
UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA
CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS
BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS



PRODUCCIÓN Y DESCOMPOSICIÓN DE
HOJARASCA EN DIFERENTES ESTADOS
SUCESIONALES DEL BOSQUE MESÓFILO
DE MONTAÑA EN CHIAPAS, MÉXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
LICENCIADO EN BIOLOGÍA
P R E S E N T A
ANA GUADALUPE ROCHA LOREDO

Zapopan, Jalisco, México, Julio de 2006



Universidad de Guadalajara
Centro Universitario de Ciencias Biológicas y
Agropecuarias

Coordinación de Carrera de Licenciado en Biología

713/ C. C. BIOLOGÍA

DR. FRANCISCO MARTÍN HUERTA MARTÍNEZ- SINODAL TITULAR
DR. ALEJANDRO MUÑOZ URIAS- SINODAL TITULAR
M en C. ANA LUISA SANTIAGO PÉREZ- SINODAL TITULAR
M en C. LETICIA HERNÁNDEZ LÓPEZ – SINODAL SUPLENTE
P R E S E N T E.

Por medio de la presente comunicamos a usted que ha sido designado como sinodal para el proyecto: **“PRODUCCIÓN Y DESCOMPOSICIÓN DE HOJARASCA EN DIFERENTES ESTADOS SUCESIONABLES DEL BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA EN CHIAPAS, MÉXICO”** elaborado por el alumno: **C. ANA GUADALUPE ROCHA LOREDO** con la MODALIDAD: Tesis e Informes OPCIÓN: Tesis.

El Director del Trabajo es el: **DR. NEPTALÍ RAMÍREZ MARCIAL** y el asesor/a es el/la:

Le reiteramos que como sinodal, le corresponde evaluar la viabilidad (si/no) de este proyecto y, en su caso de aprobarlo. Se requiere que su respuesta no exceda el plazo de una semana a partir de la fecha en que lo reciba.

Sin más por el momento, aprovechamos para enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
“PIENSA Y TRABAJA”

Las Agujas, Zapopan., 13 de Junio del 2006.

“2006. Año del Bicentenario del natalicio del Benemérito de las Américas.
Don Benito Juárez García”


DR. CARLOS ÁLVAREZ MOYA
PRESIDENTE DEL COMITÉ DE TITULACIÓN



COORDINACIÓN DE LA CARRERA DE
LICENCIADO EN BIOLOGÍA


DRA. LAURA GUADALUPE MEDINA CEJA
SECRETARIO DEL COMITÉ DE TITULACIÓN

Dr. Carlos Álvarez Moya
Presidente del Comité de Titulación
Carrera de Licenciado en Biología
Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias
Presente.

Por este conducto me permito poner a su consideración mi anteproyecto de titulación modalidad Tesis titulada: "Producción y descomposición de hojarasca en diferentes estados sucesionales del Bosque Mesófilo de Montaña en Chiapas, México", el cual se anexa para que sea tomado al Comité de Titulación de esta carrera para su revisión y, en su caso, aprobación.


Así mismo, señalo como director de titulación al: Dr. Neptalí Ramírez Marcial.

Sin otro particular y en espera de su resolución, quedo de usted con un cordial saludo.

Atentamente
San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, mayo de 2006.

Firman Vo. Bo.


Neptalí Ramírez Marcial
Director


Ana Guadalupe Rocha Loredo
Alumna



Asesor

Nombre y firma

Nombre de los Síndicos asignados por el Comité de Titulación

Firma de aprobación el anteproyecto

Fecha de aprobación

Leticia Hernández López

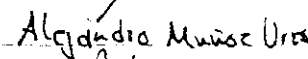
Fco. Martín Huerta Mtz.

Alejandro Muñoz Urras

Sra. Luisa Sanchuz Pérez









23 Jun 06

23 Jun 06

23 Jun 06

7 Jul 06



Universidad de Guadalajara
Centro Universitario de Ciencias Biológicas y
Agropecuarias

Coordinación de Titulación y Carrera de Licenciatura
en Biología
744/ C. C. BIOLOGÍA

C. ANA GUADALUPE ROCHA LOREDO
PRESENTE

Manifestamos a usted que con esta fecha ha sido aprobado su tema de titulación en la modalidad de: **Tesis e Informes** opción **Tesis** con el título: **“Producción y descomposición de hojarasca en diferentes estados sucesionales del Bosque Mesófilo de Montaña en Chiapas, México”** para obtener la Licenciatura en Biología.

Al mismo tiempo le informamos que ha sido aceptado como Director / a de dicho trabajo el/la: **DR. NEPTALÍ RAMÍREZ MARCIAL**.

Sin más por el momento, le envío un caluroso saludo.

ATENTAMENTE
“PIENSA Y TRABAJA”

Las Agujas, Zapopan., 10 de Julio del 2006.

“2006. Año del Bicentenario del natalicio del Benemérito de las Américas.
Don Benito Juárez García”


DR. CARLOS ÁLVAREZ MOYA
PRESIDENTE DEL COMITÉ DE TITULACIÓN


DRA. LAURA GUADALUPE MEDINA CEJA
SECRETARIO DEL COMITÉ DE TITULACIÓN



C.c.p.. DR. NEPTALO RAMÍREZ MARCIAL - Director del trabajo

Dr. Carlos Álvarez Moya.
 Presidente del Comité de Titulación.
 Carrera de Licenciado en Biología.
 CUCBA.
 Presente

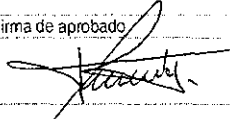

Nos permitimos informar a usted que habiendo revisado el trabajo de titulación, modalidad V, opción **Tesis** con el título: **“Producción y descomposición de hojarasca en diferentes estados sucesionales del Bosque Mesófilo de Montaña en Chiapas, México”**, que realizó la pasante de Biól. **Ana Guadalupe Rocha Loredo** con número de código **396461836** consideramos que ha quedado debidamente concluido, por lo que ponemos a su consideración el escrito final para autorizar su impresión.

Sin otro particular quedamos de usted con un cordial saludo.

Atentamente
 Las Agujas, Zapopan Jalisco., 11 de Julio del 2006.


 Dr. Neptalí Ramírez Marcial
 Director del trabajo


 10 Bo
 17/Jul

Nombre completo de los Sinodales asignados por el Comité de Titulación	Firma de aprobado	Fecha de aprobación
Dr. Francisco Martín Huerta Martínez		14/07/06
Dr. Alejandro Muñoz Urias	Alejandro Muñoz Urias	14-Jul-2006
M. en C. Ana Luisa Santiago Pérez		14-Jul-2006
Supl. M en C. Leticia Hernández López	Leticia Hernández López	14 Julio 2006

AGRADECIMIENTOS

La presente tesis formó parte del Proyecto "Definición de grupos funcionales vegetales para la restauración del Bosque Mesófilo de Montaña en Chiapas" financiado por los fondos sectoriales de SEMARNAT-CONACYT (Clave SEMARNAT-2002-01-C01-00048) con una beca de manutención durante un año y ECOSUR a través de la línea Bosques proporcionó los recursos necesarios para llevar a cabo la investigación.

De manera muy especial al Doctor Neptalí Ramírez por enseñarme tantas cosas que se aprenden a lo largo de la realización de una tesis y por esas clases extra acerca de la vida, al Dr. Mario González por su investigación en los Altos de Chiapas y su interés en el bienestar de los tesisistas.

A Alejandro Muñoz Urias, Ana Luisa Santiago, Leticia Hernández y Martín Huerta por revisar esta tesis en tiempo y hacer valiosas observaciones.

A los técnicos de campo de Ecosur: Elías Sántiz López, Alfonso Luna Gómez y sobre todo a Pedro Girón Hernández por su apoyo en campo y sus enseñanzas técnicas y culturales en Chiapas. A Juan Morales por la realización de los análisis de hojarasca en el laboratorio de Ecosur. Al Sr. Mario Guillén y Luis Galindo por su apoyo administrativo y logístico. A Angélica Camacho por siempre estar al pendiente de las cuestiones logísticas en esta tesis y su colaboración en campo. A quienes también me ayudaron en campo desinteresadamente: Michelle mujer emprendedora canadiense enamorada de México, estudiantes de intercambio Nathalie y Delphine de la Universidad de ... Francia, a Jean, Olatz, Esthel, Manu y Richard estudiantes e investigadores de la Universidad de Burdeos por su interés en el trabajo y sus aportaciones, a los chiapanecos Dany y Jorge (Pollo) por su amistad y ayuda tan valiosa, a todos ellos gracias por hacer el trabajo de campo más ameno e interesante.

A los tesisistas, ex-tesisistas y no tesisistas refugiados en San Cristóbal que hacen que la presión laboral se aminore, amigos que son parte esencial en esta etapa y hacen que se sienta la verdadera "vibra positiva". A la familia Uribe Gasca, los Pérez (Yuri, Oscar y Marco), a Felipe y Yajminda, Adrián Sarabia por la

elaboración del mapa y sus comentarios siempre certeros e inigualables, en especial a David por estar a mi lado y ser parte de mi vaivén emocional.

A Yei y Pilar por sus estancias en San Cristóbal, a Yocu por darme ánimo siempre, a Hugo Fierros por pensar siempre en nosotros, Willy por todas sus enseñanzas y a Mauro por su acertada sinceridad, a todos ellos por su apoyo y amistad durante la carrera, gracias por los buenos momentos.

Quiero dedicar esta tesis, que representa una parte importante de mi vida, a los cimientos en quien siempre me apoyo: Dios, mi papi, mi mami, Chuchín y Marisa.

Contenido	Página
Índice de cuadros	I
Índice de figuras.....	II
Resumen.....	1
INTRODUCCIÓN.....	2
ANTECEDENTES.....	3
Bosque Mesófilo de Montaña.....	3
Producción de hojarasca.....	4
Descomposición de hojarasca.....	5
OBJETIVOS.....	6
Objetivo general.....	6
Objetivos particulares.....	6
MATERIALES Y MÉTODOS.....	6
Descripción de sitios de estudio.....	6
Parque Nacional Lagunas de Montebello.....	7
Clima.....	8
Hidrología.....	8
Edafología.....	8
Vegetación.....	9
Población.....	9
Rancho Merced Bazom.....	9
Clima.....	10
Edafología.....	10
Vegetación.....	10
Población.....	11
Parcelas de estudio.....	11
Mediciones ambientales.....	12
Cuantificación de producción de hojarasca.....	12
Componentes de la hojarasca.....	13
Cuantificación de la descomposición de la hojarasca.....	13
Análisis de elementos químicos de la hojarasca.....	13
Análisis de los datos.....	14

Contenido	Página
RESULTADOS.....	15
Mediciones ambientales.....	15
Producción de hojarasca.....	16
Componentes de la hojarasca.....	20
Descomposición de hojarasca	23
Composición química de la hojarasca.....	28
DISCUSIÓN	30
Mediciones ambientales.....	30
Producción de hojarasca.....	30
Componentes de la hojarasca.....	32
Descomposición de hojarasca.....	33
Implicaciones en la restauración.....	36
CONCLUSIONES.....	38
LITERATURA CITADA.....	39
Apéndice.....	49

	Índice de cuadros	Página
1	Información altitudinal, climática, tipos de vegetación y suelos en las localidades de estudio.	11
2	Producción total de hojarasca (toneladas-ha-1-año-1 por condición sucesional a lo largo de 11 meses de evaluación.	16
3	Análisis de varianza de medidas repetidas para la producción de hojarasca por condición sucesional en función del tiempo de muestreo.	17
4	Porcentaje global de los componentes de la hojarasca por condición sucesional en dos localidades de Chiapas.	20
5	Análisis de varianza para los componentes de la hojarasca por condición sucesional y los componentes en función del tiempo de evaluación (11 meses) en la Localidad de Bazom (a) y Montebello (b).	21
6	Porcentaje de la descomposición total de las especies por localidad.	23
7	Porcentaje de descomposición por condición sucesional para las siete especies.	24
8	Análisis de varianza del porcentaje de descomposición de hojarasca por periodo de evaluación.	26
9	Coeficientes de regresión lineal y exponencial (r^2) para los porcentajes de peso restante (datos absolutos y logarítmicos) de cada especie dentro de las diferentes condiciones sucesionales a lo largo del tiempo.	27
10	Componentes químicos de la hojarasca de las siete especies utilizadas en el experimento.	28
11	Trabajos de producción de hojarasca (toneladas-ha ⁻¹ -año ⁻¹) realizados en diferentes tipos de bosque en diversos países	31

Índice de figuras		Página
1	Mapa de localización del área de estudio. En el recuadro de la derecha arriba, la localidad de Bazom en el municipio de Huixtan, Chiapas, y en el recuadro de la derecha abajo, el Parque Nacional Lagunas de Montebello	7
2	Variables ambientales Temperatura (°C) y Humedad relativa (%).	15
3	Producción anual de hojarasca (excepto marzo en Bazom y abril en Montebello) expresada en gramos de peso seco (promedio \pm 2 errores estándar) por condición sucesional en dos localidades de Chiapas.	18
4	Diagramas de caja (mediana, cuartiles inferior y superior, ° = valores aberrantes y * =extremos) para la producción mensual de hojarasca (excepto marzo en Bazom y abril en Montebello) expresada en gramos de peso seco por condición sucesional en cada tiempo de evaluación en a) Bazom y b) Montebello.	19
5	Porcentaje total de componentes de la hojarasca por condición sucesional	21
6	Porcentaje de la producción anual (excepto el mes de marzo en Bazom y abril en Montebello) de componentes (media \pm 2 errores estándar) por condición sucesional a) Bosque de encino b) Bosque de Pino Encino c) Bosque de Pino d) Parcelas en restauración e) Bosque de Pino Encino Liquidámbar.	22
7	Porcentaje de descomposición de las especies en tiempo inicial y los cuatro tiempos de cosecha por localidad.	24
8	Porcentaje de descomposición de las especies en tiempo inicial y los cuatro tiempos de cosecha por condición sucesional.	25
9	Porcentaje inicial de Carbono y Nitrógeno para las siete especies utilizadas en el experimento (tres muestras por cada especie).	29

RESUMEN

Se cuantificó la producción de hojarasca (20 cajas captadoras de hojarasca de 90 x 30 x 30 cm) durante un periodo anual en cinco parcelas forestales con distinto grado de desarrollo sucesional del Bosque Mesófilo de Montaña. También se cuantificó la descomposición de hojarasca con el método de bolsas de descomposición (*litter bag method*) para siete especies utilizadas en proyectos de restauración ecológica: *Alnus acuminata*, *Chiranthodendron pentadactylon*, *Clethra suaveolens*, *Liquidambar styraciflua*, *Quercus sapotifolia*, *Quercus crassifolia* y *Pinus oocarpa*, esta última se utilizó en las dos localidades estudiadas. El estudio se realizó en parcelas de 2,500 m² aprox. con dos repeticiones para cada una de las cinco condiciones sucesionales del Bosque Mesófilo de Montaña: Bosque de Encino (BE), Bosque de Pino-Encino (BPE), Bosque de Pino (BP), Bosque de Pino-Encino-Liquidámbar (BPEL) y Parcelas en restauración ecológica (PR) en dos localidades: Rancho Mérced Bazom, mpio. de Huixtan, Chiapas y en el Parque Nacional Lagunas de Montebello, mpio. de La Trinitaria y La Independencia, Chiapas, México. La producción de hojarasca fue mayor en las comunidades sucesionales tardías y osciló entre las 7 ton·ha⁻¹·año⁻¹ en el BE a 2.24 ton·ha⁻¹·año⁻¹ en las PR. Las hojas fue el componente mas abundante (72-90%), seguido de flores (2-3%) y frutos (0.75-12%) y material no identificado (1-2%).

La descomposición de hojarasca fue mayor para *L. styraciflua* (64.3%) y para *A. acuminata* (50.7%), respecto a las especies restantes (menor al 50%). La descomposición varió dependiendo en la condición sucesional de cada sitio y seis de las ocho especies (considerando a *P. oocarpa* como especie independiente en ambas localidades), se descompusieron mas en las comunidades sucesionales mas avanzadas (BE y BPEL).

