



**UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
ZARAGOZA
CARRERA DE BIOLOGÍA**

**Ciclo biogeoquímico de nutrimentos en una selva
mediana subcaducifolia de Putla Villa de
Guerrero, Oaxaca**

T E S I S

Que para obtener el título de:

BIÓLOGA

Presenta:

Gabriela Guadalupe Rojas Pérez

Director: M. en C. Ramiro Ríos Gómez



**FES
ZARAGOZA**

**Unidad de Investigación en Sistemática Vegetal y Suelo
Proyecto apoyado por DGAPA-PAPIIT IN 219907**

MÉXICO, D.F.

MAYO 2014

Agradecimientos

A mis padres, Javier e Isabel, por darme este gran regalo que se llama vida. Además, les doy gracias por todo su apoyo, por su amor incondicional y por su infinita paciencia. ¡Los amo y los amaré toda mi vida!

A mis hermanos, Elizabeth, Diana, Blanca, Javier y Martha, por todo su amor, comprensión y por todos los buenos y malos ratos que hemos pasado. Aunque a veces me hagan enojar, ¡los amo mucho!

A Dianly, Balam y Leonardo, que son los primeros de los muchos sobrinos que espero conocer. ¡Gracias por sus sonrisas y por existir!

A Héctor, por quererme a pesar de mi carácter, por toda su paciencia, por su apoyo incondicional, por todas sus enseñanzas, por todo lo que hemos vivido juntos y por ayudarme en el laboratorio. ¡Te amo!

A mis abuelos, Irene, Josefa, Nieves y Alberto, que se me fueron antes de tiempo, pero me mostraron un mundo diferente y hermoso. Siempre los tendré en mi pensamiento y en mi corazón. ¡Gracias por todo!

A Tania y Caro, por las platicas, que aunque a veces son breves, me dejan siempre algo. ¡Gracias por querer a mis herman@s y hacerl@s felices!

A Ale y Yuye, amigas incondicionales y eternas compañeras de vida y chismorreo. ¡Gracias por sus consejos y cariño!

Al M. en C. Ramiro Ríos Gómez, por toda la paciencia que me tuvo, por ser un excelente profesor y persona, por todas sus enseñanzas y por todo su apoyo en campo y en el laboratorio. ¡Todo con calma!

A Dulce y Carlos, que me apoyaron muchísimo en campo y en el laboratorio. Sin ustedes hubiera sido inacabable el trabajo. ¡Gracias!

A Caro Cuahutle, por los buenos ratos en el laboratorio y por sus enseñanzas.

A Analilia, por su apoyo en el laboratorio, por las horas de chismorreo, por compartir su tiempo conmigo y por motivarme a terminar. ¡Gracias!

A Paty y Carmina por lo poco, pero muy buen tiempo compartido.

Al Doctor Eloy Solano Camacho por todas las herramientas y enseñanzas que me proporcionó en campo y por su ayuda en el herbario.

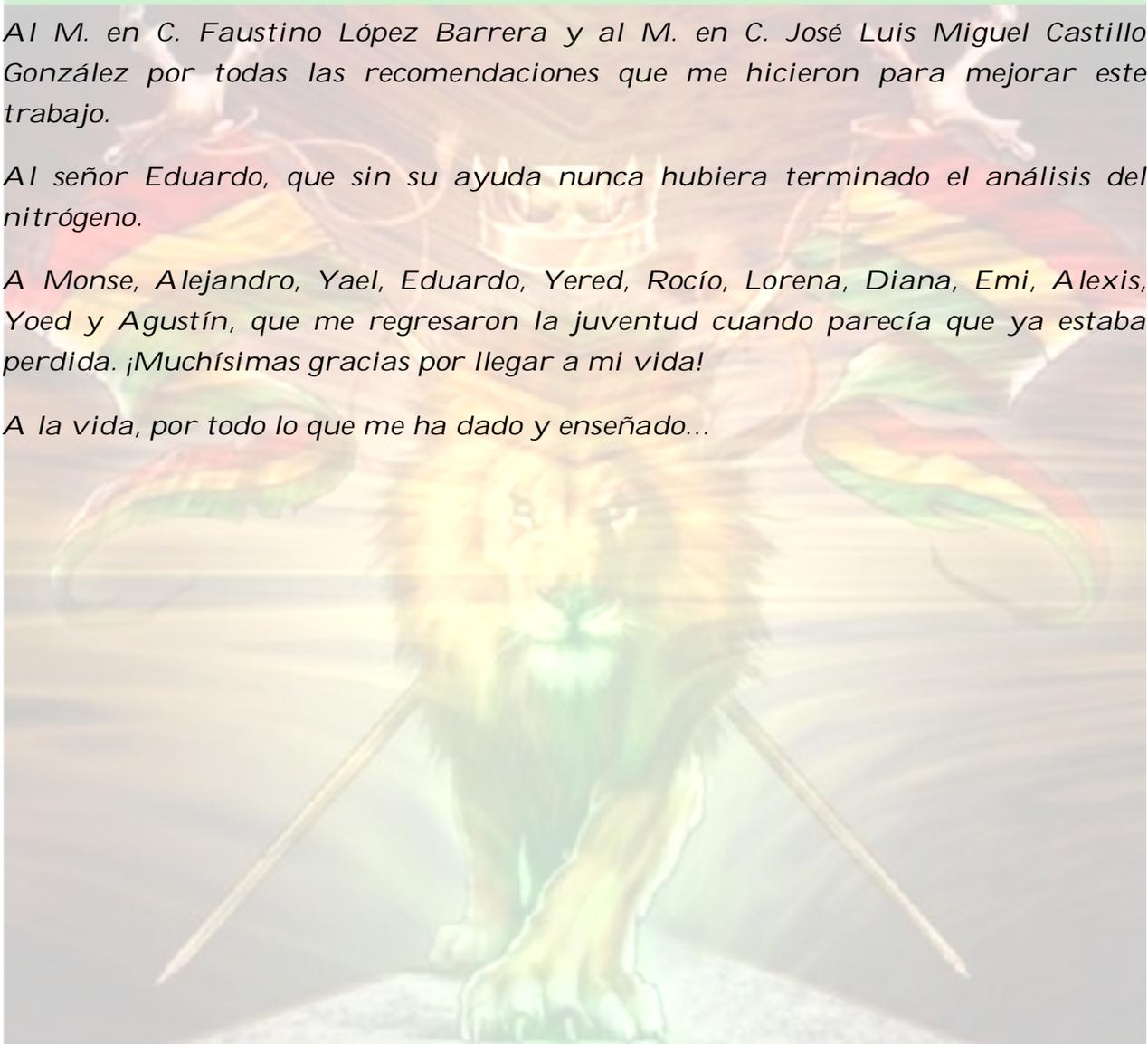
Al M. en C. Armando Cervantes Sandoval, por ayudarme siempre que se lo pedía y por los buenos libros que me recomendó.

Al M. en C. Faustino López Barrera y al M. en C. José Luis Miguel Castillo González por todas las recomendaciones que me hicieron para mejorar este trabajo.

Al señor Eduardo, que sin su ayuda nunca hubiera terminado el análisis del nitrógeno.

A Monse, Alejandro, Yael, Eduardo, Yered, Rocío, Lorena, Diana, Emi, Alexis, Yoed y Agustín, que me regresaron la juventud cuando parecía que ya estaba perdida. ¡Muchísimas gracias por llegar a mi vida!

A la vida, por todo lo que me ha dado y enseñado...



“El viaje no termina jamás. Solo los viajeros terminan. Y también ellos pueden subsistir en memoria, en recuerdo, en narración... El objetivo de un viaje es sólo el inicio de otro viaje...”

José Saramago

(1922-2010)

CONTENIDO	págs.
RESUMEN	1
I. INTRODUCCIÓN	2
II. MARCO TEÓRICO	3
2.1 SELVA MEDIANA SUBCADUCIFOLIA	3
2.2 CICLOS BIOGEOQUÍMICOS	3
2.3 ALMACENES Y NUTRIMENTOS.....	4
2.3.1 Hojarasca, mantillo y suelo	4
2.3.2 Desfronde.....	4
2.3.2 Nitrógeno.....	5
2.3.3 Fósforo	5
2.3.4 Potasio	5
2.3.5 Calcio	6
2.3.6 Magnesio.....	6
2.4 HUMIFICACIÓN Y MINERALIZACIÓN.....	6
2.5 DESCOMPOSICIÓN	7
2.6 SERVICIOS AMBIENTALES.....	7
2.7 SITUACIÓN ACTUAL DE LAS SELVAS Y LA ALTERACIÓN DE LOS CICLOS BIOGEOQUÍMICOS	7
III. JUSTIFICACIÓN	9
IV. HIPÓTESIS	9
V. OBJETIVO GENERAL	9
5.1 OBJETIVOS PARTICULARES.....	9
VI. MATERIAL Y MÉTODOS	10
6.1 DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO	10
6.2 TRABAJO DE CAMPO.....	11
6.2.1 Caracterización de la vegetación	11
6.2.2 Muestreo de suelo para su caracterización física y química.....	11
6.2.3 Ciclo de nutrientes, producción de hojarasca y descomposición del mantillo.....	11
6.3 TRABAJO DE LABORATORIO	12
6.3.1 Caracterización de la vegetación	12
6.3.2 Tratamiento preliminar y análisis de las muestras de suelo	12
6.3.3 Pretratamiento de hojarasca y mantillo	14
6.3.4 Ciclo de nutrientes	14
6.3.4.1 Muestras compuestas de suelo.....	14
6.3.4.2 Hojarasca y mantillo	15
6.4. TRABAJO DE GABINETE.....	15

6.4.1 Caracterización de la vegetación de la selva	15
6.4.2 Producción de hojarasca y descomposición del mantillo	16
6.4.3 Ciclo de nutrimentos	16
VII. RESULTADOS	17
7.1 COMPOSICIÓN FLORÍSTICA DE LA SELVA.....	17
7.2 CARACTERIZACIÓN Y DESCRIPCIÓN MORFOLÓGICA DEL PERFIL DE SUELO	27
7.3 PRODUCCIÓN DE HOJARASCA	29
7.4 DESCOMPOSICIÓN DE MANTILLO	31
7.4.1 Tasas de descomposición de mantillo.....	33
7.5 PROPIEDADES QUÍMICAS DE MUESTRAS COMPUESTAS DE SUELO	34
7.6 NUTRIMENTOS EN HOJARASCA, MANTILLO Y SUELO	35
7.6.1 Nitrógeno, fósforo, calcio, magnesio y potasio en hojarasca.....	35
7.6.2 Nitrógeno, fósforo, calcio, magnesio y potasio en mantillo.....	37
7.6.3 Nitrógeno, fósforo, calcio, magnesio y potasio en suelo.....	39
7.7 CORRELACIONES LINEALES	42
8.7.1 Correlaciones lineales entre propiedades químicas y nutrimentos del suelo	42
7.7.2 Correlaciones lineales entre nutrimentos de hojarasca, mantillo y suelo	43
VIII. DISCUSIÓN.....	44
8.1 IDENTIFICACIÓN DEL SUELO DE LA ZONA DE ESTUDIO	44
8.2 ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN FLORÍSTICA DE LA SELVA MEDIANA SUBCADUCIFOLIA	44
8.4 DESCOMPOSICIÓN DE MANTILLO	46
8.5 CICLO INTERNO DE NUTRIMENTOS EN LA SELVA MEDIANA SUBCADUCIFOLIA	48
8.5.1 Nitrógeno.....	48
8.5.2 Fósforo y potasio	49
8.5.3 Calcio.....	¡Error! Marcador no definido.
8.5.4 Magnesio.....	52
IX. CONCLUSIONES	54
X. REFERENCIAS	55
ANEXO I	63
ANEXO II	65

FIGURAS

págs.

1. Ubicación del municipio Putla Villa de Guerrero dentro del estado de Oaxaca	10
2. Trampa recolectora de hojarasca y muestreador de mantillo.	12
3. Perfil de vegetación la selva mediana subcaducifolia estudiada.....	26
4. Producción de hojarasca durante el ciclo anual en estudio. En cada fecha de muestreo se separan los pesos registrados de los diferentes componentes.....	30
5. Medias (\pm desviación estándar) de los pesos de hojarasca registrados en las doce fechas de muestreo.....	31
6. Registro de pesos de mantillo y su descomposición. En cada fecha de muestreo se separan los pesos registrados de los diferentes componentes.....	32
7. Medias (\pm desviación estándar) de los pesos de mantillo de las cuatro fechas de muestreo.	33
8. Medias (\pm desviación estándar) de concentraciones de N, P, Ca, Mg y K en hojarasca en las 12 diferentes fechas de muestreo.....	36
9. Medias (\pm desviación estándar) de concentraciones de N, P, Ca, Mg y K en mantillo en las cuatro diferentes fechas de muestreo.	38
10. Concentraciones de N, P, Ca, Mg y K en las diferentes fechas de muestreo y profundidades registradas en suelo.....	40
11. Medias (\pm desviación estándar) de concentraciones de N, P, Ca, Mg y K en suelo en las diferentes fechas de muestreo y profundidades.	41
12. Modelo hipotético del ciclo biogeoquímico del nitrógeno en la selva	49
13. Modelo hipotético del ciclo biogeoquímico del fósforo y potasio en la selva.....	51
14. Modelo hipotético del ciclo biogeoquímico del calcio y magnesio en la selva..	53

CUADROS

págs.

1. Especies registradas en la selva mediana subcaducifolia.	18
2. Valores de importancia registrados para las especies presentes en el cuadrante número uno.	20
3. Valores de importancia registrados para las especies presentes en el cuadrante número dos.	21
4. Valores de importancia registrados para las especies presentes en el cuadrante número tres.	22
5. Valores de importancia registrados para las especies presentes en el cuadrante número cuatro.	23
6. Valores encontrados para las especies presentes toda la selva.	24
7. Comparación de las especies con IVI más altos en los cuatro cuadrantes y en toda la selva, ordenadas de mayor a menor según su sitio. Sólo se presentan las 28 especies con IVI más altos para toda la selva.	25
8. Descripción del perfil de suelo de la selva mediana subcaducifolia.....	27
9. Descripción morfológica del perfil de suelo de la selva mediana subcaducifolia.	28
10. Características físicas del perfil de suelo de la selva mediana subcaducifolia.	28
11. Características químicas del perfil de suelo de la selva mediana subcaducifolia.	29
12. Producción de hojarasca durante el año estudiado.....	30
13. Pesos registrados de mantillo en las diferentes fechas de muestreo.	32
14. Tasas de descomposición de los componentes de mantillo y en su totalidad en las diferentes fechas de muestreo.	33
15. Propiedades químicas en muestras compuestas de suelo de la selva mediana subcaducifolia.	34
16. Correlaciones y valores p de las propiedades químicas del suelo en las diferentes temporadas del año en la selva mediana subcaducifolia.	42
17. Correlaciones y valores p de propiedades químicas y nutrimentos del suelo en las diferentes temporadas del año.	42
18. Correlaciones y valores p de los nutrimentos en los diferentes almacenes en la temporada seca.....	43
19. Correlaciones y valores p de los nutrimentos en los diferentes almacenes temporada de lluvia.	43
20. Correlaciones y valores p de los nutrimentos en los diferentes almacenes a fines de las lluvias.....	43

RESUMEN

Se estudio el ciclo interno de nutrimentos de una selva mediana subcaducifolia del municipio de Putla Villa de Guerrero, en el estado de Oaxaca, a lo largo de un año. Para ello se caracterizó la vegetación del sitio y se realizaron cálculos de índice de valor de importancia (IVI) para conocer a las especies dominantes. Se colocaron al azar trampas recolectoras de hojarasca para cuantificar el desfronde de la vegetación, misma que se recogía aproximadamente cada mes. Para calcular la tasa de descomposición del mantillo se tomaron muestras de éste debajo de las trampas, las cuales fueron recolectadas en la temporada seca, húmeda y finales de la época de lluvias, y se calculó la tasa de descomposición (k) de este almacén. Se realizó la apertura de un perfil de suelo para caracterizarlo y en las mismas temporadas antes mencionadas, fueron colectadas muestras a diferentes profundidades, las cuales se tomaron con el fin de registrar las concentraciones de N, P, Ca, Mg y K. Estos nutrimentos también fueron estudiados en la hojarasca y mantillo, para analizar los ciclos biogeoquímicos en la selva. Se registró que las especies con IVI más altos fueron *Hymenaea courbaril*, *Andira inermis*, *Syzygium jambos* y *Coffea arabica*. Se obtuvo un desfronde total de 13.658 ton/ha/año, una descomposición promedio de mantillo de 9.18 ton/ha/año y una tasa de descomposición k de 0.16 en la temporada seca, 0.38 en temporada húmeda y 0.62 a finales de la época de lluvia. Existe un periodo marcado de fructificación y floración, así como una temporada de sequía bien definida, en el cual existe un mayor desfronde, donde las hojas son el componente que mayor presencia tiene. Se observó que las concentraciones de nutrimentos dependen de la presencia de frutos, flores, ramas u hojas, así como de propiedades como el pH y la humedad del suelo. La relación tasa de desfronde/tasa de descomposición es positiva, de manera que el mantillo es un almacén del suelo que garantiza el suministro de nutrimentos para la biota. El ciclo interno del nitrógeno está influenciado por el alto porcentaje de hojas en el desfronde y por *Hymenaea courbaril*, *Andira inermis*, *Coffea arabica* y *Syzygium jambos*, especies que son dominantes ecológicos en la selva mediana subcaducifolia estudiada. El ciclo del fósforo está determinado por la presencia de frutos y flores en la hojarasca, por los dominantes ecológicos de la selva y por el pH ácido del suelo, mientras que el ciclo interno del potasio, además de ser influenciado por las flores y frutos presentes en la hojarasca, está determinado por la marcha anual de la precipitación. El ciclo del calcio está determinado por las hojas y ramas del desfronde, y por el pH ácido del suelo de la selva mediana subcaducifolia y el ciclo interno del magnesio en la selva está influenciado por el porcentaje de hojas presente en la hojarasca y por el pH ácido del suelo.

I. INTRODUCCIÓN

La vida es la característica más notable de nuestro planeta, que lo torna único en el sistema solar. La evolución de la vida y de la biósfera comenzó hace cerca de 4.2 millones de años y, hace aproximadamente 2.7 millones de años, la vida desencadenó cambios significativos en la atmósfera, en los océanos y en la litosfera (Reichenbacher *et al.*, 2006).

La biosfera es una porción delgada sobre la superficie del planeta, de irregular grosor y densidad (Curtis, 2006). Comprende toda región del planeta que es habitada, o sea, en la que de alguna forma los seres vivos consiguieron establecerse (Assis, 2007), e incluye toda la vida en la parte baja de la atmósfera y la existente en los océanos, ríos, lagos, suelos y sedimentos sólidos que activamente intercambian materia con su entorno (Parra, 2003). Dentro de la biósfera se encuentran diversos sistemas llamados ecosistemas y se definen como el conjunto de interacciones establecidas a través de los tiempos entre los factores bióticos (flora y fauna) y los abióticos (suelo y hábitat) de una zona determinada, que han consolidado una situación de equilibrio dinámico (Carrero y Planes, 2008). Los ecosistemas se sostienen a merced de un flujo continuo de energía solar y un reciclado constante de nutrimentos (Audesirk *et al.*, 2003).

México es uno de los países del mundo más ricos en recursos biológicos y aunque su extensión territorial es pequeña, ocupa el catorceavo lugar en ese rubro (Gómez, 2004). Junto con China e India, son los tres países con mayor biodiversidad en su cubierta vegetal a nivel mundial (Dinerstein *et al.*, 1995). Es un país que cuenta con una gran riqueza florística y es evidente que la principal razón de esto reside en su amplia variedad de condiciones fisiográficas y climáticas (Rzedowski, 2006), su topografía, que es muy accidentada y el hecho de estar ubicado entre dos regiones biogeográficas: la región neártica y la neotropical (INEGI, 2010).

El estado de Oaxaca está considerado como uno de los estados más biodiversos del país (García-Mendoza, 2004). Se ubica geográficamente al norte 18°39', al sur 15°39' de latitud norte; al este 93°52' y al oeste 98°32' de longitud oeste. Representa el 4.8 % de la superficie del país y colinda al norte con los estados de Puebla y Veracruz, al este con Chiapas, al sur con el Océano Pacífico y al oeste con Guerrero (INEGI-DGG, 1999; INEGI, 2000) y se considera rico en diversidad debido a su complejidad orográfica, la influencia de dos océanos y su historia geológica (Salas *et al.*, 2003). En él se describen 26 tipos de vegetación, dentro de los cuales destacan los pinares, las selvas bajas caducifolias, pastizales, selvas altas perennifolias, selvas medianas subcaducifolias, encinares, bosques caducifolios (Torres, 2004) y 16 unidades de suelo, de los cuales los acrisoles, regosoles y luvisoles cubren cerca del 60% del territorio oaxaqueño (INEGI, 1982-1988). Alfaro (2004) mencionó que, además de estas unidades, igualmente están bien representados los cambisoles, leptosoles, fluvisoles y arenosoles.

Cada ecosistema presenta un equilibrio entre todos sus factores y los ciclos biogeoquímicos juegan un papel importante, sin embargo, en los últimos años éstos han sido perjudicados debido a las actividades antrópicas. En el presente trabajo se estudia la dinámica de los ciclos biogeoquímicos de N, P, K, Ca y Mg en una selva mediana subcaducifolia del municipio de Putla Villa de Guerrero, Oaxaca, con el fin de tener información sobre como funciona este ecosistema.

II. MARCO TEÓRICO

2.1 Selva mediana subcaducifolia

En México se distribuye en la vertiente Pacífica, en las porciones norte de Oaxaca y Chiapas (Challenger, 1998), en el centro de Veracruz y en la parte norte de la península de Yucatán en forma de franja (Pennington y Sarukhán, 2005). Ocupa aproximadamente un 37.06% de la superficie estatal de Oaxaca (INEGI, 2001).

Este tipo de vegetación se caracteriza porque al menos la mitad de los árboles deja caer sus hojas durante la temporada de sequía, pero hay muchos componentes siempre verdes y otros que sólo se defolian por un periodo corto, a veces unas cuantas semanas. En consecuencia, esta comunidad presenta cierto verdor aun en las partes más secas del año (Rzedowski, 2006). La temperatura media fluctúa entre los 24° y 28°C, y la precipitación pluvial media anual entre 2000 y 4000 mm o más en algunas regiones (Whitmore, 1992).

