la tasa de recambio de materia orgánica ocurre en un período de aproximadamente tres meses, lo cual se ajusta a los estimados en otras selvas del mundo. (Alvarez, 1984). En este trabajo se calcularon también los coeficientes k , con los que se denota la descomposición sobre bases mensuales. Esto último fué realizado entre diciembre de 1981 y mayo de 1983. En general, los coeficientes de menor descomposición coincidieron con los meses más secos, cuando la acumulación de hojarasca en el suelo fué mayor. (Alvarez, op. cit.).

Si bien se presenta un patrón de caída de hojarasca general para toda la selva, se encontraron grandes diferencias en el aporte de cada especie tanto en cantidad como en su distribución a lo largo del año. Atendiendo a esto, dentro de las especies más importantes se encuentran Nectandra ambigens, Pseudolmedia oxyphyllaria, Ficus insipida y Poulsenia armata. Los valores para cada una de éstas se señalan en la tabla 2.

La cantidad total de hojarasca aportada por estas cuatro especies suma 2.100 ton/ha/año, lo que representa el 46.46% del total calculado para la selva de los Tuxtlas. (Alvarez, op. cit.)

Tabla 2 . Producción de hojarasca de las cuatro especies obtenido durante dos años en los terrenos de la Estación de Biología --- Tropical "Los Tuxtlas", y su porcentaje con respecto al total anual. (tomado de Alvarez, 1984.)

	kg/ha.	
	Año 1 (1983)	%
<u>Nectandra ambigens</u>	1,274.40	28.18
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	363.60	8.04
<u>Poulsenia armata</u>	268.93	5.95
<u>Ficus insipida</u>	194.00	4.29
	Año 2 (1984)	%
<u>Nectandra ambigens</u>	1,345.72	28.63
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	489.13	10.37
<u>Poulsenia armata</u>	260.63	5.54
<u>Ficus insipida</u>	147.07	3.13

Los resultados obtenidos por Alvarez, reflejan que los procesos de producción y descomposición de hojarasca están definidos por comportamientos diferentes a nivel de especies, sin embargo los coeficientes de descomposición calculados engloban a la hojarasca de todas las especies bajo un mismo tratamiento, sin permitirnos conocer sus diferencias.

El presente trabajo se realizó utilizando la tercera metodología descrita con el propósito de estudiar más en detalle la descomposición foliar de cuatro especies importantes, bajo condiciones topográficas contrastantes, relacionando estos comportamientos con la producción de hojarasca y con las condiciones ambientales en el sitio. El estudio forma parte del proyecto de investigación "Regeneración de Ecosistemas Tropicales: Selva Alta Perennifolia" del Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias de la UNAM.

III - LA ZONA DE ESTUDIO.

El estudio se realizó en los terrenos de la Estación de Biología -- Tropical "Los Tuxtles" del Instituto de Biología de la UNAM, que cuenta - con una extensión de 700 has. ubicadas dentro de la zona montañosa cono-- cida como "Los Tuxtles" al Sureste de Veracruz. La estación se localiza a 33.5 km. de Catemaco, rumbo a la costa, aproximadamente entre los 18° 34' y 18° 36' de latitud norte y los 95°04' y 91°09' de longitud oeste. La altitud va desde los 150 hasta los 530 m.s.n.m. (Lot-Helgueras, 1976).

Tomando como base los datos de la estación meteorológica de Coyame, que se encuentra a 25 km. de la estación, el clima de la región es cálido-húmedo del tipo Af (m)w'(f') g (Köppen modificado por García, 1964,) caracterizado por presentar una precipitación media anual de 4746 mm, con un mínimo en abril y mayo y un máximo en julio, la canícula se presenta en el mes de agosto. La temperatura media anual es mayor a los 22°C, registrándose la máxima en julio, de 27.1°C y la mínima en enero, de 21.1°C. La oscilación térmica es de alrededor de 6°C. (Figura 1)

Es importante señalar la influencia de los vientos conocidos como - "nortes" durante los meses de invierno. Estos vientos son masas de aire - provenientes del norte, que atraviesan el Golfo de México cargándose de - humedad y al chocar con la barrera montañosa continental se precipitan, - ocasionando una considerable disminución en la temperatura y un aumento - en la precipitación durante esta época del año. Este régimen de vientos modifica fuertemente las condiciones climáticas de la región, reflejándo- se en la fenología de la vegetación. Los datos de precipitación total -

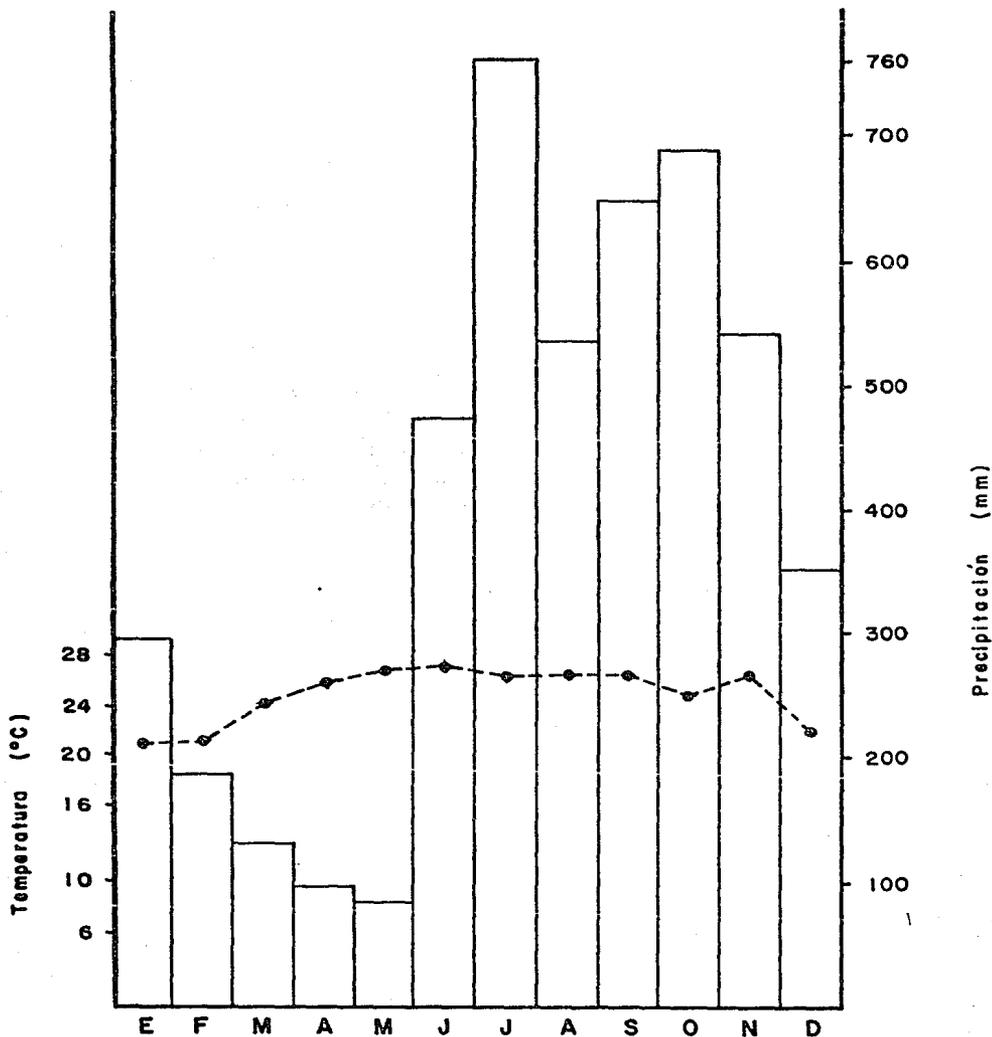


Figura 1.- Climograma de la región de los Tuxtlas, los datos corresponden a promedios mensuales de 18 años - registrados por la Estación Climatológica de -- Coyame, Veracruz.

mensual y anual registrados dentro de la Estación de los Tuxtlas se --- muestran en la tabla 3.

El estrato geológico de la región es de origen volcánico, formado principalmente por rocas basálticas, andesíticas y cenizas volcánicas, mezcladas con rocas de origen sedimentario como calizas, arcillas y arenis cas (Flores, 1971, en Estrada et. al. 1985).

Los suelos de la estación son jóvenes y poco desarrollados, debido a la intensa erosión ocasionada sobre todo por la lluvia que aumenta la lixiviación y acarreo de grandes cantidades de materia orgánica producidos por la vegetación (Chizón, 1984, Estrada et. al. 1985)

La vegetación corresponde al tipo Selva Alta Perennifolia, según la clasificación de Miranda y Hernández X. (1963). Diversos estudios sobre la vegetación realizados en los terrenos de la estación (Carabias, 1979, Martínez-Ramos 1980) coinciden en señalar la existencia de los siguientes estratos: un estrato inferior, de 0 a 10 m. de altura con Astrocarium mexicanum, Faramea occidentalis y Psycotrias sp, como sus principales -- representantes, un estrato medio de 10.5 a 20 m. con Pseudolmedia oxyphyllaria, Quararibea funebris, Croton nitens, Guarea glabra y Stemmadenia donnell-smithii como representantes y un estrato superior, mayor de 20 m. Nectandra ambigens, Poulsenia armata, Dendropanax arboreus, Pterocarpus rohrii, Omphalea oleifera, Platymiscium pinnatum, Ampelocera hottlei y Pithe celobium arboreum. (Bongers, F., J. Popma, J. Meave y J. Carabias, en preparación) .

Tabla 3. Datos de precipitación total mensual y anual para la Estación de Biología "Los Tuxtles". (tomado de Estarada, A., R. Coates-Estrada y M. Martínez - Ramos, 1985).

	Enero	Feb.	Marzo	Abril	Mayo	junio	Julio	Agost.	Sept.	Oct.	Noviembre	Diciembre	t o t a l
1972	376	269	0	204	83	373	1040	823	539	620	979	346	5652
1973	302	470	6	227	197	294	382	1121	450	798	318	338	4903
1974	237	458	11	94	35	345	617	165	613	-	-	326	2928
1975	578	268	63	80	143	547	428	396	547	1023	685	371	5129
1976	805	-	56	78	250	352	364	502	711	712	805	413	5048
1977	136	232	160	15	20	323	362	303	432	352	719	380	3435
1978	737	497	461	7	115	1115	284	817	631	716	495	560	6435
1979	443	348	37	90	113	466	215	769	526	230	746	789	4772
1980	268	220	319	110	0	496	376	475	630	457	727	310	4388
1981	409	365	133	184	61	221	487	166	813	917	128	190	4074
1982	613	442	0	115	52	321	436	813	979	528	392	622	5313
TOTAL	4 904	3546	1246	1204	1069	4853	4992	6350	6871	6353	5994	4645	
MEDIA	446	360	113	109	97.2	441	454	577	625	635	599	422	
D.E.	214	109	150	70.9	76.7	243	220	311	161	249	258	169	

- = No existen datos disponibles.

D.E.= Desviación estándar.

IV - METODOLOGIA

Para la realización de este trabajo se eligieron cuatro de las especies más importantes en cuanto a su aporte de materia orgánica al suelo. Estas especies son: Nectandra ambigens, Pseudomedia oxyphyllaria, Ficus insípida y Poulsenia armata que, como se mencionó antes, aportan el 46.46 % del total de hojarasca anual.

Considerando que las características propias de cada especie juegan un papel importante en su descomposición a continuación se da la descripción morfológica de las hojas de cada una (tomado de Ibarra, 1985).

Nectandra ambigens Blake. .Fam: Lauraceae.

Hojas simples, en espiral, peciolo de 9-15 mm. de largo y de 1-2 mm. de ancho, plano por el haz, verde rojizo, glabrescente. Lámina de 9-15 cm. de largo y de 3-6 cm. de ancho, elíptica, base y ápice agudo, margen entero, haz oscuro, brillante glabro, envés mas pálido glabro con excepción de la costa, que es glabrescente, de 7-8 venas secundarias prominentes en el envés. Produce hojas jóvenes rojizas de marzo a julio.

Pseudomedia oxyphyllaria Donn. Fam: Moraceae

Hojas simples alternas. Peciolo de 5-10 mm. de largo y de 0,8 a 1.2 mm. de ancho, supracanalado o rollizo, glabrescente y exudado pardo pálido al desprenderlo del tallo. Lámina de 5.5-10 cm. de largo y de 3-6 cm. de ancho, elíptico ovada o elíptico lanceolada, base obtusa o cuneada, ápice cuspidado, margen entero, haz obscuro, envés más pálido y con ambas superficies glabras excepto en la costa por el lado del envés, venación pinna

da de 12-18 venas secundarias, más prominentes por el envés, raramente con agallas cónicas en la lámina de 2-3 mm. de ancho. Yema terminal de 6-15 mm. de largo, con el ápice agudo, verde grisáceo y cubiertas con pelos simples sedosos. Produce hojas verde pálidas cuando florece de -- febrero a abril.

Ficus insípida Willd. Fam: Moraceae.

Hojas simples en espiral, raramente alternas. Pecíolo de 10-30 mm. de largo y de 2-4 mm. de ancho, supracanalado glabro y exudado blanquecino al desprenderlo del tallo. Lámina de 10-17 cm. de largo y de 3-7 cm. de ancho, elíptica u ovada, base aguda y ápice agudo amucronado, también glabro, venación pinnada: de 16 a 24 venas secundarias relativamente conspicuas, costa amarillenta. Yema terminal de 3-5 cm. de largo, lanceolada, con su porción basal más ancha. Produce hojas jóvenes verde pálidas durante el período de marzo a mayo.

Poulsenia armata. (Mig) Standl. Fam: Moraceae.

Hojas simples alternas o en espiral. Pecíolo de 1-5 cm. de largo y de 0.3 a 0.6 cm. de ancho, supracanalado, glabro, con espinas cortas, verdosas y exudado blanco al desprenderlo del tallo. Lámina de 8-30 cm. de -- largo y de 4.5 -15 cm. de ancho, elíptica o casi orbicular, base redon-- deada o raramente truncada, asimétrica y con el ápice obtuso con un corto acumen, margen entrero ligeramente ondulado, haz oscuro a brillante, envés más pálido y con ambas superficies glabras, venación pinnada de 8-14 venas secundarias, con pequeñas espinas a lo largo de las venas y la costa por el largo del envés. Yema terminal de 2.5-6 cm. de largo y de 0.7 a

1.5 de ancho, acuminado lanceolada, armada. Caducifolia durante un corto tiempo a principio de la época seca.