Después de aplicar modelos de regresión lineal y exponencial a los datos absolutos y logarítmicos del porcentaje de biomasa remanente en las bolsas de descomposición, se encontró que el peso remanente absoluto fue lineal en el tiempo sólo para las parcelas de Montebello, mientras que para Bazom no hubo diferencias entre ambos modelos. Estos resultados indican que la cantidad de hojarasca no puede ser igual a lo largo de un gradiente de desarrollo sucesional; y que las especies presentes tienen tasas de descomposición diferencial en cada condición ambiental, por lo que se sugiere que para proyectos de restauración forestal, es deseable utilizar en primera instancia, especies que tengan alta producción de follaje y rápida tasa de descomposición, tales como *Liquidambar styraciflua* y *Alnus acuminata*.

INTRODUCCIÓN

La intensidad, frecuencia y magnitud de las perturbaciones humanas (tales como la tala selectiva, el pastoreo y los incendios forestales) son algunas de las causas de la reducción de áreas forestales en prácticamente todos los ecosistemas boscosos del mundo (Ramírez-Marcial *et al.* 2001). El Bosque Mesófilo de Montaña (BMM) es el tipo de vegetación más diverso por unidad de superficie en el país, pero al mismo tiempo es el más amenazado (Rzedowski 1996; Acosta 2004). Aún en los fragmentos forestales remanentes cada vez mas escasos, se ha observado una disminución en el número de individuos adultos reproductivos de varias de las especies arbóreas nativas del Bosque Mesófilo de Montaña (González-Espinosa *et al.* 1991, 1995 ; Ramírez-Marcial *et al.* 1996, 2001; 2005; 2006).

Las especies del interior en los bosques perturbados han sido las más severamente afectadas a tal grado que numerosas poblaciones de especies arbóreas se encuentran amenazadas con la extinción (González-Espinosa *et al.* 1997; Ramírez-Marcial *et al.* 1998; 2001; Camacho-Cruz *et al.* 2000). Con la finalidad de recuperar la estructura y composición forestal del bosque, es necesario disponer de bases de información sobre aspectos biológicos de las especies que se desarrollan en etapas tempranas de la sucesión (pioneras) que ayuden a crear las condiciones iniciales bajo las cuales podrían desarrollarse las otras especies sucesionales tardías.

La conservación y restauración de estos sistemas boscosos, resultan cruciales para el mantenimiento de las múltiples interacciones biológicas y de las actividades económicas de los grupos sociales ubicados en éstas áreas. Muchas de las especies típicas del BMM se consideran sucesionalmente intermedias o tardías, por lo que requieren de la preexistencia de una cubierta arbórea para asegurar un buen establecimiento (Ramírez-Marcial *et al.* 2001). Una de estas condiciones previas, dadas por el tipo de cobertura lo constituye el nivel de fertilidad/calidad de los suelos a través del aporte de hojarasca. Una forma de reconocer estos niveles de fertilidad/calidad del suelo es a través de las tasas de producción y descomposición de la hojarasca de las distintas especies.

La descomposición de la hojarasca en el ambiente es el resultado final de tres procesos: catabolismo, pulverización o la reducción física de la hojarasca y la lixiviación; esto es aplicable a todas las formas de descomposición de materia orgánica en cualquier ambiente terrestre (Heal *et al.* 1997).

El conocimiento de los procesos periódicos que ocurren en un ecosistema tales como la fenología, los ciclos de los minerales, la descomposición de la hojarasca, junto con el conocimiento de los patrones de productividad, dan bases para el manejo y aprovechamiento

de los recursos (Bracho y Puig 1987) y ayudan a evaluar el funcionamiento del ecosistema para compararlo con diferentes ecosistemas y evaluar así las prácticas de manejo u otras influencias antropogénicas (Harmon *et al.* 1999).

Aunque existe mucha información de la producción y descomposición de hojarasca para bosques y selvas en varias partes del mundo (por ej., Babbar y Ewel 1989; Epstein *et al.* 2002) la información para el BMM es relativamente pobre, especialmente en México, donde diversas tasas de descomposición de especies tropicales han sido documentadas (por ej., Álvarez-Sánchez y Becerra 1996; Del Valle-Arango 2003; Williams-Linera y Tolome 1996), pero no se cuenta con información de estos temas en estados sucesionales del BMM o lugares perturbados.

El presente trabajo evalúa experimentalmente la producción de hojarasca en una serie de estados sucesionales del BMM y mide las tasas de descomposición de especies de árboles pioneros (*Alnus acuminata* Kunth., *Chiranthodendron pentadactylon* Larreat., *Clethra suaveolens* Turcz., *Liquidambar styraciflua* L., *Quercus sapotifolia* Liebm., *Q. crassifolia* Benth. y *Pinus oocarpa* Schiede ex Schldl.) en estos mismo ambientes. Los resultados de este estudio tienen importantes implicaciones para la implementación de proyectos de restauración forestal a modo de jerarquizar a las especies de acuerdo con su velocidad para incorporar la materia orgánica al suelo y esto ayude a cuantificar parcialmente la dinámica de nutrientes en sitios de restauración forestal llevados a cabo en varias localidades de Chiapas donde estas especies ya se están utilizando.

ANTECEDENTES

Bosque Mesófilo de Montaña

Las diferentes comunidades vegetales que componen al BMM prosperan en lugares de clima húmedo y fresco, y representan 10% de la riqueza florística de México en tan sólo 1% de su superficie; es, por tanto, el tipo de vegetación más diverso por unidad de superficie del país (Rzedowski 1996). Sin embargo, su escasa extensión, la insularidad de muchas de sus comunidades y la alarmante fragmentación y perturbación a las que ha sido sometido lo hacen el tipo de vegetación más amenazado en México, junto con el bosque tropical perennifolio (Acosta 2004). Su distribución fragmentaria a lo largo de las principales sierras, así como la compleja relación geográfica de sus elementos florísticos hacen que esta comunidad sea muy interesante desde una perspectiva biogeográfica (Alcántara y Luna 2001). Estos bosques se establecen con mayor frecuencia en sitios con pendientes

pronunciadas entre los 500 y 3500 m, con mayor ocurrencia entre los 1200 y 2500 m. A menudo en el estrato arbóreo del BMM existe una elevada proporción de elementos boreales, mientras que en el sotobosque predominan plantas con vínculos meridionales (Rzedowski 1996).

En Chiapas el BMM se encuentra distribuido en las zonas húmedas a lo largo de la Sierra Madre, en la Altiplanicie Central y en las Montañas del Oriente y del Norte (Breedlove 1981; Ramírez-Marcial 2001) y se considera el segundo estado a nivel nacional con mayor superficie ocupada por BMM, después de Oaxaca (Ortega y Castillo 1996; Ramírez-Marcial 2001). El dosel generalmente alcanza entre los 20-35 m de altura con individuos como *Chiranthodendron pentadactylon*, *Liquidambar styraciflua*, *Pinus ayacahuite*, *P. chiapensis*, *Quercus benthamii*, *Q. crassifolia* y *Q. laurina* (González-Espinosa *et al.* 2006). En el interior de estos bosques se encuentra un estrato arbóreo bajo de entre 5-15 m de altura con especies como *Acer negundo*, *Clethra pachecoana*, *Cleyera theaeoides*, *Cornus disciflora*, *Magnolia sharpii* y *Oreopanax xalapensis* (González-Espinosa *et al.* 1997).

Producción de hojarasca

La producción de hojarasca (compuesta por la caída de hojas, frutos, semillas, ramas, escamas, residuos florales) se ha usado como un índice la producción vegetal en las comunidades, además está relacionada a la productividad del bosque y es el principal medio por el cual el Carbono y otros nutrientes son regresados al suelo del bosque donde se inicia el ciclo de nutrientes dotando de alimento a la cadena de organismos descomponedores (Gosz *et al.* 1978; Martius *et al.* 2004). La producción de hojarasca puede estar determinada por factores como la altitud, latitud, fertilidad y humedad del suelo, densidad de la vegetación, área basal y composición de especies (Martínez-Yrizar 1980; Williams-Linera y Tolome 1996) pero eventos como la caída de ramas, actividad animal, vientos fuertes, huracanes, fuego, aclaramientos del bosque y fragmentación pueden introducir variaciones en la cantidad de hojarasca depositada (Benítez-Malvido y Kossmann-Ferraz 1999).

Se han hecho varios trabajos relacionando la caída de hojarasca con variables climáticas (Kunkel-Westphal y Kunkel 1979; Tanner 1980; Lam y Dudgeon 1985; Williams-Linera y Tolome 1996; Roig *et al.* 2005), encontrándose en éstos una relación positiva en las variables climáticas y la caída de hojarasca, obedeciendo a los patrones de época de secas.

Descomposición de hojarasca

La descomposición de la hojarasca significa la desintegración del tejido vegetal muerto, desde el estado en el cual se encuentra aún unido a la planta viva, hasta el estado de humus donde la estructura celular gruesa ya no puede identificarse (Martínez-Yrizar 1980) y juega un papel importante determinando la acumulación de Carbono y otros nutrientes, así como la tasa de liberación de nutrientes en forma asimilable para las plantas y la biota del suelo (Aber y Melillo 1991; Harmon *et al.* 1999) y es importante porque que regresa nutrientes al suelo del bosque, contribuye a la formación de suelo y determina la estructura de la comunidad (Elliott *et al.* 1993).

Se sabe que la descomposición es influenciada por variables macro y microclimáticas como la precipitación pluvial y temperatura, así como por la composición química o calidad de la hojarasca misma (Dickinson 1974; Jensen 1974). Por ejemplo a temperaturas bajas se reducirá la actividad de los descomponedores (Witkamp y Olson 1963), así como una alta temperatura aumentará la descomposición (Burke *et al.* 1989; Kirschbaum 1995). Brown y Lugo (1990) sugieren que la descomposición depende de la edad del bosque, ya que en bosques maduros el ecosistema está más integrado y se tiene un reciclaje más eficiente de nutrientes, y con este razonamiento puede esperarse una tasa de descomposición más alta en bosques maduros. Sin embargo, otros (Negrete-Yankelevich 2004) atribuye la descomposición de la hojarasca a la fauna descomponedora, argumentando que ésta está menos adaptada a cambios ambientales, pero a su vez más adaptada a la heterogeneidad en la calidad de la hojarasca, por lo tanto la hojarasca de especies sucesionalmente tempranas se descomponen igual en bosques maduros que en bosques sucesionalmente tardíos, pero la hojarasca de especies tardías se descompondrá menos en las comunidades tempranas que en las tardías. Sin embargo Richards (1952), Éwel (1976), La Caro y Rudd (1985) reportan lo contrario, ya que en vegetación secundaria o sucesionalmente temprana la tasa de descomposición es más alta que en vegetación sucesionalmente tardía. En cuanto a la calidad de la hojarasca, se sabe que el Nitrógeno es uno de los factores que limitan la descomposición de hojarasca pues determina el crecimiento y el volumen de la biomasa microbiana que mineraliza el carbón orgánico, derivándose así la tasa de Carbono/Nitrógeno como pronosticador de la descomposición (Heal *et al.* 1997), al igual que la relación entre el Carbono y Fósforo (C:P; O'Connell 1987; Gallardo y Merino 1993).

La estabilización de materia orgánica hacia la formación de humus tiene importantes implicaciones para la estructura del suelo, la capacidad de retención de agua y el intercambio iónico. La hojarasca es un recurso para el crecimiento microbiano, y ambos, la

tasa de acumulación y el balance de nutrientes durante el proceso de abscisión, reflejan la interacción entre los requerimientos microbianos y el recurso disponible en la hojarasca (Aber y Melillo 1991).

OBJETIVOS

Objetivo general

- Evaluar la dinámica temporal de la producción de hojarasca en diferentes comunidades sucesionales del BMM y obtener el porcentaje de descomposición de siete especies arbóreas.

Objetivos específicos

- Cuantificar la tasa de incorporación de la materia orgánica al suelo de las especies usadas para la restauración en ambientes degradados.
- Proponer especies con éxito potencial para recuperar la fertilidad del suelo, con base a su velocidad de descomposición y su composición química.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción de sitios de estudio

El presente trabajo fue realizado en dos localidades en el estado de Chiapas: en el Rancho Merced Bazom, municipio de Huixtan y en el Parque Nacional Lagunas de Montebello (PNLM) ubicado en el municipio de La Trinitaria y La Independencia, Chiapas, México (Fig. 1).

En ambas localidades existe un gradiente de etapas sucesionales del bosque, desde etapas maduras representadas por el Bosque de Pino-Encino (BPE) hasta el Bosque de Pino (BP), dando un panorama de cómo la perturbación antropogénica ha afectado de manera gradual las diferentes comunidades vegetales y que los sitios han sufrido un proceso llamado pinarización (González-Espinosa *et al.* 1991; Zarco-Mendoza 2000), proceso donde los pinos se estabilizan y por la incidencia de luz que éstos permiten, el Bosque Mesófilo no se regenera de manera natural (Galindo-Jaimes *et al.* 2002).

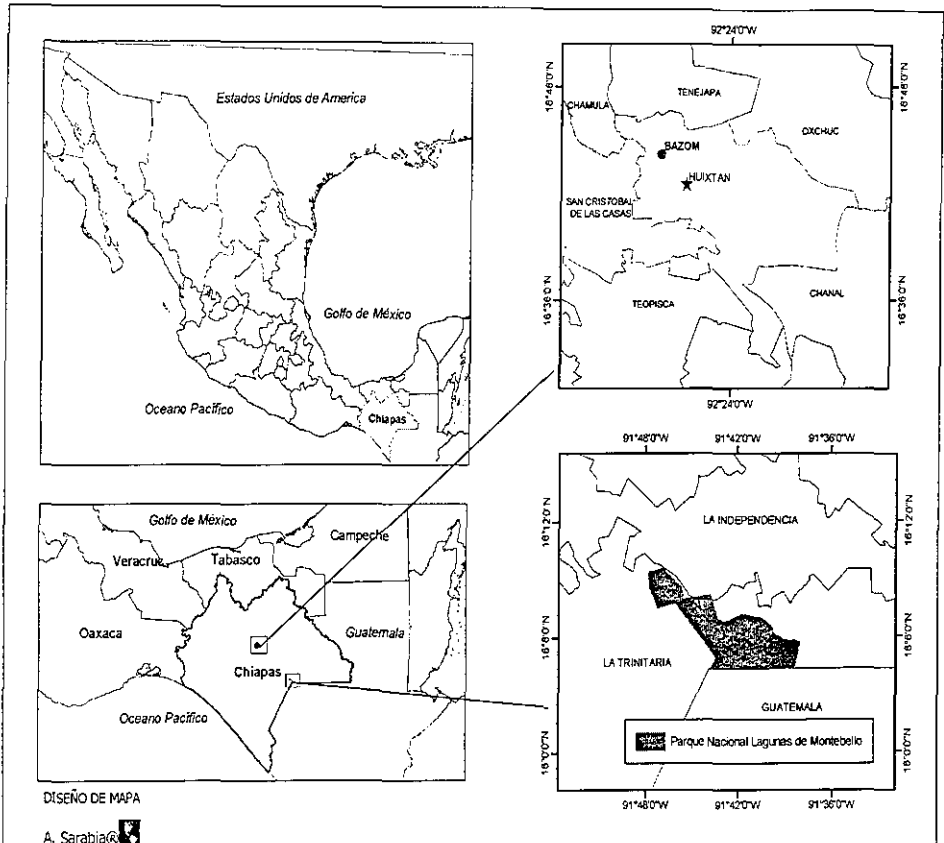


Fig. 1. Mapa de localización del área de estudio. En el recuadro superior derecho la localidad de Bazom en el municipio de Huixtan, Chiapas, y en el recuadro inferior derecho el Parque Nacional Lagunas de Montebello.

Parque Nacional Lagunas de Montebello (PNLM)

El PNLM se localiza en la parte Sur Sureste del estado de Chiapas, en los límites con Guatemala (SEMARNAP 2000) y se encuentra dentro de dos regiones fisiográficas conocidas como la Altiplanicie de Chiapas y las Montañas de Oriente (Breedlove 1973) en los municipios de La Trinitaria y La Independencia, Chiapas, con una extensión de 6,022 has. Según el decreto del 16 de noviembre de 1959, sus coordenadas extremas son 16° 04' 40" y 16° 10' 20" Latitud Norte y 91° 37' 40" y 91° 47' 40 Longitud Oeste (Melo y Cervantes 1986; SEMARNAP 2000). En 1998 (año del "El Niño"), 47% de los municipios fueron

afectados por 405 incendios forestales, con un área total de 198,808 has (Román-Cuesta *et al.* 2003). El daño causado en muchos bosques del país fue menos grave en las zonas bajo manejo de las comunidades indígenas de los Altos de Chiapas que en áreas naturales ya que en bosques comunitarios se recolecta casi todo el material combustible y queda muy poco para el fuego (Golicher y Ramírez-Marcial 2003). Las tendencias estacionales, junto con el uso tradicional del fuego, la presencia de una topografía escarpada y un marco socioeconómico peculiar, producen patrones potenciales para la presencia del fuego en las comunidades (Román-Cuesta *et al.* 2003). Poblaciones considerables de *Pinus occarpa* y *P. maximinoi* en el parque son evidencia de una historia recurrente de incendios forestales (Golicher y Ramírez-Marcial 2003).