La selva mediana subcaducifolia o bosque tropical subcaducifolio, no está ligada con ningún tipo de roca en particular, pues se desarrolla igualmente sobre calizas en la Península de Yucatán, en Jalisco y en Colima, así como sobre rocas metamórficas en la Sierra Madre del Sur, Chiapas, así también sobre granitos y rocas volcánicas en el occidente y sur de México (Rzedowski, 2006).

Sarukhán (1968) da a conocer algunos componentes de la selva subcaducifolia de la vertiente meridional de la Sierra Madre del Sur en Guerrero y Oaxaca, indicando que además de *Brosimum alicastrum* existen *Bumelia persimilis*, *Godmania aesculifolia*, *Manilkara zapota*, *Pterocarpus acapulcensis*, *Calycophyllum candidissimum*, *Lafoensia puniceifolia*, *Hymenaea courbaril*, *Andira inermis*, *Psidium sartorianum*, *Licania arborea*, *Homalium trichostemon* y *Swietenia humilis*. Al conocer los principales componentes de un sitio también se puede saber qué especies son dominantes ecológicas en el sitio. Esto juega un papel importante en procesos del ecosistema conocidos como ciclos biogeoquímicos, ya que la vegetación tiene gran influencia en el movimiento de nutrimentos dentro del sitio.

2.2 Ciclos biogeoquímicos

Se denomina ciclo biogeoquímico al conjunto de los procesos que aseguran el reciclado permanente y más o menos rápido de distintos elementos y que los hacen pasar del estado orgánico al mineral y a la inversa (Dajoz y Leiva, 2003). Un ciclo de nutrimento representa el desplazamiento de éste de su reserva (que por lo regular está en la parte abiótica) a la parte biótica, o animada del ecosistema y de regreso a la reserva, donde nuevamente queda a disposición de los productores (Audesirk *et al.*, 2003). Otra forma de entenderlo es que consta de la circulación de nutrimentos entre las plantas y el suelo por absorción radicular y foliar, retranslocación, pluviolavado y puede haber pérdidas por herbivoría, desfronde y descomposición (Bosco *et al.*, 2004). Los ciclos biogeoquímicos contribuyen a asegurar la homeostasia de los ecosistemas y su permanencia (Dajoz y Leiva, 2003). También al ciclo biogeoquímico se le conoce como ciclo interno (Bosco *et al.*, 2004).

Es importante destacar la diferencia que existe entre el ciclo biogeoquímico, el ciclo geoquímico y el ciclo bioquímico. El ciclo geoquímico es un ciclo continuo de nutrimentos entre la litosfera, biosfera, hidrosfera y atmósfera (Oxford-Complutense, 2000). Consta de una entrada de nutrimentos al ecosistema por meteorización de la roca madre, aportes atmosféricos o

transferencias por biota y de las salidas de nutrimentos del ecosistema por lixiviación, escorrentía, transferencias por la biota y la explotación de recursos (Bosco *et al.*, 2004). También se conoce como ciclo externo. El ciclo bioquímico es el proceso de redistribución de nutrimentos de tejidos viejos hacia tejidos nuevos en la planta, o sea, la transferencia de nutrimentos se lleva a cabo en el interior de la biomasa (Winckler *et al.*, 1999).

En resumen se tiene que las entradas y salidas de nutrimentos del ecosistema constituyen el ciclo externo de nutrimentos o ciclo geoquímico, a la retranslocación como ciclo bioquímico y la circulación de nutrimentos entre las plantas y el suelo el ciclo interno o ciclo biogeoquímico (Bosco *et al.*, 2004). Existen diferentes almacenes en el ecosistema por donde transcurren los nutrimentos como son: biomasa aérea (fuste, corteza, ramas y hojas), raíces, mantillo, suelo y material geológico (Bosco *et al.*, 2004; Dajoz y Leiva, 2003). No todos los nutrimentos tienen la misma movilidad a través de la naturaleza y cada uno de ellos tiene características particulares.

2.3 Almacenes y nutrimentos

2.3.1 Hojarasca, mantillo y suelo

Resulta importante entender la diferencia que existe entre la hojarasca y el mantillo, así como conocer la definición de suelo, ya que estos son almacenes importantes de nutrimentos en los ecosistemas. La hojarasca constituye estructuras de muy distinta naturaleza, fundamentalmente hojas, estructuras leñosas y, en menor medida, estructuras derivadas de los procesos reproductivos de las plantas tales como partes florales, frutos, semillas y accesorios de éstas (León-Rico, 2003). Los principales ingresos de nutrimentos al ecosistema son a través de la caída de hojarasca, además de la lluvia directa y de la lluvia que ha tenido contacto con el dosel de la vegetación (Álvarez-Sánchez y Naranjo-García, 2003). Por otro lado, el mantillo es la capa de residuos orgánicos que yace sobre la superficie del suelo de las comunidades vegetales. La complejidad y profundidad del mantillo en un sitio dado están determinadas por un balance entre la caída de hojarasca y su destrucción por agentes físicos, reacciones químicas y actividad de los organismos del suelo (Facelli y Pickett, 1991). El suelo es la capa de material fértil que recubre la superficie de la Tierra. Desde el punto de vista científico el suelo constituye el objeto de estudio de la Edafología, la cual lo define como “ente natural organizado e independiente, con unos constituyentes, propiedades y génesis que son el resultado de la actuación de una serie de factores activos (clima, organismos, relieve y tiempo) sobre la roca madre” (Jordán, 2005).

2.3.2 Desfronde

El desfronde o caída de hojarasca está constituida por un conjunto de órganos vegetales como hojas, tallos, frutos, flores, entre otros, lo que se conoce como hojarasca. El desfronde interrelaciona los sistemas suelo y planta (Escudero-Beiran, 1983) siendo una de las principales vías de transferencia de materia orgánica y nutrimentos desde la planta al suelo, llegando a representar, junto con el reciclaje de raíces, más de la mitad de nutrimentos absorbidos anualmente (Binkley, 1993).

2.3.2 Nitrógeno

Es un componente de las proteínas, los ácidos nucleicos, la clorofila y otras moléculas orgánicas importantes. Se encuentra en concentraciones muy bajas en los ecosistemas naturales. Sin embargo, el nitrógeno es muy abundante en la atmósfera, donde constituye 78% de los gases que la componen. Para que las plantas lo absorban, es necesario que se encuentre en el suelo en forma de iones de nitrato (NO_3^-) o de amonio (NH_4^+), excepto aquellas que tienen la capacidad de llevar a cabo la fijación biológica de este elemento (Binkley, 1993). Hay bacterias capaces de transformar el nitrógeno atmosférico y convertirlo en nitratos o en amonio, por lo cual son conocidas como fijadoras de nitrógeno. Otro mecanismo por el cual se transforma el nitrógeno atmosférico hacia compuestos químicos aprovechables por las plantas es a través de los relámpagos que caen durante las tormentas eléctricas (Valverde *et al.*, 2005). La amplia gama de funciones del nitrógeno se debe a su similitud con el carbono y gracias a esto puede acoplarse con facilidad en las cadenas orgánicas cuando lo sustituye. El contenido de nitrógeno de las plantas varía de acuerdo a los tejidos, típicamente el follaje contiene de 0.9 a 2% de N, mientras que, la madera generalmente tiene menos de 0.5% de este elemento (Binkley, 1993).

2.3.3 Fósforo

Es un nutrimento escaso en la naturaleza. La única forma que abunda en los ecosistemas es el anión fosfato (PO_4^{3-}) el cual es un ión con carga negativa. En los suelos, el fósforo existe en las rocas en forma de fosfato inorgánico (adsorbido en las superficies o precipitado como sales) y en la materia orgánica no descompuesta. En las plantas, el fosfato permanece en forma libre o unido a los azúcares o lípidos y desempeña una importante función en las transformaciones de energía de las células en forma de adenosín trifosfato (ATP). Los fosfolípidos son compuestos grasos que repelen el agua y forman una parte integral de las membranas celulares. Las plantas requieren del 10 al 15% tanto de P como de N (Binkley, 1993). Este elemento pasa de las plantas a los animales herbívoros y de las bacterias del suelo que liberan los fosfatos disueltos en el agua. El almacén bacteriano también es alimentado por la degradación química de algunas rocas. Los fosfatos del suelo pueden ser absorbidos por las plantas o son transportadas por el agua de lluvia (Valverde *et al.*, 2005).

2.3.4 Potasio

La corteza terrestre contiene aproximadamente 2.5% de K_2O y en función del material parental y de los procesos de meteorización, los valores de K en los suelos varían. En los suelos minerales, la mayor cantidad de potasio se encuentra asociada con silicatos en los feldespatos (ortosa y ortoclasa), en las micas (muscovita, leucita y biotita) y en los minerales arcillosos (illita, vermiculita y glauconita) y el contenido de K en éstos minerales es bastante alto. El K que contiene la solución del suelo, donde se produce la absorción por la planta, es una fracción muy pequeña del K total (Fassbender y Bornemisza, 1987). La forma como lo absorben las plantas es el catión K^+ (un ión de carga positiva) el cual permanece en esta forma para realizar todas sus funciones en las plantas. Una de las funciones principales del potasio es la de activar a muchas enzimas. El control de la apertura y el cierre de los estomas de las hojas requiere el bombeo de potasio hacia el interior (o hacia el exterior) de las células, lo cual cambia la turgencia de éstas. El potasio interviene también en el equilibrio de las cargas de los aniones que pueden necesitarse cuando existe un exceso de

nutrimentos catiónicos. En tanto que la mayor parte del nitrógeno de las hojas persiste durante toda la vida en éstas últimas, mucho del K sale de ellas con la precipitación pluvial (Binkley, 1993).

2.3.5 Calcio

La corteza terrestre contiene aproximadamente 4.2% de Ca (Fassbender y Bornemisza, 1987). El calcio es absorbido fundamentalmente bajo la forma de Ca^{2+} en la solución del suelo y después del potasio, es el nutriente básico más abundante que existe en las plantas (Navarro y Navarro, 2003). El calcio que no se encuentra en las rocas generalmente está contenido en su mayor parte en la materia orgánica o en los sitios de intercambio catiónico (superficies del suelo que tienen carga negativa). Los suelos que tienen un pH mayor de 6 ó 7 tienen grandes cantidades de Ca precipitado, en forma de sales, como el carbonato de calcio. Utilizan este nutriente para unir entre sí a las moléculas orgánicas, particularmente en las paredes celulares (Binkley, 1993). Es muy importante para el desarrollo de las raíces, además regula la absorción del nitrógeno. Si el contenido de calcio disminuye, la descomposición de la materia orgánica se realiza mal o incompletamente, los suelos se acidifican, el porcentaje de saturación de bases del complejo adsorbente se reduce, consecuentemente la actividad biológica y el aprovechamiento de nutrimentos se va anulando de forma progresiva (Navarro y Navarro, 2003).

2.3.6 Magnesio

La corteza terrestre contiene aproximadamente 1.95% de Mg (Fassbender y Bornemisza, 1987). Una proporción apreciable del magnesio en los suelos se encuentra en el complejo de cambio y este representa una fracción pequeña del Mg total. El contenido de magnesio en las rocas es casi la mitad del contenido de calcio, correspondiente a la misma proporción que necesitan las plantas. La función mayor conocida del Mg es la de formar parte de la estructura de la molécula de la fotosíntesis, la clorofila. El contenido de magnesio en este pigmento fotosintético representa sólo del 15 al 20% del contenido total de este nutriente en las plantas. El resto se utiliza como cofactor de enzimas en procesos como la fosforilación del ADP para formar ATP (Binkley, 1993). En los suelos ácidos de los trópicos, con frecuencia, se requiere la aplicación de este nutriente, especialmente en cultivos de café, que tienen altas necesidades del mismo (Fassbender y Bornemisza, 1987).

2.4 Humificación y mineralización

Durante la transformación de la materia orgánica en el suelo se distinguen dos fases o procesos: la humificación y la mineralización (Gros y Domínguez, 1992). La humificación es bastante rápida y durante la cual los microorganismos del suelo actúan sobre la materia orgánica desde el momento en que se deposita en el suelo. Primero se forma el humus joven, de cambios rápidos, que a su vez da paso al humus estable. El humus joven no está ligado a las partículas del suelo, sino simplemente mezclado con ellas, mientras que, el humus estable o estabilizado es la materia orgánica que está sólidamente fijada a los agregados de color oscuro del suelo y su composición es muy compleja. Ambos humus forman la llamada materia orgánica total del suelo. Por otro lado, la mineralización es muy lenta y en ella el humus estable recibe la acción de otros organismos que lo destruyen progresivamente, liberando así los minerales que luego absorberán las plantas. Este proceso presenta dos etapas: la amonificación (paso del N orgánico a amonio) y la nitrificación (paso de amonio a nitrato (Julca-Otiniano *et al.*, 2006).

2.5 Descomposición

La descomposición es una serie de procesos físicos y químicos que reducen al mantillo a sus constituyentes químicos elementales (Aerts, 1997). Este proceso se lleva a cabo en tres etapas: a) trituración, en el cual los tejidos vegetales depositados en el suelo son fraccionados por el consumo o pisoteo de la fauna; b) lixiviación, donde los compuestos más solubles, como los carbohidratos, son lavados y por lo tanto hay pérdida de éstos y c) catabolismo, que es un proceso en donde la microflora convierte los compuestos orgánicos a inorgánicos (Singh y Gupta, 1977). Existen diferentes factores que regulan el proceso de descomposición, como son el clima, constitución química de la hojarasca, la fauna desintegradora, porosidad del suelo, aireación, contenido de materia orgánica en el mismo, entre otras, que son propiedades que favorecen la actividad de los organismos desintegradores (Couteaux *et al.*, 1995).

La temperatura y humedad han sido consideradas como principales condicionantes de la velocidad de descomposición, debido al efecto que tienen sobre la actividad biológica del suelo, observándose que en los periodos secos del verano se retardan las pérdidas de peso del material a descomponer (Kärelampi, 1971). Algunos autores afirman que la temperatura es el factor que más influye en la velocidad de descomposición, mientras otros sostienen que la humedad es determinante para este proceso (Sánchez *et al.*, 2008) pero la hipótesis mejor estructurada plantea que aunque ambos factores climáticos pueden influir en el proceso antes mencionado, la combinación de la variación de la temperatura y la humedad puede ejercer un mayor efecto y predecir el comportamiento de la pérdida de biomasa (Berg y Laskowski, 2005).

2.6 Servicios ambientales

Los servicios ambientales se refieren a un amplio espectro de condiciones y procesos mediante los cuales los ecosistemas y las especies que los integran ayudan a sostener el bienestar y desarrollo de la sociedad humana, así como satisfacer sus necesidades. También se conocen como servicios ecosistémicos (Myers, 1996; Daily *et al.*, 1997). Dentro de los servicios que ofrecen las selvas y demás coberturas vegetales, se encuentran cuatro categorías: 1) servicios de soporte, que son la formación del suelo, los ciclos biogeoquímicos y la productividad primaria. Estos son los más importantes, ya que son necesarios para la generación de los demás servicios; 2) servicios de regulación, donde podemos encontrar la regulación del clima, control de enfermedades y la regulación del agua; 3) servicios de suministro, los cuales son tangibles para la sociedad humana, ya que son los productos que se obtienen de los ecosistemas, como el agua, combustible, alimento y fibras, entre otros y 4) Servicios culturales, que son servicios no materiales que las personas usamos para recreación, ecoturismo, espirituales y religiosos (MEA, 2005). Es por esto que las selvas y todos los ecosistemas que existen en el planeta son importantes para los seres humanos, por tal motivo resulta necesario entender a estos sistemas, que son la base de la vida.

2.7 Situación actual de las selvas y la alteración de los ciclos biogeoquímicos

México ocupa uno de los primeros lugares en tasas de deforestación en el mundo (FAO, 2004). En las últimas décadas la vegetación del trópico mexicano ha sido transformada a consecuencia del cambio de uso de suelo (Zamora *et al.*, 2008). La transformación de la cubierta vegetal en México y el mundo ha sido impulsada, en gran parte por el crecimiento de la población y algunas de sus

consecuencias, tales como la demanda de alimentos y la ampliación de la infraestructura (SEMARNAT, 2006).

Los ecosistemas que más extensión pierden cada año son los bosques y las selvas. El problema de la deforestación se agrava particularmente en las selvas, mientras que los bosques en zonas de montaña y en las regiones áridas y semiáridas, son afectados principalmente por la degradación, que a final de cuentas es sólo una etapa anterior a la deforestación (FAO, 2004). Del año de 1993 al año 2000 fueron transformadas 29,087,098 hectáreas de diferentes selvas, siendo así uno de los tipos de vegetación que más extensión pierde cada año (Velázquez *et al.*, 2002). Según la Carta de Uso Actual del Suelo y Vegetación serie III, para 2002 aún se conservaba poco más del 56% de las selvas, lo que en teoría representaría una pérdida histórica neta de aproximadamente 250 mil kilómetros cuadrados de selvas (SEMARNAT, 2006; INEGI, 2001).

Las prácticas antrópicas más comunes son: el establecimiento de cultivos anuales, la expansión de pastizales para la ganadería extensiva, el crecimiento de las áreas urbanas y la expansión de la infraestructura de vías de comunicación, además de un aprovechamiento inadecuado de los recursos forestales (Zamora *et al.*, 2008). Las actividades humanas se traducen por la emisión a la biosfera de numerosas sustancias cuya presencia altera los ciclos biogeoquímicos y es la razón de contaminaciones muy diversas (Dajoz y Leiva, 2003). Una consecuencia importante del aumento del transporte de nutrimentos hacia grandes profundidades es la reducción de la calidad del agua de los mantos subterráneos. Esto se debe a que el agua que tiene una concentración demasiado elevada de nutrimentos muchas veces es tóxica.

Otro fenómeno en el que se pueden percibir los efectos regionales de la deforestación es el azolve de los ríos, lagos y presas como resultado de la erosión hídrica. La acumulación de lodo en estos cuerpos de agua disminuye su capacidad de almacenar el líquido, lo cual incrementa a su vez el riesgo de que se presenten inundaciones en tierras bajas (Valverde *et al.*, 2005). A su vez, los contaminantes pueden ser sustancias tóxicas y no biodegradables que se acumulan en los ecosistemas. También puede tratarse de sustancias que están normalmente presentes en la biosfera pero en concentraciones bajas. Éstas no pueden ser controladas por los ciclos biogeoquímicos cuando se vuelven demasiado abundantes (Dajoz y Leiva, 2003).

La alteración de los ciclos biogeoquímicos por parte del hombre también incide en la calidad del agua de lluvia. La combustión excesiva del petróleo, carbón y gas natural y en menor medida los incendios, liberan a la atmósfera grandes cantidades de dióxido de azufre, dióxido de nitrógeno y ácido sulfhídrico. En la atmósfera, estos compuestos reaccionan y forman ácido sulfúrico y ácido nítrico. La presencia de estos ácidos en la atmósfera reduce el pH del agua de lluvia (Valverde *et al.*, 2005).

Para la búsqueda de soluciones a los problemas ambientales, es necesaria la comprensión del funcionamiento y dinámica de los ecosistemas, así como las tasas de cambios que ocurren en ellos. Se debe ser capaz de comprender los procesos que se llevan a cabo en los ecosistemas y la interacción de las diversas partes que lo conforman (Parra, 2003). Ante esta problemática resulta importante tomar acciones encaminadas al análisis del funcionamiento de los diferentes tipos de vegetación y comprender sus flujos internos, de esta forma es posible crear planes de manejo que sean sostenibles, así como planes de regeneración de los ecosistemas que se han perdido en estos tiempos.

III. JUSTIFICACIÓN

La deforestación es un problema que aqueja a las selvas en México, perdiendo cada vez más cobertura (FAO, 2004). No existen estudios sobre el ciclo interno de nutrimentos en estos ecosistemas, que permitan comprender su funcionamiento. En el estado de Oaxaca, el cambio de uso de suelo es la principal razón por la cual se fragmenta y reduce esta cobertura vegetal. Por tal motivo, resulta importante estudiar y comprender el funcionamiento de estos ecosistemas. Una parte fundamental que debe analizarse en estos sistemas ecológicos son los ciclos biogeoquímicos, ya que ellos ayudan a la homeostasia. A su vez, se debe examinar el papel que juegan las especies vegetales en el aporte de nutrimentos. Una vez hecho esto, se podrá comprender el estado y funcionamiento de la selva mediana subcaducifolia y de este modo, elaborar propuestas de manejo y ser capaces de regenerar este ecosistema y recuperar las coberturas vegetales que se han perdido en los últimos años.

IV. HIPÓTESIS

Si la humedad en el ambiente y el aporte de hojarasca cambian a lo largo del tiempo, entonces las tasas de mineralización específicas y liberación de nutrimentos esenciales (N, P, K, Ca y Mg) serán variables a lo largo del año.

V. OBJETIVO GENERAL

Evaluar el ciclo interno de los nutrimentos N, P, K, Ca y Mg en la selva mediana subcaducifolia del municipio de Putla Villa de Guerrero, Oaxaca.

5.1 Objetivos particulares

1. Determinar la composición florística y estructura de la selva mediana subcaducifolia.
2. Identificar el tipo de suelo que se encuentra en el área de estudio.
3. Evaluar el desfronde de la selva mediana subcaducifolia en estudio a lo largo de un ciclo anual.
4. Determinar la velocidad de descomposición del mantillo a lo largo del año.
5. Determinar la influencia del pH y humedad del suelo en la descomposición del mantillo en este ecosistema.
6. Evaluar la dinámica de los macronutrimentos (Nitrógeno, Fósforo, Potasio, Calcio y Magnesio) en hojarasca, mantillo y suelo, para conocer su variación a lo largo de un ciclo anual.