1 - Trabajo de Campo.

En diciembre de 1983 se recogieron de la selva aproximadamente --- 2000 hojas de cada una de las especies mencionadas, procurando que fueran hojas recientemente caídas. Después de ser secadas al aire durante dos - días, se agruparon en muestras de 20 hojas cada una para N. ambigens, P. oxyphyllaria y F. insipida y de 10 para P. armata, debido a su gran tamaño. De la colecta inicial se realizó un análisis preliminar para determinar la media (\bar{x}) y la desviación estandar (s) de su tamaño, lo cual sirvió como referencia para desechar aquellas hojas que fueran muy grandes o muy pequeñas. Posteriormente las muestras fueron pesadas y colocadas en bolsas de malla de plástico de 20 x 20 cm., con una abertura de 2.5 mm. Una vez marcadas las bolsas se colocaron en el suelo de la selva. Su distribución se hizo de acuerdo a un diseño factorial, en el cual se contemplan cuatro sitios, dos en pendientes de 17° a 25°, y dos en zonas planas (0°). En los trabajos de producción de hojarasca realizados por Alvarez (1984, 1985) se observó que existe una mayor acumulación de hojarasca en zonas con pendiente, lo cual podía ser consecuencia de la diferencia en - la velocidad con que corre el agua, afectando principalmente la lixiviación, o del mantenimiento de la humedad en estas zonas, influyendo incluso en las poblaciones de desintegradores. Esto nos hizo suponer que el - proceso de descomposición sería diferente bajo estas dos condiciones. En cada uno de estos sitios se colocaron sobre una línea, amarrados a una -- cuerda, dos bolsas de cada especie, distribuyéndose en forma paralela 12 líneas, de manera que recorriendo una línea mensualmente se abarca un ciclo anual. (Figura 2).

Plano 1			Plano 2				
N1	...	N3	N23	N25	...	N27	N47
N2	...	N4	N24	N26	...	N28	N48
S1	...	S3	S23	S25	...	S27	S47
S2	...	S4	S24	S26	...	S28	S48
F1	...	F3	F23	F25	...	F27	F47
F2	...	F4	F24	F26	...	F28	F48
P1	...	P3	P23	P25	...	P27	P47
P2	...	P4	P24	P26	...	P28	P48
1er. mes	2o. mes		12o. mes.	1er. mes.	2o. mes.		12o. mes.
Inclinado 1			Inclinado 2				
N49	...	N51	N71	N73	...	N75	N95
N50	...	N52	N72	N74	...	N76	N96
S49	...	S51	S71	S73	...	S75	S95
S50	...	S52	S72	S74	...	S76	S96
F49	...	F51	F71	F73	...	F75	F95
F50	...	F52	F72	F74	...	F76	F96
P49	...	P51	P71	P73	...	P75	P95
P50	...	P52	P72	P74	...	P76	P96
1er. mes.	2o. mes.		12o. mes.	1er. mes.	2o. mes.		12o. mes.

Fig. 2. Distribución de las bolsas en los diferentes ciclos.
 N= *Nectandra ambigens*, S= *Pseudolmedia oxyphyllaria*, F= *Ficus insipida*.
 y P= *Poulsenia armata*. Cada muestra tiene un número progresivo con el
 cual se encuentra su localización.

Considerando que la humedad es el principal factor que desencadena el proceso de descomposición y que las características de las hojas que caen en diferente época del año no son iguales, se realizó el mismo experimento durante dos ciclos, iniciando el primero en diciembre de 1983, durante los nortes y utilizando las hojas que cayeron en la época de lluvias, y el segundo que comenzó en mayo de 1984, al inicio de la época de lluvias y con hojas que cayeron durante la estación seca. Debido a que el intervalo de tiempo entre una colecta y otra no fué de 30 días, en el primer ciclo se abarcó un período mayor de un año con las doce colectas y en el segundo se cubrió un ciclo anual con sólo ocho colectas.

El intervalo entre una colecta y otra fué en promedio de 44 días - (Tabla 4).

Una de las mayores dificultades en el trabajo de campo fué la limpieza del material. Al retirarse las muestras del suelo, el material remanente se encuentra a menudo triturado, mezclado con tierra e invadido por hongos o raicillas que resultan difíciles de separar. Esta limpieza se llevó a cabo en el laboratorio y después se secó el material recuperado en un horno a una temperatura de 80°C, durante 48 horas, obteniendo finalmente el peso seco. Con el peso inicial y con el obtenido una vez retiradas las hojas de la selva se obtuvo la proporción de peso perdido (ppp) para cada una de las muestras.

Tabla 4. Fechas de colecta e intervalos de tiempo entre una colecta y otra. La línea punteada marca el inicio del segundo ciclo.

	MES	DIA	INTERVALO EN DIAS	DIAS ACUMULADOS	
				CICLO 1	CICLO 2
1983	Diciembre	10	0	0	
	Enero	<u>24</u>	44	44	
	Marzo	10	36	80	
	Abril	4	35	115	
	Mayo	9	36	151	0

1984	Junio	17	39	190	39
	Agosto	4	48	238	87
	Septiembre	14	41	279	128
	Octubre	27	43	322	171
	Diciembre	12	46	368	217

1985	Marzo	2	79	447	296
	Abril	10	39	486	335
	Mayo	25	<u>45</u>		380
			X=	44.25	

De esta manera se generó una gráfica para cada combinación especie-sitio-ciclo, utilizando el promedio de la proporción de peso perdido ---- (ppp) de las dos muestras mensuales correspondientes a cada especie.

2 - Análisis de datos.

Actualmente el establecimiento de modelos matemáticos aplicados a procesos biológicos es una de las herramientas más fuertes de la biología. Su valor radica tanto en la posibilidad de hacer predicciones acerca de un proceso como la de llegar a elaborar generalizaciones que permitan extrapolar un comportamiento bajo determinadas condiciones. La formulación de modelos matemáticos que simulan el proceso de descomposición ha comenzado a ser utilizado en los últimos años profusamente. El primer modelo propuesto fué el exponencial negativo, presentado por Jenny et. al. en ---- 1949. A partir de entonces encontramos varias publicaciones en las que se proponen nuevos modelos discutiendo sus ventajas y desventajas. Becerra (1984), realizó una revisión detallada de los modelos más comúnmente utilizados para describir dicho proceso. En este trabajo se intentó el ajuste de las curvas obtenidas con los modelos lineal, utilizado por --- Edwards, (1977), y al exponencial negativo, inicialmente propuesto por Jenny et. al. (1949) y que ha sido utilizado y discutido por varios investigadores. (Nye, 1961; Olson, 1963; Minderman, 1968; Becerra, 1984).

Los datos obtenidos se sometieron a un análisis de varianza multifactorial con el objeto de evaluar las diferencias existentes en el proceso de descomposición entre las diferentes especies, las diferentes zonas (plano e inclinado) y los dos ciclos (Sokal y Rohlf, 1969). Asimismo se realizaron análisis de varianza mensuales para comparar la ppp entre

las especies y las zonas. Después de transcurridos los primeros meses de cada ciclo (4 para el primer ciclo y 3 para el segundo) el material vegetal de algunas especies se desintegró por completo; por tal razón no fué posible realizar los análisis de varianza para los meses restantes, aplicando únicamente pruebas de t de Student (Sokal y Rohlf, op. cit.)

Se realizaron también comparaciones múltiples de medias para probar la diferencia entre especies, zonas y ciclos, utilizando los métodos de - Tukey, Bonferroni y Scheefe. (Steele y Torrie, 1980).

Las proporciones de peso perdido a través del tiempo de cada especie se correlacionaron con los datos de precipitación, registrados en la Estación durante los meses que duró el experimento, así como con el patrón de producción de hojarasca observado para cada especie por Alvarez (1985).

Todas las pruebas estadísticas, así como los ajustes de modelos se realizaron con el paquete de rutinas estadísticas S A S (Statistical ---- Analysis System) en el equipo de cómputo IBM 4341 del Centro Científico de IBM de México.

Finalmente se determinó la concentración de nutrientes ----- (N, P, K, Ca y Mg) contenidos en las hojas de cada una de las especies en las condiciones en que fueron colectadas del suelo. Los análisis de N y P totales se realizaron por digestión ácida de la muestra y para su determinación se utilizó el método del autoanalizador II que marca Technicon. Para el Na y K se utilizó el método de flamometría previa acenización de

la muestra. El Ca y Mg se determinaron por el método de absorción atómica previa acenización de la muestra.

V - RESULTADOS

De los resultados obtenidos a lo largo de todo el experimento resalta la gran diferencia encontrada en la descomposición entre las cuatro especies. En la tabla 5 se muestra un promedio de los porcentajes de pérdida de peso para cada una de ellas a los 3, 6, 9 y 12 meses. No obstante que la pérdida de peso observada durante los tres primeros meses es más elevada que el resto de tiempo en las cuatro especies, se observó que mientras N. ambigens perdió solo de 30 a 45% de su peso original durante este tiempo, F. insipida perdió de 88 a 95 %. A los seis meses, N. ambigens y P. oxyphyllaria habían desaparecido aproximadamente en un 50%, mientras que F. insipida y P. armata casi se perdían por completo en el primer ciclo y en el segundo no quedaron restos de ellas para este. Al concluirse un ciclo anual solo quedaron restos de las hojas de N. ambigens (aprox. el 10% de su peso inicial), mientras que P. oxyphyllaria desapareció por completo entre los ocho y diez meses. En la tabla 6 se encuentran el número de meses que tardó en desaparecer por completo el tejido vegetal de cada especie. Los períodos más altos correspondieron a F. insipida, 37 % en promedio menores a los de N. ambigens, la especie con períodos de descomposición más largos. Además el período de descomposición se redujo durante el segundo ciclo un 32% en promedio.

Se realizaron análisis de varianza para probar la bondad de los ajustes con los modelos lineal y exponencial negativo, obteniendo valores de F altamente significativos en el caso del segundo modelo, por lo cual se decidió utilizarlo para explicar el proceso de descomposición de las cuatro especies. Las curvas ajustadas con este modelo se muestran en las figuras 8 a 10.

Tabla 5. Porcentaje de pérdida de peso de las hojas de las cuatro especies a lo largo del tiempo. El número de arriba corresponde al primer ciclo y el de abajo al 2o.

Meses	3	6	9	12
<u>Especie</u>				
	30	50	65	90
<u>Nectandra ambigens</u>	45	50	65	90
	35	40	75	100
<u>Pseudolmedia oxiphyllaria</u>	50	75	90	100
	88	98	--	---
<u>Ficus insipida</u>	45	100	--	---
	65	85	--	---
<u>Poulsenia armata</u>	75	100	--	---

Tabla 6. Número de meses en que desapareció por completo el material vegetal de las cuatro especies para cada sitio y ciclo.

	<u>Ciclo 1</u>			
	Plano 1	Plano 2	Inclinado 1	Inclinado 2
<u>Nectandra ambigens</u>	12	12	12	12
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	10	10	10	8
<u>Ficus insipida</u>	5	5	5	5
<u>Poulsenia armata</u>	7	7	7	7

	<u>Ciclo 2</u>			
	Plano 1	Plano 2	Inclinado 1	Inclinado 2
<u>Nectandra ambigens</u>	9 ...	9 ...	9 ...	9 ...
<u>Pseudolmedia Oxyphyllaria</u>	8	7	8	8
<u>Ficus insipida</u>	3	3	3	3
<u>Poulsenia armata</u>	4	4	4	4

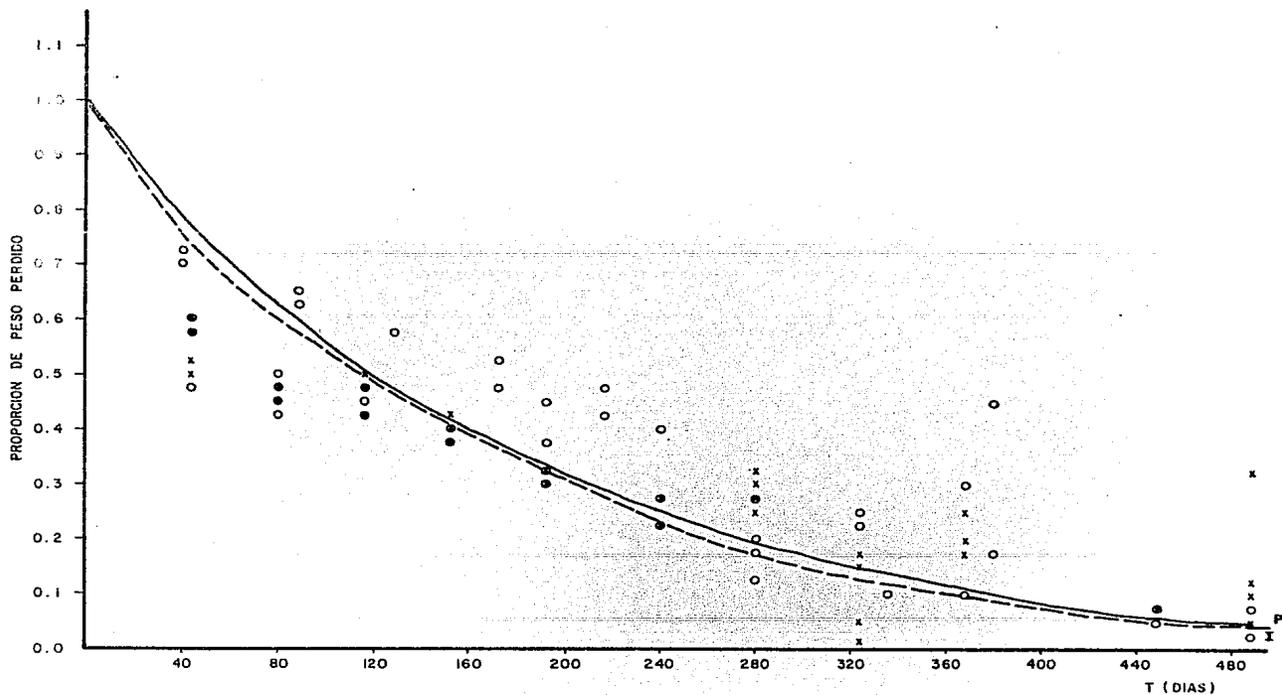


Figura 3. Curso de descomposición de *Nectandra ambigens*, durante el ciclo 1. El signo o corresponde a los valores observados en el plano (P), y el x a los valores observados en el sitio inclinado (I).