Clima

El clima es semicálido de tipo ACw1"(w)ig, según el sistema de Köppen modificado por García (1973), con temperatura media anual menor de 22° C, con lluvias en verano y precipitación media anual de 1,030 mm. En el invierno no se presentan heladas. La precipitación pluvial para la época de secas es de 300 a 350 mm. Para las zonas montañosas se registra una precipitación de 350 a 400 mm. La precipitación media del mes más seco es menor a 40 mm. Para la temporada de lluvia, la precipitación es de 1,200 a 1,400 mm, con 90 a 119 días de lluvia, el mes más húmedo es septiembre (SEMARNAP 2000).

Hidrología

La zona de Montebello está caracterizada por un relieve de morfología kárstica, presentándose muy pocos arroyos intermitentes. Los lagos del PNLM constituyen un complejo lacustre de origen kárstico que se extiende desde los 59 lagos en territorio mexicano hasta Guatemala (Melo y Cervantes 1986; SEMARNAP 2000).

Edafología

Los suelos corresponden a un clima templado húmedo. Los acrisoles se encuentran en laderas montañosas de suave pendiente, son suelos muy desarrollados, profundos arcillosos y altamente susceptibles a la erosión acelerada. También es posible encontrar las rendzinas que se encuentran en laderas más inclinadas que los acrisoles y presentan tierra fina sobre la roca madre, ofreciendo así mejores posibilidades de enraizamiento y mayor espacio radicular para la asimilación de agua y nutrientes a las plantas. Tienen características

químicas relativamente favorables, acondicionando un ambiente favorable para la actividad biológica del suelo, retención del agua disponible y buena aireación. En los sitios con incendios se encuentran los suelos vertisoles que son profundos y ricos en arcillas expandibles, que en épocas más húmedas no ofrecen suficiente aireación y drenaje, lo que causa limitaciones para la vegetación y no permite que se desarrollen las raíces finas (Melo y Cervantes 1986; SEMARNAP 2000).

Vegetación

Anteriormente el Bosque de Pino-Encino-Liquidámbar (BPEL) era el tipo de vegetación más extendido en el parque (Carlson 1954), sin embargo, debido en gran parte a incendios forestales ocurridos frecuentemente desde hace varias décadas, éstos bosques se renovaron como BP, aunque todavía es posible identificar unos pocos elementos típicos del BMM y Bosque de *Quercus*, principalmente distribuidos hacia las cañadas y laderas más protegidas dentro del Parque (Zarco-Mendoza 2000; Rodríguez-Sánchez 2006).

Población

Dentro del parque existen poblaciones como San José El Arco, Santiago El Vértice, Tepancoapan y Tziscaco; 6 ejidos circundan el parque: Ojo de Agua, Antela, "Tziscaco", "Santiago El Vértice", Nueva Rosita e Hidalgo (SEMARNAP 2000). La población estaba formada en el año de 1992 se estimaba en 250 familias, un total de 938 habitantes (Fábregas-Puig 1992).

Rancho Merced Bazom

La comunicad de Rancho Merced Bazom se encuentra en la parte central de la región de la Meseta Central de Chiapas en el paralelo 16° 45' de latitud norte, y 92° 30' de longitud oeste (González-Espinosa *et al.* 1991). Esta región también es llamada Los Altos Centrales, Los Altos de Chiapas y Altiplanicie de Chiapas (Breedlove, 1973). Esta región abarca cerca de 18,000 km², conformado por un paisaje tropical elevado, situado en la parte central del estado, en donde viven comunidades indígenas que subsisten por la agricultura bajo el sistema de "milpa" (maíz-frijol-calabaza) y recolectando leña del bosque (Ramírez-Marcial *et al.* 1992; Ochoa-Gaona *et al.* 2004).

Clima

El clima es del tipo Cwbg, templado subhúmedo con temperatura media anual de 13-14° C y precipitación media anual de 1,000-1,700mm con temporada de lluvias entre mayo y octubre (Mendoza-Vega 2002) y secas de noviembre a abril con ocurrencia de heladas nocturnas particularmente en áreas descubiertas, pero no se presentan a nivel del suelo en áreas boscosas cerradas (González-Espinosa *et al.* 1991; Galindo-Jaimes *et al.* 2002).

Edafología

Los suelos son de clima templado como luvisoles moderadamente profundos y rendzinas derivadas de rocas sedimentarias calizas. Los luvisoles se encuentran en lugares con suaves pendientes, son suelos fértiles con capacidad de varios tipos de uso, tienen una delgada capa de materia orgánica café oscura y son muy susceptibles a la compactación por su composición arcillosa (Galindo-Jaimes *et al.* 2002; SEMARNAP 2000), también hay rendzinas (ver características en apartado de "Edafología en el Parque Nacional Lagunas de Montebello).

Vegetación

Unas pocas décadas atrás, la región estaba ampliamente cubierta por Bosque de Pino (BP), Bosque de Encino (BE), Bosque de Pino-encino (BPE) y en algunas áreas por BMM, pero debido al impacto cada vez mayor de la población maya de la región, se ha modificado el paisaje hacia un mosaico complejo de vegetación, prevaleciendo fragmentos de bosques secundarios con distintos grados de perturbación, pastizales permanentes y áreas cultivadas; y solo pequeños fragmentos de bosques maduros en las áreas de mayor altitud y con pendientes pronunciadas (González-Espinosa *et al.* 1991; 1995; 1997; 2006). Estos fragmentos se componen por asociaciones vegetales leñosas que incluyen a numerosas especies de etapas sucesionales tempranas, intermedias y tardías (González-Espinosa *et al.* 1991), con afinidad fitogeográfica holártica, neártica, meridional y tropical (Quintana-Ascencio y González-Espinosa 1993). Las condiciones geográficas, topográficas, climáticas y ecológicas prevalecientes en la región se combinan para permitir la existencia de diversas formaciones vegetales, entre las que destacan el BMM, BPE, y BP (Miranda 1952; Rzedowski 1978; González-Espinosa *et al.* 1995, Ramírez-Marcial, *et al.* 2005).

Población

En esta región se mantiene una gran población de agricultores mayas que viven en asentamientos dispersos y que cultivan áreas aledañas a los fragmentos de bosque (Ochoa-Gaona y González-Espinosa 2000) el aumento en el uso de los recursos naturales, junto con la agricultura trashumante y la ganadería, han creado un mosaico de vegetación secundaria en la mayor parte del área (Ramírez-Marcial *et al.* 1992) con cambios fundamentales en la composición de especies y la estructura poblacional. Como consecuencia de los diversos conflictos sociales, políticos y económicos de la región, aunado a la alta densidad poblacional calculada en más de 100 habitantes por kilómetro cuadrado, se ha originado condiciones de pobreza y marginalidad (Pool-Novelo 1997). Por ende las condiciones de suelo y la explotación forestal se han intensificado. En el cuadro 1 se presentan las características generales de las dos localidades de estudio.

Cuadro1. Información altitudinal, climática, tipos de vegetación y suelos en las localidades de estudio. BP = Bosque de Pino, BPE = Bosque de Pino-Encino, BMM= Bosque Mesófilo de Montaña, BPEL= Bosque de Pino-Encino-Liquidámbar.

Localidad	Altitud (msnm)	Temperatura (° C)	Precipitación pluvial (mm)	Tipo de Vegetación	Suelos
Rancho Merced Bazom (Altos de Chiapas)	2300-2500	13-14	1,200-1,400	BP, BPE, BE, BMM	Luvisoles y Rendzinas
Parque Nacional Lagunas de Montebello	1500-1600	16-18	1,030-1,400	BP, BPE, BPEL	Rendzinas y Vertisoles

Fuente: González-Espinosa 1997; Romero-Nájera 2000; SEMARNAP 2000; Mendoza-Vega 2002.

Parcelas de estudio

El experimento se realizó en 10 parcelas con cinco condiciones sucesionales, se utilizaron dos de las seis parcelas establecidas para restauración ecológica en el 2004 en el PNLN, éstas fueron elegidas porque fueron afectadas recurrentemente por distintos disturbios, principalmente por los incendios forestales del año de 1998 en la zona conocida como Yalwech (Ortiz-Aguilar 2006; Rodríguez-Sánchez 2006). Las otras dos parcelas en el parque fueron situadas en las zonas con vegetación más conservada del parque (con

condición de BPEL), cercanas a las oficinas administrativas del parque. En Bazom las seis parcelas fueron establecidas en 1999 en tres condiciones sucesionales: Bosques secundarios con dominancia de pinos, bosques mixtos de pino-encino moderadamente perturbados y bosques maduros dominados por encinos (Camacho-Cruz *et al.* 2000).

Mediciones ambientales

Para determinar la variación microclimática en ambas localidades de estudio, se obtuvieron registros continuos de temperatura con sensores automatizados HOBO™ (*data loggers*) cada 30 minutos. Los sensores se colocaron a una altura de 1.6 m del suelo dentro de las instalaciones de Parque Nacional Lagunas de Montebello y tomaron la temperatura ambiental de marzo de 2005 a marzo de 2006 y para Rancho Merced Bazom, se utilizaron los datos generados fuera del vivero de ECOSur de enero de 2005 a enero de 2006 (tomados como representantes con base en su cercanía y similitud climática).

Cuantificación de la producción de hojarasca

Se colocaron 20 trampas captadoras de hojarasca, consistentes de una estructura cúbica de hierro de 90 x 30 x 30 cm forrada de malla de nylon con apertura de 1 mm, elevadas a 30 cm de la superficie sobre otro soporte metálico las cuales fueron etiquetadas de manera consecutiva para facilitar su ubicación y manejo de la información. Las trampas se ubicaron en cuatro hileras de cinco posiciones equidistantes 10 m dentro de las parcelas de 2500 m² (50 x 50 m). La hojarasca se recolectó mensualmente para obtener el peso fresco y seco. La hojarasca se colectó mensualmente a lo largo de un año y el material colectado se colocó en bolsas de plástico y fue transportado al laboratorio de ECOSur para obtener su peso fresco. Posteriormente el material fresco se introdujo en bolsas de papel para obtener el peso seco después de 48 hrs a 70° C en un horno de convección (Williams-Linera y Tolome 1996; Cornelissen *et al.* 2003) y se calculó la tasa de producción de hojarasca a lo largo del tiempo. La hojarasca recolectada fue separada y pesada en sus diferentes componentes: hojas, material leñoso (ramas y corteza), flores, frutos y material no identificable a manera de obtener la fluctuación de estos componentes a lo largo del periodo de estudio.

Componentes de la hojarasca

Con la finalidad de distinguir la aportación de distintos componentes de la biomasa acumulada como hojarasca, se tomó al azar el contenido de cinco trampas por cada parcela en los 11 meses de evaluación y se separó en cinco categorías: hojas, material leñoso, flores, frutos y no identificable, esto es, partes muy pequeñas que no fue posible separar o identificar su origen dentro de las categorías anteriores.

Cuantificación de la descomposición de la hojarasca

Durante febrero y marzo de 2005 se realizó la recolecta de hojarasca fresca en campo (2 kg aprox.) de cada una de las especies seleccionadas (*Alnus acuminata*, *Chiranthodendron pentadactylon*, *Clethra suaveolens*, *Liquidambar styraciflua*, *Quercus sapotifolia*, *Q. crassifolia* y *Pinus oocarpa*). Todo el material se secó en un horno de convección a 70° C durante 48 hrs.

Para evaluar la tasa de descomposición de la hojarasca de cada especie se utilizó el método de "bolsas de descomposición de hojarasca" (*litterbag method*; Harmon 1999) que consiste en introducir material vegetal (hojas) de masa y composición química conocida, en una bolsa de polipropileno de 17 x 25 cm con apertura de 2 mm² conteniendo una cantidad constante de 10 g (± 1) de hojarasca en peso seco por bolsa. El diseño experimental constó de dos factores (Especie y parcela) con un total de 20 bolsas para cada especie en cada una de las 10 parcelas (800 bolsas en total). Cada tres meses se seleccionaron al azar cinco bolsas de cada especie en cada parcela y se retiraron inmediatamente para analizar la pérdida de masa y/o cambios en la composición del contenido de la biomasa seca, donde la diferencia del peso inicial al peso final de biomasa se consideró como una medida de descomposición de la hojarasca.

Análisis de elementos químicos de la hojarasca

Se tomaron muestras de hojarasca utilizada en el experimento al principio y al final para analizar componentes químicos (Carbono, Hidrógeno y Nitrógeno) con el Autoanalizador LECO, y para Fósforo extraíble se utilizó el método colorimétrico por formación del complejo vanado-molibdico (IRENAT-Colegio de postgraduados 2002). Todos los análisis fueron realizados en los Laboratorios Institucionales de Análisis Instrumental del Colegio de la Frontera Sur (ECOSur), Unidad San Cristóbal de Las Casas, Chiapas.

Análisis de los datos

Para percibir si existen efectos estadísticamente significativos en la producción de hojarasca mensual entre las comunidades sucesionales dentro del tiempo (11 meses), se aplicó un análisis de varianza (ANOVA) de medidas repetidas (von Ende 1993), donde se toma la producción de hojarasca mensual como medida repetitiva a lo largo del tiempo y que a su vez es dependiente de la condición sucesional (variable independiente).

Los componentes de la hojarasca fueron evaluados por medio de un análisis de varianza (ANOVA) con dos criterios de clasificación: la condición sucesional y los componentes de la hojarasca en el tiempo.

La descomposición de hojarasca en cada localidad se analizó para cada periodo de evaluación con un análisis de varianza (ANOVA anidado) con dos criterios de clasificación (condición sucesional y especie), donde la especie se encuentra anidada a la condición sucesional. Los porcentajes del peso remanente y su función logarítmica fueron ajustados a los modelos lineal y exponencial para cada especie a lo largo del tiempo (Bärlocher 2005) y así definir la tendencia o patrón de descomposición de cada especie.



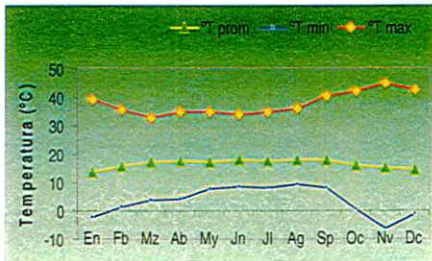
Foto 1. Detalle del método de muestreo para A) Colecta de hojarasca_ B) Bolsas de descomposición_

RESULTADOS

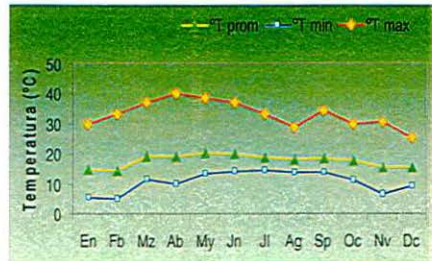
Mediciones ambientales

La temperatura registrada por los sensores HOBO™ (*data loggers*) durante el tiempo de evaluación (temperatura ambiental, es decir fuera de los invernaderos), mostró que la temperatura máxima en ECOSur fue en noviembre (44.9 °C) y en Montebello en el mes de abril con 40.1 °C. La temperatura promedio osciló entre los 13.6 °C y 18.2 °C en Bazom y 14.5 y 20.6 °C en Montebello. Las heladas se presentaron únicamente para Bazom en los meses de noviembre a enero con temperaturas de hasta 6.31 °C; en Montebello la temperatura mínima fue de 5 °C. Asimismo, se observó una mayor amplitud en la variación entre temperatura máxima y mínima durante los meses de octubre a enero en Bazom, mientras que en Montebello, la mayor diferencia entre temperaturas extremas se registró durante abril de 2005 (Fig. 2).