VI. MATERIAL Y MÉTODOS

6.1 Descripción del área de estudio

El municipio de Putla Villa de Guerrero (Figura 1) se encuentra localizado al suroeste del Estado de Oaxaca, en la coordenada 97°55' longitud oeste, 17°01' latitud norte, a una altura de 750m. Limita al norte con el municipio de Santiago Juchtlahuaca, San Martín Itunyoso y Heroica Ciudad de Tlaxiaco; al sur con Andrés Cabecera Nueva; al oriente con Santa Lucía Monte Verde y San Andrés Cabecera Nueva; al poniente con Constanza del Rosario, el estado de Guerrero, Santa María Zacatepec y Mesones Hidalgo. La superficie total del municipio es de 884.15 kilómetros cuadrados y la superficie del municipio en relación con el estado es del 0.92 %. Destacan los cerros de la Campana con 960 m, cerro Tinaja a 920 m, cerro Pájaro a 1,300 m y el cerro Castillo a 785 m. Putla Villa de Guerrero se encuentra en la margen izquierda del río Putla o Copala, que en su parte baja toma el nombre de río Zapote o de la Cuchara y vierte sus aguas en el Tolotepec. Su suelo es regado por numerosos arroyos que se unen al río Verde, cuyas aguas que vierte permiten que los suelos sean fértiles, aptos para la agricultura y la ganadería. Su clima es templado y cálido, con una temperatura media anual de 20°C y presenta lluvias en verano y principios de otoño. Predomina la vegetación boscosa con especies como: pino, cedro, oyamel, encino, higo, palma y varias especies de gramíneas. También se presenta selva mediana subcaducifolia. El tipo de suelo predominante en el municipio es el Luvisol órtico (Arriaga *et al.*, 2000).

La zona de estudio se ubica al sur de la cabecera municipal a un kilómetro al occidente de la población Unión Nacional entre las coordenadas: 16°59'26"N, 97°53'55"W a 707msnm; 16°59'23"N, 97°53'56"W a 735msnm; 16°59'17"N, 97°53'51"W a 721msnm; 16°59'17"N, 97°53'55"W a 738msnm. El predio fue cultivado con café hace aproximadamente 50 años, momento desde el cual la selva se encuentra en regeneración. Parte de la vegetación arbórea fue utilizada para proporcionar sombra al cultivar y tiene una edad mucho mayor. El área que ocupa la selva es de aproximadamente 5 hectáreas, tiene una fisiografía cóncava-plana, en la parte occidental se presenta un lomerío de no más de 20 m de altura respecto a la porción plana del predio.

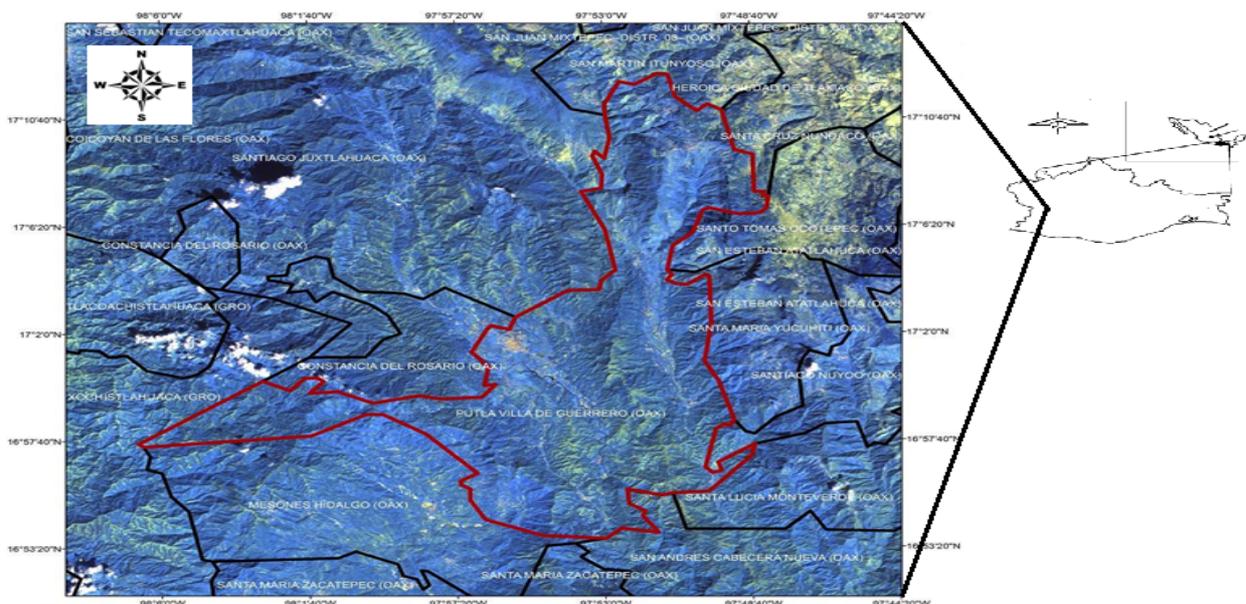


Figura 1. Ubicación del municipio Putla Villa de Guerrero dentro del estado de Oaxaca.

6.2 Trabajo de campo

6.2.1 Caracterización de la vegetación

Se aplicó la técnica de parcelas anidadas para conocer el área mínima de muestreo. Se definió la intensidad de muestreo al obtener la curva de especies-área, una vez que quedó representada más del 95% de las especies (Cox, 2002). Se procedió a muestrear la vegetación: el estrato arbóreo en cuadrantes considerando el área mínima obtenida (20 X 20 m), el estrato arbustivo en tres cuadrantes de 4 X 4 m y finalmente el herbáceo considerando cinco cuadrantes de un metro cuadrado, ubicados (cuadrantes arbustivos y herbáceos) dentro de cada área de muestreo de la vegetación arbórea. De este modo se cuantificó el número de especies e individuos de vegetación arbórea, arbustiva y herbácea, y se midieron los siguientes parámetros ecológicos: fuste, área basal, altura, cobertura y diámetro a la altura de pecho (DAP); para arbustos y herbáceas: altura y cobertura. A lo largo del año se recolectaron y herborizaron cinco especímenes de cada una de las especies para su determinación taxonómica en el herbario FEZA.

6.2.2 Muestreo de suelo para su caracterización física y química

Se realizó la apertura de un perfil de suelo, mismo que se georeferenció con un GPS Maguellan Map 130. El perfil fue descrito morfológicamente con base en Cuanalo de la Cerda (1990) e identificado utilizando la clave de la WRB, versión 2007. Se tomaron muestras simples de cada uno de los horizontes genéticos para su posterior traslado al laboratorio y caracterizarlo físico-químicamente.

6.2.3 Ciclo de nutrientes, producción de hojarasca y descomposición del mantillo

Se colocaron 15 trampas de un metro cuadrado para recolectar mensualmente la hojarasca durante un ciclo anual (Figura 2), con la finalidad de cuantificar el desfronde promedio y la cantidad de N, P, K, Ca y Mg que retorna al suelo por esta vía. Se colectó la hojarasca que cayó en cada una de las trampas y se trasladaron al laboratorio. Para estimar la velocidad de mineralización del mantillo, este fue colectado bajo cada una de las trampas en cuatro fechas de muestreo: Al momento de colocar las trampas (marzo), antes de la época de lluvias (abril), durante la época húmeda (junio) y finalmente, cuando la temporada de lluvia finalizó (octubre). Para esta finalidad el área bajo la trampa se dividió en cuatro cuadrantes. Las muestras de mantillo fueron colectadas utilizando un muestreador de 20 X 20 cm de lado (400cm², Figura 2). A su vez, fueron tomadas muestras de suelo mineral (de la misma área donde se retiró el mantillo) a diferentes profundidades: 0-10, 10-20 y 20-30 cm. Se formaron muestras compuestas al mezclar las muestras simples de suelo procedentes de las trampas 1 a 5, 6 a 10 y 11 a 15 en tres fechas a saber: abril (época seca), junio (al inicio de la época húmeda) y octubre (al final de la época húmeda). En cada caso las muestras fueron transportadas al laboratorio en bolsas de plástico previamente etiquetadas.



Figura 2. Trampa recolectora de hojarasca y muestreador de mantillo.

6.3 Trabajo de laboratorio

6.3.1 Caracterización de la vegetación

Los ejemplares de la vegetación recolectados se identificaron utilizando claves taxonómicas, así como con revisiones de grupos taxonómicos bajo la asesoría de personal especializado del herbario FEZA. La determinación se cotejó con las colecciones del herbario FEZA. La ortografía correcta de los nombres científicos fue corroborada en el Índice Internacional de Nombres de Plantas (IPNI por sus siglas en inglés).

6.3.2 Tratamiento preliminar y análisis de las muestras de suelo

Antes de realizar cualquier tipo de análisis físico y químico, las muestras simples de suelo de cada horizonte genético presente en el perfil, así como las muestras compuestas del suelo tomadas a lo largo del ciclo anual, fueron secadas al aire, molidas y tamizadas en una malla con abertura de 2.00mm de diámetro (malla 10) de acero inoxidable (NOM-021-SEMARNAT-2000). Se procedió posteriormente a realizar las determinaciones físico-químicas utilizando los métodos que se describen a continuación:

Porcentaje de pedregosidad. Las muestras de suelo secas a temperatura ambiente fueron pesadas y tamizadas. Separada la pedregosidad, se lavó con agua corriente hasta quitar el suelo excedente y se secó en estufa a 105°C. Posteriormente se pesa y se calcula la diferencia de pesos del total de suelo seco al horno y de la pedregosidad seca en estufa para sí obtener el porcentaje de pedregosidad (Llorca y Bautista, 2006).

Color por comparación con las tablas de Munsell (1975). El color fue medido en seco y en húmedo (a capacidad de campo) comparando con cartas de colores estándar de Munsell.

Contenido de humedad por el método gravimétrico. De cada muestra traída de campo, antes de ser secadas a temperatura ambiente, se tomó una masa conocida, se pesó y se secó en estufa a 105°C. Una vez seca se calculó el porcentaje de humedad por diferencia de peso (INE, 2006).

Retención de humedad. Para este análisis se tomaron muestras de 30g de suelo, se saturaron de agua y se dejaron drenar libremente durante 48 horas, momento en el cual se les registra su peso, posteriormente se secaron en estufa a 105°C por 48 horas. Mediante las diferencias de peso se obtuvo el porcentaje retención de humedad (Anderson e Ingram, 1993).

Textura por el método del hidrómetro de Bouyoucos basado en la ley de Stoke. Consta de dos fases, la primera es la destrucción de la estructura del suelo mediante la oxidación de la materia orgánica con H₂O₂ y eliminación de los cationes floculantes a través de la adición de los agentes dispersantes oxalato de sodio y metafosfato de sodio; la segunda consistió en la separación de las partículas por agitación mecánica, finalmente se cuantifican las densidades de las partículas del suelo con el densímetro aprovechando su sedimentación diferencial (Bouyoucos, 1962).

Densidad aparente (DA) por el método del cilindro. Se fundamenta en el conocimiento de la masa exacta de suelo que está contenida en un volumen conocido, conservando su estructura y composición, de manera que se altere lo menos posible el espacio poroso que en campo existe (Llorca y Bautista, 2006).

Densidad real (DR) por el método del picnómetro. Se basa en el volumen conocido de una masa de suelo seco en estufa por desplazamiento de un líquido (NOM-021-SEMARNAT-2000).

Porcentaje de espacio poroso (EP). Se calcula usando los resultados de la densidad aparente y la densidad real que se obtengan con anterioridad, mediante la siguiente fórmula: %E.P.= (1-D.A./D.R.) X 100 (Nuñez, 1985).

Conductividad eléctrica (CE) por medio de su extracto de saturación (Jackson, 1982). La determinación se basa en la ley de Ohm, que establece que la resistencia eléctrica de una solución es inversamente proporcional a su concentración de sales. Se realizó obteniendo la solución del suelo a partir de su punto de saturación y determinando la conductividad del extracto con electrodos de constante (K) conocida y calculando la CE con la corrección de su temperatura en el momento de la determinación.

pH por el método electrométrico en agua relación 1:2 (Jackson, 1982). Consiste en reposar 10 g de suelo en 20 mL de agua, agitando cada cinco minutos, con lo cual los iones H⁺ que están fácilmente disponibles pasan a la solución al lavar el suelo. Enseguida se midió el pH con un potenciómetro calibrado con dos soluciones amortiguadoras (pH 4 y pH 7), en virtud de que el pH de los suelos de la zona son ácidos (Rivera, 2010).

Capacidad de intercambio catiónico (CIC) por el método de versenato. Se fundamenta en reemplazar los cationes intercambiables adicionando iones Ca²⁺, eliminando el exceso de CaCl₂ con alcohol etílico al 96%, y finalmente se sustituyen los iones Ca²⁺ por iones Na⁺ que se filtró y se valoran con versenato (Jackson, 1982).

Materia orgánica (MO) por el método de Walkley-Black (1934) vía húmeda. Se basa en la reducción del Cr: $K_2Cr_2O_7 + H_2SO_4 \rightarrow K_2SO_4 + Cr_2(SO_4)_3 + 4H_2O + 3/2O_2$; una reacción parcial con un agente oxidante, considerando que la MO se comporta como un hidrato de carbono se tiene: $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O$ y por último la valoración del exceso de oxidante con una sal ferrosa.

6.3.3 Pretratamiento de hojarasca y mantillo

Hojarasca y mantillo recolectados en campo se secaron a temperatura ambiente para posteriormente pesar cada muestra y proceder a separar sus constituyentes (hojas, tallos, corteza, flores y frutos). Todos los componentes se pesaron individualmente para conocer el porcentaje de cada uno de ellos.

50 g de muestra simple de mantillo y hojarasca, en donde estuvieron representados proporcionalmente por sus componentes, fueron molidas mecánicamente para hacer muestras compuestas. Las muestras compuestas se formaron al mezclar las muestras simples procedentes de las trampas 1 a 3, 4 a 6, 7 a 9, 10 a 12 y 13 a 15 en cuatro fechas de muestreo: marzo (al momento de poner las trampas), abril (época seca), junio (al inicio de la época húmeda) y octubre (al final de la época húmeda).

6.3.4 Ciclo de nutrimentos

6.3.4.1 Muestras compuestas de suelo

A cada muestra compuesta formada a partir de cinco submuestras se les practicó el análisis físico, químico y nutrimental que consistió en:

Nitrógeno total (Nt) por el método semi-micro Kjendahl modificado para incluir nitratos. Consiste en realizar una digestión de la muestra con $H_2SO_4/C_7H_6O_3$, para posteriormente hacer una destilación con NaOH que desplaza a los iones NH_4^+ , los cuales se cuantifican por titulación con $H_2SO_4 0.05N$ (IRENAT-Colegio de Postgraduados, 1993).

Fósforo (P) disponible. Mediante el método de Bray y Kurt I modificado. El fósforo se extrae con una solución de fluoruro de amonio y se realiza la cuantificación por colorimetría del complejo fosfo-vanadomolibdato en espectrofotómetro (Olsen y Sommers, 1982).

Potasio (K), Calcio (Ca) y Magnesio (Mg) totales. La extracción se realizó utilizando acetato de amonio 1N pH 7 (Chapman, 1965) y posteriormente se cuantificaron por espectrofotometría de absorción atómica.

Contenido de humedad por el método gravimétrico (INE, 2006). De cada muestra traída de campo, antes de ser secadas a temperatura ambiente, se tomó una masa conocida, se pesó y se secó en estufa a $105^\circ C$. Una vez seca se calculó el porcentaje de humedad por diferencia de peso.

Conductividad eléctrica (CE) por medio de su extracto de saturación (Jackson, 1982). La determinación se basa en la ley de Ohm, que establece que la resistencia eléctrica de una solución es inversamente proporcional a su concentración de sales. Se realizó obteniendo la solución del suelo a partir de su punto de saturación y determinando la conductividad del extracto con electrodos de constante (K) conocida y calculando la CE con la corrección de su temperatura en el momento de la determinación.

pH por el método electrométrico en agua relación 1:2 (Jackson, 1982). Consiste en reposar 10 g de suelo en 20 mL de agua, agitando cada cinco minutos, con lo cual los iones H^+ que están fácilmente disponibles pasan a la solución al lavar el suelo. Enseguida se midió el pH con un

potenciómetro calibrado con dos soluciones amortiguadoras (pH 4 y pH 7), en virtud de que el pH de los suelos de la zona son ácidos (Rivera, 2010).

Capacidad de intercambio catiónico (CIC) por el método de versenato. Se fundamenta en reemplazar los cationes intercambiables adicionando iones Ca^{2+} , se eliminó el exceso de CaCl_2 con alcohol etílico al 96%, y finalmente se sustituyen los iones Ca^{2+} por iones Na^+ que se filtró y se valoran con versenato (Jackson, 1982).

Materia orgánica (MO) por el método de Wlackley-Black (1934) vía húmeda. Se basa en la reducción del Cr: $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7 + \text{H}_2\text{SO}_4 \rightarrow \text{K}_2\text{SO}_4 + \text{Cr}_2(\text{SO}_4)_3 + 4\text{H}_2\text{O} + 3/2\text{O}_2$; una reacción parcial con un agente oxidante, considerando que la MO se comporta como un hidrato de carbono se tiene: $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2 \rightarrow 6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O}$ y por último la valoración del exceso de oxidante con una sal ferrosa.

6.3.4.2 Hojarasca y mantillo

A las muestras de hojarasca y muestras compuestas de mantillo previamente molidas se les cuantificaron los siguientes nutrimentos utilizando los métodos que se indica:

Nitrógeno total (Nt) por el método semi-micro Kjendahl modificado para incluir nitratos. Consiste en realizar una digestión de la muestra con $\text{H}_2\text{SO}_4/\text{C}_7\text{H}_6\text{O}_3$, para posteriormente hacer una destilación con NaOH que desplaza a los iones NH_4^+ , los cuales se cuantifican por titulación con $\text{H}_2\text{SO}_4 0.05\text{N}$ (IRENAT-Colegio de Postgraduados, 1993).

Fósforo (P) disponible por el método de Molibdato - Vanadato de amonio. Las muestras de tejido vegetal se someten a digestión húmeda con $\text{HNO}_3/\text{HClO}_4$ en relación 2:1, donde se efectúa la liberación del fósforo y otros elementos minerales. Los nutrimentos se cuantifican por espectrofotometría de absorción atómica a partir del extracto (Chapman y Pratt, 1973).

Potasio (K), Calcio (Ca) y Magnesio (Mg) totales. Las muestras de tejido vegetal se someten a digestión con $\text{HNO}_3/\text{HClO}_4$ en relación 2:1, donde se efectúa la liberación de potasio, calcio, magnesio y otros elementos minerales. Los nutrimentos se cuantificaron por espectrofotometría de absorción atómica a partir del extracto (Chapman y Pratt, 1973).

6.4. Trabajo de gabinete

6.4.1 Caracterización de la vegetación de la selva

Para cada especie, utilizando los datos tomados en campo, se les realizaron los cálculos de densidad relativa, dominancia relativa y frecuencia relativa, para finalmente calcular el valor de importancia de cada una de ellas (Cox, 2002; Montasedo y Fredericksen, 2000). Las fórmulas que se usaron fueron las siguientes:

$$\text{Densidad} = \text{Número de individuos de una especie} / \text{Área de muestreo}$$

$$\text{Densidad Relativa} = (\text{Densidad para una especie} / \text{Densidad para todas las especies}) \times 100$$

$$\text{Dominancia} = \text{Cobertura para una especie} / \text{Área de muestreo}$$

Dominancia Relativa= (Dominancia para una especie / Dominancia para todas las especies)X100

Frecuencia= Número de cuadrantes en que aparece una especie / Número total de cuadrantes

Frecuencia Relativa= (Valor de frecuencia para una especie / Valor total de frecuencia de todas las especies)X100

Valor de Importancia = Densidad Relativa + Dominancia Relativa + Frecuencia Relativa

Con los datos registrados en campo de altura, cobertura para árboles, arbustos y herbáceas y el diámetro a la altura del pecho (DAP, para el caso de árboles), además de los valores de densidad, dominancia y frecuencia de cada especie, se realizó un perfil de vegetación de la selva, para así poder mostrar la estratificación del sitio, esto con ayuda del programa CorelDraw X4.

6.4.2 Producción de hojarasca y descomposición del mantillo

Con los datos obtenidos de la producción de hojarasca, se construyó una curva de desfronde mensual a lo largo del año, mientras que con los resultados producidos de la masa de mantillo a lo largo del año, se elaboró una gráfica que muestra el decaimiento de éste a través del tiempo que duró el estudio. En cada caso se puntualizó la presencia de todos sus componentes (hojas, tallos, flores, frutos y corteza). También, se calculó la velocidad de descomposición del mantillo mediante el modelo exponencial simple de Olson (1963):

$$\ln(x_t/x_0) = -k t$$

Donde:

X₀= Peso en el tiempo inicial (gramos).

X_t= Peso final (gramos).

t= tiempo de descomposición.

k= Velocidad de descomposición.

Se efectuó un análisis de varianza (ANDEVA) con los datos de hojarasca y mantillo, para así encontrar diferencias significativas respecto a las épocas en las que se realizaron los muestreos, con ayuda del programa STATGRAPHICS PLUS versión 5.1.

6.4.3 Ciclo de nutrientes

Con los resultados cuantitativos de nutrientes N, P, K, Ca y Mg en hojarasca, mantillo y suelo se elaboraron curvas que muestran el comportamiento de éstos a través del ciclo anual. A su vez se realizó un análisis de varianza (ANDEVA) para ver si existen o no diferencias significativas entre los nutrientes presentes en cada almacén, las épocas del año y las propiedades químicas del suelo. El análisis de varianza es esencialmente un procedimiento estadístico que descompone una suma total de cuadros en componentes asociados con fuente de variación reconocida y se considera una forma de comprobar estadísticamente las diferencias entre las medias de las variables en estudio (Marques, 2004). Esto se logró mediante el uso del programa STATGRAPHICS PLUS versión 5.1.