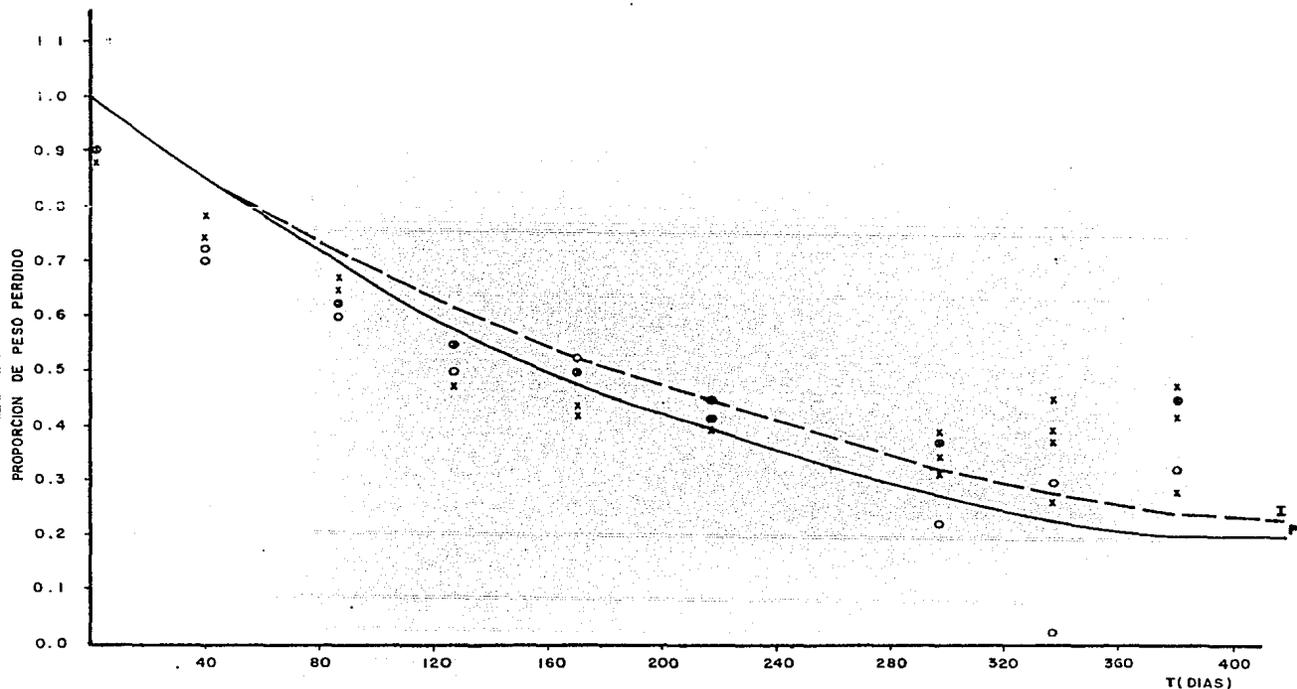


Figura 4. Curso de descomposición de *Nectandra ambigens* durante el ciclo 2. El signo o corresponde a los valores observados en el sitio plano y el x a los valores observados en el sitio inclinado I.

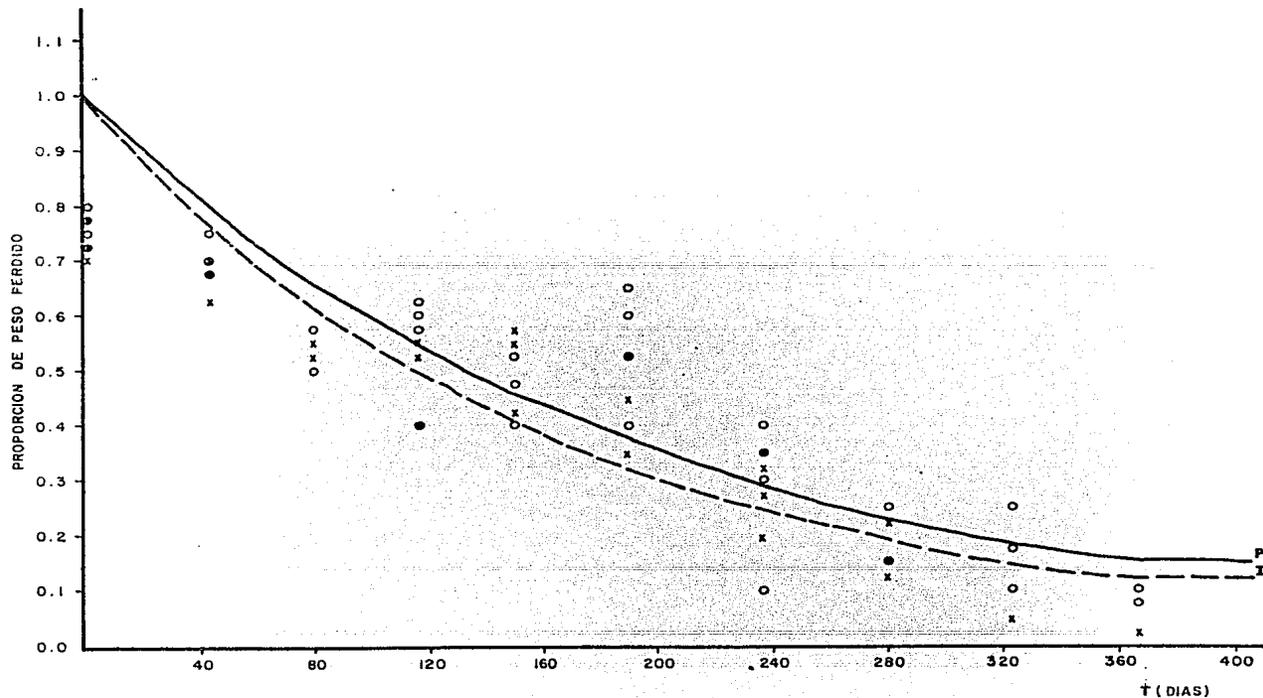


Figura 5. Curso de descomposición de *Pseudolmedia oxyphyllaria* durante el ciclo I. El signo o corresponde a los valores observados en el plano (P), y el x a los valores observados en el sitio inclinado (I).

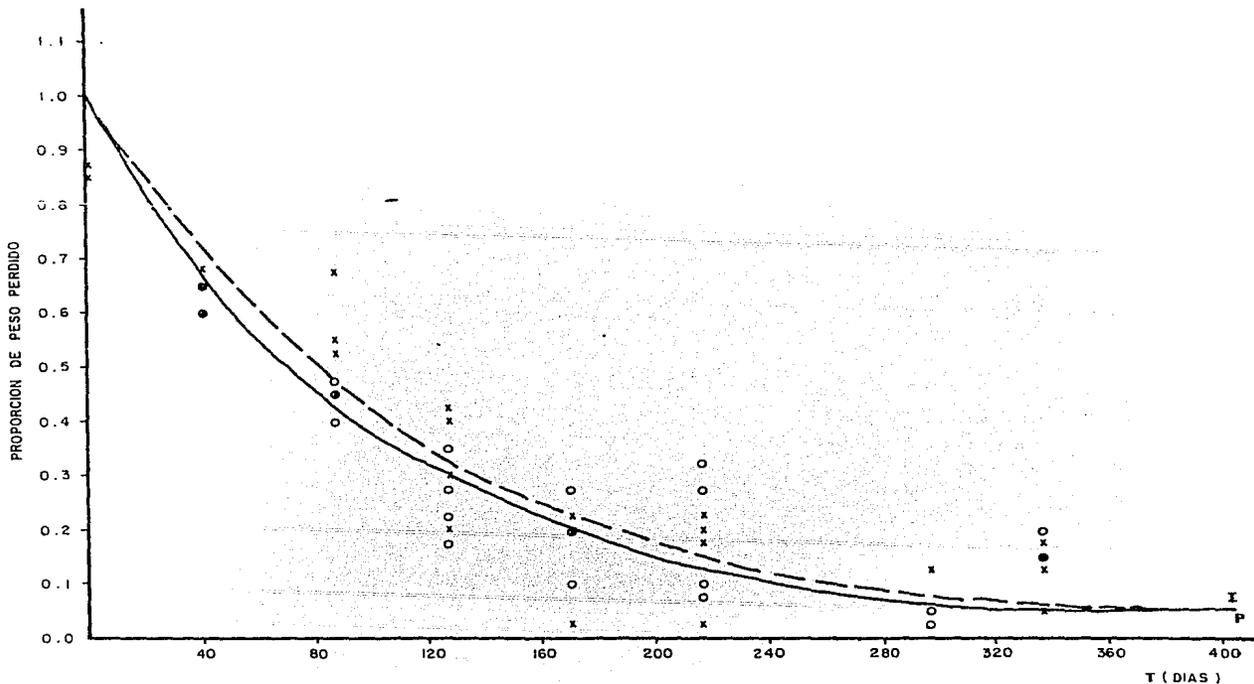


Figura 6. Curso de descomposición de Pseudolmedia oxyphyllaria durante el ciclo 2. El signo \circ corresponde a los valores observados en el plano (P), y el \times a los valores observados en el sitio inclinado (I).

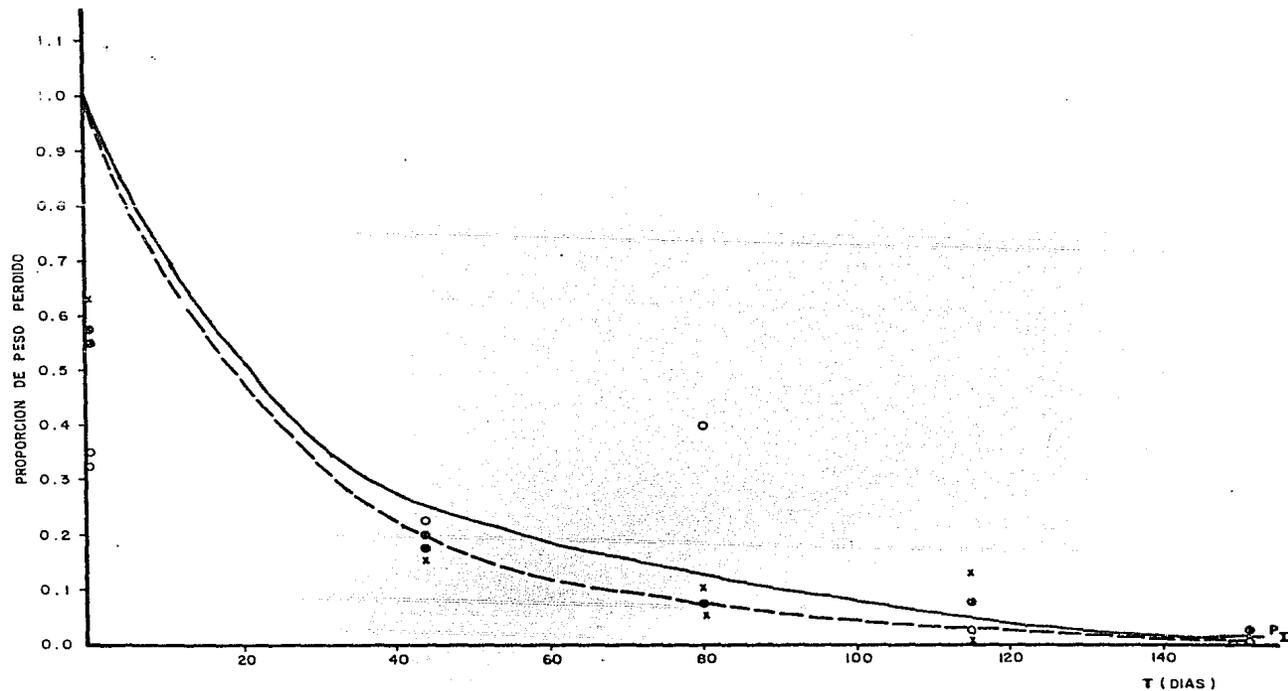


Figura 7. Curso de descomposición de *Ficus insipida* durante el ciclo 1. El signo o corresponde a los valores observados en el plano (P), y el x a los valores observados en el sitio inclinado (I)

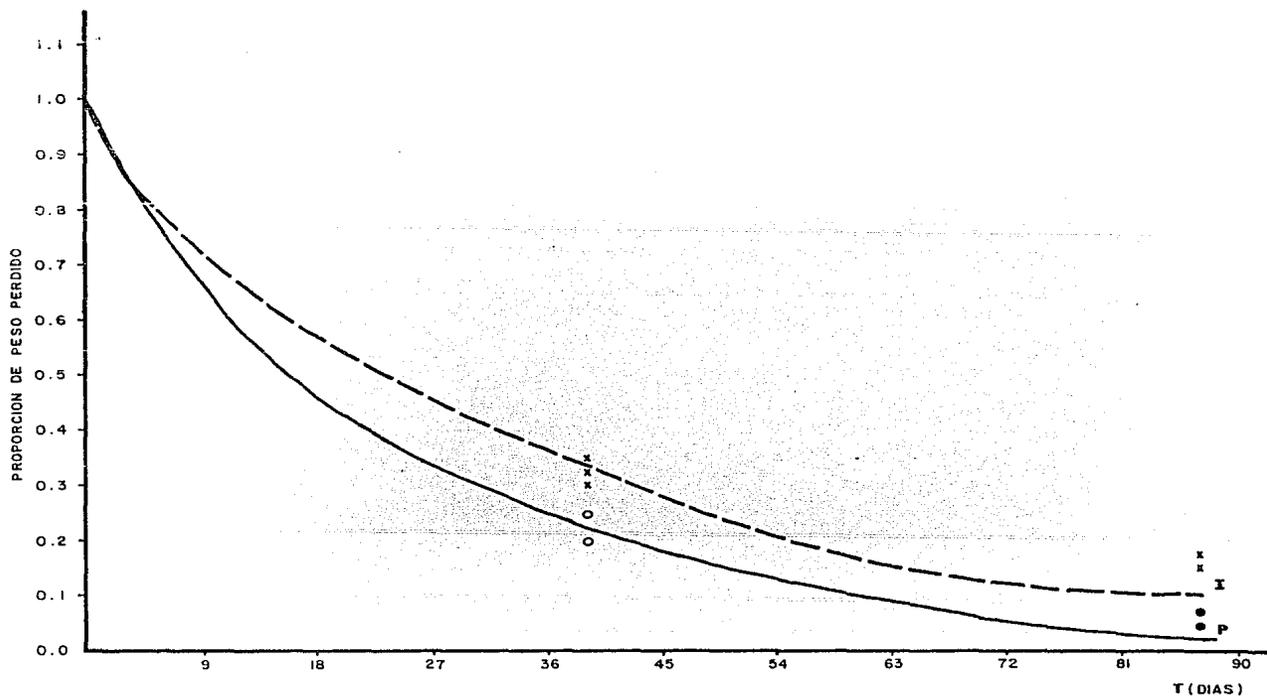


Figura 8. Curso de descomposición de *Ficus insipida* durante el ciclo 2. El signo o corresponde a los valores observados en el plano (P), y el x a los valores observados en el sitio inclinado (I).