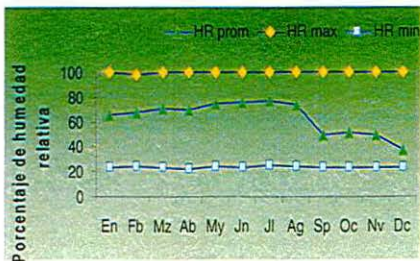
a) Temperatura Bazom



b) Temperatura Montebello



c) Humedad relativa Bazom



d) Humedad relativa Montebello

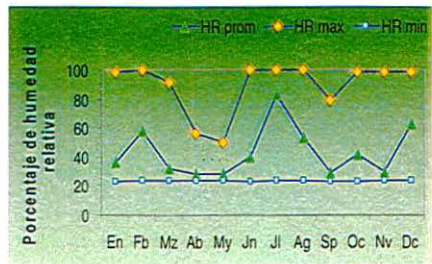


Fig. 2. Variables ambientales Temperatura (°C) y Humedad relativa (%). T° prom= Temperatura promedio °T min= Temperatura mínima °T max= Temperatura máxima HR prom= Humedad relativa. a) Temperatura Bazom b) Temperatura Montebello c) Humedad relativa Bazom d) Humedad relativa Montebello.

Producción de hojarasca

La producción total de hojarasca en los 11 meses de evaluación osciló entre 6.99 $\text{ton}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ en las parcelas con condición de Bosque de Encino (BE) y 2.24 $\text{ton}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ en las parcelas de restauración (PR) en Montebello (Cuadro 2). Estas diferencias de producción dentro de las condiciones fueron estadísticamente significativas en el tiempo y en su interacción con la condición para cada localidad (Cuadro 3).

La producción promedio mensual de hojarasca fue muy variable y osciló entre 32.7 y 5.7 gramos en Bazom y 17.1 y 3.1 gramos en Montebello. En Bazom la mayor producción fue en los meses más secos (enero-abril); sin embargo, en Montebello la mayor producción ocurrió entre mayo y agosto, que corresponde a la temporada de lluvias (Fig. 3). En el Apéndice 1 se presentan todos los valores de producción mensual recabados durante el estudio.

Cuadro 2. Producción total de hojarasca ($\text{toneladas}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$) por condición sucesional a lo largo de 11 meses de evaluación. BE= Bosque de Encino, BPE= Bosque de Pino-Encino, BP= Bosque de Pino, PR= Parcelas en restauración, BPEL= Bosque de Pino-Encino-Liquidámbar.

Localidad	Condición	Producción total ($\text{ton}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$)
Bazom	BE	6.99
	BPE	6.1
	BP	4.8
Montebello	BPEL	4.8
	PR	2.24

La producción de hojarasca mostró una alta heterogeneidad entre condiciones y en las trampas dentro de la misma condición. Este patrón se repitió para todos los meses de evaluación (Fig. 4).

Cuadro 3. Análisis de varianza de medidas repetidas para la producción de hojarasca por condición sucesional en función del tiempo de muestreo. G-G= Greenhouse-Geisser y H-F= Huynh-Feldt, son las probabilidades ajustadas para los valores de Epsilon (ϵ) respectivos (von Ende 1993). a) Bazom y b) Montebello.

a) Bazom							
Dentro individuos							
Factor	Suma de cuadrados tipo III	g.l.	Cuadrado medio	F	Sig.	G-G	H-F
Tiempo	344.464	10	34.446	40.959	.000	.000	.000
Tiempo*Condición	64.806	20	3.240	3.853	.000	.000	.000
Error	841.002	1000	0.841				
Entre individuos							
Factor	Suma de cuadrados tipo III	g.l.	Cuadrado medio	F	Sig.		
Condición	63.799	2	31.899	13.348	.000		
Error	238.979	100	2.390				
Greenhouse-Geisser $\epsilon = 0.610$							
Huynh-Feldt $\epsilon = 0.666$							
b) Montebello							
Dentro individuos							
Factor	Suma de cuadrados tipo III	g.l.	Cuadrado medio	F	Sig.	G-G	H-F
Tiempo	50.532	10	5.053	14.873	.000	.000	.000
Tiempo * Condición	15.839	10	1.584	4.662	.000	.001	.000
Error	258.222	760	0.340				
Entre individuos							
Factor	Suma de cuadrados tipo III	g.l.	Cuadrado medio	F	Sig.		
Condición	74.377	1	74.377	51.221	.000		
Error	110.358	76	1.452				
Greenhouse-Geisser $\epsilon = 0.448$							
Huynh-Feldt $\epsilon = 0.486$							

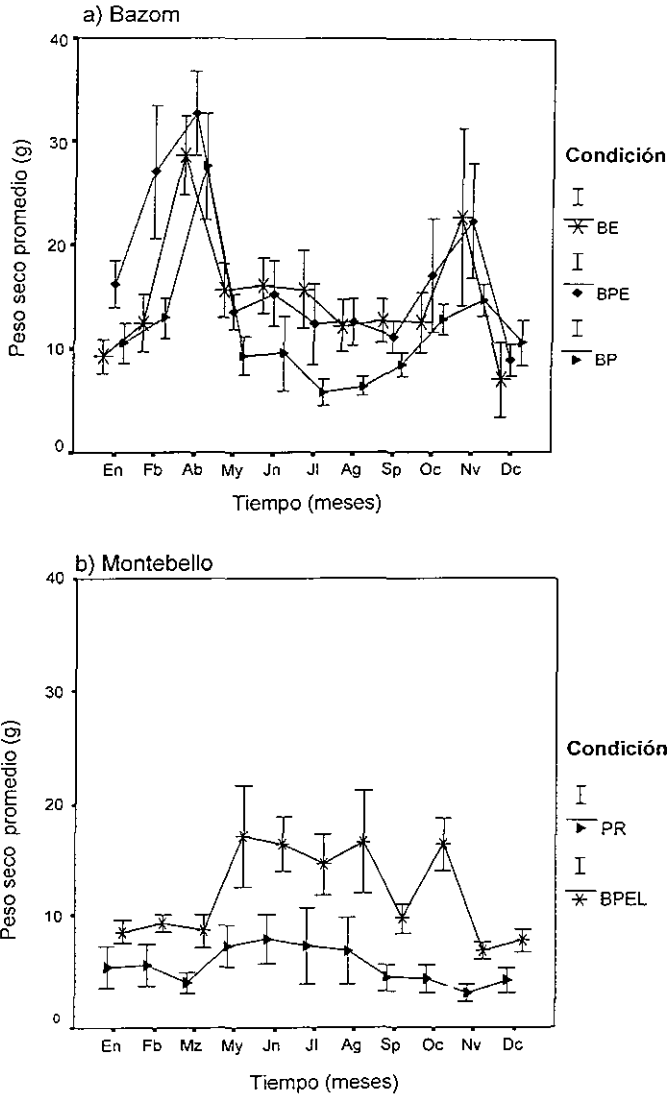


Fig. 3. Producción anual de hojarasca (excepto marzo en Bazom y abril en Montebello) expresada en gramos de peso seco (promedio \pm 2 errores estándar) por condición sucesional en dos localidades de Chiapas. BE= Bosque de Encino, BPE= Bosque de Pino-Encino, BP= Bosque de Pino. PR= Parcelas en restauración, BPEL= Bosque de Pino-Encino-Liquidámbar.

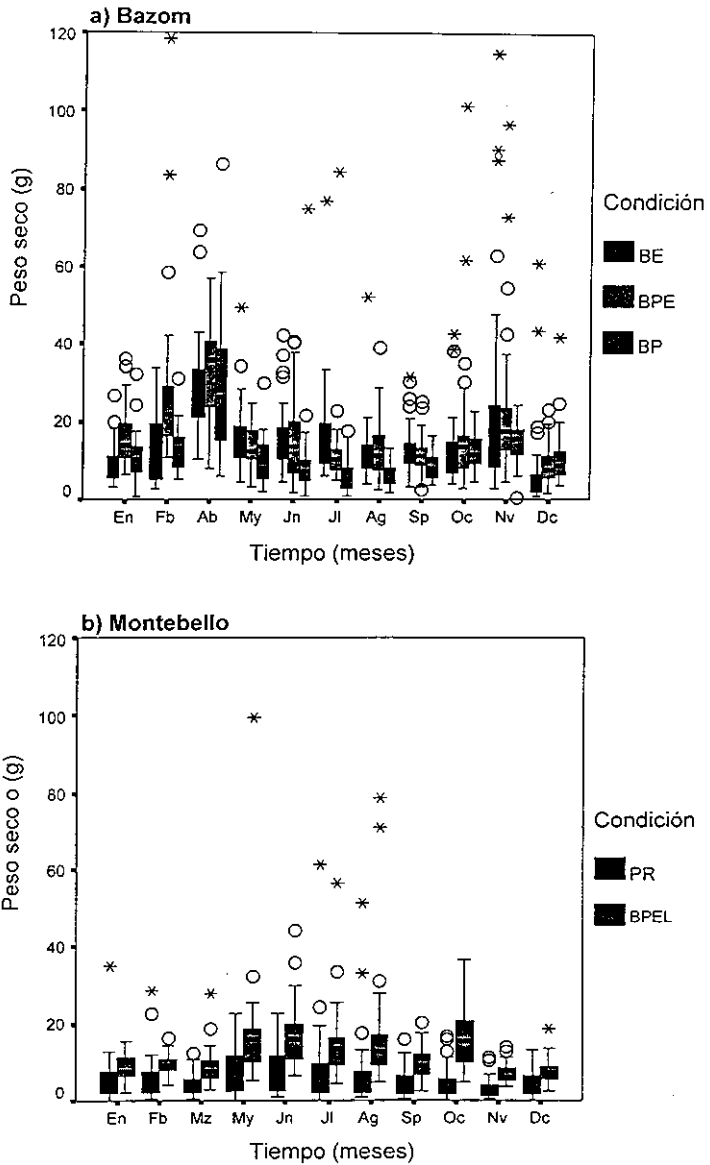


Fig. 4. Diagramas de caja (mediana, cuartiles inferior y superior, ° = valores aberrantes y * = extremos) para la producción mensual de hojarasca (excepto marzo en Bazom y abril en Montebello) expresada en gramos de peso seco por condición sucesional en cada tiempo de evaluación en a) Bazom y b) Montebello.

Componentes de la hojarasca

En general, el componente principal de la hojarasca fue el de las hojas (72-90%), seguido de ramas y corteza (5-12%), flores (2-3%) y frutos (0.75-12%) y material no identificado (1-2%; Cuadro 4). Cabe hacer notar que para el caso de frutos, únicamente en la condición de BE se registró una alta proporción de ellos (12%) y este componente estuvo prácticamente ausente en las parcelas de restauración en Montebello (0.75). Aparentemente, la producción de frutos se incrementa conforme la condición sucesional es más avanzada (Cuadro 4).

Cuadro 4. Porcentaje global de los componentes de la hojarasca por condición sucesional en dos localidades de Chiapas. BE= Bosque de Encino, BPE= Bosque de Pino-Encino, BP= Bosque de Pino, BPEL= Bosque de Pino-Encino-Liquidámbar, PR= Parcelas en restauración.

Localidad	Condición	Componentes	Porcentaje (%)
Bazom	BE	Hojas	72.48
		Frutos	12.81
		Material leñoso	9.03
		No identificado	3.17
	BPE	Flores	2.52
		Hojas	75.24
		Material leñoso	12.57
		Frutos	7.16
	BP	No identificado	2.85
		Flores	2.18
		Hojas	84.53
		Material leñoso	9.12
Montebello	BPEL	Flores	2.45
		No identificado	2.45
		Frutos	1.45
		Hojas	84.29
	PR	Material leñoso	9.99
		Flores	2.93
		Frutos	1.74
		No identificado	1.04
		Hojas	90.03
		Material leñoso	5.01
		Flores	2.94
		No identificado	1.26
		Frutos	0.75

Después del análisis de varianza se observó que la proporción de los componentes de la hojarasca no varió significativamente entre condiciones sucesionales en ambas localidades ($F^2 = 0.29$ y 0.26 ; $p > 0.05$, para Bazom y Montebello, respectivamente; Fig. 5).

Sin embargo, en ambas localidades se detectaron diferencias significativas de la proporción de los componentes entre los periodos de evaluación para Bazom ($F= 52.13$; $p<0.001$) y Montebello ($F = 42.5$; $p<0.001$, Cuadro 5, Fig. 6).

Cuadro 5. Análisis de varianza para los componentes de la hojarasca por condición sucesional y los componentes en función del tiempo de evaluación (11 meses) en la Localidad de Bazom (a) y Montebello (b).

a) Bazom						
Fuente de variación		Suma de cuadrados tipo III	g.l.	Cuadrado medio	F	Sig.
Condición	Hipótesis	0.593	2	0.297	0.298	0.743
	Error	1257.094	1262	0.996		
Tiempo*Componente	Hipótesis	2804.284	54	51.931	52.134	0.000
	Error	1257.094	1262	0.996		

b) Montebello						
Fuente de variación		Suma de cuadrados tipo III	g.l.	Cuadrado medio	F	Sig.
Condición	Hipótesis	0.239	1	0.239	0.256	0.613
	Error	607.195	651	0.933		
Tiempo*Componente	Hipótesis	2142.613	54	39.678	42.541	0.000
	Error	607.195	651	0.933		

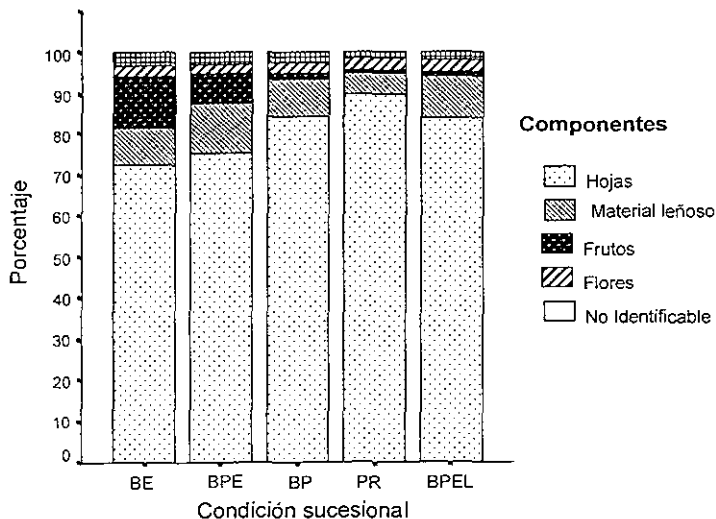


Fig. 5. Porcentaje total de componentes de la hojarasca por condición sucesional.

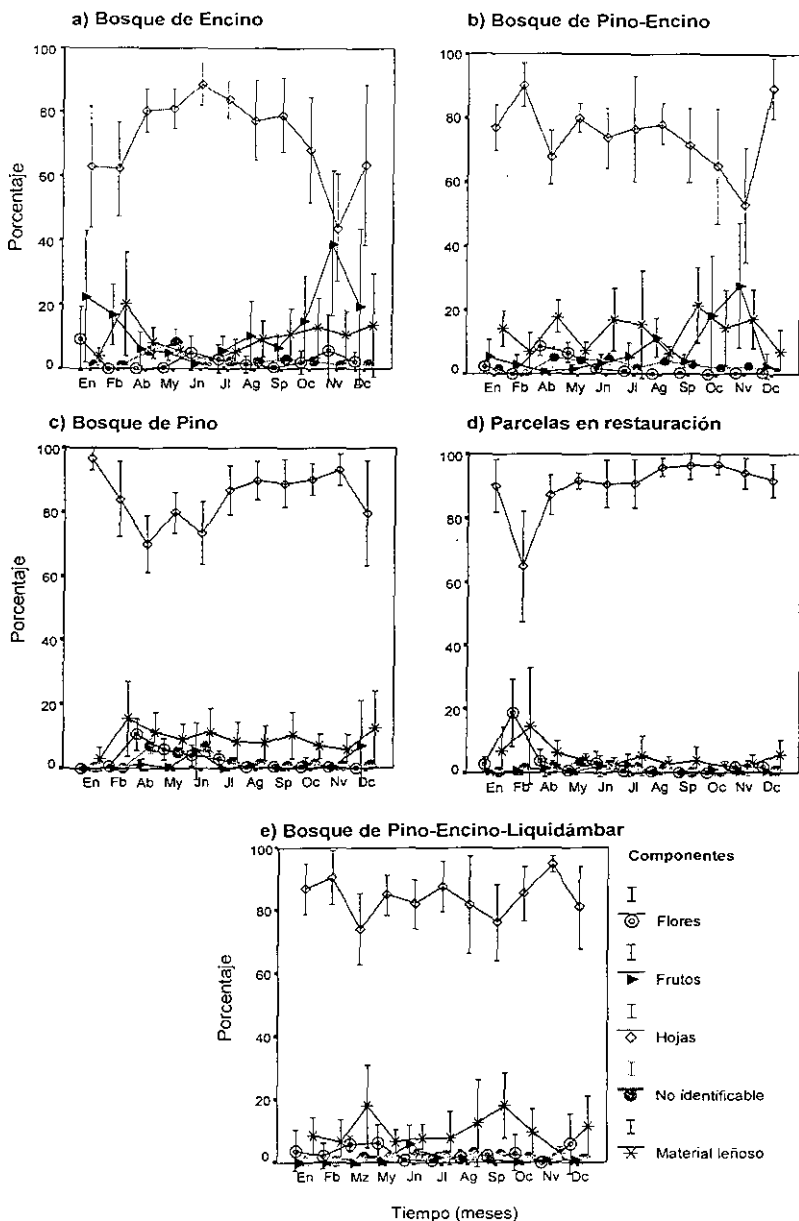


Fig. 6. Porcentaje de la producción anual (excepto el mes de marzo en Bazom y abril en Montebello) de componentes (media \pm 2 errores estándar) por condición sucesional a) Bosque de encino b) Bosque de Pino Encino c) Bosque de Pino d) Parcelas en restauración e) Bosque de Pino Encino Liquidámbar.