VII. RESULTADOS

7.1 Composición florística de la selva

Se registraron 54 especies pertenecientes a 36 familias. Las familias que presentaron mayor número de especies: Rubiaceae (cinco), Fabaceae (cuatro), Actinidaceae (tres), Araceae (tres), Flacuortiaceae (tres), Melastomataceae (dos), Meliaceae (dos), Orchidaceae (dos), Sapindaceae (dos) y Zingiberaceae (dos). En el estrato arbóreo se registraron 98 individuos, mientras que en el arbustivo 178 y 102 en el herbáceo (Cuadro 1). En cuanto al muestreo que se realizó por cuadrantes se registró que el número de familias para el cuadrante número uno fue 19, en el cuadrante dos 15, el cuadrante tres presentó 18, mientras que en el cuatro se registraron 22 familias. Una vez realizados los cálculos de densidad relativa, dominancia relativa y frecuencia relativa por cuadrante, se obtuvo el valor de importancia (IVI) de todas las especies que se registraron, se estimaron los valores más altos para *Hymenaea courbaril* en los cuadrantes uno, dos y tres (Cuadros 2, 3 y 4) mientras que en el cuadrante cuatro el mayor IVI fue para *Homalium senarium* (Cuadro 5). En todos los casos se debió al valor de dominancia que presentaron en sus respectivos sitios. El segundo lugar en valor de importancia correspondió a *Syzygium jambos* en los cuadrantes uno y dos, mientras que, *Syngonium podophyllum* ocupó este sitio en el cuadrante tres (Cuadro 4) y *Coffea arabica* en el cuadrante cuatro (Cuadro 5). En todos los casos, este alto valor se debió a la densidad. En tercer lugar se presentó *Andira inermis* en el cuadrante uno, también por su densidad, *Dendropanax arboreus* en el cuadrante dos por su dominancia, *Syzygium jambos* en el cuadrante tres por su densidad y *Cecropia obtusifolia* en el cuadrante cuatro por su dominancia. En el cuarto puesto las especies que se presentaron fueron *Coccoloba barbadensis* en el cuadrante uno por el valor de frecuencia que obtuvo, *Syngonium podophyllum* por su valor de densidad en el cuadrante dos, *Andira inermis* en el cuadrante tres por su densidad y *Cupania glabra* en el cuadrante cuatro por la frecuencia que presentó. A su vez, se realizó el cálculo de densidad relativa, dominancia relativa, frecuencia relativa y valor de importancia de todas las especies que se registraron en el fragmento de la selva que se estudió, o sea, se sumaron todos los individuos que presentó una especie, así como sus coberturas. De esta forma se pudieron realizar los cálculos correspondientes (Cuadro 6). Este análisis se realizó con el propósito de compararlo con los resultados arrojados por cada uno de los cuadrantes antes mencionados (Cuadro 7). De esta forma se encontró que las cuatro especies con mayor valor de importancia son: *Hymenaea courbaril*, *Syzygium jambos*, *Coffea arabica* y *Syngonium podophyllum*. También se encontró que *Homalium senarium* se encuentra en el quinto lugar en valor de importancia, a diferencia del análisis por cuadrante, donde se registró en todos los cuadrantes de la selva, pero en el cuadrante cuatro fue la especie que presentó el IVI más alto.

De acuerdo con el perfil de vegetación (Figura 3) la selva mediana subcaducifolia esta conformada por tres estratos principales: 1) Árbóreo; 2) Arbustivo y 3) Herbáceo. La mayor altura presentada en el estrato arbóreo se encuentra entre los 35 y 40 m y la menor entre los cinco y seis metros. Las especies presentes en este estrato son: *Trichilia havanensis*, *Homalium senarium*, *Cupania glabra*, *Coccoloba barbanensis*, *Guarea glabra*, *Hymenaea courbaril*, *Bursera simaruba*, *Mangifera indica*, *Saurauia serrata*, *Ocotea veraguensis*, *Lacistema aggregatum*, *Casearia arguta*, *Dendropanax arboreus*, *Calophyllum brasiliense*, *Clethra mexicana*, *Saurauia aspera*, *Saurauia villosa*, *Enterolobium ciclocarpum*, *Croton draco*, *Cecropia obtusifolia*, *Acacia cornigera*, *Pouteria sapota*, *Ficus sp.* y *Lafoensia puniceifolia*.

El estrato arbustivo tuvo una altura entre uno y cuatro metros y las especies presentes en este son: *Trichilia havanensis*, *Andira inermis*, *Homalium senarium*, *Mapouria graciliflora*, *Saurauia villosa*, *Lacistema aggregatum*, *Cupania glabra*, *Coccoloba barbanensis*, *Clidemia hirta*, *Syzygium jambos*, *Godmania aesculifolia*, *Hymenaea courbaril*, *Dendropanax arboreus*, *Coffea arabica*, *Jaltomata procumbens*, *Saurauia serrata*, *Heliconia latispatha*, *Conostegia xalapensis*, *Hamelia patens*, *Barleria micans*, *Costus scarber*, *Chiococa alba*, *Piper scabrum*, *Parathesis rekoj*, *Rauwolfia tetraphylla*, *Psychotria sp.*, *Hirtella racemosa* y *Saurauia aspera*. Cabe aclarar que dentro de este estrato se tomo como arbusto a una especie de bejuco, que es *Monstera adansonii*. El estrato herbáceo presentó una altura menor de un metro y las especies pertenecientes en este son: *Andira inermis*, *Trichilia havanensis*, *Mapouria graciliflora*, *Lacistema aggregatum*, *Cupania glabra*, *Clidemia hirta*, *Platythelys vaginata*, *Syngonium podophyllum*, *Gouania lupuloides*, *Commelina rufipes var. rufipes*, *Calathea saconuscum*, *Coffea arabica*, *Renealmia aromatica*, *Ctenitis subincisa* y *Enterolobium ciclocarpum*. En este mismo estrato se encontraron algunos individuos de bejuocos y fueron registrados como herbáceas, estas son: *Philodendron scandens* y *Syngonium podophyllum*. Los árboles presentaron bejuocos (Figura 3). El porcentaje de presencia de bejuocos en árboles fue de 85% y las especies registradas fueron las siguientes: *Monstera adansonii*, *Philodendron scandens* y *Syngonium podophyllum*.

Cuadro 1. Especies registradas en la selva mediana subcaducifolia.

FAMILIA	ESPECIE	A	a	h	Total	% en selva
ACANTHACEAE	<i>Barleria micans</i>		1		1	0.27
ACTINIDACEAE	<i>Saurauia aspera</i>	1	1		2	0.53
	<i>S. serrata</i>	1	1		2	0.27
	<i>S. villosa</i>		12	1	13	3.45
ANACARDIACEAE	<i>Mangifera indica</i>	6			6	1.59
APOCYNACEAE	<i>Rauwolfia tetraphylla</i>		1		1	0.27
ARACEAE	<i>Monstera adansonii</i>			1	1	0.27
	<i>Philodendron scandens</i>			5	5	1.33
	<i>Syngonium podophyllum</i>			46	46	12.23
ARALIACEAE	<i>Dendropanax arboreus</i>	9			9	2.39
BIGNONIACEAE	<i>Godmania aesculifolia</i>		10		10	2.65
BURSERACEAE	<i>Bursera simaruba</i>	5			5	1.33
CECROPIACEAE	<i>Cecropia obtusifolia</i>	8			8	2.12
CHRYSOBALANACEAE	<i>Hirtella racemosa</i>		1		1	0.27
CLETHRACEAE	<i>Clethra mexicana</i>	1			1	0.27
CLUSIACEAE	<i>Calophyllum brasiliense</i>	2			2	0.53
COMMELINACEAE	<i>Commelina rufipes var. rufipes</i>			1	1	0.27
COSTACEAE	<i>Costus scaber</i>		1		1	0.27
DRYOPTERIDACEAE	<i>Ctenitis subincisa</i>			1	1	0.27
EUPHORBIACEAE	<i>Croton draco</i>	1			1	0.27

A= árboles, a= arbustos y h=hierbas

Cuadro 1. Continuación.

FAMILIA	ESPECIE	A	a	h	Total	% en selva
FABACEAE	<i>Acacia cornigera</i>	1			1	0.27
	<i>Andira inermis</i>		7	14	21	5.58
	<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	1		1	2	0.53
	<i>Hymenaea courbaril</i>	26	3		29	7.71
FLACOURTIACEAE	<i>Casearia arguta</i>	3			3	0.79
	<i>Homalium senarium</i>	7	8	1	16	4.25
	<i>Lacistema aggregatum</i>	3	9	1	13	3.45
HELICONIACEAE	<i>Heliconia latispatha</i>		2		2	0.27
LAURACEAE	<i>Ocotea veraguensis</i>	1			1	0.27
LYTHRACEAE	<i>Lafoensia puniceifolia</i>	1			1	0.27
MARANTHACEAE	<i>Calathea soconuscum</i>			2	2	0.53
MELASTOMATACEAE	<i>Clidemia hirta</i>		6	3	9	2.39
	<i>Conostegia xalapensis</i>		1		1	0.27
MELIACEAE	<i>Guarea glabra</i>	7			7	1.86
	<i>Trichillia havanensis</i>	2	5	3	10	2.65
MORACEAE	<i>Ficus obtusifolia</i>	1			1	0.27
MYRSINACEAE	<i>Parathesis rekoii</i>		1		1	0.27
MYRTACEAE	<i>Syzygium jambos</i>		46		46	12.23
ORCHIDACEAE	<i>Beloglottis costaricensis</i>			1	1	0.27
	<i>Platythelys vaginata</i>			8	8	2.12
PIPERACEAE	<i>Piper scabrum</i>		1		1	0.27
POLYGONACEAE	<i>Coccoloba barbadensis</i>	2	20		22	5.85
RHAMNACEAE	<i>Gouania lupuloides</i>			3	3	0.8
RUBIACEAE	<i>Chiococca alba</i>		1		1	0.27
	<i>Coffea arabica</i>		25	4	29	7.71
	<i>Hamelia patens</i>		1		1	0.27
	<i>Mapouria graciliflora</i>		2	1	3	0.8
	<i>Psychotria sp.</i>		1		1	0.27
SAPINDACEAE	<i>Cupania glabra</i>	8	9	2	19	5.05
	<i>Serjania cardiospermoides</i>		1		1	0.27
SAPOTACEAE	<i>Pouteria sapota</i>	1			1	0.27
SOLANACEAE	<i>Jaltomata procumbens</i>		1		1	0.27
ZINGIBERACEAE	<i>Hedychium coronarium</i>			1	1	0.27
	<i>Renealmia aromatica</i>			2	2	0.53
Total= 36	54	98	178	102	378	100%

A= árboles, a= arbustos y h=hierbas

Cuadro 2. Valores de importancia registrados para las especies presentes en el cuadrante número uno.

ESPECIES	DENSIDAD RELATIVA	DOMINANCIA RELATIVA	FRECUENCIA RELATIVA	VALOR DE IMPORTANCIA
<i>Hymenaea courbaril</i>	14,285	41,359	9,620	65,265
<i>Syzygium jambos</i>	15,384	7,110	5,781	28,276
<i>Andira inermis</i>	8,791	1,842	7,701	18,334
<i>Coccoloba barbadensis</i>	6,593	2,849	7,701	17,144
<i>Lacistema aggregatum</i>	6,593	2,442	7,701	16,737
<i>Guarea glabra</i>	3,296	7,456	5,781	16,535
<i>Coffea arabica</i>	5,494	2,619	5,781	13,896
<i>Mangifera indica</i>	2,197	7,658	3,839	13,695
<i>Godmania aesculifolia</i>	6,593	2,374	3,839	12,806
<i>Trichilia havanensis</i>	3,296	3,204	5,781	12,282
<i>Cupania glabra</i>	3,296	4,949	3,839	12,085
<i>Homalium senarium</i>	2,197	3,647	3,839	9,684
<i>Saurauia serrata</i>	2,197	3,103	3,839	9,140
<i>Clidemia hirta</i>	2,197	0,564	3,839	6,601
<i>Mapouria graciliflora</i>	2,197	0,415	3,839	6,452
<i>Ocotea veraguensis</i>	1,098	3,426	1,919	6,444
<i>Bursera simaruba</i>	1,098	3,224	1,919	6,242
<i>Gouania lupuloides</i>	3,296	0,338	1,919	5,554
<i>Platythelys vaginata</i>	3,296	0,124	1,919	5,341
<i>Syngonium podophyllum</i>	2,197	0,0584	1,919	4,175
<i>Heliconia latispatha</i>	1,098	0,483	1,919	3,502
<i>Jaltomata procumbens</i>	1,098	0,403	1,919	3,421
<i>Hedychium coronarium</i>	1,098	0,302	1,919	3,320
<i>Beloglottis costaricensis</i>	1,098	0,040	1,919	3,058

Cuadro 3. Valores de importancia registrados para las especies presentes en el cuadrante número dos.

ESPECIES	DENSIDAD RELATIVA	DOMINANCIA RELATIVA	FRECUENCIA RELATIVA	VALOR DE IMPORTANCIA
<i>Hymenaea courbaril</i>	7,070	28,442	9,437	44,950
<i>Syzygium jambos</i>	18,181	7,455	5,671	31,308
<i>Dendropanax arboreus</i>	6,060	16,498	7,554	30,113
<i>Syngonium podophyllum</i>	16,161	0,544	9,437	26,143
<i>Coccoloba barbadensis</i>	6,060	4,310	5,671	16,042
<i>Bursera simaruba</i>	2,020	8,592	3,765	14,379
<i>Calophyllum brasiliense</i>	2,020	8,592	3,765	14,379
<i>Cupania glabra</i>	4,040	2,584	7,554	14,179
<i>Saurauia villosa</i>	6,060	1,976	5,671	13,708
<i>Lacistema aggregatum</i>	4,040	4,605	3,765	12,412
<i>Homalium senarium</i>	3,030	2,811	5,671	11,513
<i>Coffea arabica</i>	5,050	2,117	3,765	10,933
<i>Guarea glabra</i>	2,020	4,124	3,765	9,910
<i>Trichilia havanensis</i>	3,030	0,955	5,671	9,657
<i>Clidemia hirta</i>	4,040	0,852	3,765	8,658
<i>Gondmania aesculifolia</i>	4,040	1,598	1,882	7,521
<i>Andira inermis</i>	2,020	0,618	3,765	6,404
<i>Mangifera indica</i>	1,010	1,374	1,882	4,267
<i>Casearia arguta</i>	1,010	1,031	1,882	3,924
<i>Hamelia patens</i>	1,010	0,446	1,882	3,339
<i>Conostegia xalapensis</i>	1,010	0,395	1,882	3,288
<i>Serjania cardiospermoides</i>	1,010	0,068	1,882	2,961

Cuadro 4. Valores de importancia registrados para las especies presentes en el cuadrante número tres.

ESPECIES	DENSIDAD RELATIVA	DOMINANCIA RELATIVA	FRECUENCIA RELATIVA	VALOR DE IMPORTANCIA
<i>Hymenaea courbaril</i>	8,035	39,666	9,261	56,964
<i>Syngonium podophyllum</i>	25	1,253	9,261	35,514
<i>Syzygium jambos</i>	12,5	6,123	5,565	24,189
<i>Andira inermis</i>	9,821	1,669	9,261	20,752
<i>Bursera simaruba</i>	1,785	11,178	3,695	16,660
<i>Mangifera indica</i>	2,678	7,933	5,565	16,178
<i>Cupania glabra</i>	4,464	5,950	3,695	14,110
<i>Homalium senarium</i>	4,464	3,083	5,565	13,113
<i>Trichilia havanensis</i>	3,571	1,402	7,413	12,388
<i>Coffea arabica</i>	3,571	2,145	5,565	11,282
<i>Dendropanax arboreus</i>	1,785	5,409	3,695	10,890
<i>Coccoloba barbadensis</i>	3,571	0,847	5,565	9,984
<i>Saurauia villosa</i>	3,571	1,402	3,709	8,683
<i>Casearia arguta</i>	1,785	2,884	3,695	8,366
<i>Platythelys vaginata</i>	4,464	0,160	1,847	6,472
<i>Guarea glabra</i>	0,892	2,524	1,847	5,265
<i>Clethra mexicana</i>	0,892	2,163	1,847	4,904
<i>Saurauia aspera</i>	0,892	2,163	1,847	4,904
<i>Clidemia hirta</i>	1,785	0,432	1,847	4,066
<i>Lacistema aggregatum</i>	0,892	0,540	1,847	3,281
<i>Barleria micans</i>	0,892	0,360	1,847	3,101
<i>Chiococa alba</i>	0,892	0,360	1,847	3,101
<i>Costus scarber</i>	0,892	0,270	1,847	3,011
<i>Commelina rufipes var. rufipes</i>	0,892	0,072	1,847	2,812

Cuadro 5. Valores de importancia registrados para las especies presentes en el cuadrante número cuatro.

ESPECIES	DENSIDAD RELATIVA	DOMINANCIA RELATIVA	FRECUENCIA RELATIVA	VALOR DE IMPORTANCIA
<i>Homalium senarium</i>	8	20,660	11,348	40,008
<i>Coffea arabica</i>	20	7,867	11,348	39,216
<i>Cecropia obtusifolia</i>	10,666	16,415	7,557	34,640
<i>Cupania glabra</i>	9,333	4,375	9,441	23,150
<i>Coccoloba barbadensis</i>	8	3,878	3,767	15,645
<i>Lafoensia puniceifolia</i>	1,333	11,772	1,883	14,989
<i>Philodendron scandens</i>	6,666	0,654	7,557	14,878
<i>Lacistema aggregatum</i>	2,666	3,597	3,767	10,031
<i>Saurauia villosa</i>	4	0,699	3,767	8,467
<i>Pouteria sapota</i>	1,333	5,232	1,883	8,449
<i>Croton Draco</i>	1,333	4,578	1,883	7,795
<i>Renealmia aromatica</i>	2,666	0,869	3,767	7,304
<i>Guarea glabra</i>	1,333	3,924	1,883	7,141
<i>Enterolobium ciclocarpum</i>	2,666	2,354	1,883	6,904
<i>Calathea saconuscum</i>	2,666	0,307	3,767	6,741
<i>Ficus obtusifolia</i>	1,333	3,270	1,883	6,487
<i>Acacia cornigera</i>	1,333	2,616	1,883	5,833
<i>Saurauia aspera</i>	1,333	1,111	1,883	4,328
<i>Mapouria graciliflora</i>	1,333	0,732	1,883	3,949
<i>Piper scabrum</i>	1,333	0,719	1,883	3,936
<i>Parathesis rekoi</i>	1,333	0,654	1,883	3,871
<i>Rauwolfia tetraphylla</i>	1,333	0,654	1,883	3,871
<i>Hirtella racemosa</i>	1,333	0,654	1,883	3,871
<i>Monstera adansonii</i>	1,333	0,654	1,883	3,871
<i>Dendropanax arboreus</i>	1,333	0,588	1,883	3,805
<i>Psychotria sp.</i>	1,333	0,490	1,883	3,707
<i>Clidemia hirta</i>	1,333	0,359	1,883	3,576
<i>Ctenitis subincisa</i>	1,333	0,307	1,883	3,524

Cuadro 6. Valores encontrados para las especies presentes toda la selva.

ESPECIES	DENSIDAD RELATIVA	DOMINANCIA RELATIVA	FRECUENCIA RELATIVA	VALOR DE IMPORTANCIA
<i>Hymenaea courbaril</i>	7,692	30,473	3,398	41,564
<i>Syzygium jambos</i>	12,201	5,809	5,118	23,130
<i>Coffea arabica</i>	7,692	3,161	7,944	18,797
<i>Andira inermis</i>	12,201	0,537	5,118	17,857
<i>Homalium senarium</i>	4,244	5,919	6,244	16,407
<i>Cupania glabra</i>	5,039	4,435	6,244	15,720
<i>Coccoloba barbadensis</i>	5,835	2,877	6,818	15,531
<i>Syngonium podophyllum</i>	5,570	1,134	5,671	12,376
<i>Lacistema aggregatum</i>	3,448	2,729	4,545	10,723
<i>Dendropanax arboreus</i>	2,387	6,592	1,699	10,679
<i>Bursera simaruba</i>	1,326	6,603	1,699	9,628
<i>Trichilia havanensis</i>	2,652	1,508	5,118	9,279
<i>Guarea glabra</i>	1,856	4,488	2,272	8,617
<i>Saurauia villosa</i>	3,448	1,104	3,972	8,525
<i>Mangifera indica</i>	1,591	4,642	1,699	7,933
<i>Clidemia hirta</i>	2,387	0,580	3,398	6,366
<i>Godmania aesculifolia</i>	2,652	1,087	1,699	5,439
<i>Cecropia obtusifolia</i>	2,122	2,589	0,552	5,264
<i>Platythelys vaginata</i>	2,122	0,077	1,699	3,899
<i>Philodendron scandens</i>	1,326	0,103	2,272	3,702
<i>Calophyllum brasiliense</i>	0,530	2,579	0,552	3,662
<i>Casearia arguta</i>	0,795	1,134	1,126	3,056
<i>Mapouria graciliflora</i>	0,795	0,221	1,699	2,717
<i>Lafoensia puniceifolia</i>	0,265	1,857	0,552	2,675
<i>Saurauia serrata</i>	0,530	0,794	1,126	2,451
<i>Saurauia aspera</i>	0,530	0,794	1,126	2,451
<i>Renealmia aromatica</i>	0,530	0,137	1,126	1,793
<i>Calathea saconuscum</i>	0,530	0,048	1,126	1,705
<i>Ocotea veraguensis</i>	0,265	0,876	0,552	1,695
<i>Pouteria sapota</i>	0,265	0,825	0,552	1,643
<i>Croton Draco</i>	0,265	0,722	0,552	1,540
<i>Enterolobium ciclocarpum</i>	0,530	0,371	0,552	1,454
<i>Clethra mexicana</i>	0,265	0,619	0,552	1,437
<i>Gouania lupuloides</i>	0,795	0,086	0,552	1,435
<i>Ficus obtusifolia.</i>	0,265	0,515	0,552	1,333
<i>Acacia cornigera</i>	0,265	0,412	0,552	1,230
<i>Hamelia patens</i>	0,265	0,134	0,552	0,952
<i>Heliconia latispatha</i>	0,265	0,123	0,552	0,941
<i>Conostegia xalapensis</i>	0,265	0,118	0,552	0,936
<i>Piper scabrum</i>	0,265	0,113	0,552	0,931
<i>Barleria micans</i>	0,265	0,103	0,552	0,921
<i>Parathesis rekoii</i>	0,265	0,103	0,552	0,921
<i>Rauwolfia tetraphylla</i>	0,265	0,103	0,552	0,921
<i>Hirtella racemosa</i>	0,265	0,103	0,552	0,921
<i>Jaltomata procumbens</i>	0,265	0,103	0,552	0,921
<i>Chiococa alba</i>	0,265	0,103	0,552	0,921
<i>Monstera adansonii</i>	0,265	0,103	0,552	0,921
<i>Psychotria sp.</i>	0,265	0,077	0,552	0,895
<i>Costus scarber</i>	0,265	0,077	0,552	0,895
<i>Hedychium coronarium</i>	0,265	0,077	0,552	0,895
<i>Ctenitis subincisa</i>	0,265	0,048	0,552	0,866
<i>Commelina rufipes var. rufipes</i>	0,265	0,020	0,552	0,838
<i>Serjania cardiospermoides</i>	0,265	0,020	0,552	0,838
<i>Beloglottis costaricensis</i>	0,265	0,010	0,552	0,828

Cuadro 7. Comparación de las especies con IVI más altos en los cuatro cuadrantes y en toda la selva, ordenadas de mayor a menor según su sitio. Sólo se presentan las 28 especies con IVI más altos para toda la selva.