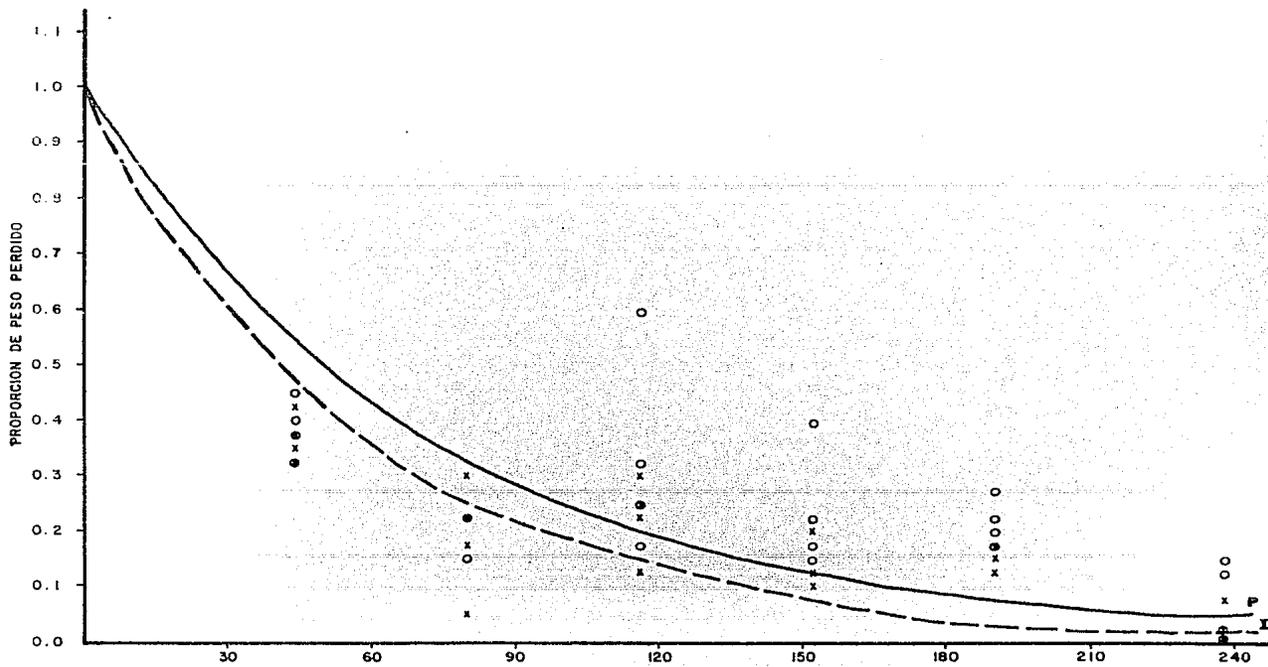


Figura 9. Curso de descomposición de *Poulsenia armata* durante el ciclo 1. El signo o corresponde a los valores observados en el plano (P), y el x a los valores observados en el sitio inclinado (I).

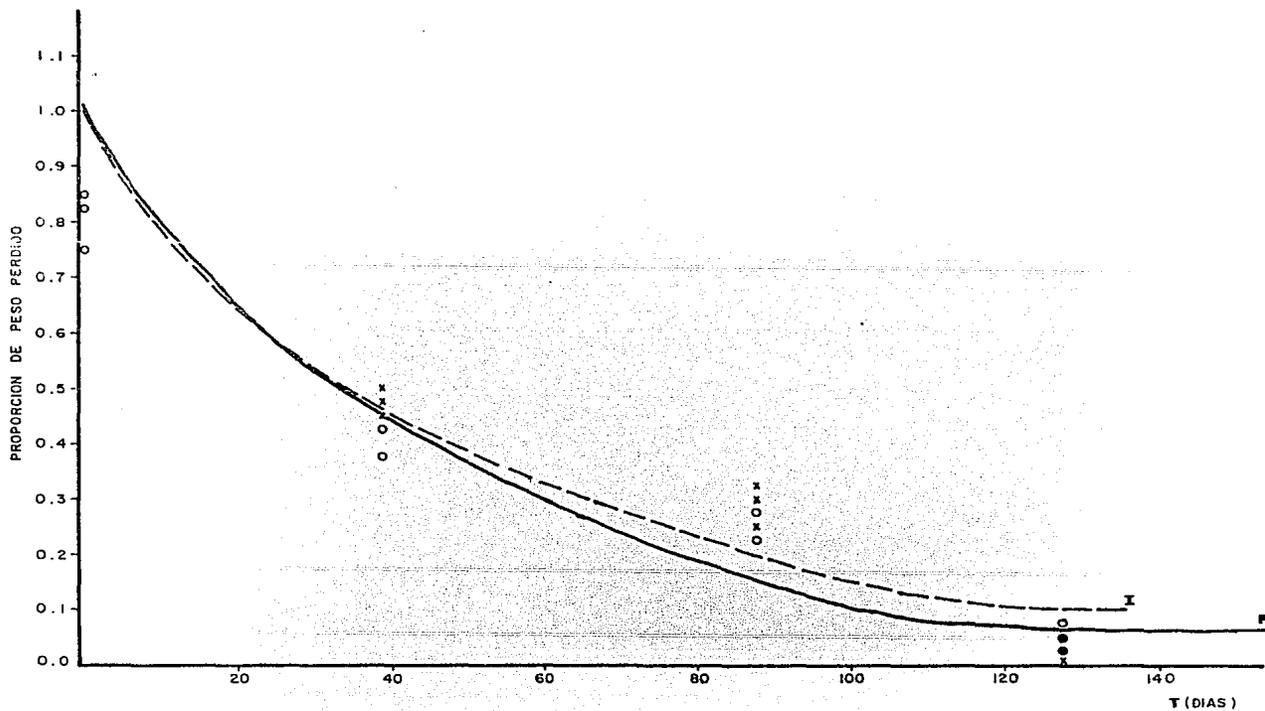


Figura 10. Curso de descomposición de Poulsenia armata durante el ciclo 2. El signo o corresponde a los valores observados en el plano (P), y el x a los valores observados en el sitio inclinado (I).

$X_t = X_0 e^{-kt}$ en donde:

- X_t = Cantidad de material presente al tiempo t .
- X_0 = cantidad inicial de materia orgánica
- e = base de log. naturales.
- k = constante de descomposición
- t = tiempo.

En la tabla 7 se muestran los valores de la constante de descomposición (k) para cada especie, así como los valores de F y P derivados del análisis de varianza. Los valores de F y p nos denotan un buen -- ajuste del modelo con 95% de probabilidad.

Por otra parte, los valores de la constante de descomposición (k) presentaron valores que van de 0.0037 a 0.038, lo cual representa una rápida pérdida de peso. Los valores más altos de k correspondieron a F. insipida, según éstos, las hojas de esta especie pierden en promedio el 3.4 % de su peso diariamente durante el primer ciclo y el 3.2 % durante el segundo. P. armata, presenta una constante de 1.5 % de pérdida de -- peso diario para el primer ciclo y de 1.9 % para el segundo. Los valores para P. oxyphyllaria denotan una pérdida de peso diaria de 0.51 % du rante el primer ciclo y de 0.91% para el segundo ciclo. Los valores de k más bajos corresponden a N. ambigens, con una pérdida de peso diario - 0.57 en el primer ciclo y de 0.39 para el segundo ciclo.

El análisis de varianza general demostró diferencias significativas, con 99% de confiabilidad entre las especies y entre los dos ciclos, así como en la interacción especie-ciclo. No se encontró diferencia significativa entre las dos zonas probadas (tabla 8).

Tabla 7. Valores del coeficiente de descomposición (k) obtenidos con el modelo exponencial negativo.

Especie	Parámetro	C i c l o 1		C i c l o 2	
		Plano	Inclinado	Plano	Inclinado
<u>Nectandra</u>	K	0.0058	0.0057	0.0042	0.0037
<u>ambigens</u>	F	646.75	365.75	41.19	402.67
	r ²	0.9190	89.70	0.5969	0.9221
	p	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001
	n	59	51	38	37
<u>Pseudoimedia</u>	k	0.00051	0.0058	0.0097	0.0085
<u>oxyphyllaria</u>	F	396.80	314.08	201.88	147.36
	r ²	0.4211	0.9049	0.8859	0.8403
	p	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001
	n	31	36	30	30
<u>Ficus</u>	k	0.031	0.037	0.038	0.027
<u>insipida</u>	F	367.63	279.69	347.17	222.51
	r ²	0.9509	0.9364	0.9693	0.9529
	p	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001
	n	25	24	13	14
<u>Poulsenia</u>	k	0.013	0.017	0.021	0.017
<u>armata</u>	F	125.89	221.49	192.05	144.09
	r ²	0.8232	0.8918	0.9276	0.4057
	p	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001
	n	24	27	19	18

Tabla 8. Valores de F y p derivados del análisis de varianza global en el que se probó la significación de los efectos de especie, zona y ciclo.

<u>Fuente de variación</u>	<u>Valor de F.</u>	<u>p</u>
especie	10.82	0.0001**
zona	0.02	0.8847
especie-zona	0.29	0.8336
ciclo	16.91	0.0001**
especie-ciclo	7.30	0.0001**
zona-ciclo	1.42	0.2334
especie-zona-ciclo	0.08	0.9693

Con las comparaciones múltiples de medias se pudieron detectar con mayor detalle en donde se encontraban las diferencias arrojadas por el análisis de varianza. Utilizando los métodos de Tukey, Banferroni y Scheefe se encontraron diferencias significativas con una probabilidad de 95% en la descomposición entre N. ambigens - P. oxyphyllaria y F. insipida - P. armata (tabla 9).

Asimismo la comparación múltiple de medias entre las zonas no mostró diferencia significativa, con un 95% de probabilidad, entre plano e inclinado (tabla 10), pero resultó altamente significativa entre los dos ciclos (tabla 11).

Por lo que respecta a los análisis de varianza mensuales para detectar la diferencia entre especies y sitios, la prueba de F demostró que en el primer ciclo existieron diferencias significativas con 99% de confiabilidad para la descomposición entre especies, no existiendo diferencia entre las zonas (tabla 12). Con las pruebas de t, realizadas únicamente para los últimos meses de cada ciclo, las comparaciones entre especies resultaron significativas, con excepción de dos casos de N. ambigens- P. oxyphyllaria, los cuales pueden deberse a que estas dos especies muestran un comportamiento temporal muy parecido. Por otro lado, con esta prueba tampoco se encontraron diferencias entre las zonas (tabla 13).

Para el segundo ciclo nuevamente resultaron altamente significativas las diferencias entre especies, no las hubo para la interacción y so-

Tabla 9. Diferencias encontradas en la descomposición entre especies - con las comparaciones múltiples de medias. Se utilizaron los métodos de Tukey, Bonferroni y Scheefe (Steele y Torrie 1980). Medias con el mismo número de asteriscos indican que no existe diferencia significativa a un nivel $\alpha = .05$.

<u>Especie</u>	<u>No. de observaciones</u>	<u>media</u>
<u>Nectandra ambigens</u>	158	0.4162*
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	126	0.4271*
<u>Ficus insipida</u>	64	0.2457**
<u>Poulsenia armata</u>	88	0.3165**

Tabla 10 - Diferencias encontradas en la descomposición entre las dos zonas (plano e inclinado) con las comparaciones múltiples de medias. Se utilizaron los métodos de Tukey, Bonferroni y Scheefe. (Steele y Torrie, 1980. Medias con el mismo número de asteriscos indican que no existen diferencias -- significativas a un nivel $\alpha = 0.05$.

<u>Zona</u>	<u>No. de observaciones</u>	<u>media</u>
Plano	217	0.3724*
Inclinado	219	0.3760*

Tabla 11 - Diferencias encontradas en la descomposición entre dos ciclos con las comparaciones múltiples de medias. Se utilizaron los métodos de Tukey, Bonferroni y Scheefe. (Steele y Torrie, 1980). Medias con diferente número de asteriscos resultaron significativamente diferentes a un nivel $\alpha = 0.05$.

	<u>No. de observaciones</u>	<u>media</u>
Ciclo 1	270	0.3404*
Ciclo 2	166	0.4292**

Tabla 12. Diferencias mensuales en la descomposición entre especie, zona y su interacción encontradas por medio de análisis de varianza realizados para cada mes. ** significativo al 99% de probabilidad.

<u>C i c l o 1</u>			
<u>Mes</u>	<u>Especie</u>	<u>Zona</u>	<u>Especie-Zona</u>
Enero	315 **	1.58	1.50
Marzo	66.37 **	1.43	1.05
Abril	64.75 **	0.36	2.10
Mayo	124.6	0.20	1.37
<u>C i c l o 2</u>			
Mayo	16.48 **	2.45	0.70
Junio	637.0 **	26.6 **	3.20
Agosto	68.46 **	1.26	0.47

Tabla 13. Diferencias entre especies y sitios detectadas con pruebas de t, realizadas para el primer ciclo.

** = significativo al 99% de probabilidad

N = Nectandra ambigens, S = Pseudolmedia oxyphyllaria.

P = Poulsenii armata, Pl = plano, Inc. = inclinada.