Descomposición de hojarasca

En cuanto a los porcentajes de descomposición por especie durante el periodo de evaluación, se encontró que *Alnus acuminata* y *Liquidambar styraciflua* fueron las especies con mayor porcentaje de descomposición (64.3 y 50.7%, en Bazom y Montebello, respectivamente). Las especies restantes tuvieron porcentajes de descomposición menores del 50% y entre ellas, *Chirantodendron pentadactylon* y *Pinus oocarpa* en la localidad de Bazom tuvieron la menor descomposición (38% y 38.6%; Cuadro 6 y Fig. 7).

Se detectaron diferencias significativas entre las distintas fuentes de variación en los porcentajes de descomposición. La descomposición entre las condiciones sucesionales sólo fue significativa en el último periodo de evaluación en Bazom ($F= 6.20, p<0.05$) y en Montebello ocurrió el caso contrario, fue significativamente diferente entre las tres primeras evaluaciones ($F's<4.352; p<0.05$) y en la última evaluación no fue significativa ($F=0.001; p>0.05$). Sin embargo, la diferencia de descomposición entre las especies siempre fue significativamente diferente en los cuatro momentos de evaluación ($F<146.66; p<0.001$ Fig. 6), a excepción de noviembre en Montebello ($p<0.05$). La interacción entre condición y especie resultó significativa solo en julio para el caso de Bazom y durante junio, noviembre y febrero en Montebello. Esto es, que la descomposición de la especie no ocurre de manera independiente de la condición sucesional en la que se encuentre (Cuadro 8 y Fig.8).

Cuadro 6. Porcentaje de la descomposición total de las especies por localidad.

Localidad	Especie	% descomposición
Bazom	<i>Alnus acuminata</i>	64.3
	<i>Quercus crassifolia</i>	40.6
	<i>Pinus oocarpa</i>	38.6
	<i>Chirantodendron pentadactylon</i>	37.9
Montebello	<i>Liquidambar styraciflua</i>	50.7
	<i>Pinus oocarpa</i>	44.6
	<i>Clethra suaveolens</i>	43.4
	<i>Quercus sapotifolia</i>	40.7

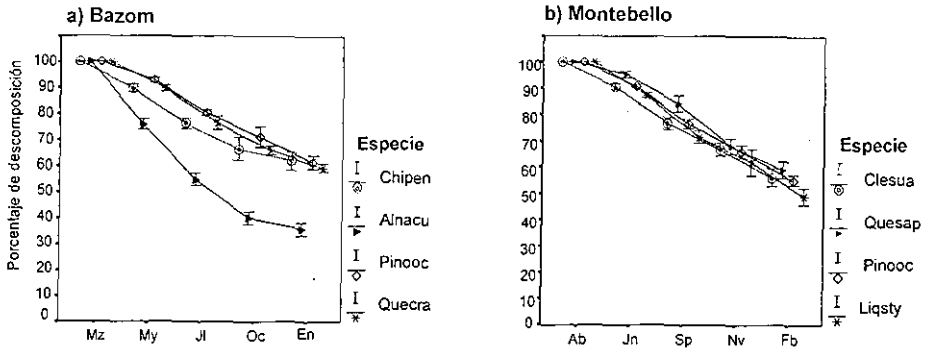


Fig. 7. Porcentaje de descomposición de las especies en tiempo inicial y los cuatro tiempos de cosecha por localidad (Chipen=*Chiranthodentron pentadactylon*, Alnacu=*Alnus acuminata*, Pinooc=*Pinus oocarpa*, Quecra=*Quercus crassifolia*, Clesua=*Clethra suaveolens*, Quesap=*Quercus sapotifolia*, Pinooc=*Pinus oocarpa*, Liqsty=*Liquidambar styraciflua*).

La descomposición de hojarasca en la localidad de Bazom para las cuatro especies fue mayor en la condición sucesional más avanzada (BE) seguida del BP y por el BPE para las cuatro especies y en Montebello no siempre se siguió este patrón, ya que para *Quercus sapotifolia* y *Liquidambar styraciflua* hubo mayor descomposición en las parcelas de restauración (Cuadro 7).

Cuadro 7. Porcentaje de descomposición por condición sucesional para las siete especies. BE= Bosque de Encino. BPE= Bosque de Pino-Encino. BP= Bosque de Pino. BPEL= Bosque de Pino-Encino-Liquidámbar. PR= Parcelas en restauración. En negritas la condición sucesional donde fue mayor el porcentaje de descomposición.

Localidad	Especie	Condición sucesional				
		BE	BPE	BP	BPEL	PR
Bazom	<i>Chiranthodendron pentadactylon</i>	43.08	33.98	36.92		
	<i>Alnus acuminata</i>	67.48	61.59	63.87		
	<i>Pinus oocarpa</i>	39.97	37.57	38.01		
	<i>Quercus crassifolia</i>	41.76	38.45	41.57		
Montebello	<i>Clethra suaveolens</i>				59.77	54.3
	<i>Quercus sapotifolia</i>				55.91	63.1
	<i>Pinus oocarpa</i>				57.02	53.7
	<i>Liquidambar styraciflua</i>				48.46	50.3

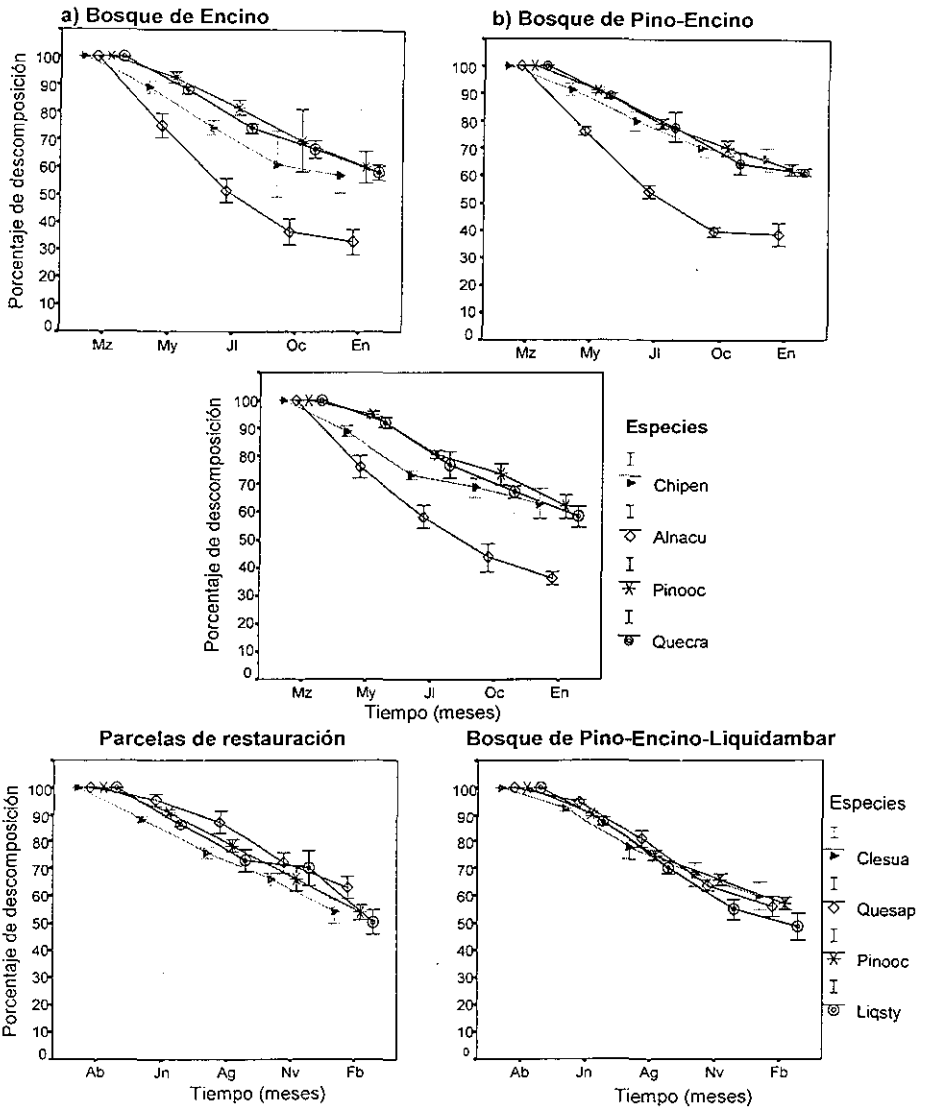


Fig. 8. Porcentaje de descomposición de las especies en tiempo inicial y los cuatro tiempos de cosecha por condición sucesional (Chipen=*Chiranthodendron pentadactylon*, Alnacu=*Alnus acuminata*, Pinooc=*Pinus oocarpa*, Quecra=*Quercus crassifolia*, Clesua=*Clethra suaveolens*, Quesap=*Quercus sapotifolia*, Pinooc=*Pinus oocarpa*, Liqsty=*Liquidambar styraciflua*)

Cuadro 8. Análisis de varianza del porcentaje de descomposición de hojarasca por periodo de evaluación.

Localidad	Periodo de evaluación	Fuentes de variación	Suma de Cuadrados tipo III	g.l.	Cuadrado medio	F	Sig.
Bazom	Mayo	Condición	76.226	2	38.113	20.791	.066
		Especie	5158.138	3	1719.37	125.927	.000
		Condición * Especie	140.199	6	23.366	10.711	.125
		Error	1474.603	108	13.654		
	Julio	Condición	144.520	2	72.260	2.638	.076
		Especie	12052.569	3	4017.52	146.662	.000
		Condición * Especie	454.133	6	75.689	2.763	.015
		Error	2931.050	107	27.393		
	Octubre	Condición	481.284	2	240.642	3.068	.051
		Especie	18605.131	3	6201.71	79.058	.000
		Condición * Especie	387.190	6	64.532	0.823	.555
		Error	8393.653	107	78.445		
	Enero	Condición	539.778	2	269.889	6.201	.003
		Especie	13950.803	3	4650.268	6.837	.000
		Condición * Especie	167.951	6	27.992	0.643	.695
		Error	4526.779	104	43.527		
Montebello	Junio	Condición	17.468	1	17.468	4.352	.041
		Especie	664.304	3	221.435	55.172	.000
		Condición * Especie	65.362	3	21.787	5.428	.002
		Error	288.976	72	4.014		
	Agosto	Condición	135.881	1	135.881	5.403	.023
		Especie	1607.110	3	535.703	21.300	.000
		Condición * Especie	178.784	3	59.595	2.369	.078
		Error	1810.870	72	25.151		
	Noviembre	Condición	614.661	1	614.661	16.817	.000
		Especie	305.381	3	101.794	2.785	.047
		Condición * Especie	852.961	3	284.320	7.779	.000
		Error	2521.876	69	36.549		
	Febrero	Condición	3.549E-02	1	3.549E-02	0.001	.977
		Especie	1081.249	3	360.416	8.631	.000
		Condición * Especie	450.837	3	150.279	3.599	.018
		Error	2881.272	69	41.758		

De acuerdo con Bärlocher (2005) respecto al tratamiento analítico propuesto para los datos de descomposición, se obtuvo el logaritmo de los porcentajes de peso remanente y se ajustaron modelos lineales y exponenciales para cada especie, considerando el tiempo como variable independiente. Ambos modelos fueron realizados sobre datos absolutos del porcentaje no descompuesto de la hojarasca (% de peso remanente) y su función logarítmica como variables dependientes.

Cuadro 9. Coeficientes de regresión lineal y exponencial (r^2) para los porcentajes de peso restante (datos absolutos y logarítmicos) de cada especie dentro de las diferentes condiciones sucesionales a lo largo del tiempo. Chipen= *Chiranthodentron pentadactylon*, Alnacu= *Alnus acuminata*, Pinooc= *Pinus oocarpa*, Quecra= *Quercus crassifolia*, Clesua= *Clethra suaveolens*, Quesap= *Quercus sapotifolia*, Pinooc= *Pinus oocarpa*, Liqsty= *Liquidambar styraciflua*). En negritas los valores de r^2 con el mayor ajuste de la regresión para cada modelo dentro de cada condición.

Porcentaje de peso remanente			<i>ln</i> del porcentaje de peso remanente						
Localidad	Condición	Especie	Modelos		Localidad	Condición	Especie	Modelos	
			Lineal	Exp.				Lin.	Exp.
Bazom		Chipen	0.81	0.62	Bazom		Chipen	0.62	0.54
		Alnacu	0.89	0.89			Alnacu	0.89	0.88
		Pinooc	0.83	0.68			Pinooc	0.68	0.63
	BE	Quecra	0.94	0.95	BE	Quecra	0.95	0.95	
		Chipen	0.9	0.89		Chipen	0.89	0.89	
		Alnacu	0.89	0.92		Alnacu	0.92	0.92	
	BPE	Pinooc	0.95	0.96	BPE	Pinooc	0.96	0.96	
		Quecra	0.91	0.91		Quecra	0.91	0.91	
		Chipen	0.88	0.88		Chipen	0.88	0.88	
	BP	Alnacu	0.91	0.93	BP	Alnacu	0.93	0.93	
		Pinooc	0.93	0.92		Pinooc	0.92	0.92	
		Quecra	0.93	0.93		Quecra	0.93	0.92	
Montebello		Clesua	0.91	0.89	Montebello		Clesua	0.89	0.93
		Quesap	0.95	0.94			Quesap	0.94	0.89
		Pinooc	0.96	0.96			Pinooc	0.96	0.94
	BPEL	Liqsty	0.93	0.92	BPEL	Liqsty	0.92	0.87	
		Clesua	0.95	0.93		Clesua	0.93	0.89	
		Quesap	0.91	0.9		Quesap	0.9	0.93	
	PR	Pinooc	0.96	0.94	PR	Pinooc	0.94	0.96	
		Liqsty	0.9	0.88		Liqsty	0.88	0.91	

Los valores para el porcentaje de peso remanente en el modelo lineal fue el que se adaptó mejor en la localidad de Montebello, pues para las cuatro especies en las dos condiciones se obtuvieron valores de r^2 mas altas que el modelo exponencial (todas las $r^2 > 0.9$; Cuadro 9). En Bazom, en el Bosque de Encino, el modelo lineal de la variable logarítmica fue el que mejor se ajustó, mientras que para las condiciones de BPE y BP no hubo diferencias claras en cuanto al modelo de ajuste lineal o exponencial para ambas variables absolutas o logarítmicas de la descomposición (Cuadro 9).