ESPECIES DE TODA LA SELVA	ESPECIES CUADRANTE 1	ESPECIES CUADRANTE 2	ESPECIES CUADRANTE 3	ESPECIES CUADRANTE 4
<i>Hymenaea courbaril</i>	<i>Hymenaea courbaril</i>	<i>Hymenaea courbaril</i>	<i>Hymenaea courbaril</i>	<i>Homalium senarium</i>
<i>Syzygium jambos</i>	<i>Syzygium jambos</i>	<i>Syzygium jambos</i>	<i>Syngonium podophyllum</i>	<i>Coffea arabica</i>
<i>Coffea arabica</i>	<i>Andira inermis</i>	<i>Dendropanax arboreus</i>	<i>Syzygium jambos</i>	<i>Cecropia obtusifolia</i>
<i>Andira inermis</i>	<i>Coccoloba barbadensis</i>	<i>Syngonium podophyllum</i>	<i>Andira inermis</i>	<i>Cupania glabra</i>
<i>Homalium senarium</i>	<i>Lacistema aggregatum</i>	<i>Coccoloba barbadensis</i>	<i>Bursera simaruba</i>	<i>Coccoloba barbadensis</i>
<i>Cupania glabra</i>	<i>Guarea glabra</i>	<i>Bursera simaruba</i>	<i>Mangifera indica</i>	<i>Lafoensia puniceifolia</i>
<i>Coccoloba barbadensis</i>	<i>Coffea arabica</i>	<i>Calophyllum brasiliense</i>	<i>Cupania glabra</i>	<i>Philodendron scandens</i>
<i>Syngonium podophyllum</i>	<i>Mangifera indica</i>	<i>Cupania glabra</i>	<i>Homalium senarium</i>	<i>Lacistema aggregatum</i>
<i>Lacistema aggregatum</i>	<i>Godmania aesculifolia</i>	<i>Saurauia villosa</i>	<i>Trichillia havanensis</i>	<i>Saurauia villosa</i>
<i>Dendropanax arboreus</i>	<i>Trichillia havanensis</i>	<i>Lacistema aggregatum</i>	<i>Coffea arabica</i>	<i>Pouteria sapota</i>
<i>Bursera simaruba</i>	<i>Cupania glabra</i>	<i>Homalium senarium</i>	<i>Dendropanax arboreus</i>	<i>Croton Draco</i>
<i>Trichillia havanensis</i>	<i>Homalium senarium</i>	<i>Coffea arabica</i>	<i>Coccoloba barbadensis</i>	<i>Renealmia aromatica</i>
<i>Guarea glabra</i>	<i>Saurauia serrata</i>	<i>Guarea glabra</i>	<i>Saurauia villosa</i>	<i>Guarea glabra</i>
<i>Saurauia villosa</i>	<i>Clidemia hirta</i>	<i>Trichillia havanensis</i>	<i>Casearia arguta</i>	<i>Enterolobium ciclocarpum</i>
<i>Mangifera indica</i>	<i>Mapouria graciliflora</i>	<i>Clidemia hirta</i>	<i>Platythelys vaginata</i>	<i>Calathea saconuscum</i>
<i>Clidemia hirta</i>	<i>Ocotea veraguensis</i>	<i>Godmania aesculifolia</i>	<i>Guarea glabra</i>	<i>Ficus obtusifolia</i>
<i>Godmania aesculifolia</i>	<i>Bursera simaruba</i>	<i>Andira inermis</i>	<i>Clethra mexicana</i>	<i>Acacia cornigera</i>
<i>Cecropia obtusifolia</i>	<i>Gouania lupuloides</i>	<i>Mangifera indica</i>	<i>Saurauia aspera</i>	<i>Saurauia aspera</i>
<i>Platythelys vaginata</i>	<i>Platythelys vaginata</i>	<i>Casearia arguta</i>	<i>Clidemia hirta</i>	<i>Mapouria graciliflora</i>
<i>Philodendron scandens</i>	<i>Syngonium podophyllum</i>	<i>Hamelia patens</i>	<i>Lacistema aggregatum</i>	<i>Piper scabrum</i>
<i>Calophyllum brasiliense</i>	<i>Heliconia latispatha</i>	<i>Conostegia xalapensis</i>	<i>Barleria micans</i>	<i>Parathesis rekoii</i>
<i>Casearia arguta</i>	<i>Jaltomata procumbens</i>	<i>Serjania cardiospermoides</i>	<i>Chiococa alba</i>	<i>Rauwolfia tetraphylla</i>
<i>Mapouria graciliflora</i>	<i>Hedychium coronarium</i>		<i>Costus scarber</i>	<i>Hirtella racemosa</i>
<i>Lafoensia puniceifolia</i>	<i>Beloglottis costaricensis</i>		<i>Commelina rufipes</i> var. <i>rufipes</i>	<i>Monstera adansonii</i>
<i>Saurauia serrata</i>				<i>Dendropanax arboreus</i>
<i>Saurauia aspera</i>				<i>Psychotria sp.</i>
<i>Renealmia aromatica</i>				<i>Clidemia hirta</i>
<i>Calathea saconuscum</i>				<i>Ctenitis subincisa</i>

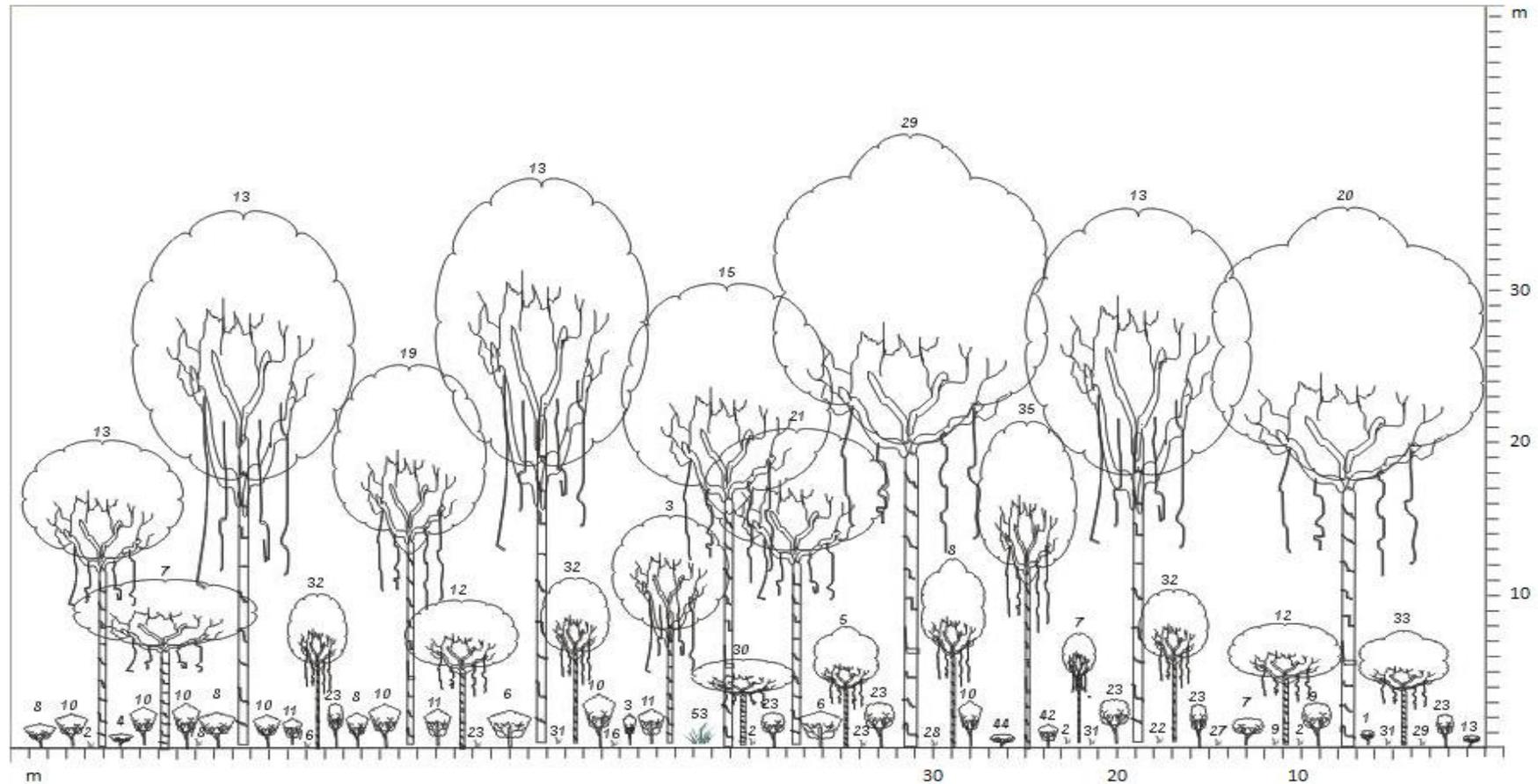


Figura 3. Perfil de vegetación la selva mediana subcaducifolia estudiada en aproximadamente 200 m de norte a sur. Se representaron con números a todas las especies: 1. *Trichilia havanensis*, 2. *Andira inermis*, 3. *Homalium senarium*, 4. *Mapouria graciliflora*, 5. *Saurauia villosa*, 6. *Lacistema aggregatum*, 7. *Cupania glabra*, 8. *Coccoloba barbadensis*, 9. *Clidemia hirta*, 10. *Syzygium jambos*, 11. *Godmania aesculifolia*, 12. *Guarea glabra*, 13. *Hymenaea courbaril*, 14. *Casearia arguta*, 15. *Dendropanax arboreus*, 16. *Platythelys vaginata*, 17. *Syngonium podophyllum*, 18. *Gouania lupuloides*, 19. *Bursera simaruba*, 20. *Calophyllum brasiliense*, 21. *Mangifera indica*, 22. *Calathea saconuscum*, 23. *Coffea arabica*, 24. *Conostegia xalapensis*, 25. *Barleria micans*, 26. *Piper scabrum*, 27. *Renealmia aromatica*, 28. *Ctenitis subincisa*, 29. *Enterolobium ciclocarpum*, 30. *Croton draco*, 31. *Philodendron scandens*, 32. *Cecropia obtusifolia*, 33. *Acacia cornigera*, 34. *Pouteria sapota*, 35. *Ficus sp.*, 36. *Clethra mexicana*, 37. *Commelina rufipes var. rufipes*, 38. *Parathesis rekoi*, 39. *Rauwolfia tetraphylla*, 40. *Psychotria sp.*, 41. *Hirtella racemosa*, 42. *Jaltomata procumbens*, 43. *Costus scarber*, 44. *Saurauia serrata*, 45. *Hedychium coronarium*, 46. *Ocotea veraguensis*, 47. *Hamelia patens*, 48. *Chiococa alba*, 49. *Serjania cardiospermoides*, 50. *Lafoensia puniceifolia*, 51. *Monstera adansonii*, 52. *Saurauia arpera*, 53. *Heliconia latispatha*, 54. *Beloglottis costaricensis*.

7.2 Caracterización y descripción morfológica del perfil de suelo

El suelo presente en la selva se identificó como un fluvisol. Estos se desarrollan sobre depósitos aluviales y tienen una débil diferenciación entre sus horizontes. El material parental lo constituyen depósitos recientes, de origen fluvial, marino o lacustre, en el caso de esta selva es de origen fluvial, ya que hay presencia de un río muy cercano a ella.

Cuadro 8. Descripción del perfil de suelo de la selva mediana subcaducifolia.

Fecha de descripción y muestreo	14 de marzo de 2009
Ubicación	19° 59´ 10´ N; 97° 54´ 06´ W
Altitud	725 m
Pendiente	4%
Exposición	Este
Drenaje superficial	Normal
Drenaje interno	Bien drenado
Material original	Arenas con cuarzo, feldespatos y micas
Origen del suelo	Depósitos fluviales (sedimentaria)
Permeabilidad	Muy rápida
Región fisiográfica	Sierra Madre del Sur
Erosión	Ausente
Uso actual	Forestal. Selva en regeneración desde hace más de 50 años
Vegetación	Selva Mediana Subcaducifolia
Tipo de suelo	Fluvisol



En el cuadro 10 y 11 se muestran las propiedades físicas y químicas del perfil de suelo de la selva. El suelo tiene una capacidad alta para retener humedad, un buen porcentaje de espacio poroso y muy poca pedregosidad. También se presenta un pH ácido, así como una baja capacidad de intercambio catiónico y contenido de materia orgánica, estas últimas tienen su máximo valor en la parte superficial del suelo y descienden con la profundidad.

Cuadro 9. Descripción morfológica del perfil de suelo de la selva mediana subcaducifolia.

Horizonte	Profundidad (cm)	Descripción
O	7	Horizonte orgánico formado por una primera capa superficial de mantillo de 5 cm de espesor, conformada por hojas, ramas, fragmentos de tallos y frutos. Todos los restos están poco alterados y puede reconocerse con facilidad la especie vegetal que le ha dado origen. Se reconoce una segunda capa de 1 cm de espesor de material orgánico fragmentado, en ella se puede reconocer la especie vegetal que le dio origen a través de un examen cuidadoso. Una tercer capa de 1 cm de espesor de material profundamente alterado (humus), en donde ya no es posible reconocer su origen.
A1	0-10	Transición al Horizonte A2 de ≈ 2 cm, con estructura poliédrica moderadamente desarrollada, pedregosidad menor al 1%, consistencia blanda en seco y muy friable en húmedo, textura migajón-arenosa, muy abundantes las raíces muy finas (más de 100/dm ²) y finas (más de 30/dm ²) y muy gruesas de hasta 7 cm de diámetro (pocas). La porosidad, representada por macroporos y microporos son muy frecuentes; los macroporos están entre los agregados, de orientación caótica intersticiales, suelo bien drenado, ligeramente húmedo.
A2	10-60	Transición al horizonte C de ≈ 5 cm, de estructura poliédrica bien desarrollada, consistencia ligeramente dura, suelo con textura migajón-arenosa, pedregosidad del 3%, poros numerosos, macroporos tubulares en 25-30 dm ² , de 1-3 cm de diámetro, oblicuos y horizontales dentro de los agregados, permeabilidad rápida o muy rápida, raíces finas a muy gruesas, suelo bien drenado.
C	60-100	Suelo ligeramente húmedo, textura migajón-arenosa, pedregosidad de 5% de hasta 10 cm de diámetro, estructura moderadamente desarrollada, poliédrica, ligeramente dura en seco y friable en húmedo, poros frecuentes (microporos y macroporos), los macroporos son tubulares de 0.5-1 cm de diámetro, aproximadamente en 10 dm ² , oblicuos continuos dentro de los agregados, permeabilidad rápida a muy rápida, raíces comunes en ≈ 20 dm ² , delgadas a gruesas (5 mm de diámetro) suelo bien drenado.

Cuadro 10. Características físicas del perfil de suelo de la selva mediana subcaducifolia.

H	Color		Humedad (%)	% H ₂ O a c.c.	D.A. (g/cc)	D.R. (g/cc)	% E.P.	% Textura			Clase textural	Pedregosidad (%)
	Seco	Húmedo						Arena	Limo	Arcilla		
A1	10YR5/2 Café grisáceo	10YR2/2 Café muy oscuro	3.30	63.52	1.036	2.631	60.6	61.84	24	14.16	Migajón arenosa	3.27
A2	10YR5/3 Café	10YR3/3 Café oscuro	1.62	50.39	1.156	2.631	56.04	68.56	15.64	15.8	Migajón arenosa	5.89
C	10YR5/4 Café amarillento	10YR3/4 Café amarillento oscuro	3.30	48.43	1.126	2.777	59.43	66.56	11.64	15.8	Migajón arenosa	1.6

D.A.= Densidad aparente; D.R.= Densidad real; E.P.= Espacio poroso.

Cuadro 11. Características químicas del perfil de suelo de la selva mediana subcaducifolia.

H	M.O. (%)	pH 1:2 (H ₂ O)	pH 1:2 (KCl)	C.I.C. (cmol/kg)	C.E. (μS)
A1	5.451	5.71	4.79	13.88	321
A2	2.277	4.82	3.96	7.56	127.3
C	1.656	4.70	4	6	155.8

M.O.= Materia orgánica; C.I.C.= Capacidad de intercambio catiónico; C.E.= Conductividad eléctrica.

7.3 Producción de hojarasca

Se registró una producción de hojarasca de 20487.1 g/15m²/año y extrapolando este resultado se tiene un total de desfronde de 13.658 ton/ha/año. El componente que tiene mayor presencia en el desfronde son las hojas y representaron el 56.88% del total. Las ramas conforman 20.64%, los frutos 15.7%, las flores 6.33% y la corteza 0.45% (Cuadro 12). Se presentó un mayor desfronde en la época seca (Figura 8) en los meses de diciembre a marzo. Los contrastes encontrados en el desfronde indican épocas marcadas del año, además de estrategias de supervivencia por parte de la vegetación cuando hay condiciones desfavorables y los recursos son escasos.

En la Figura 4 se pueden observar dos picos en el desfronde, uno durante los meses de abril a junio, en el cual hay una mayor presencia de frutos, lo que indica que en estos meses se tiene el periodo de maduración de estos componentes y el otro pico se presenta en los meses de octubre a febrero, cuando ocurre una mayor caída de hojas. Las flores se presentan mayormente en los meses de abril, enero y febrero, lo que indica que esta época es de floración. La caída de ramas es un poco más constante durante el año, así como la corteza.

El análisis de varianza (Cuadro 12) indica que existen diferencias estadísticamente significativas entre los pesos que se presentan en las diferentes fechas de muestreo que se realizaron en la selva. En la Figura 5 se observa que existen grupos de fechas de muestreo en donde las medias son cercanas. Un grupo lo forman las fecha uno, cinco, seis, siete, ocho y doce, otro las fechas dos a cuatro y un último con las fechas nueve a once. Aún así, es evidente la diferencia significativa que existe.

Cuadro 12. Producción de hojarasca durante el año estudiado.

PRODUCCIÓN DE HOJARASCA (15 DE MARZO DE 2009 – 14 DE MARZO DE 2010)						
Fecha de muestreo	Hojas	Ramas	Frutos	Flores	Corteza	Total
29-mar-2009 (día 15)	430	116	345	191	3	1085
28-abr-09 (día 35)	618	440	801	431	4	2294
23-may-09 (día 70)	661,5	299,2	841,5	75,3	10,7	1888,2
26-jun-09 (día 104)	642,6	290,7	817,5	73,2	10,3	1834,3
31-jul-09 (día 139)	247	424	34	12	2	719
6-sep-09 (día 176)	595	385	23	1	8	1012
11-oct-09 (día 211)	695	289	230	18	1,5	1233,5
30-oct-09 (día 230)	1149	349	66	33,5	20	1617,5
11-dic-09 (día 272)	1900	397	41,5	65	21	2424,5
19-ene-10 (día 311)	2167,2	577,6	5,9	194,5	5,4	2950,6
28-feb-10 (día 351)	2222,8	592,4	6	199,5	5,6	3026,3
14-mar-10 (día 365)	324	69,2	4,6	3,6	0,8	402,2
Total (g/15 m²)	11652,1	4229,1	3216	1297,6	92,3	20487,1
Total (ton/ha/año)	7.768	2.819	2.144	0.865	0.0615	13.658
Porcentaje de aporte	56,88%	20,64%	15,7%	6,33%	0,45%	100%

Fisher= 27.12 Valor p= 0.0000

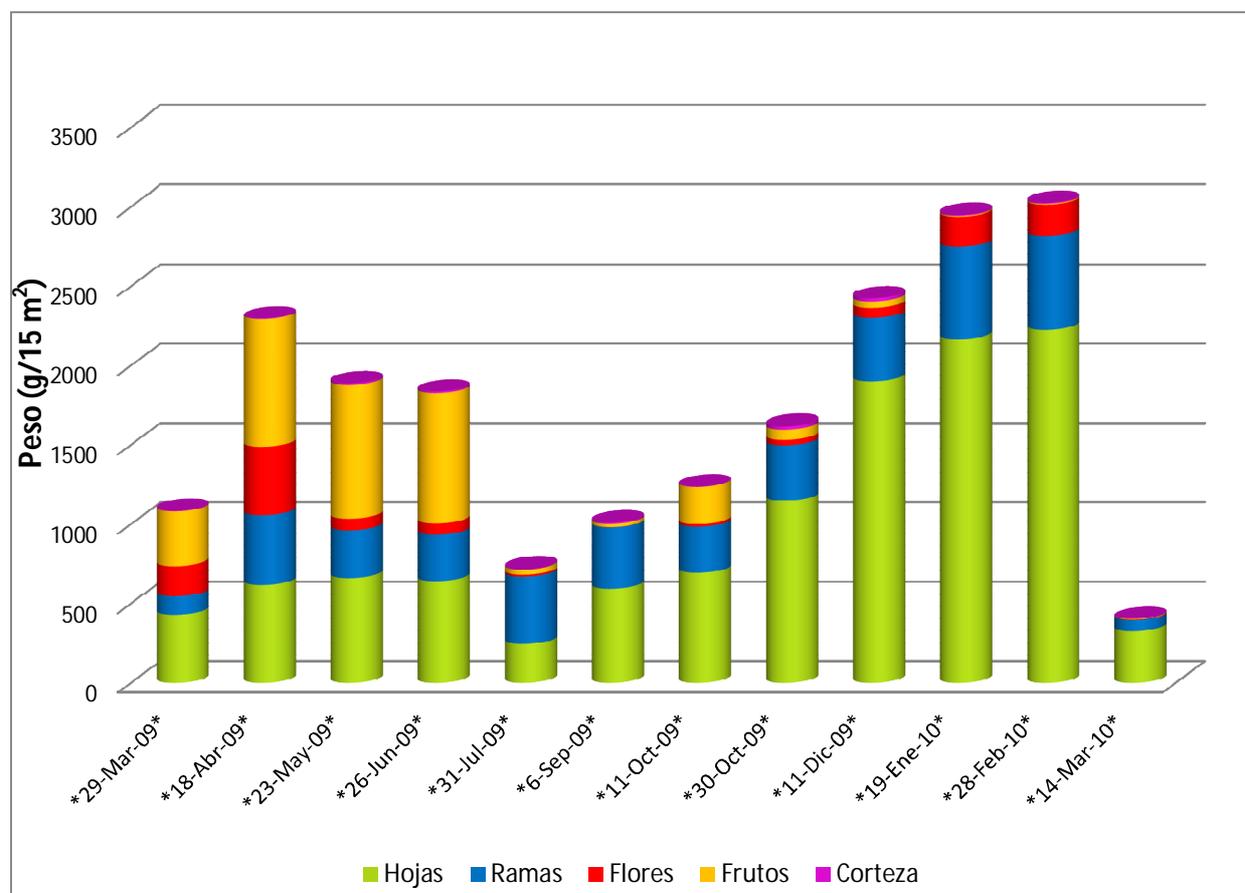


Figura 4. Producción de hojarasca durante el ciclo anual en estudio. En cada fecha de muestreo se separan los pesos registrados de los diferentes componentes.