1984

Mes	Especies Probadas	t
Junio	N - S	4.039 **
Junio	N - P	6.107 **
Junio	S - P	8.057 **
Agosto	N - S	0.449
Agosto	N - P	7.040 **
Agosto	S - P	5.932 **
Septiembre	N - S	1.579

1984

Mes	Zonas Probadas	t
Junio	Pl - Inc.	1.21
Agosto	Pl - Inc.	0.46
Septiembre	Pl - Inc.	1.25

Tabla 14. Diferencias entre especies y sitios detectados con pruebas de t realizadas para el segundo ciclo.

* = significativo al 99% de probabilidad

N = Nectandra ambigens, S = Pseudolmedia oxyphyllaria,

P = Poulsenia armata, P1 = Plano, Inc. = Inclinado.

		ESPECIES PROBADAS	t
1984	Septiembre	N - S	6.57 **
	Septiembre	N - P	29.08 **
	Septiembre	S - P	7.85 **
	Octubre	N - S	5.77 **
	Diciembre	N - S	6.66 **
		ZONAS PROBADAS	t
1984	Septiembre	P1 - Inc.	0.24
	Octubre	P1 - Inc.	0.44
	Diciembre	P1 - Inc.	0.30

Tabla 15. Valores de los coeficientes de correlación (r) de la descomposición de las cuatro especies con la precipitación y con la caída para los dos sitios y los dos ciclos. El nivel de significancia (p) aparece entre paréntesis.

	<u>Ciclo 1</u>				<u>Ciclo 2</u>			
	<u>Plano</u>		<u>Inclinado</u>		<u>Plano</u>		<u>Inclinado</u>	
	pp	caída	pp	caída	pp	caída	pp	caída
<u>Nectandra ambigens</u>	0.5013 (0.0001)	0.1024 (0.5464)	0.4442 (0.0025)	-0.0175 (0.9294)	0.7189 (0.0005)	-0.1593 (0.6398)	0.6999 (0.0001)	-9.3927 (0.0962)
<u>Pseudolme oxyphyllaria</u>	0.4302 (0.0099)	-0.0615 (0.7804)	0.3173 (0.0632)	0.1170 (0.6039)	0.6900 (0.0001)	-0.3327 (0.1918)	0.6362 (0.0002)	-0.1274 (0.6032)
<u>Ficus insipida</u>	0.7554 (0.0001)	-0.4454 (0.0838)	0.7385 (0.0002)	-0.5230 (0.0376)	0.6732 (0.0164)	-0.9693 (0.0164)	0.7449 (0.0005)	-0.9816 (0.0001)
<u>Poulsenia armata</u>	0.4702 (0.0116)	-0.3689 (0.1095)	0.609 (0.0006)	-0.4542 (0.00442)	0.8427 (0.0001)	-0.8370 (0.0007)	0.8931 (0.0001)	-0.8790 (0.0002)

lo en el mes de junio resultó una diferencia significativa entre las zonas, resultando difícil asociarlo a alguna causa biológica (tabla 12). En este caso las pruebas de t resultaron igualmente todas significativas entre especies, no así entre zonas (tabla 14).

Así pues, los resultados indican que las especies presentan modalidades de descomposición propias que no se ven modificadas por la pendiente del terreno.

Por otro lado observamos que existe una notable diferencia entre los dos ciclos, sugiriendo que la época de inicio de la descomposición de la hojarasca determina la velocidad del proceso mismo, así éste será más corto durante el ciclo que se inicia en la temporada de lluvias.

Las pruebas de correlación realizadas entre la pérdida de peso y la precipitación denotan la estrecha relación que mantienen estos dos fenómenos, Los coeficientes de correlación demostraron todos un buen ajuste, y sus valores son más altos en el segundo ciclo, en el que coincide el inicio de la descomposición con el de la época de lluvias. (tabla 15).

Por lo que se refiere a la relación descomposición-caída de hojarasca, la correlación resultó ser significativa solo en el caso de F. insipida y P. armata. La correlación descomposición-precipitación fue significativa para las cuatro especies. (Tabla 16).

Tabla 16. Valores de los coeficientes de correlación (r) descomposición precipitación y descomposición-caída para las cuatro especies. El nivel de significancia (p) está dado entre paréntesis.

	Precipitación	Caída
<u>Nectandra ambigens</u>	0.5558 (0.0001)	0.0029 (0.9776)
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	0.4898 (0.0001)	-0.1265 (0.2603)
<u>Ficus insípida</u>	0.7259 (0.0001)	-0.5628 (0.0001)
<u>Poulsenia armata</u>	0.6861 (0.0001)	-0.6067 (0.0001)

En las figuras 11, 12, 13 y 14 se sobreponen las curvas de descomposición de cada especie con los datos de precipitación registrados en la Estación y con las curvas de caída de hojas observadas por Alvarez - (1985).

En estas figuras se observa la relación que existe entre la descomposición y la precipitación. Durante los meses en que los niveles de - precipitación se mantienen elevados la pérdida de material vegetal se ve acelerada. Esto es especialmente visible en el caso de P. oxyphylla-ria y P. armata en su curso de descomposición durante los dos ciclos. La pérdida de peso de las hojas de F. insipida y su relación con la precipitación no alcanza a visualizarse en cada ciclo, debido a que el --- tiempo de desaparición de esta especie no alcanza a sobrepasar períodos de cambios cunatitativos en la cantidad de lluvia recibida. Sin embar- go al comparar las gráficas de los dos ciclos observamos que su pérdida de peso se efectúa en un lapso de tiempo más corto durante el segundo - ciclo, coincidiendo con registro de precipitación más altos para los tres meses. En el caso de N. ambigens se encuentra una tasa de descomposi- ción más constante a lo largo del tiempo, siendo menos evidente su rela- ción con la precipitación.

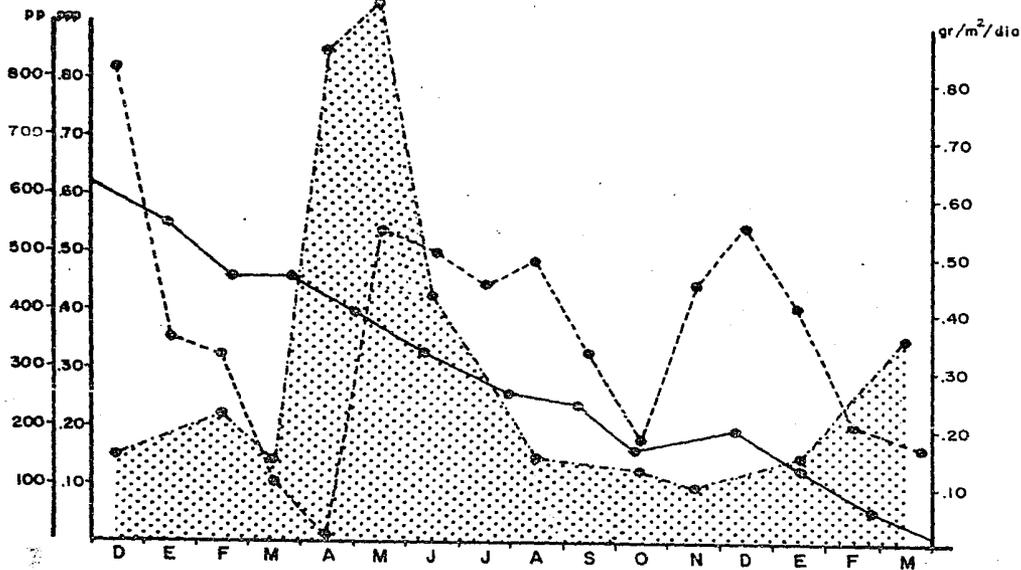
Los resultados del contenido de nutrientes de las hojas para las cuatro especies se muestran en la tabla número 17. Haciendo un análisis comparativo entre las cuatro especies puede notarse que las hojas de F. insipida son las que presentan en general un mayor contenido de nutrien- tes, principalmente de potasio (3.03%), calcio (3.0%), magnesio (0.65%) y sodio (-.92%). Unicamente de fósforo se encontró un bajo contenido en esta especie (145 ppm). Las hojas de P. armata contienen mayor concen---

tración de fósforo (247.5 ppm) y nitrógeno (1.15%), así como valores altos de calcio (1.93%) y magnesio (0.48%), y relativamente poco potasio (1.04%) y sodio (0.054%), con respecto a las otras especies. N. ambigens presenta valores relativamente altos de nitrógeno (1.15%) --- fósforo (232 ppm), potasio (2.9%) y magnesio (0.22%).

Por su parte P. oxyphyllaria es la especie que presenta, en relación a las otras especies, el menor contenido de nutrientes, excepto de nitrógeno y magnesio, sin que sus valores lleguen a ser altos.

Con referencia al nitrógeno, se observa que son N. ambigens y P. armata las especies que lo contienen en mayor cantidad, sin embargo se considera que esta diferencia no es muy significativa, ya que las cuatro especies contienen un porcentaje de nitrógeno muy semejante ----- (de 1.10% a 1.15%).

Ciclo 1



Ciclo 2

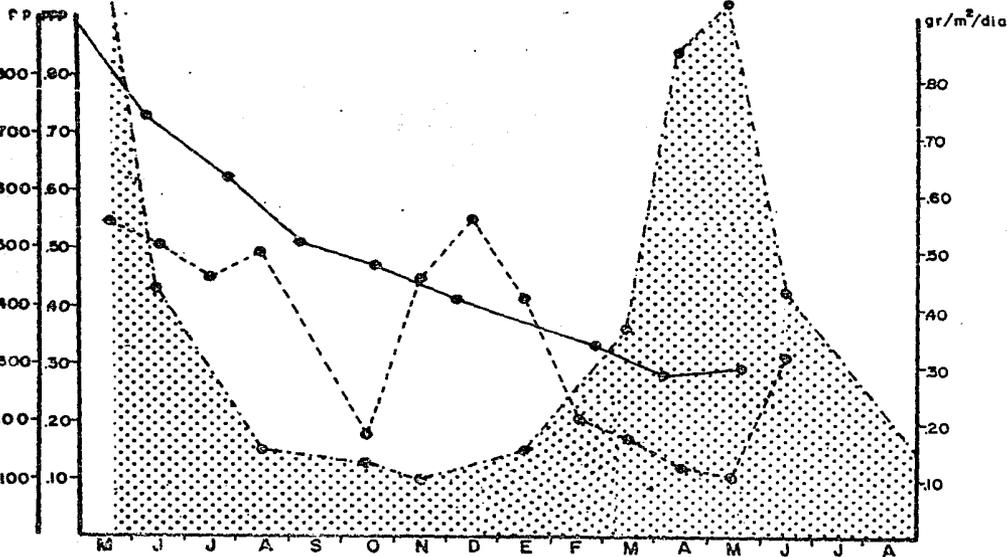
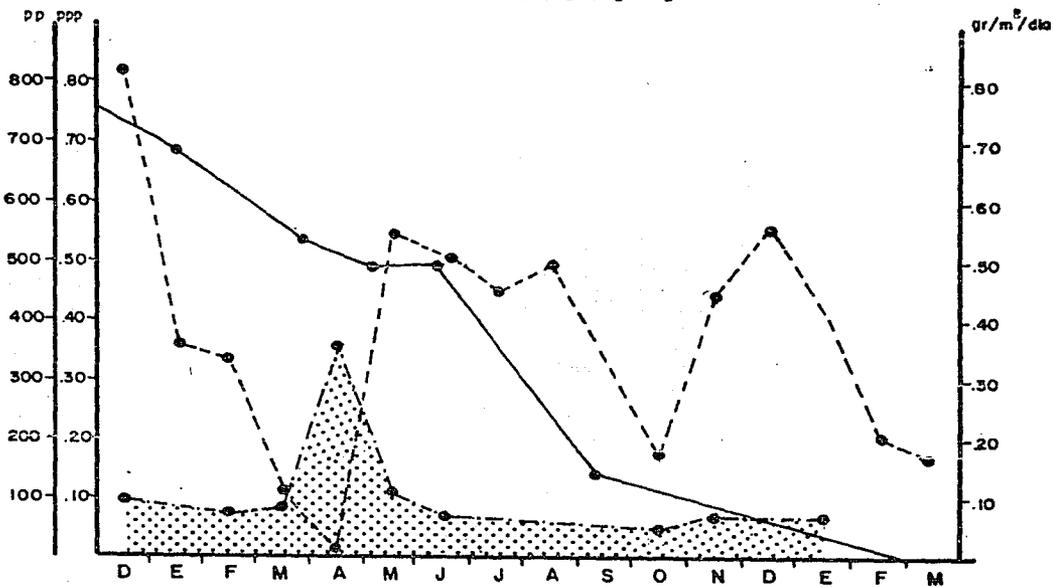


Figura 11. Proporción de peso perdido (—) en *Nectandra ambigens*; (---) precipitación; (....) caída de hojas.