Composición química de la hojarasca

A las muestras iniciales de la hojarasca previamente a ser colocadas en cada condición sucesional se les determinó el contenido de Carbono, Nitrógeno, Hidrógeno y el Fósforo en g/kg, a fin de establecer relación entre el porcentaje de elementos químicos y el porcentaje de descomposición. Entre las especies *L. styraciflua* y *A. acuminata* fueron las especies que presentaron la relación de Carbono/Nitrógeno más baja y mayor cantidad de Nitrógeno y fueron las especies que tuvieron mayor descomposición en Montebello y Bazom respectivamente, los porcentajes de descomposición más bajas coinciden también con las relaciones de C/N mas altas. Tal fue el caso para *Q. sapotifolia* y *Ch. pentadactylon*, mientras que *Q. crassifolia*, *C. suaveolens* y *P. oocarpa* no presentaron una constancia de su porcentaje de descomposición y la relación de C/N (Cuadro 10).

Cuadro 10. Componentes químicos de la hojarasca de las siete especies utilizadas en el experimento.

Especie	% Carbono	% de Hidrógeno	% de Nitrógeno	Fósforo g/kg	Relación Carbono/Nitrógeno
<i>Liquidambar styraciflua</i>	48.60	5.48	1.66	1.58	29.34
<i>Alnus acuminata</i>	52.43	5.85	1.67	1.17	31.46
<i>Quercus crassifolia</i>	50.97	6.19	1.57	1.58	32.55
<i>Clethra suaveolens</i>	49.90	5.92	1.27	1.17	39.30
<i>Pinus oocarpa</i>	52.50	6.16	1.22	1.17	43.10
<i>Chiranthodendron pentadactylon</i>	50.00	6.04	1.05	1.48	47.81
<i>Quercus sapotifolia</i>	51.40	5.77	0.85	0.75	60.81

A pesar que las diferencias del porcentaje de Carbono y Nitrógeno es pequeña entre las especies (Cuadro 10), éstos parámetros si son suficientes para que haya diferencias y se puedan agrupar las especies por la relación de éstos elementos (Fig. 9).

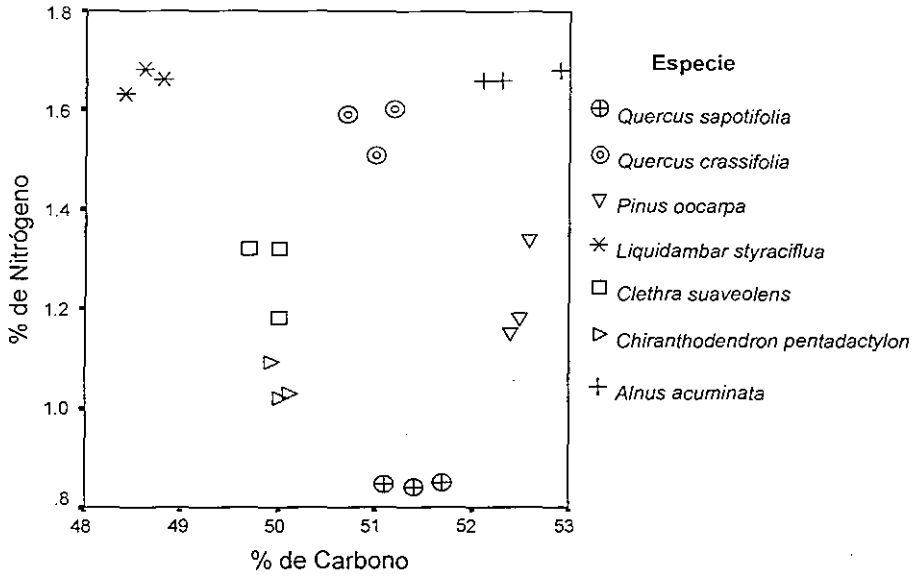


Fig. 9. Porcentaje inicial de Carbono y Nitrógeno para las siete especies utilizadas en el experimento (tres muestras por cada especie).

DISCUSIÓN

Mediciones ambientales

Debido al robo de algunos de los sensores de temperatura en Bazom, se tomó la decisión de utilizar los datos tomados en el vivero de ECOSur ubicado a 15 km en línea recta de el lugar de estudio y utilizarlos como localidades semejantes y cuentan con las mismas condiciones ambientales. Sin embargo, en los bosques de Bazom no se presentan heladas en áreas cerradas, y en el vivero por ser una zona abierta se presentaron heladas en los meses de noviembre a enero. El mes de noviembre fue el de las temperaturas extremas con la temperatura máxima y mínima para esta área. La producción de hojarasca en Bazom fue mayor en los meses de secas como lo reportan otros autores (Kunkel-Westphal y Kunkel 1979; Tanner 1980; Lam y Dudgeon 1985; Williams-Linera y Tolome 1996; Roig *et al.* 2005), sin embargo en Montebello la producción fue mayor en la temporada de lluvias y parece estar más bien asociado a la humedad del lugar. Las variables ambientales se conjuntan con otros factores bióticos y abióticos para afectar la producción o descomposición de hojarasca. No es posible atribuir la producción y descomposición por completo a las variables ambientales, a excepción del mes de octubre que parece que el fenómeno natural del huracán Stan ocurrido en octubre de 2005 en su paso por el estado de Chiapas dio un aumento inesperado de la producción en ambas localidades.

Producción de hojarasca

A lo largo de todo el experimento hubo un total de 59 trampas perdidas, 14 en el BE, 23 en el BPE y 17 en el BP en Bazom y en Montebello se perdieron dos en el BPEL y 3 en las PR; esto redujo la cantidad de datos y esto puede dar una ligera variación en las medias al reducirse el tamaño de la muestra. Las trampas robadas fueron reemplazadas en las mismas salidas de campo para así contar con las 20 trampas colocadas al inicio en cada parcela, pero no fue posible recuperar la cantidad que pudieron contener antes de ser hurtadas.

Se debe de tener en cuenta que los datos de la presente tesis fueron realizados con trabajo de campo de solo 11 meses, exceptuando el mes de marzo en Bazom y el mes de abril en Montebello, que corresponden a la temporada de secas, meses en los cuales ocurre la mayor producción de hojarasca, por tanto la producción anual está subestimada y ello puede ayudar a explicar la alta variación dentro de las mismas condiciones (Figs. 3 y 4).

Debido a que la condición de BE es la mejor conservada y sucesionalmente mas antigua, por tanto mas cercana al BMM, los datos generados para esta condición sucesional

pueden ser comparados con otros trabajos hechos en BMM y se conserva el patrón de producción de hojarasca que disminuye conforme la condición sucesional es mas temprana, ya que en las parcelas de restauración se acumularon 2.24 ton·ha⁻¹·año⁻¹ y 7.0 ton·ha⁻¹·año⁻¹ en el bosque de encino, cumpliéndose este patrón con las condiciones intermedias (BPE, BP, BPEL).

Ante todo cabe mencionar que las metodologías no han sido estandarizadas y difieren entre los diferentes trabajos realizados, los trabajos hechos en México en BMM dan valores más altos de producción de hojarasca que el presente. En el cuadro 11 se presentan otros trabajos realizados en México y otras partes del mundo. Cabe mencionar que los estudios realizados en Bosque Mesófilo de Montaña se realizaron en comunidades sin disturbio y son equiparables con la cantidad producida en la condición de BE en este trabajo que es la más semejante o sucesionalmente cercana al BMM. Roig *et al.* (2005) y Egunjob y Onweluzo (1979) reportan datos de plantaciones forestales en las cuales se puede tener una mayor densidad de árboles (Cuadro 11).

Los datos más bajos para un BMM están reportados en Puerto Rico (Cuadro 11) casi en la cima del Pico del este, con 2.7 ton·ha⁻¹·año⁻¹ (Weaver *et al.* 1986), cantidad un poco mas alta que las parcelas en restauración en este trabajo con 2.24 ton·ha⁻¹·año⁻¹

Cuadro 11. Trabajos de producción de hojarasca (toneladas·ha⁻¹·año⁻¹) realizados en diferentes tipos de bosque en diversos países.

Producción (ton·ha ⁻¹ ·año ⁻¹)	Tipo de Bosque	País	Referencia
8.45	Bosque Mesófilo de Montaña (BMM)	Xalapa, México	Ver. Williams-Linera y Tolome 1996
7.6	Bosque lluvioso montano	Nueva Guinea	Edwards 1977
7.3	BMM	Tamaulipas, México	Bracho y Puig 1987
7.03	Bosque lluvioso	Colombia	Veneklaas 1991
5.2-7.2	BMM	Michoacán, México	Carreón 1984
6.6	BMM	Jamaica	Tanner 1980
4.3	Bosque lluvioso templado	Venezuela	Tanner <i>et. al</i> 1992
3.3	Plantación de <i>Pinus pinaster</i>	Mediterráneo	Roig <i>et. al</i> 2005
5.7	Plantación de <i>Pinus caribea</i>	Nigeria	Egunjob y Onweluzo 1979
2.7	BMM	Puerto Rico	Weaver <i>et al.</i> 1986

Dado que la producción de hojarasca está dada por el peso seco de las hojas caídas (en su mayoría), el Bosque de Encino cuenta con especies latifoliadas y tienen un mayor peso que las acículas de pino por su forma linear. En las parcelas de restauración afectadas por incendios, la producción fue muy baja, pues es una zona prácticamente carece de cobertura arbórea, los arbustos y pequeños árboles todavía no tienen una contribución considerable al suelo y las herbáceas en estas parcelas cubren todo el suelo y su producción no entró en el muestreo pues las trampas se encontraban a una altura de 30 cm. del suelo.

En el mes de octubre se observa (Fig. 3) un aumento de la producción dado a las condiciones ambientales, específicamente al fenómeno natural del huracán Stan que afectó al estado de Chiapas, la caída de ramas aumentó y esto se vio reflejado en el aumento del peso de la producción.

Componentes de la hojarasca

La categoría de hojas y material leñoso son los que pueden ser comparados pues los autores difieren en las categorías asignadas. Por ejemplo Edwards (1977), Sharma y Ambasht (1987), Tanner (1980), separan los componentes en solo dos categorías: material leñoso y material no leñoso que a veces no son comparables ni entre ellas mismas ya que Tanner en su categoría de material leñoso incluye epífitas. Dado estas cuestiones se decidió hacer una categorización más precisa y agruparlos en cinco categorías: hojas, material leñoso (ramas y corteza), flores, frutos y material no identificable. Estas categorías están mas apegadas a la categorización de Williams-Linera y Tolome (1996) pero dividiendo la categoría de material reproductivo en flores y frutos para tener un mejor detalle de los datos.

Al igual que la producción de hojarasca, la condición de BE es la más comparable con los datos de otros estudios debido a su condición sucesional avanzada. Los trabajos publicados de componentes de la producción de hojarasca coinciden en que las hojas son el componente más numeroso al igual que el presente trabajo.

El 72% de hojas en la condición de BE es comparable con el 70% reportado por Williams-Linera y Tolome (1996) en Veracruz. Estos valores son intermedios si se comparan con los estudios en Jamaica (Tanner 1980) que reporta un 85% de este componente en BMM; en Nueva Guinea Edwards (1977) encontró que el 81% de la hojarasca estaba compuesto por hojas (aunque en esta categoría incluye hojas, flores y frutos que corresponden a material no leñoso y por tanto el dato está sobrestimado) y en Tamaulipas, México Bracho y Puig (1987) reportan 77%. Boojh y Ramakrishnan (1982) reportan 65% de hojas al igual que en Colombia por Veneklaas (1991).

La producción máxima de material leñoso en este trabajo fue de 5.01 a 12.57%, sin embargo en otros trabajos los porcentajes son mayores: Sharma y Ambasht (1987) en una plantación de *Alnus nepalensis* en el Himalaya reportan 20% de material leñoso, Lam y Dudgeon (1985) en un bosque mixto en Hong Kong reportan 18.9%, Veneklaas (1991) en Colombia reportó 17.6%, Edwards (1977) en Nueva Guinea reporta un 16%, Williams-Linera y Tolome 1996 reportan 15% de material leñoso. Sin embargo estos porcentajes son muy sensibles a cambios pues está dado por eventos esporádicos de caída de ramas o troncos o muerte prolongada de un árbol y que sus ramas o corteza caigan en las tramas de hojarasca, como en el caso de Edwards (1977) donde un árbol de *Dacrycarpus cinctus* en proceso de muerte alteró los porcentajes de producción de material leñoso de manera significativa. También puede ser por vientos fuertes inesperados o huracanes como fue el caso del huracán Stan que coincidió en tiempo con este estudio y su paso en el estado de Chiapas.

La condición de BE tiene mejor representados sus componentes como los frutos, y flores, ya que esta condición sucesional avanzada ya tiene mas árboles maduros que hacen posible la producción de elementos reproductivos en comparación con las otras condiciones sucesionales tempranas (PR y BP) donde el objetivo de las plantas es la cobertura vegetal mas que los frutos, y así se pone de manifiesto que la cantidad producida de hojas, ramas, etc., estarán sujetos a la composición florística y estructura del bosque.

El trabajo realizado en los bosques de Veracruz (Williams-Linera y Tolome 1996) permite comparar todas las categorías reproductivas consideradas en el presente trabajo, ya que para Williams-Linera y Tolome (1996) el material reproductivo representa sólo un 3.43%, cantidad comparable con lo encontrado en nuestra área de estudio en las parcelas de restauración y el bosque de pino, es decir la sumatoria del % flores y frutos 3.69 y 3.9 % respectivamente y los datos para el BE serían equiparables con el bosque conservado estudiado por Williams-Linera y Tolome (1996), donde el porcentaje de flores y frutos es de 15.33%.

Descomposición de la hojarasca

La concentración de N, así como la relación C/N son usados como predictores de la descomposición por diversos autores (O'Connell 1987; Taylor *et al.* 1989; Gallardo y Merino 1993; Zhang y Zak 1995; Montañez 1998; Xuluc-Tolosa *et al.* 2003). Sin embargo, existen otros predictores como pueden ser la concentración de lignina o la relación de lignina con el Nitrógeno usada por Melillo (1982), o la cantidad de P y su relación con el N (O'Connell

1987; Gallardo y Merino 1993; Vitousek 1984). Para el presente trabajo, la relación C/N es baja y coincide con una descomposición alta. Un ejemplo de esto fue lo observado en *L. styraciflua* y *A. acuminata* que fueron las que tuvieron una mayor descomposición y la tasa de C/N mas baja, mientras que el aumento de ésta tasa concuerda con el porcentaje de descomposición baja para las demás especies, éstos datos tienen similitud con los reportados por diversos autores (Tian *et al.* 1992; Wieder y Lang 1982; Xuluc-Tolosa *et al.* 2003; Alhamd *et al.* 2004), que a pesar de estudiar en otros ambientes y otras especies, encuentran una alta cantidad de N y baja relación de C/N. Zhang y Zak (1995) atribuyen una mayor actividad microbiana en sustratos con estas características.

No fue posible hacer un análisis químico en cada una de las evaluaciones de descomposición, en cambio solo fue posible hacer el análisis inicial de los componentes químicos para asociar la descomposición a la cantidad de C, N, H, y C/N. Sin embargo, para fines de establecer un pronosticador de descomposición, se cumple el objetivo.

Brujinzeel y Veneklaas (1998) argumentan que la humedad microambiental en el suelo juega un papel importante en la descomposición. En el presente trabajo no fue posible hacer mediciones de humedad en el suelo en todos los tiempos de evaluación, debido a la dificultad para introducir el sensor metálico dentro de suelo rocoso y solamente se registró el estado de humedad al inicio del experimento utilizando un medidor portátil de humedad (Field Scout™ TDR 200; Time-domain reflectometry) y la humedad fue en aumento de acuerdo a la condición sucesional. Los porcentajes iniciales de agua en cada condición sucesional fueron: BE (4.16%), BPE(14%), BP (12.4%), BPEL (12.3%) y PR (11.2%). Al igual que con el promedio de descomposición por condición sucesional, el contenido de humedad aumentó por las condiciones sucesionales de BE, BPE, BP, BPEL y PR.