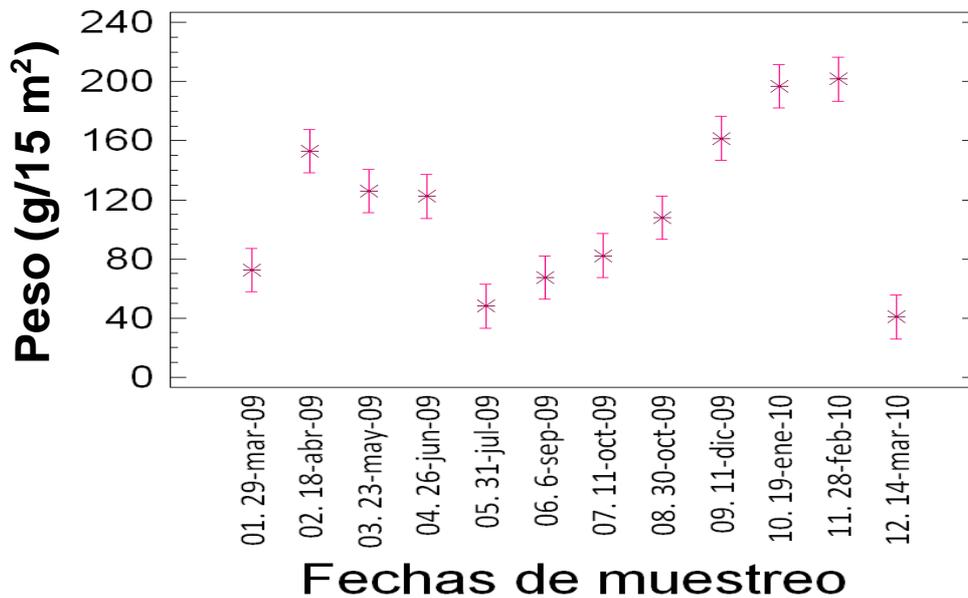


Figura 5. Medias (\pm desviación estándar) de los pesos de hojarasca registrados en las doce fechas de muestreo.

7.4 Descomposición de mantillo

Se obtuvo un peso inicial de mantillo (temporada seca, muestreo de marzo) de 1765 g/0.6 m², momento en que se colocaron las trampas recolectoras de hojarasca. Al extrapolar éste valor a una hectárea, se obtienen 29.41 ton. Del mes de marzo al mes de abril se mineralizó el 10.48% del mantillo, mientras que de marzo a junio, en plena época húmeda, desapareció el 20.79% y de marzo a octubre, en donde está por finalizar la época de lluvias, se mineralizó el 31.21% (Cuadro 13). Por lo tanto 551 g / 0.6m² / año de mantillo (9.18 ton/ha/año) fueron mineralizados.

La miscelánea es el componente que mayor presencia tuvo en los diferentes muestreos que se realizaron a lo largo del año. Las ramas estuvieron presentes de forma constante en las diferentes fechas en que se realizó el estudio, lo cual indica que este componente tiene una tasa de descomposición muy lenta. Los frutos están menos representados en el mantillo y su tasa de descomposición es ligeramente superior a la de las ramas. Las hojas estuvieron presentes en el muestro inicial en cantidades significativas, pero en los muestreos realizados posteriormente su presencia fue menor, lo cual indica que se degradan con mayor facilidad comparado con otros componentes. Las flores se presentan en menor cantidad y al igual que las hojas, éstas son biodegradadas rápidamente (Figura 6).

El análisis de varianza indicó que existen diferencias significativas entre los pesos de mantillo que se registraron en los diferentes muestreos a lo largo del año (Cuadro 13). En la Figura 7 se muestran las diferencias de medias entre los diferentes muestreos de mantillo en la selva.

Cuadro 13. Pesos registrados de mantillo en las diferentes fechas de muestreo.

Fecha de muestreo	Miscelánea	Hojas	Ramas	Frutos	Flores	Corteza	Cantidad de mantillo (g/0.6m ²)	Cantidad de mantillo (ton/ha)	Mineralización acumulada (%)
14-mar-09	814	401	425	80	32	13	1765	29.41	0
18-abr-09	805	274	393	68	30	10	1580	26.33	10.48
26-jun-09	789	156	377	61	8	7	1398	23.3	20.79
11-oct-09	755	90	335	32	1	1	1214	20.23	31.21
Razón Fisher= 3.74 Valor p= 0.0161									

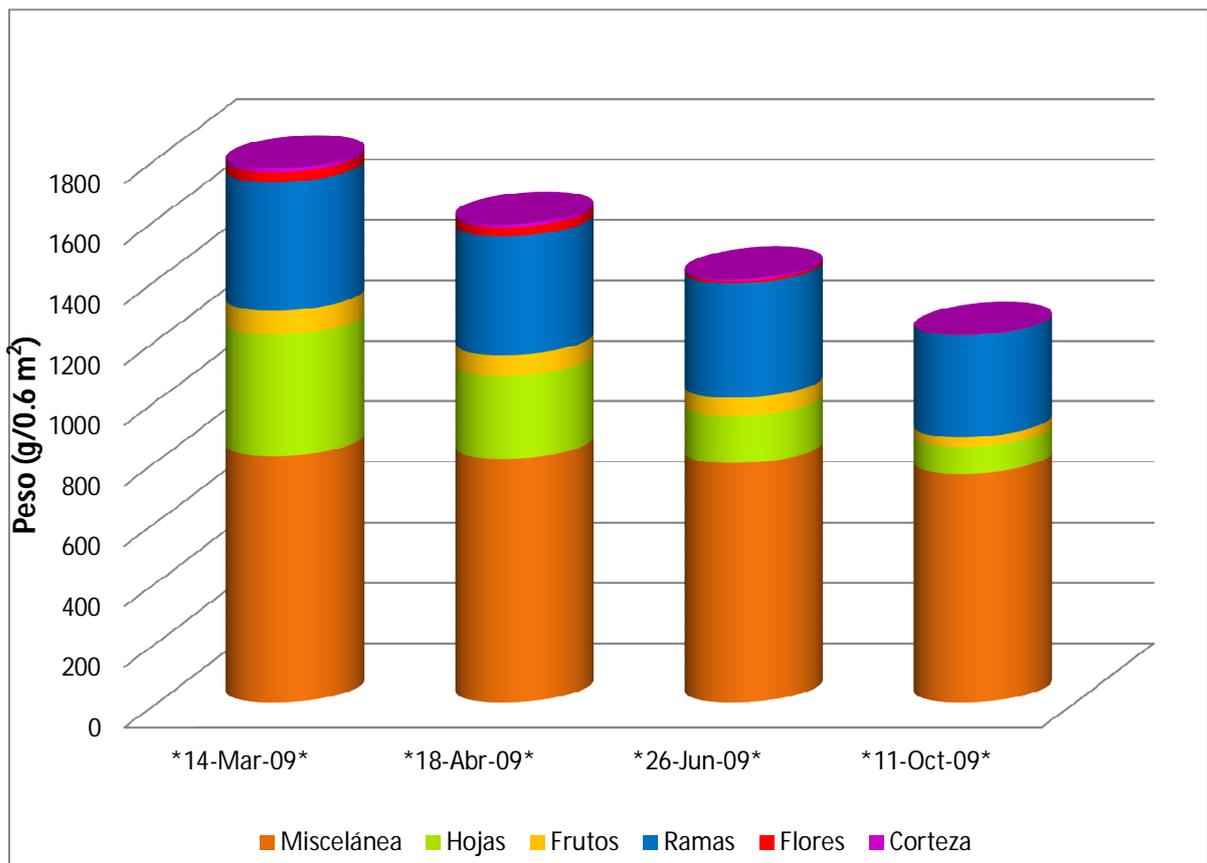


Figura 6. Registro de pesos de mantillo y su descomposición. En cada fecha de muestreo se separan los pesos registrados de los diferentes componentes.

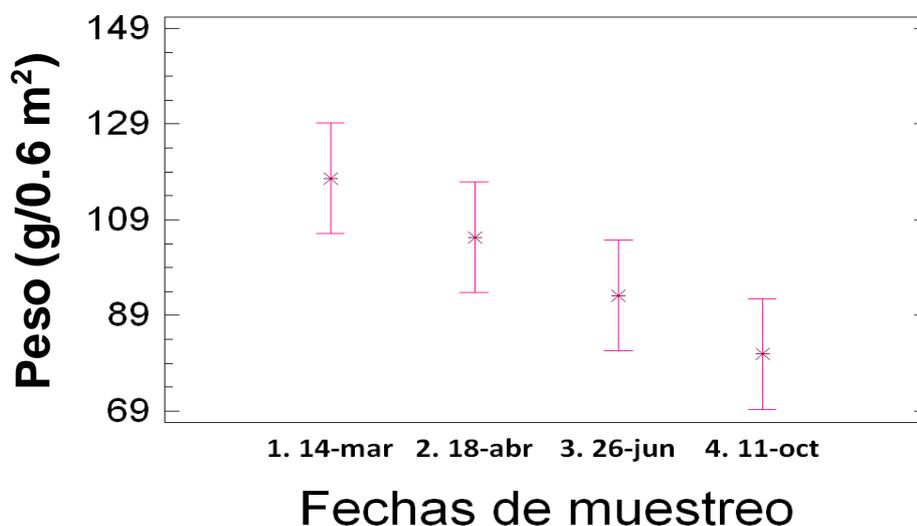


Figura 7. Medias (\pm desviación estándar) de los pesos de mantillo de las cuatro fechas de muestreo.

7.4.1 Tasas de descomposición de mantillo

En el Cuadro 14 se presentan las tasas de descomposición de cada componente presente en el mantillo de la selva, así como en su totalidad. Se observa que los valores registrados en el intervalo de marzo a abril, en plena temporada seca, son menores en comparación con el intervalo de abril a junio (inicio de época de lluvias) y este, a su vez es menor que el de junio a octubre, donde finalizaba la temporada lluviosa. En este último intervalo de tiempo (junio-octubre) se presentan mayores tasas de descomposición en este último en todos los componentes den mantillo, así como en los pesos totales.

Cuadro 14. Tasas de descomposición de los componentes de mantillo y en su totalidad en las diferentes fechas de muestreo.

	Miscelánea	Hojas	Ramas	Frutos	Flores	Corteza	Total (g/0.6m ²)
18-abr-09 (día 35)	0.018790	0.643625	0.274664	0.132296	0.109073	0.443407	0.160692
26-jun-09 (día 104)	0.052719	1.595581	0.458260	0.2025418	2.342900	1.046204	0.382433
11-oct-09 (día 216)	0.127163	2.525184	1.548573	0.402160	5.857251	4.334881	0.620936

7.5 Propiedades químicas de muestras compuestas de suelo

El porcentaje de humedad de las muestras compuestas de suelo tiende a ser mayor entre cero y 10 cm de profundidad y disminuye conforme la esta aumenta. El porcentaje de materia orgánica presenta valores de 4.39% entre 0 y 10 cm y de 2.69% en 20 a 30 cm, y se muestra una tendencia de estas propiedades a disminuir con la profundidad. El pH activo tiene su máximo valor de 5.17 en los primeros 10 cm y decrece hasta llegar a 3.91 entre 20 y 30 cm, y a mayor profundidad el pH es menor, lo mismo sucede con el pH potencial, que tiene un valor de 4.76 en la menor profundidad y 4.01 a mayor profundidad. La capacidad de intercambio catiónico tiene la misma tendencia del pH al disminuir conforme aumenta la profundidad, registrando valores de 15.41 cmol/kg en la superficie hasta 8.33 cmol/kg en la máxima profundidad. La conductividad eléctrica es mayor a profundidades menores y alcanza valores máximos de 380 μ S, mientras que su valor es de 143.53 μ S a los 30 cm de profundidad (Cuadro 15).

Cuadro 15. Propiedades químicas en muestras compuestas de suelo de la selva mediana subcaducifolia (\pm = desviación estándar).

Propiedad	Profundidad (cm)								
	0-10			10-20			20-30		
	18 abril 09	26 junio 09	11 octubre 09	18 abril 09	26 junio 09	11 octubre 09	18 abril 09	26 junio 09	11 octubre 09
% Humedad	13.85	33.09	40.003	11.78	30.1	33.29	11.44	29.78	28.82
	± 2.81	± 1.33	± 4.11	± 1.16	± 1.52	± 8.15	± 1.24	± 2.50	± 1.38
% M. O.	4.301	3.2	4.39	3.102	2.75	2.75	2.507	1.86	2.69
	± 0.53	± 0.98	± 0.52	± 0.32	± 1.03	± 0.72	± 0.97	± 0.20	± 0.07
pH H ₂ O	4.80	4.67	5.17	4.48	4.57	4.75	4.45	4.27	3.91
	± 0.17	± 0.45	± 0.38	± 0.14	± 0.20	± 0.29	± 0.17	± 0.21	± 0.09
pH KCl	4.49	4.32	4.76	4.06	4.14	4.14	4.01	4.90	4.43
	± 0.24	± 0.42	± 0.38	± 0.15	± 0.19	± 0.27	± 0.16	± 0.26	± 0.31
CIC (cmol/Kg)	12.33	12.16	15.41	9.62	11.81	10.44	8.33	11.12	10.86
	± 0.67	± 1.70	± 0.58	± 1.40	± 1.53	± 1.15	± 1.23	± 1.45	± 0.88
C.E. (μ S)	352.66	284.36	380	214.13	290.33	263.33	143.53	169.4	337
	± 51.08	± 116.67	± 79.32	± 42.57	± 159.07	± 53.20	± 31.21	± 13.42	± 103.93

7.6 Nutrimientos en hojarasca, mantillo y suelo

7.6.1 Nitrógeno, fósforo, calcio, magnesio y potasio en hojarasca

En la Figura 8 se muestra las concentraciones de N, P, Ca, Mg y K en la hojarasca que se recolectó en la selva durante el año de estudio. En el Anexo II se presentan los valores p registrados por el análisis de varianza para estos nutrimentos.

El nitrógeno presenta su mayor concentración a principios de la época de lluvia, con un valor de 109.139 cmol/kg, disminuye en plena temporada de lluvia, alcanzando su valor mínimo de 69.2794 cmol/kg, aumenta gradualmente al finalizar la temporada húmeda y cuando la época seca se inicia, la concentración vuelve a incrementarse. El análisis de varianza registró un valor $p= 0.1166$, lo que indica que no existen diferencias significativas entre las concentraciones de éste nutrimento en las diferentes fechas de muestreo.

El fósforo y el potasio tienen sus mayores concentraciones en la época seca, con valores de 2.033 cmol/kg y 12.317 mg/kg respectivamente, disminuyen ligeramente cuando avanza la época de lluvias, con concentraciones de 1.089 cmol/kg de fósforo y 5.495 mg/kg para potasio y al iniciar la temporada seca, las concentraciones de estos nutrimentos se incrementan nuevamente. El análisis de varianza indica que existen diferencias para estos nutrimentos entre las concentraciones que se presentan en las fechas de muestreo, con valores de $p= 0.0050$ para fósforo y 0.0000 para potasio.

En la temporada de sequía se registró el valor más bajo del calcio (2.472 mg/kg) y se incrementa su concentración en la hojarasca a medida que avanza el periodo de lluvias, alcanzando valores de hasta 4.174 mg/g y se mantiene casi constante durante este tiempo, para reducirse paulatinamente a medida que se presenta la sequía. Se obtuvo un valor p de 0.0079, lo que indica que existen diferencias entre las concentraciones obtenidas en los diferentes muestreos del año.

El magnesio es un nutrimento que se mantiene casi constante en la hojarasca a lo largo del año, excepto por la concentración que se presentó en el primer muestreo (1.685 mg/kg). La concentración más baja de magnesio se registró en la época seca (0.893 mg/kg). De acuerdo con el análisis de varianza hay diferencias entre sus concentraciones, con valor $p= 0.0063$.

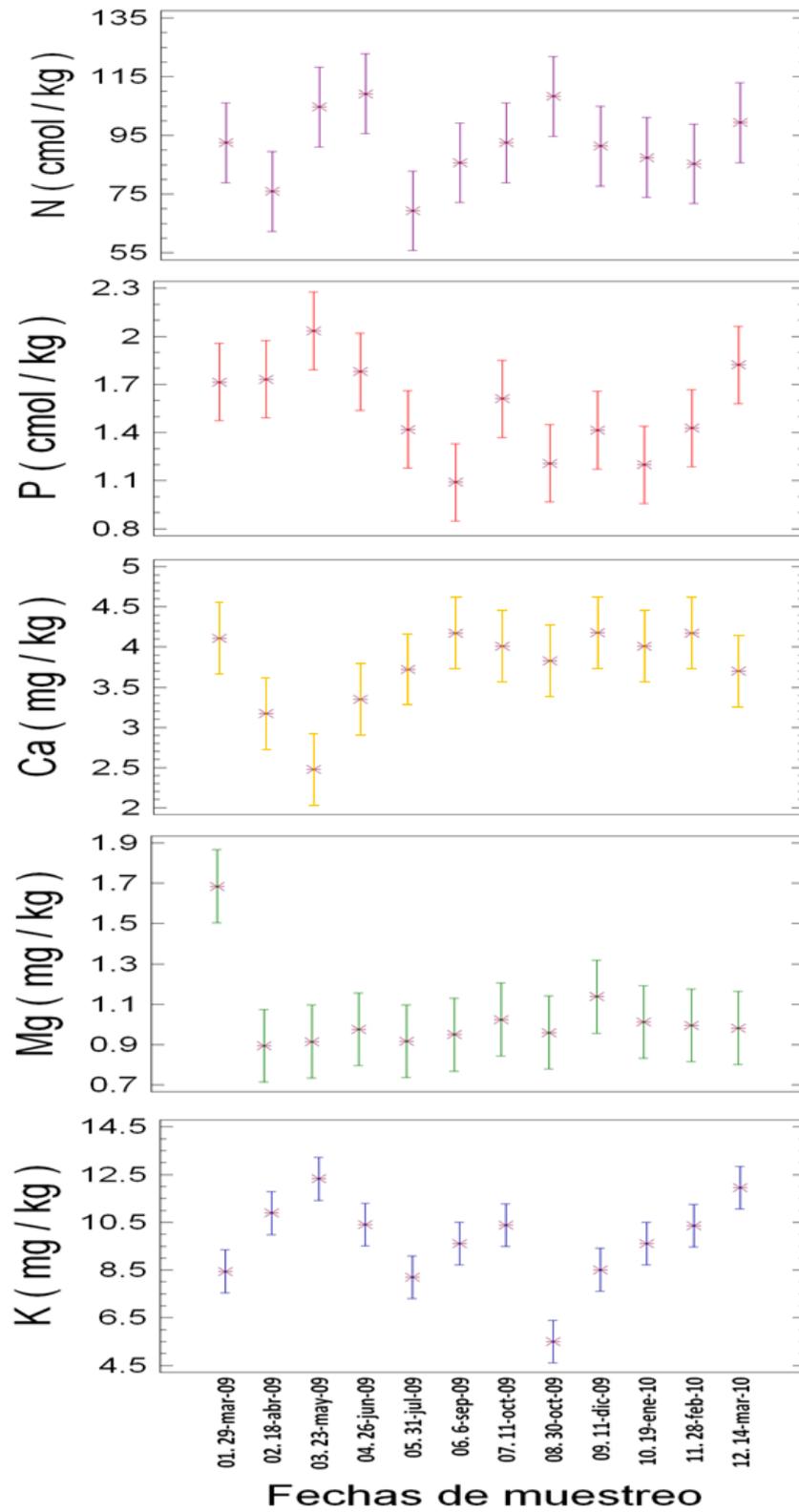


Figura 8. Medias (\pm desviación estándar) de concentraciones de N, P, Ca, Mg y K en hojarasca en las 12 diferentes fechas de muestreo.

7.6.2 Nitrógeno, fósforo, calcio, magnesio y potasio en mantillo

En la Figura 9 se muestran las concentraciones registradas de los nutrimentos estudiados en las diferentes fechas de muestreo de mantillo. En el Anexo II se exponen los valores p obtenidos en el análisis de varianza realizado para estos nutrimentos en este almacén.

El nitrógeno presenta su valor mínimo en plena época seca (67.679 cmol/kg) y su máximo al término de la época de lluvias (78.019 cmol/kg) que tiende a incrementarse conforme avanza la época de lluvia. El análisis de varianza registró de $p=0.9131$. No hay diferencias estadísticamente significativas entre las concentraciones.