Ciclo 1



Ciclo 2

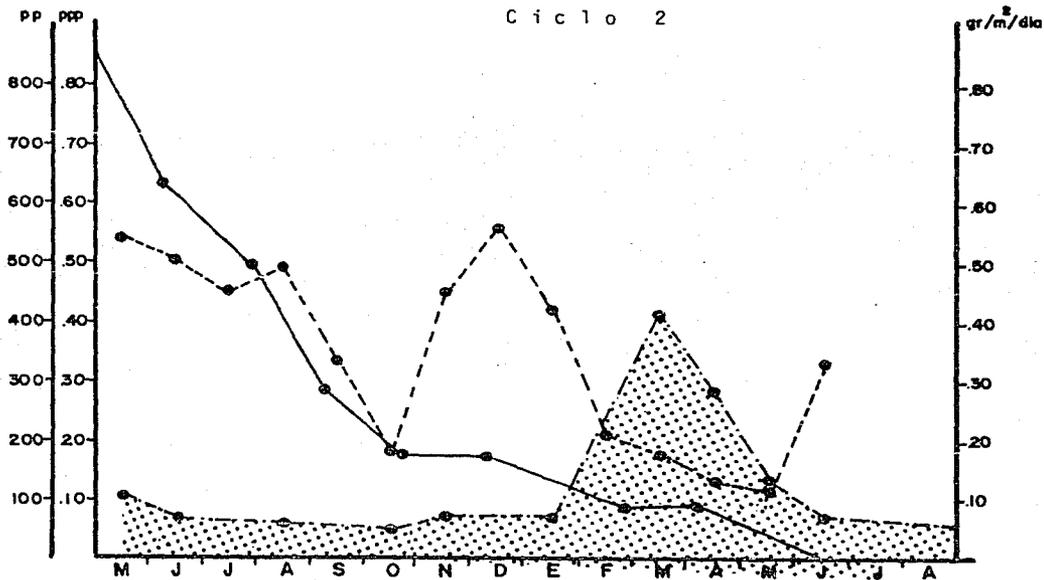
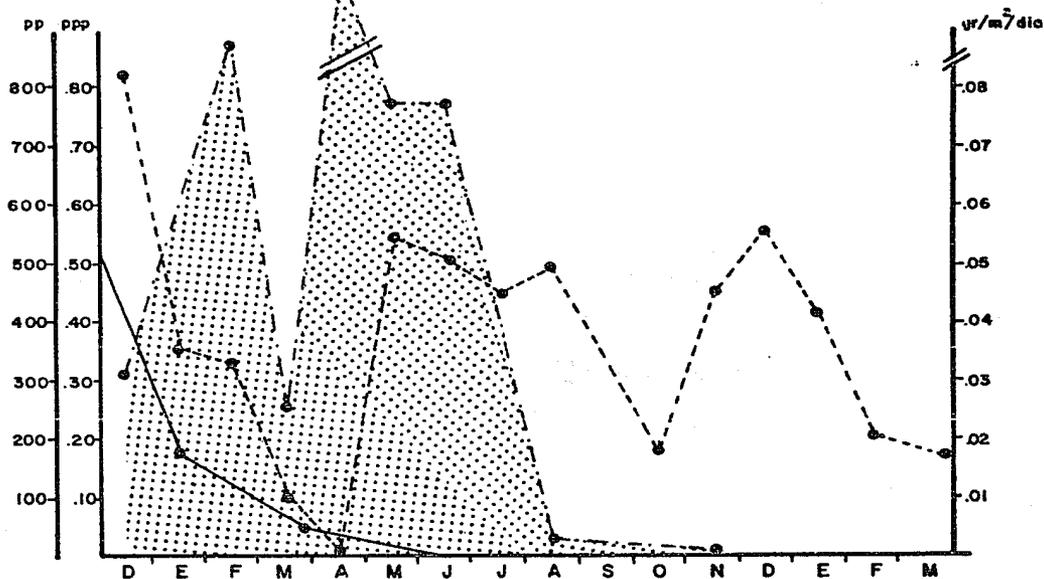


Figura 12. Proporción de peso perdido (—) en *Pseudolmedia oxyphyllaria*; (····) precipitación; (---) caída de hojas.

Ciclo 1



Ciclo 2

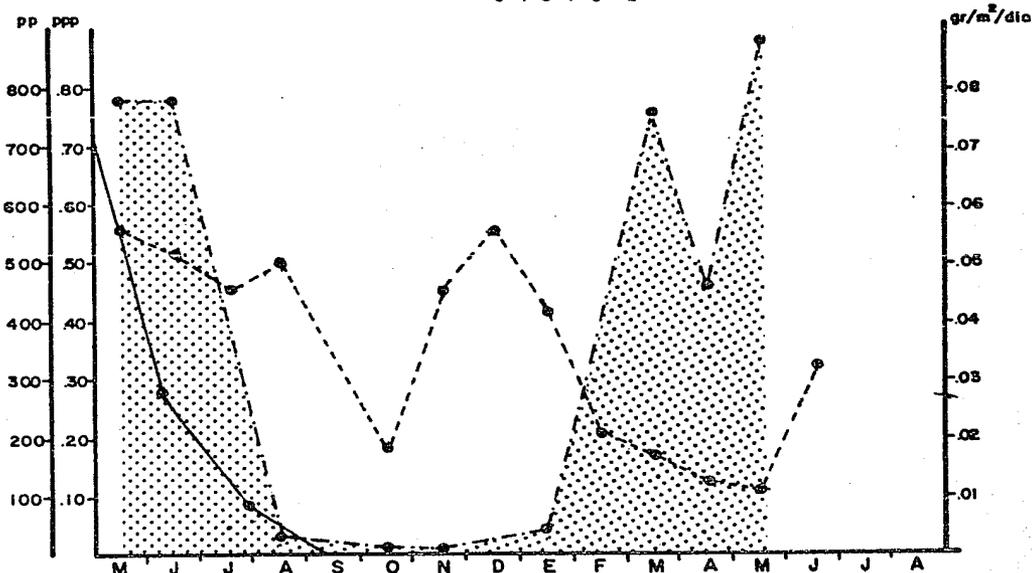
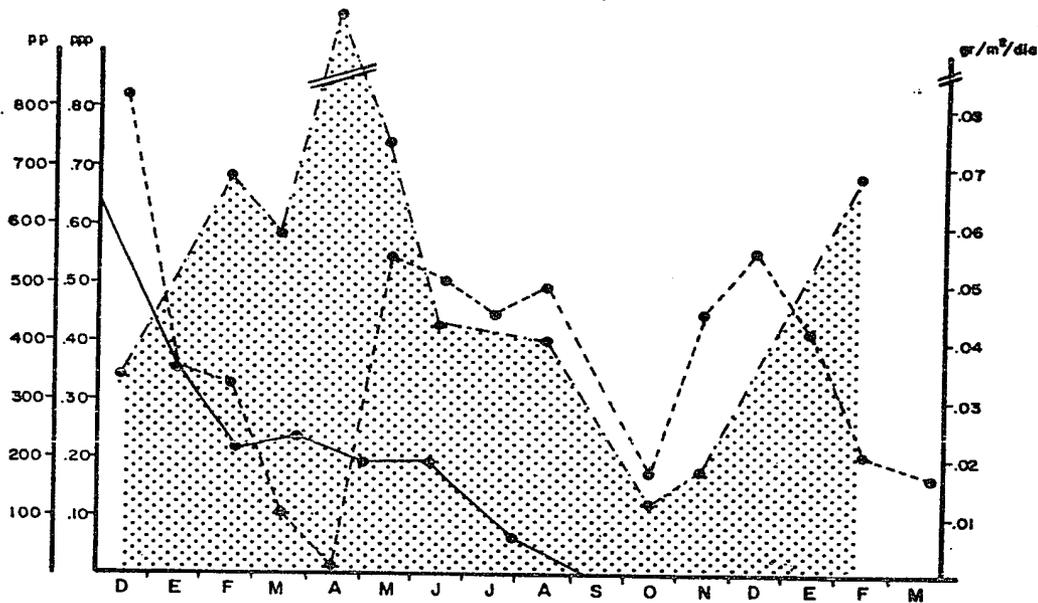


Figura 13. Proporción de peso perdido (—) en *Ficus insipida*; (---) precipitación; (....) caída de hojas.

Ciclo 1



Ciclo 2

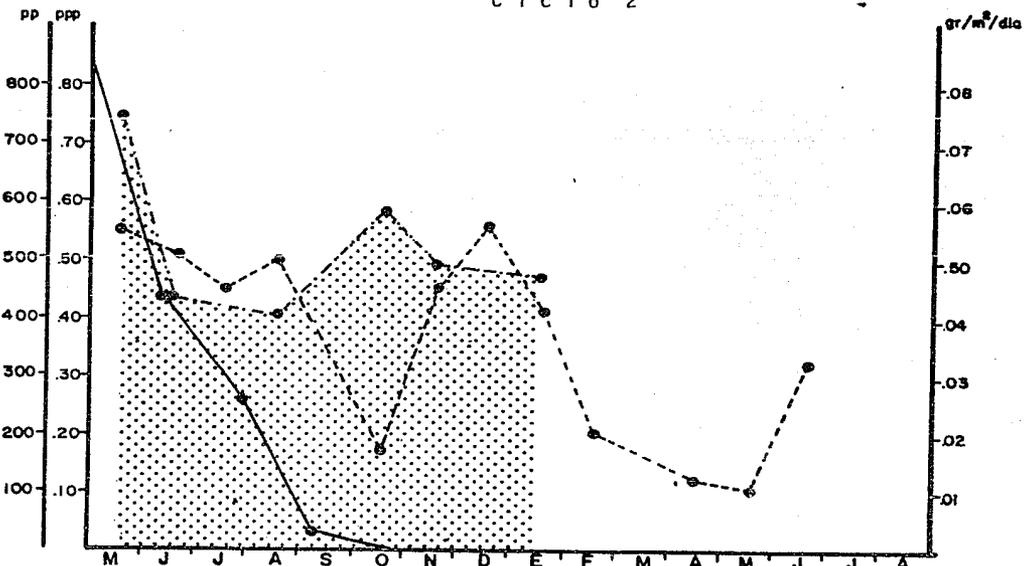


Figura 14. Proporción de peso perdido (-) en *Poulsenia armata*; (---) precipitación; (----) caída de hojas.

Tabla 17. Contenido de nutrientes de las cuatro especies. El número de asteriscos marca el contenido diferencial entre las --- cuatro especies para cada elemento.

	N%	P(ppm)	K%	Ca%	Mg%	Na%
<u>Nectandra ambigens</u>	1.15	232	2.9	0.84	0.22	0.66
	****	***	***	**	*	***
<u>Pseudolmedia</u>	1.14	67.5	0.40	0.80	0.27	0.017
<u>oxyphyllaria</u>	***	*	*	*	**	*
<u>Ficus</u>	1.10	145	3.03	3.0	0.65	0.92
<u>insipida</u>	*	**	****	****	****	****
<u>Poulsenia</u>	1.15	247.5	1.04	1.93	0.48	0.054
<u>armata</u>	****	****	**	****	***	**

VI - DISCUSION Y CONCLUSIONES

1 - Problemas metodológicos.

Dada la dificultad para mantener la hojarasca bajo condiciones -- naturales, resulta complicado diseñar una metodología que no altere --- las características bajo las que se desarrolla el proceso de descomposi-
ción en estado natural (Bockoc, 1957).

En los experimentos realizados con mallas plásticas el problema -- fundamental es que el material vegetal se aísla parcialmente de las con-
diciones ambientales en que se descompone. (Edwards, 1977; Tanner, 1981;
Anderson and Swift, 1983). Este semiaislamiento consiste en que las ---
condiciones de humedad son diferentes dentro y fuera de la bolsa, ya que
ésta detiene parcialmente la entrada y salida del agua, alterando su in-
fluencia tanto en cantidad como en calidad. Lo anterior afecta primor--
dialmente el proceso de solubilización y lixiviación de los nutrientes.
La malla también excluye la entrada de algunos grupos de animales (sobre
todo la macrofauna del suelo), de manera que se alteran las interacciones
tanto entre los diversos grupos de desintegradores como entre éstos y el
material vegetal.

La acumulación de las hojas confinadas dentro de la misma bolsa y
fijas en un solo sitio durante todo su proceso de descomposición impide
en cierta medida la trituración del recurso, ya sea por pisoteo o por --
otro tipo de movimientos bruscos. Asimismo, en condiciones naturales las
hojas de las diferentes especies se encuentran mezcladas en el suelo, y
no se conoce que influencia pueda tener la sobreacumulación de hojas de

una misma especie en la descomposición. Por otro lado, el seguimiento del material fragmentado es muy laborioso y su control puede ser -- alterado ya sea por la pérdida de pequeñas partículas en el momento de limpiarlas o por la mezcla con otro material difícil de reconocer y se -- parar. Edwards, (1977) menciona que los experimentos realizados con este método subestiman el proceso de descomposición, primero por que -- el material colectado tiene que ser retirado del suelo inicialmente pa -- ra homogenizar las condiciones del experimento, lo cual detiene el -- proceso y altera las características de las hojas y, segundo, por que se realiza en condiciones seminaturales, lo que disminuye el efecto de los factores que intervienen en la descomposición. Sin embargo este -- autor no considera las pérdidas de material no descompuesto que se -- pierden a través de la malla o en el proceso de limpieza en el labora -- torio. Tampoco toma en cuenta que la acumulación de hojas de una misma especie puede influir en una mayor velocidad de descomposición.

No obstante todas las dificultades mencionadas, esta metodología nos permite tener un mejor control de las variables que los otros méto -- dos propuestos. Primeramente nos es posible calcular el tiempo en que se desintegra el material vegetal por completo, y también la proporción de peso que va perdiendo en los diferentes intervalos de tiempo. Por -- otro lado este método permite el seguimiento de un material cuyas caracte -- rísticas conocemos, como son la especie de que se trata, en que época cayó, su peso inicial, su forma, textura, composición química, etc. Asimismo la ubicación del material queda a elección del investigador, lo cual permite determinar el efecto de ciertas variables externas.

2 - El modelo

Los ajustes logrados con el modelo exponencial negativo fueron - buenos para las cuatro especies. Sin embargo se considera que para obtener mayor confiabilidad se requiere realizar un muestreo más continuo, - sobre todo para la hojarasca de F. insipida y P. armata, ya que al desintegrarse sus hojas en un lapso de tiempo muy corto solo se contaba con 3 ó 4 datos para el ajuste de algunas curvas.

El valor de la constante de descomposición (k) calculado con el -- modelo exponencial negativo, en el caso de F. insipida marca una pérdida de peso diaria del 3% de su peso original, esto implicaría que el tejido vegetal de esta especie se desintegraría por completo en un tiempo aproximado de 33 días (1 mes). Para P. armata la constante k indica - una pérdida de peso de 1.7% diario, es decir, las hojas de esta especie, según el modelo, desaparecen en un tiempo aproximado de 59 días (2 meses). El valor de k obtenido para el caso de estas dos especies es sumamente elevado, considerando que el promedio calculado para este tipo de ecosistemas es de 1%. El valor de k de P. oxyphyllaria determinó una pérdida de peso de 0.72% por día, lo que equivaldría a una desaparición total en 139 días (4.5 meses). Finalmente, en el caso de N. ambigens la constante indica un promedio de pérdida de peso diario de 0.53 % de su peso inicial, lo que representa una desaparición total del material en un período de 188 días (6.3 meses).