Independientemente de la afinidad sucesional de las especies, cinco de las ocho (considerando a *P. oocarpa* repetida para ambas localidades) se descompusieron más en los estados sucesionales tardíos, a excepción de *Q. sapotifolia* y *L. styraciflua* (especies intermedias) que se descompusieron más en las parcelas de restauración que en la condición de BPEL. Esto coincide con lo reportado por Brown y Lugo (1990), donde se atribuye una mayor descomposición a condiciones sucesionales tardías dado que el bosque maduro tiene un reciclaje mas eficiente de nutrientes y sus elementos en el suelo junto con la humedad y sus especies se encuentran mas integrados. Negrete-Yankelevich (2004) al comparar la descomposición de una especie tardía (*Persea americana*) con una especie temprana (*Pinus chiapensis*), en diferentes condiciones sucesionales del bosque mesófilos de Oaxaca, encontró que no hubo diferencias de descomposición entre las condiciones

sucesionales, pero *P. americana* se descompuso a una tasa mas baja que *P. chiapensis*, Algo similar se observó en el presente estudio, donde *Ch. pentadactylon* fue la especie que tuvo en promedio la menor descomposición, sobre todo en la condición de BPE donde se descompuso tan solo 34% (Cuadro 6 y 7), pero en la condición de BE se descompuso mejor que *P. oocarpa* y que *Q. crassifolia*. Así pues las especies tardías se descomponen mejor en condiciones sucesionales tardías, caso contrario fue el reportado por La Caro y Rudd (1985) que cuantificaron tasas de descomposición mayor en especies tardías que en las secundarias. Sin embargo, en los sistemas riparios restaurados y maduros en California, no se detectaron diferencias significativas en cuanto a la descomposición de hojarasca (Borders *et al.* 2006), es decir, las cronosecuencias perturbadas tienen la misma capacidad de descomponer la hojarasca que las comunidades riparias maduras.

Los trabajos de Ezcurra y Becerra (1987) y Álvarez-Sánchez y Becerra (1996), declaran que la consistencia física de las hojas es determinante en la velocidad de descomposición. En el caso de este estudio, las hojas de *Alnus acuminata* y *Liquidambar styraciflua* son más delgadas y flexibles, que las de *Q. sapotifolia*, *Q. crassifolia* y *Ch. pentadactylon* que son más gruesas y lignificadas, lo cual puede retardar el proceso de descomposición por su complejidad estructural.

Análisis de suelo hechos en el PNLM (García-Ruiz 2005) revelan que los suelos de el PNLM se consideran fértiles a pesar de que existe lixiviación por las abundantes lluvias que se presentan en este tipo de bosques mesófilos, además de que no son muy compactos y permiten el desarrollo de raíces de las plantas, la aereación del suelo y la penetración del agua sin que se llegue a la inundación, lo cual da pie a que la fauna edáfica se desarrolle de buena manera y así beneficie directa o indirectamente a que la descomposición, y los organismos, sugieren que hay una serie amplia de grupos taxonómicos que participan en distintos procesos de reconstrucción del ecosistema forestal degradado.

En cuanto a la tendencia de la descomposición con respecto al ajuste de los modelos lineal o exponencial para los datos recavados, solo en la localidad de Montebello para el porcentaje de peso remanente se puede observar que la descomposición fue lineal. Para las demás especies y localidades no hay un ajuste claro a los modelos (Cuadro 9). Existen modelos doble exponencial que se aplican cuando la hojarasca se descompone de manera acelerada en la primera fase (Elliot *et al.* 1993, Álvarez-Sánchez y Becerra 1996), lo cual no sucedió en este experimento. El adicionar parámetros para ajustar mejor el modelo incrementa la complejidad del modelo y lo hace menos parsimonioso (Ezcurra y Becerra 1987), por otro lado los modelos de parámetros simples no siempre pueden describir

adecuadamente datos de la descomposición como es el caso de los resultados para este experimento.

Implicaciones en la restauración

Ya que la descomposición es un factor importante que regula la recirculación de los nutrientes a modo que sea asimilable para las plantas y así continúe el ciclo biológico de éstas, las especies que se descompongan a una tasa más rápida estarán aportando más rápido la materia orgánica suelo, y con ello, se espera que la actividad de los diferentes grupos funcionales de la fauna del suelo también se incrementen (Ruíz-Montoya y Castro Ramírez 2005). Aunque también se reconoce que la actividad de estos organismos varía en mayor o menor intensidad debido a las condiciones microambientales del lugar y la composición o calidad de la hojarasca. En este caso las especies que se descompusieron más rápido fueron las que tienen una cantidad de Nitrógeno más alta, pero es necesario hacer estudios de la mineralización de los elementos químicos ya que en este trabajo tuvimos evidencia de la descomposición pero no de la mineralización e inmovilización de los nutrientes y la asimilación de éstos por las plantas, ya que estos factores indican la disponibilidad de los nutrientes para las plantas (Thompson y Troeh 1988).

Algunos estudios realizados en bosques montanos (Vitousek *et al.* 1987; Tanner *et al.* 1992; Grubb 1995) muestran que la adición de Nitrógeno y Fósforo incrementó el diámetro de los árboles dependiendo del estadio de la planta (juvenil o adulto). Pero otro estudio (Tanner *et al.* 1990) reporta que no todas las especies fueron beneficiadas con este tratamiento, esto nos da una idea de la importancia del N y el P en el desarrollo de las plantas.

Así pues con base en la tasa de descomposición son recomendables *A. acuminata* y *L. styraciflua* como especies candidatas para utilizarse en prácticas de enriquecimiento del suelo con su hojarasca. Sin embargo es necesario hacer nuevos estudios para establecer las tasas de incorporación de hojarasca al suelo y medir efectivamente la velocidad de recuperación de la calidad nutritiva de los suelos bajo restauración. También es aún necesario incluir más especies con sus características similares a las de estas especies, tales como la rápida descomposición, mayor cantidad de nutrientes con una complejidad foliar baja y su facilidad de establecerse por su condición de especies pioneras e intermedias, que en trabajos de restauración hechos en Montebello (Ortiz-Aguilar 2006) y en Los Altos de Chiapas (Ramírez-Marcial *et al.* 1996, 2005, 2006; Quintana-Ascencio *et al.* 2004) son las que mayor supervivencia tienen. El establecimiento de especies con hojas mas

lignificadas de afinidad sucesional tardía (como *Ch. pentadactylon*) son recomendables pues disminuyen el riesgo de pérdida de elementos en el sistema al proteger el suelo del impacto directo de la lluvia y aumentar las posibilidades de almacenar elementos, pero Babbar y Ewel (1989) recomiendan especies más lignificadas y menos lábiles para disminuir parcialmente la tasa de liberación de nutrimentos del mantillo y ayudar a reducir el riesgo de pérdida, pero esto es aplicado al diseño de agroecosistemas en ambientes tropicales, donde la cantidad de lluvia es mucho mayor y la descomposición de la hojarasca ocurre mucho más rápida.

Con los programas de restauración de plantas en sitios degradados se busca que a mediano y largo plazo se recupere la función y estructura del bosque (Montagnini y Jordan 2002). Para esto se realiza el establecimiento de árboles y a medida que se obtengan resultados favorables éste se consideraría exitoso. Pero en la reintroducción de árboles, no sólo se debe tomar en cuenta el estado sucesional de las plantas con respecto al sitio a restaurar (Ortiz-Aguilar 2006), sino también es necesario identificar plantas cuya hojarasca permita aumentar la calidad nutricional de los suelos degradados. Esto en combinación con la condición del sitio a restaurar, pues según los resultados del presente trabajo en sitios degradados como las parcelas de restauración, la descomposición fue menor en dos de las cuatro especies (*Clethra suaveolens* y *Pinus oocarpa*). Con base en estos resultados, ya hay ciertos indicios de por donde se puede establecer la mejor combinación de cantidad de hojarasca descompuesta y su calidad; si se eligen especies con una relación de Carbono/Nitrógeno baja, la descomposición aumentará y la mineralización del Nitrógeno ocurrirá más rápido (Thompson y Troeh 1988). En este estudio se tuvo la evidencia de que las especies tienen una función diferencial en cuanto al nivel de enriquecimiento del suelo, y esto va a depender de las condiciones del lugar y de la especie que se introduzca.

CONCLUSIONES

La producción de hojarasca se incrementa conforme la condición sucesional es más avanzada y varía significativamente a lo largo del tiempo y en su interacción con la condición para cada localidad estudiada. Los picos de mayor producción en Bazom fueron en los meses secos (enero a abril) y en Montebello ocurrió entre mayo y agosto. La producción de hojarasca fue muy variable incluso en la misma parcela en el mismo tiempo de evaluación. El componente principal de la hojarasca fue el de las hojas (72-90%), seguido de ramas y corteza (5-12%), flores (2-3%) y frutos (0.75-12%) y materiales no identificables (1-2%).

En cuanto a la descomposición de la hojarasca, cinco de las ocho especies se descompusieron más en los estados sucesionales tardíos. La hojarasca con una relación Carbono/Nitrógeno baja tuvieron una mayor descomposición. *Alnus acuminata* y *Liquidambar styraciflua* fueron las especies con mayor porcentaje de descomposición con 64.3% y 50.7%, en Bazom y Montebello, respectivamente, seguido de *Pinus oocarpa* en Montebello con 44.6%, *Clethra suaveolens* (43.4%), *Quercus sapotifolia* (4.07%), *Quercus crassifolia* (40.6%), *Pinus oocarpa* en Bazom (38.6%) y *Chiranthodendron pentadactylon* (37.99%).

Solo en la localidad de Montebello para la variable de porcentaje de peso remanente se puede considerar que la descomposición es lineal, para Bazom no hubo una tendencia clara de acuerdo a los modelos aplicados.

Especies como *L. styraciflua* y *A. acuminata* son recomendables para seguir siendo utilizados en plantaciones de restauración pues su condición de especies pioneras y rápida descomposición son deseables y contribuyen a que dichos proyectos de restauración sean exitosos.

LITERATURA CITADA

- Aber, J.D. y Melillo, J.M. 1991. *Terrestrial Ecosystems*. Saunders College Publishing. Filadelfia, Pennsylvania, EUA.
- Acosta, S. 2004. Afinidades de la flora genérica de algunos bosques mesófitos de montaña del nordeste, centro y sur de México: un enfoque fenético. *Anales del Instituto de Biología* 75: 61-72
- Alcántara A., O. y Luna V., I. 2001. Análisis Florístico de dos áreas con Bosque Mesófilo de Montaña en el estado de Hidalgo, México: Eloxochitlán y Tlahuelompa. *Acta Botánica Mexicana* 54: 51-87
- Alhamd, L., Arakaki, S. y Hagihara, A. 2004. Decomposition of leaf litter of four tree species in a subtropical evergreen broad-leaved forest, Okinawa Island, Japan. *Forest Ecology and Management* 202:1-11.
- Álvarez-Sánchez, J. y Becerra E., R. 1996. Leaf decomposition in a Mexican Tropical Rain Forest. *Biotropica* 28 Part B 657-667.
- Armesto J.A y Pickett, S.T.A. 1985. A mechanistic approach to the study the Chilean matorral. *Revista Chilena de Historia Natural* 58:9-17.
- Babbar, L. y Ewel, J. 1989. Descomposición del follaje en diversos ecosistemas sucesionales tropicales. *Biotropica* 21:20-29.
- Bärlocher F. 2005. Leaf mass loss estimated by litter bag technique. pp. 36-42. En Graça A.S., M., Bärlocher, F. y Gessner, M.O. *Methods to study litter decomposition: A practical guide*. Springer. Dordrecht, Holanda.
- Benitez-Malvido, J. y Kossmann-Ferraz, I.D. 1999. Litter variability affects seedling performance and herbivory. *Biotropica* 31:598-606.
- Boojh, R. y Ramakrishnan, P.S. 1982. Litterfall pattern in a sub-tropical evergreen montane forest in North-East India. *Revue Internationale de Géographie et d'Ecologie Tropicales* 6:33-44.
- Borders, B.D., Pushnik, J.C. y Wood, D.M. 2006. Comparison of leaf litter decomposition rates in restored and mature riparian forest on the Sacramento River, California. *Restoration Ecology* 14:308-315.
- Bracho, R. y Puig, H. 1987. Producción de hojarasca y fenología de ocho especies importantes del estrato arbóreo. pp. 81-106 En Puig, H. y Bracho, R. (Eds.) 1987. El

- bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz, México.
- Breedlove, D.E. 1973. The phytogeography and vegetation of Chiapas (Mexico). pp. 149-165
En Graham, A. (Ed.) Vegetation and vegetational history of Northern Latin America. Elsevier Scientific. Nueva York. EUA.
- Breedlove, D.E. 1981. Introduction to the Flora of Chiapas. California Academy of Sciences, San Francisco, California, EUA.
- Brown, S y Lugo, A.E. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6:1-32.
- Brujinzeel, L.A. y Veneklaas, E.J. 1998. Climatic conditions and tropical montane forest productivity: the fog has no lifted yet. *Ecology* 79:3-9.
- Burke, I.C., Yonker, C.M., Parton, W.J., Cole, C.V., Flach, K. y Schimel, D.S. 1989. Texture, climate and cultivation effects of soil organic matter content in U.S. grassland soils. *Soils Science Society of America Journal* 53:800-805.
- Camacho-Cruz, A., González-Espinosa, M., Wolf, J.H.D. y de Jong, B.H.J. 2000. Germination and survival of tree species in disturbed forests of the highlands of Chiapas, Mexico. *Canadian Journal of Botany* 78:1309-1318.
- Carlson, M.C. 1954. Floral elements of the Pine-Oak-Liquidambar forest of Montebello, Chiapas, Mexico. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 81:387-399.
- Carreón, Y.A. 1984. Producción de hojarasca en un bosque mesófilo de montaña del estado de Michoacán. Resúmenes del IX Congreso Mexicano de Botánica. Sociedad Botánica de México. México, D.F.
- Connell J.H. y Slatyer, R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111:1119-1144.
- Cornelissen J., H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, B., Gurvich, D.E., Reich, P.B., Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G., Pausas, J. G. y Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51:335-380.
- Del Valle-Arango, J.I. 2003. Descomposición de la hojarasca fina en bosques pantanosos del pacífico colombiano. *Interciencia* 28:148-153.

- Williams-Linera, G. y Tolome, J. 1996. Litterfall, temperate and tropical dominant trees, and climate in a Mexican lower montane forest. *Biotropica* 28:649-656.
- Witkamp, M., y Olson, J. 1963. Breakdown of confined and nonconfined oak litter II. *Oikos* 14:138-147.
- Xuluc-Tolosa, F.J, Vester, H.F.M., Ramírez-Marcial, N., Castellanos-Albores, J. y D. Lawrence. 2003. Leaf litter decomposition of tree species in three successional phases of tropical dry secondary forest in Campeche, Mexico. *Forest Ecology and Management* 174:401-412.
- Zarco-Mendoza, P. 2000. Análisis de la vegetación y fauna asociada en bosques templados del Parque Nacional Lagunas de Montebello, Chiapas. Tesis de Licenciatura. Campus Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. Estado de México, México.
- Zhang, Q. y Zak, J.C. 1995. Effects of gap size on litter decomposition and microbial activity in a subtropical forest. *Ecology* 76:2196-2204.

Apéndice 1. Producción promedio mensual de hojarasca por condición sucesional. BE= Bosque de Encino, BPE= Bosque de Pino-Encino, BP= Bosque de Pino. PR= Parcelas en restauración, BPEL= Bosque de Pino-Encino-Liquidámbar. En negritas el resultado el peso mensual mayor a lo largo de los 11 meses de evaluación

Localidad	Condición	Mes	Peso mensual promedio (g)
Bazom	BE	Enero	9.23
		Febrero	12.45
		Abril	28.56
		Mayo	15.59
		Junio	16.10
		Julio	15.67
		Agosto	12.17
		Septiembre	12.61
		Octubre	12.47
		Noviembre	22.61
		Diciembre	7.01
		BPE	Enero
	Febrero		26.99
	Abril		32.71
	Mayo		13.51
	Junio		15.26
	Julio		12.35
	Agosto		12.57
	Septiembre		11.17
	Octubre		17.02
	Noviembre		22.31
	Diciembre		8.87
	BP		Enero
		Febrero	12.90
		Abril	27.54
		Mayo	9.33
		Junio	9.53
		Julio	5.77
		Agosto	6.37
		Septiembre	8.41
		Octubre	12.77
		Noviembre	14.64
		Diciembre	10.54
		Diciembre	10.54

Apéndice 1 (continuación).