El fósforo y magnesio presentan su valor mínimo en la época de sequía, con valores de 1.012 cmol/kg y 0.875 mg/kg respectivamente, y a medida que la época de lluvias transcurre, las concentraciones de estos nutrimentos tienden a incrementarse, alcanzando valores máximos para el fósforo de 1.160 cmol/kg y 1.040 mg/kg para el magnesio. El análisis de varianza indica que no hay diferencias significativas, con valor de $p=0.9450$ para el fósforo y 0.2252 para el magnesio.

Durante la época seca el calcio presenta su concentración mínima en este almacén, con 3.321 mg/kg y al finalizar la época lluviosa, la concentración de este nutrimento se eleva ligeramente hasta permanecer constante. Por otra parte el análisis de varianza mostró un valor de $p=0.1011$, es decir, no existen diferencias entre las concentraciones en las diferentes fechas de muestreo.

El potasio presenta la concentración más alta en plena temporada de sequía, con valor de 8.241 mg/kg, disminuyendo durante la época de lluvias a 3.363 mg/kg y tiende a aumentar cuando la temporada seca se acerca nuevamente. El análisis de varianza dio un nivel de significancia de $p=0.0000$, indicando que existen diferencias estadísticamente significativas entre las concentraciones de las fechas de muestreo.

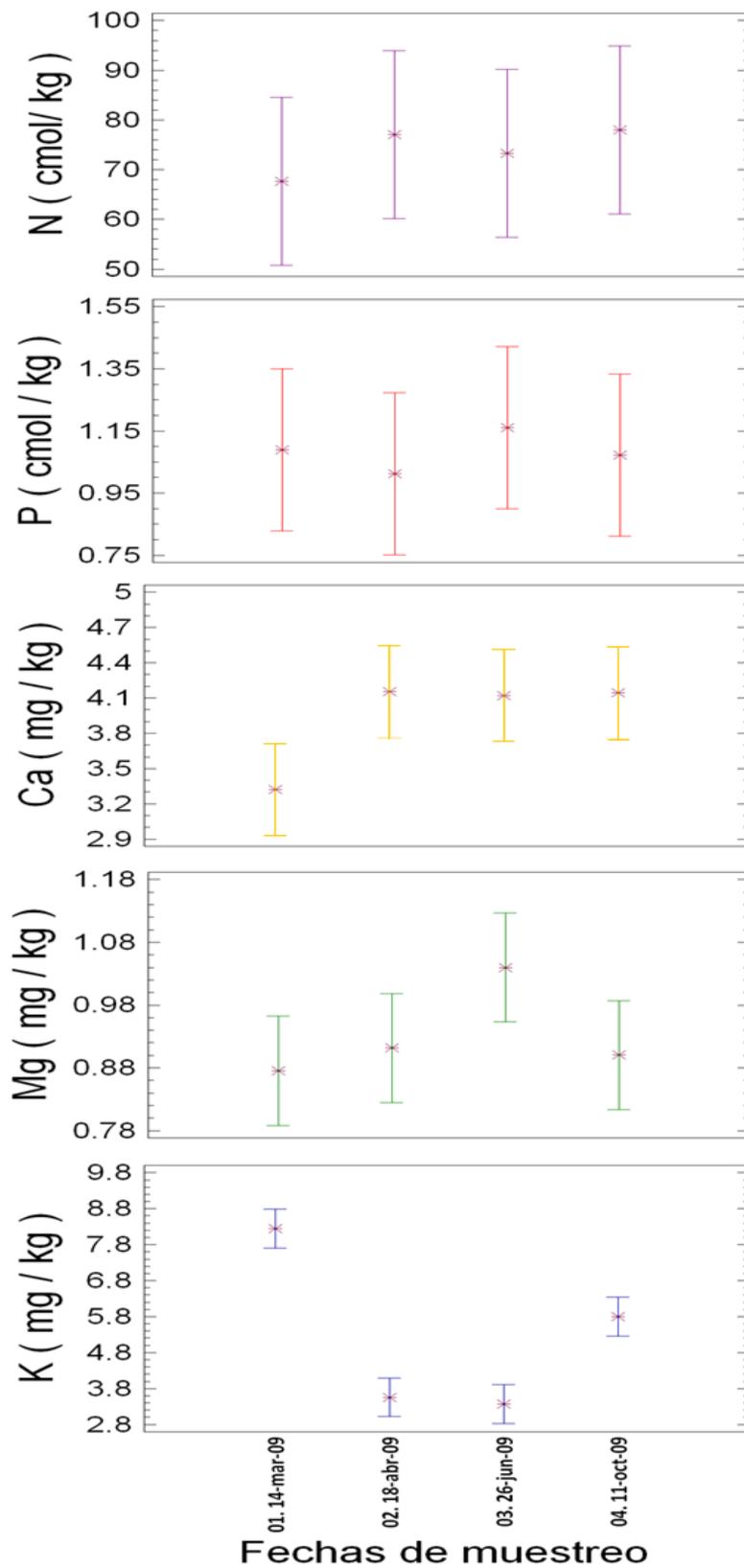


Figura 9. Medias (\pm desviación estándar) de concentraciones de N, P, Ca, Mg y K en mantillo en las cuatro diferentes fechas de muestreo.

7.6.3 Nitrógeno, fósforo, calcio, magnesio y potasio en suelo

En la Figura 10 y 11 se muestran las concentraciones de N, P, Ca, Mg y K en suelo de la selva mediana subcaducifolia en los diferentes muestreos que se realizaron. En el Anexo II se muestran los valores p obtenidos por el análisis de varianza multifactorial realizado.

El nitrógeno, por fechas de muestreo, tiende a disminuir su concentración cuando la temporada húmeda está presente y aumenta sensiblemente al finalizar la misma. Esto no sucede en la profundidad 0-10 cm, donde la concentración disminuye en la temporada húmeda y se presenta la más alta al finalizar ésta. En función de las profundidades, existe una tendencia a disminuir de la más superficial a la intermedia (10 a 20 cm), para aumentar nuevamente en la profundidad 20 a 30cm. El ANDEVA multifactorial indicó que no existen diferencias significativas entre las concentraciones analizado por fechas de muestreo ni por las profundidades estudiadas, con valores p de 0.6302 y 0.2408 respectivamente.

Fósforo y potasio tienen comportamientos similares. Por fecha de muestreo tienen valores máximos en la época seca y a medida que avanza la época de lluvias, las concentraciones disminuyen, hasta alcanzar sus valores mínimos cuando ésta finaliza. Existen algunas excepciones a este comportamiento, como en fósforo en la profundidad 20 a 30 cm y potasio en la profundidad 10 a 20 cm, donde aumentan las concentraciones en los meses húmedos, para luego disminuir al finalizar la temporada de lluvia. Cuando los valores son analizados por profundidad, la tendencia general en estos nutrimentos es presentar concentraciones altas en 0 a 10 cm, mismas que disminuyen en 10 a 20 cm, para aumentar nuevamente en 20 a 30 cm, aunque este comportamiento es más acentuado en fósforo. El análisis de varianza indicó que existen diferencias respecto a las concentraciones registradas en las diferentes fechas de muestreo ($p=0.0043$ en fósforo y $p=0.0169$ en potasio) y no hay diferencias significativas en el análisis de las concentraciones registradas a diferentes profundidades.

El calcio y el magnesio presentan comportamientos similares entre si, donde las concentraciones disminuyen al pasar de la temporada seca a la húmeda, especialmente cuando las lluvias están presentes, para después aumentar nuevamente cuando finalizan las mismas, lo que no sucede en la profundidad 10 a 20 cm, donde existe un aumento en las concentraciones en plena época húmeda y luego se presenta una disminución cuando esta finaliza. Entre profundidades se observa una disminución de las concentraciones a medida que la profundidad aumenta. El análisis de varianza indicó que no existen diferencias entre las concentraciones que se registraron en las distintas fechas de muestreo, pero el análisis de las concentraciones por profundidad, existen entre profundidades, con valores p de 0.0000 para ambos casos.

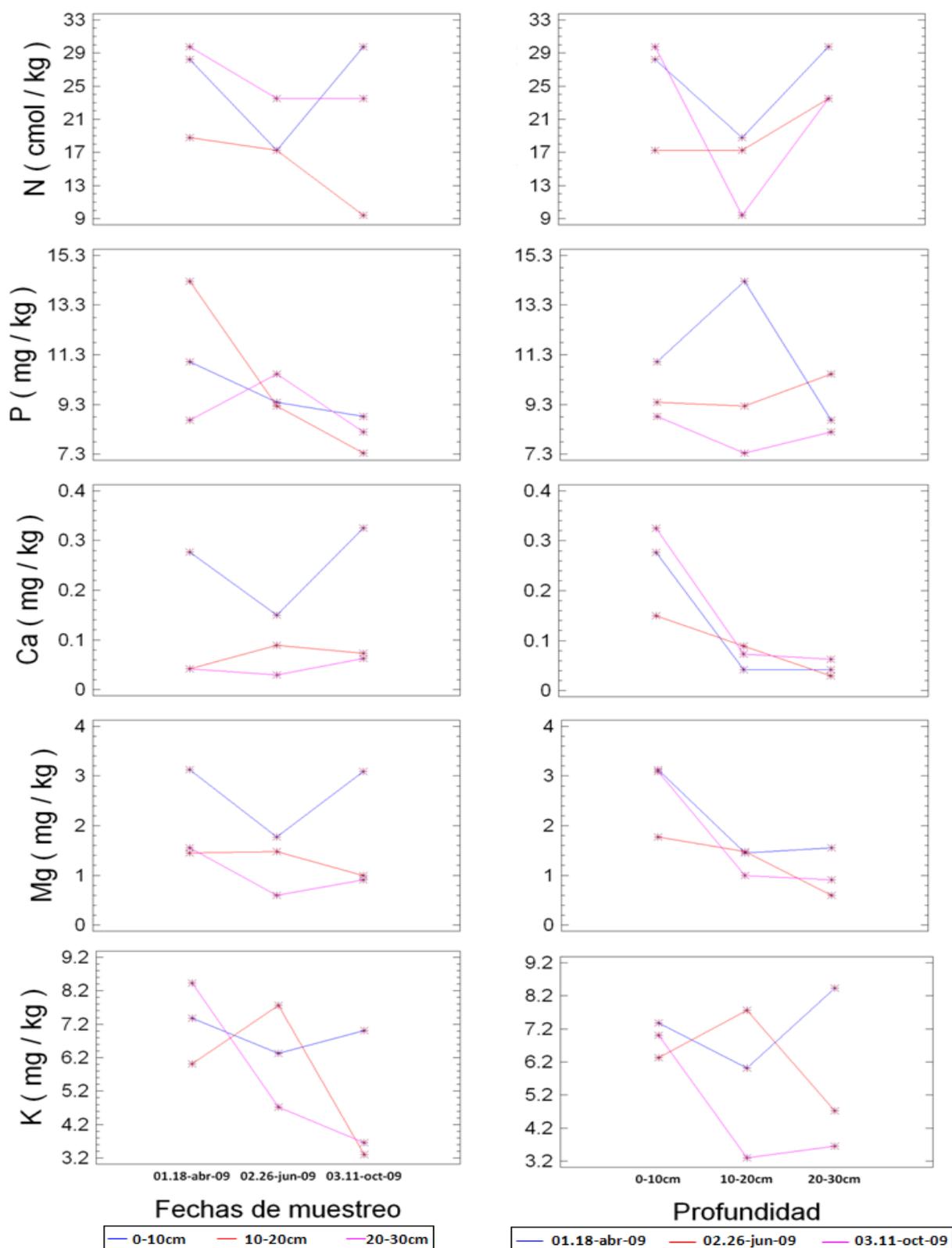


Figura 10. Concentraciones de N, P, Ca, Mg y K en las diferentes fechas de muestreo y profundidades registradas en suelo.

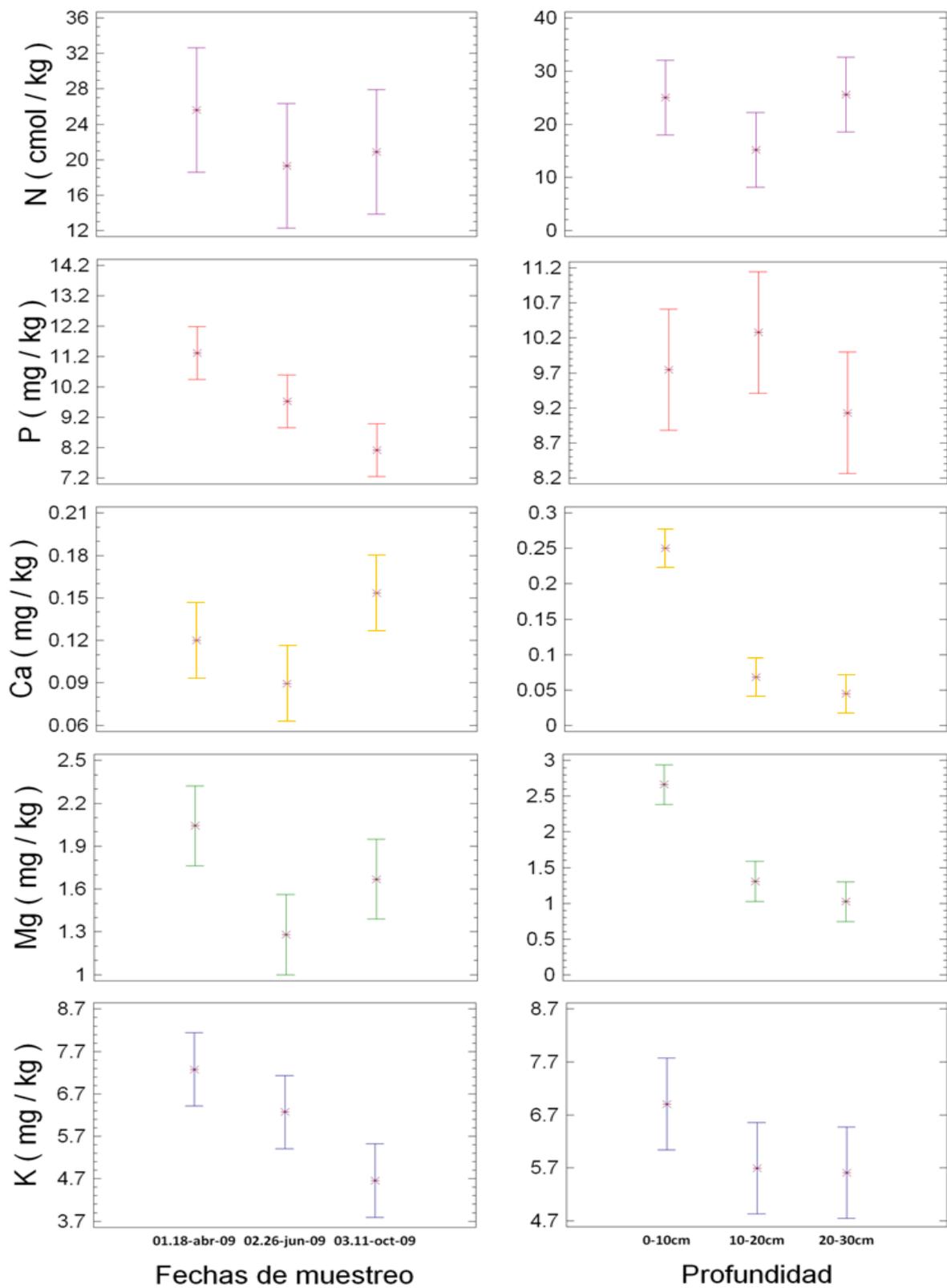


Figura 11. Medias (\pm desviación estándar) de concentraciones de N, P, Ca, Mg y K en suelo en las diferentes fechas de muestreo y profundidades.

7.7 Correlaciones lineales

8.7.1 Correlaciones lineales entre propiedades químicas y nutrimentos del suelo

En análisis de correlación mostró que existen estrechas relaciones entre las propiedades químicas del suelo que fueron estudiadas. En la temporada seca la conductividad eléctrica del suelo y la materia orgánica están relacionadas, así como el pH activo y la humedad del suelo y el pH activo y potencial. En la temporada húmeda el pH activo y la materia orgánica están correlacionados, mientras que, a finales de la misma, no se presentaron correlaciones (Cuadro 16). También existen correlaciones entre las propiedades químicas del suelo y los nutrimentos. El calcio presenta vínculos con el porcentaje de humedad (negativo) y la capacidad de intercambio catiónico (positivo), el potasio se relaciona con el porcentaje de materia orgánica de forma positiva, el magnesio esta negativamente correlacionado al porcentaje de humedad y el fósforo está relacionado con el pH activo y potencial de forma negativa (Cuadro 17).

Cuadro 16. Correlaciones y valores p de las propiedades químicas del suelo en las diferentes temporadas del año en la selva mediana subcaducifolia.

	C.E. s	pH (H₂O) s	pH (H₂O) //	pH (KCl) s
% H₂O s		0.9985 p= 0.0351		0.9990 p= 0.0283
% M.O. s	0.9996 p= 0.0171			
% M.O. //			0.9979 p=0.0411	
pH (H₂O) s				0.9999 p= 0.0068

s=temporada seca; // = temporada de lluvias.

Cuadro 17. Correlaciones y valores p de propiedades químicas y nutrimentos del suelo en las diferentes temporadas del año.

	N s	P //	Ca f//	P f//
C.E. s	-0.9984 p= 0.0364			
pH (H₂O) //		-0.9999 p= 0.0091		
C.I.C. f//			0.9980 p= 0.0404	
M.O. f//			-0.9983 p= 0.0370	-1.0000 p= 0.0017

s=temporada seca; // = temporada de lluvias; f// = fines de temporada de lluvia.

7.7.2 Correlaciones lineales entre nutrimentos de hojarasca, mantillo y suelo

Se realizaron correlaciones lineales de los nutrimentos de los tres almacenes por temporadas. En la época seca existen relaciones positivas entre diferentes almacenes, tal es el caso del Ca-mantillo-Mg-mantillo, N-hojarasca-P-hojarasca, N-mantillo-N-suelo y P-hojarasca-P-mantillo, donde la relación más estrecha es la del nitrógeno de la hojarasca con el fósforo del mismo almacén (Cuadro 18). En la temporada de lluvia no existen correlaciones entre un almacén y otro, pero si las hay entre algunos nutrimentos del mismo almacén (Cuadro 19) y al final de la temporada húmeda se presentan relaciones negativas fuertes (muy cercanas a 1) entre los tres almacenes, como son Ca-hojarasca-Ca-suelo, Ca-hojarasca-K-hojarasca y Mg-hojarasca-Mg-suelo y relaciones positivas de Ca-mantillo-Mg-mantillo, Ca-mantillo-N-mantillo y Ca-suelo-Mg-suelo (Cuadro 20).

Cuadro 18. Correlaciones y valores p de los nutrimentos en los diferentes almacenes en la temporada seca.

	Mg m	N s	P h	P m
Ca m	0.7822 p= 0.0127			
N h			0.8260 p= 0.0061	
N m		0.7717 p=0.0149		
P h				0.6975 p=0.0367

h= hojarasca; *m*= mantillo; *s*=suelo

Cuadro 19. Correlaciones y valores p de los nutrimentos en los diferentes almacenes temporada de lluvia.

	Mg m	N h	P h	P m	P s
Ca h		-0.9036 p= 0.0354	-0.9552 p= 0.0113		
Ca m	0.9698 p= 0.0063			-0.8797 p= 0.0492	
K s					-0.9065 p= 0.0338
Mg h		0.9749 p= 0.0048	0.8867 p= 0.0450		
N h			0.8897 p= 0.0432		

h= hojarasca; *m*= mantillo; *s*=suelo

Cuadro 20. Correlaciones y valores p de los nutrimentos en los diferentes almacenes a fines de las lluvias.

	Ca s	K h	Mg m	Mg s	N m
Ca h	-0.9206 p= 0.0265	-0.9353 p= 0.0196			
Ca m			0.8928 p= 0.0415		0.9434 p= 0.0160
Ca s				0.8859 p= 0.0455	
Mg h				-0.9458 p= 0.0150	

h= hojarasca; *m*= mantillo; *s*=suelo

VIII. DISCUSIÓN

8.1 Identificación del suelo de la zona de estudio

Existen muchos problemas respecto a la clasificación e identificación de fluvisoles, debido a la frecuencia variable de inundación por agua y sedimentos que sufren, el grado y profundidad de estratificación y los efectos que ejercen las causas antes mencionadas sobre los procesos de formación de suelo. El modelo estándar de perfil ABC puede ser aplicado pero con modificaciones y entre los científicos no se ha llegado a un acuerdo sobre cuales son los horizontes en este tipo de suelo (Gerrard, 1987). En el suelo de la selva mediana subcaducifolia estudiada, se registraron tres horizontes: A1, A2 y C. Se decidió nombrar los horizontes de esta manera porque, a pesar de que el suelo sufre inundaciones por su cercanía a un río, existe una clara diferenciación entre los horizontes A y C, encontrando abundantes cantidades de material parental en éste último. Linares *et al.* (1995) registró horizontes Ap (arado) y C en fluvisoles calcáricos de La Vega Alta del Segura, España y Bojórquez *et al.* (2007) reportó horizontes A y C en fluvisoles de la llanura costera del norte del estado de Nayarit, México.

8.2 Estructura y composición florística de la selva mediana subcaducifolia

Se registraron 54 especies en el área de estudio, número menor a otros registros que se han hecho en México. Zamora *et al.* (2008) inventarió 128 especies en una selva mediana subcaducifolia de Yucatán, Díaz *et al.* (2002) 65 especies en selva baja subperenifolia de un ejido de la Reserva de la Biósfera de Calakmul y Pérez *et al.* (2001) 207 especies en selva mediana subcaducifolia y subperenifolia. Las especies que se registraron en común con estos autores fueron *Enterolobium ciclocarpum* y *Coccoloba barbadensis*. Zamora *et al.* (2008) encontraron que las familias con mayor número de especies son Rubiaceae y Fabaceae.