Aquí es importante señalar que las constantes de descomposición obtenidas no pueden ser consideradas estrictamente. Contraponiendo los da--

tos expuestos anteriormente con lo que en la realidad se observó tenemos que los valores de k calculados son sumamente elevados para las -- cuatro especies. Es decir, la constante calculada para F. insipida predice la desaparición del material en un tiempo de un mes, cuando en realidad las hojas de F. insipida se desintegraron en un período de 3 a 5 meses. Para P. armata la constante supone una desaparición total en aproximadamente 2 meses. El desgaste completo de las hojas de esta especie ocurrió en un período de 4 a 7 meses. Asimismo la descomposición de P. oxyphyllaria y de N. ambigens se prevee según la constante de descomposición en un tiempo de cuatro meses y medio para la primera y de seis para la segunda, cuando la observación directa demostró que esto ocurría en un lapso de 9 a 10 meses y de 12, respectivamente. Así pues, el tiempo de descomposición calculado con la constante se incrementó en relación a lo que en realidad ocurrió. Lo anterior puede explicarse si se toma en cuenta que el modelo exponencial negativo considera que la tasa k permanece constante a través del tiempo cuando el proceso biológico real se caracteriza por observar en sus inicios una pérdida de peso más rápida, debido a que el material vegetal al caer ---- contiene gran cantidad de nutrientes y compuestos de rápida descomposición que son atacados por los microorganismo o liberados al suelo por medio de la lixiviación. A medida que estos compuestos son retirados de las hojas el proceso se vuelve más lento, ya que los compuestos que van quedando son más resistentes y requieren un mayor tiempo para ser liberados (Madge, 1965). Con el modelo exponencial negativo la velocidad de pérdida de peso correspondiente a la primera etapa del proceso tiene una notable influencia en la determinación del valor de la constante k , por

lo que su valor resulta sobreestimado para el resto del proceso. Es precisamente esta objeción la que con mayor frecuencia se ha hecho al modelo exponencial negativo (Mindermann, 1968; Bunnell y Tait, 1974; Ewel, 1976; Becerra, 1984). Partiendo de este modelo, algunos investigadores han propuesto nuevos modelos considerando principalmente este problema de la constante. Bunnell y Tait (1974), por ejemplo, proponen el modelo de la doble exponencial negativa, en donde se considera una k para materiales lábiles y otra para materiales más resistentes. Becerra (1984) propone un modelo en el que la constante se considera como una función -- del material remanente.

Sin embargo en este trabajo decidió utilizarse el modelo exponencial negativo debido a su uso generalizado, el cual es motivado por que diversos autores han encontrado con éste una buena aproximación con el fenómeno real. En el caso de las cuatro especies estudiadas las pruebas de F resultaron significativas, indicando que existe un buen ajuste del modelo.

3 - La descomposición

El proceso de descomposición de la materia orgánica se encuentra estrechamente relacionado con los factores ambientales, y de éstos la humedad resulta ser el más determinante. (UNESCO/CIFCA, 1980).

En los resultados obtenidos en este trabajo llama la atención el hecho de que a pesar de que cada una de las cuatro especies estudiadas presenta un patrón de descomposición muy semejante para los dos ciclos,

(ver figuras 3 a 10) en el segundo ciclo, cuando la hojarasca es colectada durante la época seca y empieza a descomponerse con el inicio de las lluvias el proceso se acorta aproximadamente entre un 20 y 40% en relación al primer ciclo, en el cual las hojas se colectaron a finales de las lluvias, durante la época de nortes, y estuvieron sujetas inicialmente a la descomposición durante los meses secos.

A través de los coeficientes de correlación entre la precipitación y la descomposición y con la observación del curso de descomposición a lo largo del año (Figuras 11 a 14), se corroboró la estrecha relación que existe entre el fenómeno de descomposición y el ciclo de lluvia. Esta marcada influencia es debida a que el agua inside no solo de manera directa sobre el proceso solubilizando y lavando (lixiviación) los compuestos inorgánicos del material vegetal, sino también indirectamente formando las condiciones adecuadas que permiten el aumento de las poblaciones de desintegradores (Jackson y Raw, 1981). Asimismo el agua es el soluto en que se disuelven muchas sustancias y es esencial para el desarrollo de procesos que aceleran el metabolismo vegetal (intercambio de iones, oxidoreducción, hidrólisis, difusión, absorción, dilatación, etc) (Bormann y Likens, 1967; Stuclyffe, 1979).

Esto explica por que en las selvas húmedas tropicales, ecosistemas que mantienen un alto grado de humedad durante todo el año, la tasa de descomposición de hojarasca para la mayoría de las especies es más rápida en relación a otros tipos de vegetación (Swift, et. al., 1979).

A pesar del alto grado de humedad que se mantiene durante casi todo el año, en la selva de los Tuxtlas se define claramente una época de sequía durante los meses de marzo, abril y mayo, seguida por un fuerte incremento en la precipitación durante los meses de junio y julio. Esta periodicidad en el régimen de lluvias desencadena una serie de fenómenos que influyen de manera determinante en la dinámica de la selva. Estudios de fenología de árboles realizados en el área de la Estación demuestran que "la floración ocurre con mayor intensidad en los meses en que la lluvia es menor y disminuye a medida en que esta se incrementa. La producción de frutos, por el contrario, aumenta en la medida en que las lluvias se intensifican" (Carabias y Guevara, 1985). Paralelamente el proceso de descomposición ocurre siguiendo el régimen anual de lluvias. La hojarasca que cae y se acumula en el suelo principalmente durante la época de sequía (Alvarez, 1984) sufre un rápido proceso de deterioro con el inicio de las lluvias, que se ve atenuado durante los meses de menos precipitación. Así, la gran cantidad de nutrientes contenidos en esta materia orgánica son liberados al suelo en el momento en que se inicia la maduración de los frutos de la mayoría de las especies y por tanto su requerimiento de nutrientes es mayor (Devlin, 1980).

Tanto los análisis de varianza como las pruebas de t y las comparaciones entre medias realizadas para probar la diferencia entre los dos sitios, demostraron que no existe diferencia entre ellos. Esto pareciera indicar que los factores que afectan el proceso de descomposición, como la humedad, los desintegradores, la temperatura, etc., se mantienen homogéneos, al menos entre estas dos zonas contrastantes.

Debe hacerse notar sin embargo que en la región existen zonas con pendientes mayores de 25°, que fueron las que se analizaron en este trabajo. No obstante las diferencias provocadas por factores físicos externos, como el desplazamiento superficial del agua provocada por la pendiente y el cual se supone influye de manera determinante en el proceso de descomposición, aparentemente existen mecanismos que contrarrestan este efecto. Uno de ellos puede ser la mayor acumulación de hojarasca observada en zonas con pendiente (Alvarez, 1984) lo que influiría para mantener con mayor eficacia la humedad en estas zonas. Sin embargo, el no encontrar diferencias en la descomposición entre estos dos sitios -- puede deberse a que el diseño del experimento no permite detectar diferencias de esta magnitud, ya que se está hablando de un nivel microecológico, el cual es necesario analizar con medidas consideradas a nivel del suelo. Witkamp y Dr-Drift (1961) y Tanner (1981) por ejemplo, encontraron que la actividad biológica y por tanto la descomposición de la materia orgánica es diferente según sustratos, dependiendo de las -- concentraciones de CO₂ y la cantidad de sustancias de fácil descomposición, como carbohidratos y proteínas. Para poder afirmar que no hay diferencia en la descomposición entre zonas planas y zonas con pendiente es necesario aún responder varias interrogantes: ¿cómo se mantiene la humedad y temperatura del suelo en estos dos sitios?, ¿cómo se distribuyen espacialmente las poblaciones de microorganismos?, ¿qué diferencias existen en la composición química del suelo entre los dos sitios?, etc. Asimismo se considera que el muestreo realizado no es lo suficientemente amplio como para detectar variaciones mínimas que pueden estar -- ocurriendo entre las dos zonas. Se propone, para ello, aumentar el número de repeticiones en cada sitio.

No obstante la marcada estacionalidad que se observa en el proceso de desintegración de las hojas, los factores externos (humedad, temperatura, microfauna, etc.) influyen de diferente manera, o con diferente intensidad en el proceso dependiendo de las características intrínsecas de las hojas de cada especie. (Edwards, 1977; Jordan y Herrera, 1981).

Las pruebas estadísticas realizadas indican que existe gran diferencia en la pérdida de peso a través del tiempo entre las cuatro especies estudiadas. Así pues a continuación se realizará un análisis comparativo entre las cuatro especies estudiadas, considerando los resultados obtenidos para cada una de ellas.

A partir de las comparaciones múltiples de medias de la pérdida de peso entre especies, estas se pudieron asociar en dos bloques: N. ambigens y P. oxyphyllaria por un lado, y F. insipida y P. armata por otro. Asimismo las hojas de estas últimas se ven desintegradas por completo en un lapso de tres a seis meses, mientras que las de las primeras se incorporan al suelo durante un período que abarca aproximadamente un ciclo -- anual.

Es interesante hacer notar también que los coeficientes de correlación entre la descomposición y la caída de hojas respectiva resultaron -- significativos solo para F. insipida y P. armata, especies que aportan solo el 10.24% de la caída total de hojarasca y con dos picos de caída máxima al año. Con estas mismas pruebas no se encontró relación con N. ambigens y P. oxyphyllaria, especies que únicamente presentan un pico de caída durante las secas, pero con el mayor porcentaje de caída total ---

(36.22%), Anteriormente se discutió la importancia que tiene la época en que caen las hojas, ya que de ésta dependen las condiciones iniciales a las que se enfrentan en su descomposición. Aunque en la selva de los Tuxtlas, la caída de hojas ocurre durante todo el año, existen dos máximos, uno en abril y mayo (de secas) y otro menor en febrero -- (de nortes) (Alvarez, 1984). Los patrones de caída de F. insípida y P. armata corresponden a este comportamiento general. Es pues notorio que se presentan dos épocas de gran movilización de nutrientes en la selva. La primera, en febrero, puede responder a los requerimientos de nutrientes que tienen las plantas para la floración y la formación de un nuevo follaje. En este momento muchas plantas se desprenden de sus hojas viejas retomando los nutrientes contenidos en ellas para la formación de nuevas estructuras, (Edwards, 1977; Herrera, et. al. 1978) lo cual ocurre principalmente, durante los meses secos (Carabias J, S. Guevara, 1985). El segundo máximo de caída, que es más marcado, quizá proporcione los nutrientes necesarios para la maduración de los frutos.

Edwards (1977 y 1982), Ewell (1976), Tanner (1981) y Cuevas y Medina (1983), mencionan que la velocidad de descomposición se encuentra directamente relacionadas con el contenido de nutrientes del material vegetal, mientras mayor sea el contenido de nutrientes de las hojas, más rápida será su descomposición. Coincide con esta hipótesis el hecho de que -- sea F. insípida la especie con mayor contenido de nutrientes (K, Ca, Mg y Na) la que se integra al suelo con mayor rapidez (de 3 a 5 meses). -- P. armata, que ocupa el segundo lugar en tiempo de descomposición (de 4 a 7 meses), también lo tiene por su contenido en nutrientes, principalmente de P, N, Ca y Mg. En el caso de N. ambigens, aunque no son los --

valores más altos, si contiene cantidades considerables principalmente de N, P y K. y es, sin embargo, la especie que más tarda en descomponerse (12 meses). Obviamente, no es posible considerar esta relación de manera aislada, en este caso pueden existir otros factores (sustancias más resistentes, dureza, aislamiento, etc.) que contrarresten este efecto provocando una liberación más lenta.

P. oxyphyllaria es una especie de lenta descomposición (8 a 10 meses) y que en términos generales presentó un bajo contenido de nutrientes.

Multiplicando el contenido de nutrientes de cada especie, por su aporte total de hojarasca al suelo (utilizando los datos de Alvarez en 1983) puede obtenerse una idea general del flujo de dichos nutrientes (Vitousek, 1982), sin dejar de considerar que sus concentraciones en las hojas varían a lo largo del año. En la tabla 18 se observa que en términos globales el aporte total de nutrientes de N. ambigens es mucho más elevado que el de las otras tres especies. La descomposición de esta especie, sin embargo, se realiza lentamente, lo cual no implica que los elementos que contiene se liberen con la misma velocidad. Minderman, (1968) y Lousier y Parkinson (1978) han encontrado que, la liberación de nutrientes generalmente sigue un curso exponencial, aunque la tasa de pérdida es diferente para cada uno. La cantidad total de nutrientes aportada por F. insipida resulta también elevada, excepto para el nitrógeno. Vale la pena recordar que esta especie presenta dos picos de caída anuales, por lo que los nutrientes que contiene se liberan principalmente en

Tabla 18. Aporte de nutrientes total por especie de acuerdo a su producción anual.

	N(kg/ha)	P(ppm/ha)	K(kg/ha)	Ca (Kg/ha)	Mg (Kg/ha)	Na (Kg/ha)
<u>Nectandra ambigens</u>	14.65	2956.6	36.95	10.70	2.80	8.41
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	4.14	245.43	1.45	2.90	0.98	0.061
<u>Ficus insipida</u>	2.13	281.30	5.87	5.82	1.26	1.78
<u>Poulsenia armata</u>	3.09	665.60	2.79	5.19	1.29	0.14

dos épocas del año. En el caso de P. oxyphyllaria y P. armata su aporte total de nutrientes al suelo es semejante. La primera contribuye con mayor cantidad de N, Mg. y Na, mientras que la segunda arroja más P, K y Ca.

Cuevas, E. y Medina E. (1983) encontraron que la descomposición del material vegetal se realiza con mayor velocidad cuando éste presenta mayor contenido de Mg y P, debido a que los suelos del lugar del experimento son pobres en dichos elementos. En la presente investigación el caso del fosforo resulta interesante.

Este elemento se encuentra en bajas concentraciones en las hojas de las cuatro especies, sin embargo se presenta en mayor cantidad en las hojas de las especies cuya tasa de descomposición es más rápida y su distribución a lo largo del año se reparte principalmente en dos épocas. Es probable que el fósforo sea un elemento limitante para la región, por lo que su distribución es más homogénea y su concentración en las hojas influye grandemente en la velocidad de descomposición. Sin embargo no se cuenta con estudios de la composición química de los suelos ni con la tasa de pérdida de dicho elemento, por lo que hacer esta aseveración resulta muy arriesgado.