Localidad	Condición	Mes	Peso mensual promedio (g)
Montebello	BPEL	Enero	8.55
		Febrero	9.35
		Marzo	8.65
		Mayo	17.13
		Junio	16.46
		Julio	14.54
		Agosto	16.59
		Septiembre	9.71
		Octubre	16.38
		Noviembre	6.80
		Diciembre	7.68
		PR	Enero
	Febrero		5.57
	Marzo		4.02
	Mayo		7.27
	Junio		7.90
	Julio		7.32
	Agosto		6.79
	Septiembre		4.45
	Octubre		4.35
	Noviembre		3.09
	Diciembre		4.20

- Montebello, Chiapas, México. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas.
- Pool-Novelo, L. 1997. Intensificación de la agricultura tradicional y cambios en el uso del suelo. pp.1-22. En: Parra-Vázquez, M.R. y Díaz-Hernández, B.M. (Eds.) Los Altos de Chiapas: Agricultura y Crisis Rural. Los Recursos Naturales. Tomo 1. El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México.
- Quintana-Ascencio, P.F. y González-Espinosa, M. 1993. Afinidad fitogeográfica y papel sucesional de la flora leñosa de los bosques de pino-encino de Los Altos de Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana* 21:43-57.
- Quintana-Ascencio, P.F., Ramírez-Marcial, N., González-Espinosa M. y Martínez-Icó, M. 2004. Sapling survival and growth of coniferous and broad-leaves trees in successional highland habitats in Mexico. *Applied Vegetation Science* 7:81-88
- Ramírez Marcial, N., González-Espinosa, M., Quintana-Ascencio, P.F. 1992. El banco y la lluvia de semillas en comunidades secundarias de los bosques de pino-encino de los Altos de Chiapas. *Acta Botánica Mexicana* 20:59-75.
- Ramírez-Marcial, N., González-Espinosa, M. y García-Moya, E. 1996. Establecimiento de *Pinus* spp. y *Quercus* spp. en matorrales y pastizales de Los Altos de Chiapas, México. *Agrociencia* 30:249-257.
- Ramírez-Marcial, N., Ochoa-Gaona, S., González-Espinosa, M. y Quintana-Ascencio, P.F. 1998. Análisis florístico y sucesional en la estación biológica Cerro Huitepec, Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana* 44:59-85.
- Ramírez-Marcial, N. 2001. Diversidad de árboles y arbustos del bosque mesófilo en el norte de Chiapas y su relación con México y Centroamérica. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 69:63-76.
- Ramírez-Marcial, N., González-Espinosa, M. y Williams-Linera, G. 2001. Anthropogenic disturbance a tree diversity in the montane rain forest in Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* 154:311-326.
- Ramírez-Marcial, N., Camacho C., A., González-Espinoza, M. 2005. Potencial florístico para la restauración de bosques en Los Altos y Montañas del Norte de Chiapas. pp. 329-363. En González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N., Ruiz-Montoya, L. (Coord.). 2005. Diversidad biológica en Chiapas. Plaza y Valdés, México, D.F.

- Richards, P.W. 1952. The tropical rain forest: an ecological study. Cambridge University Press. Londres, Inglaterra.
- Rodríguez-Sánchez, A.M.S. 2006. Composición florística y estructura de la vegetación en sitios bajo restauración ecológica del Parque Nacional Lagunas de Montebello. Tesis de licenciatura, Universidad de Guadalajara, .
- Roig S., del Río, M., Cañelas, I. y Montero, G. 2005. Litter fall in mediterranean *Pinus pinaster* Ait. stands under different thinning regimes. *Forest Ecology and Management* 206:179-190.
- Román-Cuesta, R.M., García, M., y Retana, J. 2003. Environmental human factors influencing fire trends in ENSO and NON_ENSO years in tropical Mexico. *Ecological Applications* 13:1177-1192.
- Romero-Nájera, I. 2000. Estructura y Condiciones microambientales en bosques perturbados de los Altos de Chiapas, México. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ruiz-Montoya, L. y Castro-Ramírez, A.E. 2005. Riqueza y distribución de grupos funcionales de insectos en parcelas de maíz en Los Altos de Chiapas. pp. 441-473. En González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N. y Ruiz-Montoya (Coords.) Diversidad biológica en Chiapas. Plaza y Valdés, México, D.F.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México Distrito Federal, México.
- Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la Flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana* 35:25-44.
- SEMARNAP. (Secretaría de Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca). 2000. Programa de manejo Parque Nacional Lagunas de Montebello. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. pp. 1-19.
- Sharma, E. y Ambasht, R.S. 1987. Litterfall, decomposition and nutrient release in an age sequence of *Alnus nepalensis* plantation stands in the eastern Himalaya. *Journal of Ecology* 75:997-1010.
- Tanner E., V. 1980. Litterfall in montane rain forests of Jamaica and its relation to climate. *Journal of Ecology* 68:833-848.

- Tanner, E.V., Kapos, V., Freskos, S., Healey, J.R. y Theobald, A.M. 1990. Nitrogen and phosphorus fertilization of Jamaican montane forest trees. *Journal of Tropical Ecology* 6:231-238.
- Tanner J., E.V., Kapos, V. y Franco, W. 1992. Nitrogen and Phosphorus fertilization effects on Venezuelan montane forest trunk growth and litterfall. *Ecology* 73:78-86.
- Taylor, B.R., Parkinson, D. y Parsons, W.F.J. 1989. Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates, a microcosm test. *Ecology* 70:97-104.
- Thompson, L.M., Troeh, F.R. 1988. Los suelos y su fertilidad. 4ª Edición. Ed. Reverté, S.A. Barcelona-Bogotá-Buenos Aires-Caracas-México.
- Tian, G., Kang, B.T., Brussaard, L., 1992. Biological effects of plant residues with contrasting chemical compositions under humid tropical conditions-decomposition and nutrient release. *Soil Biology and Biochemistry* 24:1051-1060.
- Vasconcelos H.L., William F.W. 2005. Influence of habitat, litter type, and soil invertebrates on leaf-litter decomposition in a fragmented Amazonian landscape. *Oecologia* 144:456-462.
- Veneklaas, E.J. 1991. Litterfall and nutrients fluxes in two montane tropical rain forest, Colombia. *Journal of Tropical Ecology* 7:319-336.
- Vitousek, P.M. 1984. Litterfall nutrient cycling and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology* 65:285-298.
- Vitousek, P.M., Walker, L.R., Whittaker, L.D., Mueller-Dombois, D. y Matson, P.A. 1987. Biological invasion of *Myrica fava* alters ecosystem development in Hawaii. *Science* 238:802-804.
- von Ende, C.N. 1993. Repetead-measures analysis: growth and other time-dependent measures. pp. 113-137 En: Scheiner, S.M. y Gurevitch, J. (Eds). Design and analysis of ecological experiments. Chapman, Nueva York.
- Weaver, P.L. Medina, E., Pool, D., Dugger, K., Gonzales-Liboy, J. y Cuevas, E. 1986. Ecological observations in the dwarf cloud forest of the Luquillo Mountains in Puerto Rico. *Biotropica* 18:79-85.
- Wieder, R.K. y Lang, G.E. 1982. A critique of the analytical methods used in examining decomposition data obtained from litter bags. *Ecology* 63:1636-1642.

- Dickinson, C. 1974. Decomposition of litter in soil. pp. 633-654. En Dickinson, C. y Pugh, G. (Eds.) *Biology of plant decomposition*. Vol. 2. Academic Press. EUA.
- Edwards, P.J. 1977. Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea: II The production and disappearance of litter. *Journal of Ecology* 65:971-992.
- Egunjob, J.K. y Onweluzo, B.S. 1979. Litter fall, mineral turnover and litter accumulation in *Pinus caribea* L. stands at Ibadan, Nigeria. *Biotropica* 11:251-255.
- Elliott M., W., Elliott B., N. y Wyman L., R. 1993. Relative effect of litter and forest type on rate of decomposition. *American Midland Naturalist* 129:87-95.
- Epstein H., E., Burke, I.C. y Lauenroth, W.K. 2002. Regional patterns of decomposition and primary production rates in the U.S. great plains. *Ecology* 83:320-327.
- Ewel J. J. 1976. Litterfall and leaf decomposition in a tropical forest succession in Eastern Guatemala. *Journal of Ecology* 64:293-308.
- Ezcurra, E. y Becerra, J. 1987. Experimental decomposition of litter from the Tamaulipas Cloud Forest: A comparison of four simple models. *Biotropica* 19:290-296.
- Fábregas-Puig A. 1992. *Pueblos y Culturas de Chiapas Eterno*. Gobierno del Estado de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. p. 121.
- Fierer, N., Craine, J. M., McLaughlan K. y Schimel, J.P. 2005. *Ecology* 86: 320–326.
- Galindo-Jaimes, L., González-Espinosa, M., Quintana-Ascencio, P.F. y García-Barrios, L. 2002. Tree composition and structure in disturbed stands with varying dominance by *Pinus* spp. in the highlands of Chiapas, Mexico. *Plant Ecology* 162:259-272.
- Gallardo A. y Merino, J. 1993. Leaf decomposition in two mediterranean ecosystems of southwest Spain: influence of substrate quality. *Ecology* 74:152-161.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. 2ª Ed. Instituto de Geografía, UNAM, México, D. F.
- García-Ruiz, L.Y. 2005. Diversidad de la fauna edáfica en sitios bajo restauración en el Parque Nacional Lagunas de Montebello Chiapas, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Facultad de Biología.
- Golicher, D. y Ramírez-Marcial, N. 2003. Causas ecológicas de los incendios forestales. *Ecofronteras* 18:6-9.

- González-Espinosa M., Quintana-Ascencio, P.F., Ramírez-Marcial, N. y Gaytán-Guzmán, P. 1991. Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus* forests of the highlands of Chiapas, Mexico. *Journal of Vegetation Science* 2:351-360.
- González-Espinosa, M., Ochoa-Gaona, S., Ramírez-Marcial, N., y Quintana-Ascencio, P.F.,. 1995. Current land-use trends and conservation of old-growth forest habitats in the highlands of Chiapas, Mexico. Proceedings of the Conservation of Neotropical Migrant Birds in Mexico. The Maine Agriculture and Forestry Experiment Station. NSF and USFWS. Orono, Maine. pp. 190-198.
- González-Espinosa, M., Ochoa-Gaona, S., Ramírez-Marcial, N., y Quintana-Ascencio, P.F. 1997. Contexto vegetacional y florístico de la agricultura. pp. 85-117 En: Parra-Vázquez, M. R. y Díaz-Hernández, B.M. (Eds.) Los Altos de Chiapas, agricultura y crisis rural. Tomo I. Los Recursos Naturales. El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.
- González-Espinosa, Ramírez-Marcial, N., Méndez-Dewar, G., Galindo-Jaimes L. y Golicher, D. 2005. Riqueza de especies de árboles en Chiapas: variación espacial y dimensiones ambientales asociadas a nivel regional. pp. 81-125. En: González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N., Ruiz-Montoya, L. (Coord.) 2005. Diversidad biológica en Chiapas. Plaza y Valdés, México, D.F.
- González-Espinosa, Ramírez-Marcial, N. y Galindo-Jaimes, L. 2006. Secondary succession in montane Pine-Oak forests of Chiapas, Mexico. pp. 209-221. En: Kappelle, M. (Ed.) Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests. Ecological Studies, Vol. 185. Springer-Verlag Berlin- Heidelberg.
- Gosz, J.R., Holmes, R.T., Likens, G.E. y Bormann, F.H. 1978. The flow of energy in a forest ecosystem. *Scientific American* 238:93-102.
- González, G. y Seastedt T. R. Soil fauna and plant litter decomposition in tropical and subalpine forests. *Ecology* 82:955-964.
- Grubb, P.J., 1995. Mineral nutrients and soil fertility in tropical rain forest. pp. 308-330. En Lugo, A.E. y Lowe, C. (Eds.) Tropical Forests: Management and Ecology. Ecological Studies 112. Springer-Verlag. EUA.
- Harmon, M.E., Nadelhoffer, K.J., y Blair, J. 1999. Measuring decomposition, nutrient turnover, and stores in plant litter. pp. 202-240. En Robertson G.P., D.C., Coleman., C.

- S., Bledsoe, P., Sollins (Eds.) Standard soil methods for long-term ecological research. Oxford University Press. Nueva York. EUA.
- Heal, O.W., Anderson, J.M. y Swift, M.J. 1997. Plant litter quality and decomposition: An historical overview. pp. 3-30 En Cadish, G. y Giller, K.E. (Eds.) *Driven by Nature: Plant litter quality and decomposition*. CABI Publishing. EUA.
- IRENAT-Colegio de postgraduados. 2002. Manual de procedimientos analíticos para análisis de suelos y plantas del laboratorio de fertilidad de suelos. Programa de calidad e intercalibración de análisis de suelos y plantas. Sociedad Mexicana de la ciencia del suelo, A.C
- Jensen, V. 1974. Decomposition of angiosperm tree leaf litter. Pp. 69-104. En Dickinson, C. Y Pugh, G. (Eds.) *Biology of plant litter decomposition*. Vol. 2. Academic Press, Nueva York, EUA.
- Kirschbaum, M.C. 1995. The temperature dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of global warning on soil organic C storage. *Soil Biology and Biochemistry* 27:753-760.
- Knutson, R.M. 1997. An 18-year study of litterfall and litter decomposition in a Northeast Iowa deciduous forest. *American Midland Naturalist* 138:77-83.
- Kunkel-Westphal, I. y Kunkel, P. 1979. Litter fall in a guatemalan primary forest, with details of leaf shedding by some common tree species. *The Journal of Ecology* 67:665-686.
- La Caro, F. y Rudd, R.L. 1985. Leaf litter disappearance rates in Puerto Rican Montane Rain Forest. *Biotropica* 17:269-276.
- Lam, P.K. y Dudgeon, D. 1985. Seasonal effects on litterfall in a Hong Kong mixed forest. *Journal of Tropical Ecology* 1:55-64.
- Maheswaran, J. y Gunatilleke I.A.U.N. 1988. Litter decomposition in a lowland forest and a deforested area in Sri Lanka. *Biotropica* 20:90-99.
- Martínez-Yrizar, A. 1980. Tasas de descomposición de materia orgánica foliar de especies arbóreas de selvas en clima estacional. Subsecretaría Forestal y de la Fauna. Jalisco, México.
- Martius, C., Höfer, H., García, M., Römbke, J. y Hanagarth, W. 2004. Litter fall, litter stocks and decomposition rates in rainforest and agroforestry sites in central Amazonia. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 68:137-154.

- Melillo, J.M., Aber, J.D. Muratore, J.F. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* 63:621-623.
- Melo G., C. y Cervantes B,J. 1986. Propuestas para el programa integral de manejo y desarrollo del Parque Nacional Lagunas de Montebello. *Boletín del Instituto de Geografía* 16:9-32.
- Mendoza-Vega, J. 2002. Influences on land use/land cover and soil type on amounts of soil organic Carbon and soil characteristics. Swedish University of Agricultural Sciences. Doctoral thesis. Uppsala, Suecia. pp.12.
- Miranda, F. 1952. La vegetación de Chiapas. Vol I. Ediciones del Gobierno del Estado, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
- Montañez, E.P.I. 1998. Producción de hojarasca y aporte de nutrimentos en los huertos familiares de Hocabá y Sahcabá, Yucatán, México. Tesis de maestría. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Autónoma de Yucatán.
- Montagnini, F. y Jordan, C.F. 2002 Reciclaje de nutrientes. pp. 167-191. En Guaringuata, M.R., Kattan, G.H. (Eds.) *Ecología y conservación de Bosques Neotropicales*. Libro Universitario Regional. Costa Rica.
- Negrete-Yankelevich, S. 2004 Integrating soil macroinvertebrate diversity, litter decomposition and secondary succession in a tropical montane cloud forest in Mexico. Tesis doctoral. Universidad de Edimburgo, Escocia.
- Ochoa-Gaona, S., González-Espinosa, M. 2000. Land use and deforestation in the highlands of Chiapas, Mexico. *Applied Geography* 20:17-42.
- Ochoa-Gaona, S., González-Espinosa, M., Meave, J.A. y Sorani-Dal, V. 2004. Effect of forest fragmentation on the woody flora of the highlands of Chiapas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 13:867-884.
- O'Connell, A.M. 1987. Litter dynamics in Karri (*Eucalyptus diversicolor*) forests of southwestern Australia. *Journal of Ecology* 75:781-796.
- Ortega, F. y G. Castillo. 1996. El bosque mesófilo de montaña y su importancia forestal. *Ciencias* 43:32-39.
- Ortiz-Aguilar, D.R. 2006. Plantaciones de enriquecimiento con árboles nativos para la restauración de un Bosque Mesófilo de Montaña en el Parque Nacional Lagunas de