Elaborando una tabla concentradora (19) de los resultados obtenidos para las cuatro especies, pueden definirse dos patrones de descomposición. El primero, para N. ambigens y P. oxyphyllaria, que son especies de "lenta" descomposición cuyas hojas contienen menor cantidad de nutrien

Tabla 19. Características generales de las cuatro especies. En la comparación entre medias número igual de asteriscos es igual a medias no significativamente diferentes. En el contenido y aporte de nutrientes se pone un número progresivo de mayor a menor, de acuerdo a los seis elementos analizados.

	<u>Nectandra</u> <u>ambigens</u>	<u>Pseudolmedia</u> <u>oxyphyllaria</u>	<u>Ficus</u> <u>insipida</u>	<u>Poulsenia</u> <u>armata</u>
Tipo de descomposición (meses)	12	8 - 10	3 - 5	4 - 7
Correlación descomposición-pre cipitación	significa- tiva	significativa	significativa	significativa
Correlación descomposición-caí da	no signifi- cativa	no signifi- cativa	significativa	significativa
Caída de hojarasca:				
Distribución-temporal	1 máximo en secas	1 máximo en se- cas	2 máximos, en secas y en nortes	2 máximos, en secas y en nortes.
Distribución espacial	amplia	amplia	local	local
Porcentaje	28.63	10.37	5.54	3.13
Comparación de \bar{x} entre especies	**	**	*	*
Contenido de nutrientes	3	4	1	2
Aporte total de nutrientes	1	4	2	3

tes, que solo presentan un máximo de caída al año pero con una amplia distribución espacial y con el mayor aporte total de hojarasca al suelo. Estas características nos hacen pensar que además del aporte de nutrientes al ecosistema durante la época de mayor requerimiento, las hojas de éstas especies proporcionan al suelo una protección a manera de mantenerlo siempre cubierto de materia orgánica y formando un microambiente adecuado que permite el desarrollo de las poblaciones de los organismos del suelo y la germinación de semillas, entre otros. La resistencia - que estas especies presentan a la descomposición (determinada por sus características intrínsecas) y su distribución espacial amplia permite igualmente que la liberación de nutrientes se realice de manera paulatina a lo largo del año.

El segundo patrón, para F. insipida y P. armata, que son especies de rápida descomposición, que sus hojas contienen mayor cantidad de nutrientes y, que presentan dos máximos de caída al año pero con una distribución local y con un menor aporte total en relación a las otras dos especies. La estrategia de estas especies asegura la liberación de nutrientes durante las épocas de mayor requerimiento.

En el entendimiento de los procesos ligados al ciclo de nutrientes en la selva tropical aún existen serias interrogantes que responder: ¿Varía la composición del suelo bajo condiciones contrastantes?, ¿qué otros patrones de descomposición se presentan?, ¿existe relación entre la distribución de especies y la de nutrientes?, ¿que variación espacial - existe en la distribución y abundancia de nutrientes?, ¿cómo está conti-

tuída, y cuál es la dinámica de la fauna del suelo?, etc.

Sin embargo se considera que en la actualidad se cuenta con información muy valiosa que es necesario considerar para manejar adecuadamente estas regiones. En la selva de Los Tuxtlas, y en las zonas tropicales en general, la elevada precipitación y las altas temperaturas registradas constituyen factores adversos para el mantenimiento de los nutrientes dentro del ecosistema. Los organismos y las comunidades que en estas zonas se establecen han evolucionado desarrollando mecanismos que permiten el mantenimiento y reciclaje de dichos nutrientes dentro del sistema. Anderson y Swift (1984), por ejemplo, hablan de la importancia que tienen dentro de estos ecosistemas los materiales de período corto de descomposición y los de período largo. Los primeros proporcionan gran cantidad de nutrientes para la nutrición vegetal, mientras que los segundos mantienen un ambiente estabilizador del proceso de descomposición.

En este trabajo se ha visto que entre las diferentes especies que conforman la selva se encuentra una compleja combinación de patrones de caída y descomposición que conforman una cubierta de hojarasca en donde se contienen los nutrientes necesarios para el metabolismo vegetal al mismo tiempo que presenta mecanismos de resistencia que permite liberar dichos nutrientes paulatinamente. Asimismo la hojarasca forma un micro-ambiente en el suelo que contrarresta las fluctuaciones provocadas por los cambios ambientales así como le da al suelo una estructura más estable.

Al desmontar un campo que sostiene una selva húmeda tropical para introducir otro tipo de cultivos, se producen alteraciones que inciden de manera directa sobre el ciclo de los nutrientes y que después no resulta ^s fácil reconstituir de manera artificial. Primeramente se le quita a la selva parte importante de su biomasa, llevando con ella grandes cantidades de nutrientes y la posibilidad de que éstos sean nuevamente incorporados al sistema. Los pocos nutrientes que se mantienen en el suelo se pierden rápidamente debido al fuerte lavado y acarreo continuo que produce la caída directa del agua de lluvia. Las mayores fluctuaciones de temperatura provocados por la incidencia directa de los rayos solares sobre el suelo van a ocasionar, también, cambios en la densidad y diversidad de la microfauna. Por otra parte los nutrientes que se han perdido no pueden ser sustituidos fácilmente por aplicación de fertilizantes, ya que se han alterado los mecanismos que permiten absorberlos y mantenerlos en constante circulación.

Para una adecuada explotación de los ecosistemas tropicales es necesario dedicar esfuerzos a idear modelos de explotación respetando los ciclos de nutrientes establecidos y las características propias de estos ecosistemas.

VII - BIBLIOGRAFIA

- Alvarez, J. 1984. Dinámica de la Hojarasca en una Selva Alta-Perennifolia: Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Maestría. Fac. Ciencias UNAM. México, D. F. 147 pp.
- Alvarez, J. 1985. Caída de hojarasca en la selva. En: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II Gómez-Pompa, A. S. del Amo (Eds.) INIREB-Alhambra. Xalapa, Ver. pp. 171-189.
- Anderson, J. 1975. Succession, Diversity and Trophic Relationships of some soil animals in decomposing leaf litter. Animal Ecology 44 (2) : 475-495.
- Anderson, J and Swift, M. 1983. Decomposition in tropical forest. In: Tropical rain forest: ecology and management. S.L. Sutton, T.C. Whitmore, and A.C. Chadwick. (Eds.) Blackwell Scientific Publications. Great Britain. pp. 287-309.
- Atiwill, P. 1967. The loss of elements from decomposing litter. Ecology 49 (1): 142-145.
- Becerra, J. 1984. Volver a la tierra: un enfoque matemático sobre la descomposición de los restos vegetales. Tesis Profesional. ENEP-Ixtacala. México, D. F., 55 pp.
- Bernhard, F. 1970. Etude de la litière et de sa contribution au cycle des éléments minéraux en forêt ombrophile de Cote-d'Ivoire. Ecol. Plant. 5: 247-266.

- Bocock, K y J. Gilbert 1957. The disappearance of leaf litter under different woodland conditions. Plant and Soil. 9 (2). 179-185.
- Bormann, F.H. and G.E. Likens. 1967. Nutrient Cycling. Science 155 (3761): 424-429.
- Bunnell, F. and D.E.M.Tait. 1974. Mathematical simulation models of decomposition processes. In: Soil Organisms and Decomposition in Tundra. Holding, O.W., S.F. Heal, S. Maclean Jr. y P.W. Flanagan. (Eds.) Tundra Biome Steering Committee, Stockholm.
- Carabias, J. 1979. Análisis de la vegetación de la selva alta perennifolia y comunidades derivadas de ésta en una zona cálido-húmeda de México. Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis Profesional. Fac. Ciencias. UNAM. México, D. F. 68 pp.
- Carabias, J. y S. Guevara. 1985. Fenología en una selva tropical húmeda y en una comunidad derivada. Los Tuxtlas, Veracruz. En: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II. Gómez-Pompa, A. y S. del Amo. (Eds.) INIREB-Alhambra. Xalapa, Ver. pp. 27-66.
- Crossley, D. Jr. and Hoglund, M. 1962. A litter-bag method for the study of microarthropods inhabiting leaf litter. Ecology. 43 (3): 571-573.
- Cuevas, E. y Medina, E. 1983. Root Production and Organic Matter Decomposition in a Tierra Firme Forest of Uper Rio Negro Basin. Wurzelö-

kilogie und the Nutzenwendung/Int. Symp. Gumpenstein, Bundesanstalt.
Irdning. 653-666.

Chizón, 1984. Relación suelo vegetación de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Ver. (Un análisis de la distribución de los diferentes tipos de suelo en relación con la cubierta vegetal que soporta) Tesis ENEP-Zaragoza UNAM, México. 66 p.

Dickinson, C.H. and Pugh, G. J.F. (Eds.) 1975. Biology of Plant Litter Decomposition. Academic Press. London and New York 775 pp.

Edwards, P.J. 1977. Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. II. The production and disappearance of litter. J. Ecol. 65: 971-992.

Edwards, P.J. 1982. Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. V. Rates of cycling in throughfall and litter fall. J. Ecol. 70:807-827.

Estrada, A, Coates-Estrada, R y Martínez Ramos. M. 1985. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: Un recurso para el estudio y conservación de las selvas del trópico húmedo. En: Investigaciones sobre la regeneración de las selvas altas en Veracruz, México. Vol. II Gómez-Pompa, A. y S. del Amo. (Eds). INIREB-Alhambra. Xalapa, Ver pp. 279 - 393.

Ewel, J.J. 1976. Litter fall and leaf decomposition in a tropical forest succession in Estern Guatemala. J. Ecol. 64: 293-308.

- Flanagan, P.W. and Bunnell, F.L. 1976. Decomposition models based on climatic variables, substrate variables, microbial respiration and production. Anderson, J. M. y Macfadyen.
- Flores, J. S. 1971. Estudio de la vegetación del cerro El Vigía de la Estación de Biología Tropical los Tuxtlas, Veracruz, Tesis Profesional. Fac. Ciencias. UNAM. México, D. F.
- García, E. 1964. Modificaciones al sistema de clasificación de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). -- OFFSET-LA. Rios. México, D. F. 71 pp.
- Grigal, D. F. and Mc. Coll, J. G. 1977, Litter decomposition following forest fire in northeastern Minnesota. Ecol. 14: 531-538.
- Herrera, R., C.F. Jordan, H. Klinge and E. Medina. 1978. Amazon ecosystems. Their structure and functioning with particular emphasis on nutrients. Interciencia 3(4): 223-232.
- Herrera, R., E. Medina, C. Jordan y H. Klinge. 1981. How human activities disturb the nutrient cycles of a tropical rain forest in Amazonia. Ambio 10: 109-114.
- Hopkins, B. 1966. Vegetation of the Olokemeji Forest Reserve, Nigeria. IV. The litter and soil with special reference to their seasonal changes. J. Ecol. 54: 687-703.

- Ibarra, G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas Veracruz, Méx. Tesis profesional Fac. Ciencias. UNAM. Méx. D. F. 264 p.
- Jackson, R.M. y F. Raw. 1981. La vida en el suelo. Omega. 2a. ed. Barcelona, España.
- Jenny, H., S. Gessel and F.T. Bingham. 1949. Comparative study of organic matter in temperate and tropical regions. Soil Sci. 68:417:432.
- Jordan, C.F. y R. Herrera. 1981. Tropical rain forests: are nutrient really critical? Am. Nat. 117 (2):
- Jordan, C.F. 1982. The nutrient balance of an Amazonian Rain Forest. Ecol. 63 (3): 647-654.
- Lot-Helgueras, A. 1976. La Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas"; pasado, presente y futuro. En: Regeneración de Selvas. Gómez-Pompa, A., Vázquez-Yañez, S. del Amo y A. Butanda. (Eds) INEREB-CECSA. Xalapa, Veracruz, México, 31-69.
- Lousier, J. D. and D. Parkinson. 1978. Chemical element, dynamics in decomposing leaf litter. Can. J. Bot. 56:2795-28 h.
- Madge, 1965. How leaf litter disappears. (manuscrito)
- Martínez, V. A. 1984. Procesos de producción y descomposición de hojarasca en selvas estacionales. Tesis de maestría. Fac. Ciencias.

UNAM. México, D. F. 98 pp.

Martínez-Ramos, M. 1980. Aspectos sinicológicos del proceso de renovación natural de una selva alta perennifolia. Tesis profesional. Fac. Ciencias UNAM. México, D. F., 181 pp.

Meentemeyer, V. 1978. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. Ecol. 59 (3): 465-472.

Minderman, G. 1968. Addition, decomposition and accumulation of organic matter in forests. J. Ecol. 104: 181-195.

Miranda, F. y E. Hernández. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Bol. Soc. Bot. Méx. 28.29 - 72

Nye, P.H. 1961. Organic matter and nutrient cycles under moist-tropical forest. Plant and Soil 13 (4): 333-345.

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

Singh, J. S. and S.R. Gupta. 1977. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. The botanical review. 43 (4): 449-511.

Sokal, R.R. and F. J. Rohlf. 1969. Biometry. W.H. Freeman & Co. Sn. Francisco, USA.

Steel, R.G. and J. H. Torrie. 1980. Principles and procedures of statistics biometrical approach. 2th ed. MC. Graw-Hill Tokyo. Japan. 633 pp.

- Sutcliffe, J. 1979. Las plantas y el agua. Omega. 2a. ed. Barcelona, España.
- Swift, M. J., A. Russell-Smith y T.J. Perfect. 1981. Decomposition and mineral-nutrient dynamics of plant litter in a regenerating bush-fallow in sub-humid tropical Nigeria J. Ecol. 69:981-995.
- Tanner, E. V.J. 1981. The decomposition of leaf litter in Jamaican Montane Rain Forest. J. Ecol. 69: 263-275.
- UNESCO/PNUMA/FAO. 1980. Ecosistemas de los bosques tropicales. UNESCO/CIFCA. Madrid. 771 pp.
- Vitousek, P.M. 1982. Nutrient Cycling and nutrient use efficiency. Am. Nat. 119: 553-572.
- Witkamp, M. and J. S. Olson, 1963. Breakdown of confined and non confined oak litter. Oikos. 14 (2):138 - 165.
- Witkamp, M. and Dear - Drift, V. 1961. Breakdown of forest litter in relation to environmental factors. Plant. and Soil XV no. 4.
- Witkamp, M. 1966. Decomposition of leaf litter in relation to environment, micro flora and microbial respiration. Ecol. 47 (2): 143-201