En este estudio, la familia Rubiaceae registró un mayor número de géneros y especies (cinco géneros y cinco especies), pero no todas las especies pertenecientes a esta familia fueron las que obtuvieron los valores de importancia más altos, sólo *Coffea arabica* se encontró dentro de los primeros lugares en valor de importancia debido a que en la selva se cultivaba café hace aproximadamente 50 años. Además, esta especie influye en el ciclo biogeoquímico del nitrógeno, al tener asociaciones en sus raíces con bacterias fijadoras de nitrógeno (Jimenez-Salgado, 1997).

La segunda familia mejor representada fue Fabaceae, con cuatro géneros y cuatro especies, dentro de las cuales se encuentra *Hymenaea courbaril*, especie que obtuvo los valores de importancia más altos en 3 cuadrantes y en el análisis de toda la selva. Por otra parte *Andira inermis* ocupa el tercero y cuarto lugar en importancia en dos de los cuadrantes. Estas especies arbóreas son utilizadas como sombra para los cultivos de café (Salas *et al.*, 2003), lo cual explica la alta presencia de las mismas en la selva. Las Fabaceae son conocidas por su capacidad de fijar nitrógeno y en el caso de *Hymenaea courbaril*, presenta nódulos fijadores de nitrógeno en las raíces (Francis, 1990(a)). Además algunas especies acidifican su zona de enraizamiento para incrementar la disponibilidad de hierro y fósforo (Schlesinger, 2000). Dadas estas condiciones, las Fabaceae tienen influencia en el ciclo interno del nitrógeno y fósforo en la selva mediana subcaducifolia estudiada.

Una tercera especie que registró uno de los valores más altos de importancia fue *Syzygium jambos*. Díaz *et al.* (2002), Gallardo *et al.* (2005) y Zamora *et al.* (2008) no la registran. Esta especie, perteneciente a la familia Myrtaceae, es tolerante a la sombra (umbrófila) por lo que puede coexistir con especies como *Hymenaea courbaril* y *Andira inermis* (Francis, 1990(b)). Además, las especies pertenecientes a la familia anteriormente mencionada, se asocian muchas veces con micorrizas, hongos conocidos por su eficiente capacidad de absorción de nutrimentos por parte del suelo para después transferirlos a la planta huésped. Algunos estudios documentan la importancia de las micorrizas en la nutrición del fósforo y absorción del nitrógeno (Schlesinger, 2000), por lo que la presencia de *Syzygium jambos* en la selva mediana subcaducifolia estudiada influye en el ciclo biogeoquímico del nitrógeno y del fósforo.

Sarukhán (1968) da a conocer algunas especies que se encontraban en las selvas medianas subcaducifolias, de las cuales sólo coincidieron *Godmania aesculifolia*, *Lafoensia puniceifolia*, *Hymenaea courbaril* y *Andira inermis* en este estudio. En cuanto a la estructura de la selva se tiene que el estrato arbóreo se encuentra entre 40 y 35 metros de altura, el arbustivo oscila entre uno y cuatro metros y el herbáceo se encuentra por debajo de un metro de altura. La diferencia tan marcada de los diferentes estratos, así como el número de registros que tuvieron las especies en éstos (98 individuos arbóreos, 178 arbustivo y 102 herbáceo) son indicadores que muestran que la selva se encuentra en una sucesión secundaria, donde la vegetación vuelve a crecer después de haber sido perturbada (Grime, 1982).

8.3 Producción de hojarasca.

En la selva mediana subcaducifolia se estimó un desfronde de 20,487.1 g/15m²/año (13.658 ton/ha/año), valor que es mayor al señalado por Tundis *et al.* (2004) quien registró una caída de hojarasca de 10.646 kg/ha/año en una selva estacional subcaducifolia y Oliveira *et al.* (2002) 12.97ton/ha/año en una selva que se encuentra en regeneración hace aproximadamente 50 años y 10.46 ton/ha/año en una selva con 10 años de regeneración, pero es menor a lo que indican Bonilla *et al.* (2008), con 16.7 ton/ha/año en una selva virgen de Colombia. De acuerdo con estos resultados, se puede sugerir que el desfronde es un indicador que el ecosistema se está regenerando, en este caso la selva mediana subcaducifolia en estudio presenta un valor cercano al reportado para una selva virgen, lo que muestra que si se le permite seguir en su proceso de regeneración, en unos cuantos años más se rehabilitará. Según Oliveira (1998), mayor producción de hojarasca en los meses más fríos y secos del año, es una característica típica de selvas tropicales con marcada estacionalidad.

En el ciclo intrasistema, el desfronde es la vía predominante de retorno de nutrimentos al suelo, especialmente para nitrógeno y fósforo. Durante la recuperación de un ecosistema después de una perturbación, situación en la que se encuentra la selva mediana subcaducifolia, el área foliar aumenta con rapidez, de manera que los movimientos de nutrimentos que dependen de ésta, como es el desfronde, se restablecen rápidamente (Schlesinger, 2000). Han pasado aproximadamente 50 años desde que la selva mediana subcaducifolia estudiada está en proceso de regeneración, por tal motivo se reportó un valor relativamente alto de desfronde, como respuesta de supervivencia del ecosistema para tratar de restablecer sus condiciones originales.

De igual forma que los autores antes mencionados, el órgano vegetal más abundante en la hojarasca son las láminas foliares. Se afirma que en zonas tropicales las hojas contribuyen entre 60 y 70% con la producción total de hojarasca y en el caso de la selva en estudio se obtuvo un valor de 56.88% (Bray y Gorhan, 1964) . Los meses en donde hubo mayor presencia de hojas fueron entre octubre y febrero, donde la temperatura del ambiente baja y la temporada seca está presente, por lo tanto, la disponibilidad hídrica disminuye, además es cuando se presenta uno de los picos de desfronde del año en estudio. Para la vegetación caducifolia la estación fría resulta muy difícil, ya que las horas luz disminuyen, además de que la temperatura del suelo tiende a disminuir, lo que dificulta la extracción de agua y nutrimentos. Ante estas condiciones a las plantas les resulta muy costoso mantener las hojas, por lo tanto la respuesta que tiene la vegetación ante este estrés hídrico, lumínico y térmico, es desprender las hojas, hasta que las condiciones ambientales sean más favorables (Valladares, 2008).

El componente que se presenta en cantidades mayores después de las hojas fueron las ramas (20.64%). Los autores anteriormente citados (Tundis *et al.* (2004), Oliveira *et al.* (2002) y Bonilla *et al.* (2008)) mencionan que este mismo componente se presenta en segundo lugar en sus respectivas áreas de estudio, entre 15 y 20%. Los meses en que se registró mayor caída de ramas son julio y septiembre (meses lluviosos) y enero y febrero (meses de sequía). En los meses donde hay humedad presente, la caída de estas estructuras de la hojarasca se debe al efecto de los vientos y la lluvia. Las ramas tienden a absorber cierta humedad durante la temporada de lluvia, lo que conlleva a que tengan cierta descomposición por actividad del agua, lo que las hace más susceptibles al desprendimiento (Adicott, 1982). En los meses donde la temporada seca esta transcurriendo, la caída de ramas se da como respuesta a la supervivencia de la vegetación, dejando caer componentes en donde se gasta energía para su sustento (Valladares, 2008).

Los frutos y las flores tienen un porcentaje menor en la hojarasca de la selva, con 15.7 % y 6.33% respectivamente. Tundis *et al.* (2004), Oliveira *et al.* (2002) y Bonilla *et al.* (2008), reportaron estas estructuras en porcentajes entre 6 y 6.6% para frutos y entre 7 y 8% para flores. La mayor caída de estos componentes se dio entre los meses de marzo-abril para el caso de las flores y abril-junio respecto a los frutos, lo que marca el periodo de floración y fructificación en la selva, gracias a que las condiciones ambientales, como temperatura, humedad y luz, son favorables y se pueden llevar a cabo estos procesos.

La corteza es un componente de la hojarasca que generalmente no es estudiado. En el caso de la selva, hay mayor presencia en los meses de octubre y principios de diciembre, en donde hay cierta humedad. Los tejidos de la corteza que son susceptibles al desprendimiento están fisiológicamente inactivos y muertos, por lo que empiezan a separarse de las ramas. Cuando hay humedad en el ambiente y existe crecimiento de los diámetros de los tallos, la corteza muerta, absorbe agua, gana peso y se desprende del árbol (Raghavendra, 1991).

8.4 Descomposición de mantillo

Al inicio del estudio, durante la temporada seca, se tuvo un peso inicial de mantillo de 1765 g/0.6m² (29.41 ton/ha) y un peso final, cuando la temporada de lluvias finalizaba, de 1214 g/0.6m² (20.23 ton/ha), lo que indicó que hubo una transformación total de 551 g/0.6m²/año (9.18 ton/ha/año). Tundis *et al.* (2004) registró en una selva estacional subcaducifolia de Brasil un valor

de mantillo sin descomponer de 6.227 ton/ha y Martínez y Sarukhán (1993) indicaron en un bosque tropical subcaducifolio de Chamela un valor promedio de mantillo de 10.4 ton/ha/año. Ninguno de estos autores tomó en cuenta que la variación del mantillo es influenciada por el desfronde de sus respectivas áreas de estudio, aunque si observaron el comportamiento de la descomposición del mantillo en las diferentes épocas del año. En la selva mediana subcaducifolia estudiada, cuando se muestreo el mantillo para valorizar el peso inicial de este almacén, la temporada seca estaba por finalizar, por lo tanto, había ya cierta acumulación de mantillo en el sitio en estudio, dado que en esta temporada es cuando mayor desfronde se presenta. Cuando la temporada de lluvias transcurre, la transformación del mantillo es notoria, inclusive, la tasa de descomposición entre junio y octubre se incrementa casi al doble (0.38 a 0.62). Cuando la humedad está presente en el ecosistema, la fauna del suelo aumenta, lo que conlleva a acelerar el proceso de degradación del mantillo (Bonilla *et al.*, 2008).

Los componentes que se degradan con mayor facilidad son las hojas y las flores, los cuales presentan tasas de descomposición muy altas, especialmente en los meses donde la humedad es alta en la selva estudiada. Esto se debe a que las láminas foliares son fácilmente degradables por la fauna del suelo, gracias a su contenido de nitrógeno y las flores también presentan nitrógeno pero en menor cantidad (Jordan, 1985). Los frutos son el componente que se degrada con mayor velocidad después de las hojas y los frutos, igualmente en mayor cantidad cuando los meses de lluvia transcurren en la selva. Esto se debe a que los frutos tienen cierta cantidad de nitrógeno, pero el nutrimento que mayormente contienen es fósforo. Se pudo observar que mayormente predominaban los frutos de *Himenaea courbaril*, debido a que tienen paredes rígidas y gruesas, lo que puede indicar un vasto contenido de ligninas, los cuales son difíciles de degradar y por lo tanto, presentaron bajas tasas de descomposición (Gélvez, 2008).

La miscelánea se mantiene casi constante durante el año, aunque también presenta cierta pérdida cuando los organismos del suelo aceleran el proceso de descomposición cuando hay humedad en la selva. El componente que estuvo presente de manera frecuente en el mantillo son las ramas, las cuales presentaron tasas de descomposición bajas en comparación con otras estructuras. Las ramas son ricas en celulosa y lignina, moléculas que difícilmente pueden ser descompuestas debido a la complejidad de sus enlaces. Los altos contenidos de lignina influyen en las tasas de descomposición, reduciendo éstas (Fioretto *et al.*, 2005). Cabe mencionar que en la selva existen ciertas condiciones que influyen en la descomposición del mantillo, como el pH del suelo, el cual es ácido y torna la descomposición más lenta a diferencia de un pH cercano a la neutralidad, que favorece la presencia de los organismos del suelo que degradan la materia orgánica. La humedad es un factor determinante para acelerar este proceso gracias al crecimiento de las poblaciones de detritívoros, pero cuando empiezan a dominar los componentes difícilmente degradables, ricos en celulosa y lignina, este proceso se reduce. Así mismo, cuando existe una relación C/N alta, este proceso se detiene, debido a la poca disponibilidad de nitrógeno para los organismos del suelo (Jordan, 1985; Fioretto *et al.*, 2005; Bonilla *et al.*, 2008). La diversidad de la comunidad vegetal también es un factor que influye en las tasas de descomposición, ya que cuando esta es muy heterogénea, se crean mayores sustratos, lo que origina un mayor número de nichos y esto provoca que los organismos descomponedores se especialicen en degradar compuestos particulares y aceleren así el proceso de mineralización. En la selva dominan ciertas especies, *Hymenaea courbaril* y *Andira inermis*, por lo que la heterogeneidad de la vegetación es poca (Hooper *et al.*, 2000).

8.5 Ciclo interno de nutrimentos en la selva mediana subcaducifolia

8.5.1 Nitrógeno

Las concentraciones de nitrógeno en la hojarasca tienden a aumentar conforme avanza la temporada de lluvias. Esto se debe a que el nitrógeno, es abundante en las hojas, ya que forma parte de las moléculas de clorofila (Foth y Turk, 1980) y las concentraciones de este nutrimento aumentan conforme el desfronde registra mayor cantidad de hojas. En el mes de julio, cuando la temporada de lluvias esta a mitad de transcurso y el crecimiento vegetativo está presente, existe un declive en las concentraciones de nitrógeno en la hojarasca, debido a que, cuando se abren las yemas foliares y empieza el crecimiento de hojas nuevas, los tejidos foliares suelen presentar concentraciones altas de N, P y K y las plantas presentan mecanismos de reabsorción antes de que suceda la abscisión de las hojas (Schlesinger, 2000). Hay una ligera elevación de nitrógeno a principios de la temporada de lluvia, debido a que coincide con la fructificación (Buckman y Brady, 1991). Resultados similares fueron registrados por Tundis *et al.* (2004) y Teixeira *et al.* (2002) quienes indican que las concentraciones de nitrógeno aumentan cuando la presencia de hojas es mayor que otros componentes en la hojarasca, lo cual sucede cuando la temporada seca está presente y el desfronde es mayor. También reportaron que las hojas son el componente que mayor cantidad de nitrógeno presenta, en comparación con las flores, frutos y demás componentes. Este elemento es el que tiene altas concentraciones en este almacén en comparación con los demás nutrimentos estudiados.

En el mantillo las concentraciones de este nutrimento fueron mayores al finalizar la temporada húmeda, aunque no hay muchas variaciones en las diferentes fechas. Esto probablemente se deba a que cuando el pH del suelo es ligeramente ácido, las tasas de descomposición de la materia orgánica suelen reducirse, por lo tanto, no hay demasiada liberación de nutrimentos por parte del mantillo al suelo (Muñoz *et al.*, 2007). Además, durante la temporada de lluvias, la fauna edáfica del suelo aumenta y comienzan a fragmentar el mantillo, con lo que inician el proceso llamado "inmovilización", en el cual los nutrimentos del suelo quedan retenidos en éstas comunidades. A pesar de que las condiciones de humedad son favorables para los organismos descomponedores del suelo, el pH al ser ligeramente ácido, no permite que éstas crezcan demasiado (Schlesinger, 2000). En la temporada seca es cuando hay menor cantidad de nitrógeno, lo que indica que hay mayor transferencia de este nutrimento por parte del mantillo al suelo en esta época del año. Esto se debe a que, como las condiciones dejan de ser favorables para la fauna edáfica, está muere y el nitrógeno que mantenían retenido es liberado hacia el suelo, coincidiendo con lo señalado por Tundis *et al.* (2004), quienes mencionan transferencias mayores de nitrógeno cuando la estación seca transcurre.

El nitrógeno en el suelo presenta concentraciones más altas en la temporada seca, esto debido a que debe estar disponible para las plantas y pueda tener lugar un crecimiento nuevo de la vegetación en la selva mediana subcaducifolia (Cronquist, 1986; Foth y Turk, 1980; Salisbury y Ross, 1992). Además de que los organismos descomponedores comienzan a morir y liberan el nitrógeno que tenían inmovilizado (Schlesinger, 2000). Una vez que la vegetación toma el nitrógeno del suelo, los contenidos de nitrógeno descienden en este almacén durante la temporada de lluvias, pero al finalizar las mismas, las concentraciones aumentan sensiblemente, ya que la descomposición del mantillo es mayor en condiciones de humedad (Kärelampi, 1971; Sánchez *et al.*, 2008) aunque en el caso de la selva este proceso parece estar un poco limitado por

la acidez del suelo (Muñoz *et al.*, 2007). El análisis de correlación lineal arrojó una relación positiva entre el nitrógeno del mantillo y el del suelo en la temporada seca, misma que no es significativa al tener un valor de $r=0.7717$, es decir, el N del mantillo y del suelo se elevan en esta temporada.

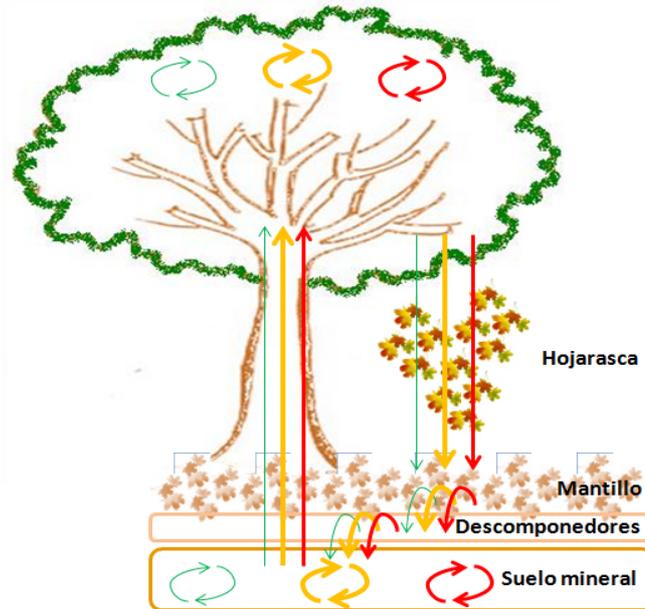


Figura 12. Modelo hipotético del ciclo biogeoquímico del nitrógeno en la selva. El grosor de las flechas indican la proporción de este nutrimento en las tres diferentes épocas del año que fueron estudiadas (→ = época seca; → = época de lluvia; → = fines de época lluviosa).

8.5.2 Fósforo y potasio

Las mayores concentraciones de fósforo y potasio se encontraron en la hojarasca al finalizar la temporada seca e iniciar la lluvia, meses donde la presencia de frutos y flores fue mayor en comparación con los demás componentes. Estas altas concentraciones se deben a que el fósforo contribuye los procesos de floración y fructificación en las plantas y se concentra principalmente en las flores y los frutos (Cronquist, 1986) y el potasio, al no ser un elemento estructural, es distribuido en la planta hacia los órganos nuevos que están en crecimiento, además de que es auxiliar en la manutención de los frutos (Ferri, 1985). Así como el nitrógeno, existe una disminución de potasio y fósforo en la hojarasca cuando la temporada de lluvias lleva aproximadamente cuatro meses de transcurso, momento en el que el crecimiento vegetativo sucede y la vegetación lleva a cabo reabsorción de estos nutrimentos antes de que suceda la abscisión de las hojas (Schlesinger, 2000). Esto coincide con lo señalado por Valdir *et al.* (2003) quienes indican que ante la presencia de flores hay mayor concentración de fósforo y potasio debido al crecimiento de este órgano en la planta y Tundis *et al.* (2004) quienes indican que las concentraciones de P y K son mayores antes de que inicie la temporada lluviosa.

Mientras esto sucede en la hojarasca, en el mantillo las concentraciones de fósforo son más constantes. En condiciones de pH ácido, como sucede en la selva en estudio, la tasa de descomposición de materia orgánica se hace más lenta, motivo por el cual la transferencia de este nutrimento es reducida (Muñoz *et al.*, 2007). Las concentraciones de potasio disminuyen notablemente cuando las lluvias están presentes, debido a que este nutrimento es fácilmente lixiviado del mantillo (Schlesinger, 2000). Estos resultados coinciden con Campo *et al.* (2000) quienes reportan que la presencia de este nutrimento es mayor cuando la temporada de sequía está presente y baja considerablemente cuando hay presencia de lluvias.

En el suelo estos nutrimentos tienen un comportamiento muy similar, su concentración es mayor en la temporada seca y disminuyen conforme la temporada de lluvias avanza. Esto se debe a que el proceso de floración y fructificación representan un gasto elevado de recursos que la planta extrae del suelo, por lo cual, éstos disminuyen notablemente en éste almacén. El fósforo en pH ligeramente ácido se encuentra disponible (Cronquist, 1986) por lo tanto, en la selva éste nutrimento puede ser tomado por las plantas fácilmente, además de que en selva mediana subcaducifolia estudiada la alta presencia de fabaceas, las cuales tienden a acidificar su zona de enraizamiento, para así facilitar la absorción de fósforo (Schlesinger, 2000). El análisis de correlación puede explicar este suceso, ya que existe una relación negativa entre el pH y el P en la temporada húmeda ($r=-0.9999$) y con la materia orgánica a fines de lluvia ($r=-1.0000$). La disminución de potasio se debe a que es tomado por la vegetación, pero también hay pérdida por lixiviación, ya que es un elemento fácilmente lavable en suelos arenosos donde la porosidad sea alta (Buckman y Brady, 1991), condiciones que se presentan en la selva, además de que el pH ácido disminuye los sitios de intercambio catiónico. Otra motivo por el cual sucede este decaimiento en las concentraciones de estos dos nutrimentos durante la temporada de lluvias es debido a que las poblaciones de fauna edáfica con la humedad crecen, inician la fragmentación del mantillo e inmovilizan nutrimentos, por lo cual la transferencia de fósforo y potasio del mantillo al suelo es baja (Schlesinger, 2000).

Según el análisis de correlación existe una relación positiva entre el N de la hojarasca y el P del mismo almacén en las temporadas seca ($r= 0.8260$) y húmeda ($r=0.8897$) el cual puede deberse a la relación que existe entre éstos en el metabolismo de las plantas, al ser nutrimentos estructurales y de los usados por la vegetación en sus procesos de formación de tejidos nuevos, lo cual sucede a finales de la temporada seca y principios de la húmeda (Foth y Turk, 1980; Cronquist, 1986). También existe una relación negativa fuerte entre el K y P del suelo en la temporada de lluvias ($r=-0.9065$), aunque la tendencia general de los dos nutrimentos en la Figura 11 es la de disminuir a lo largo del año, parece haber una caída mayor en las concentraciones de K que en las de P.

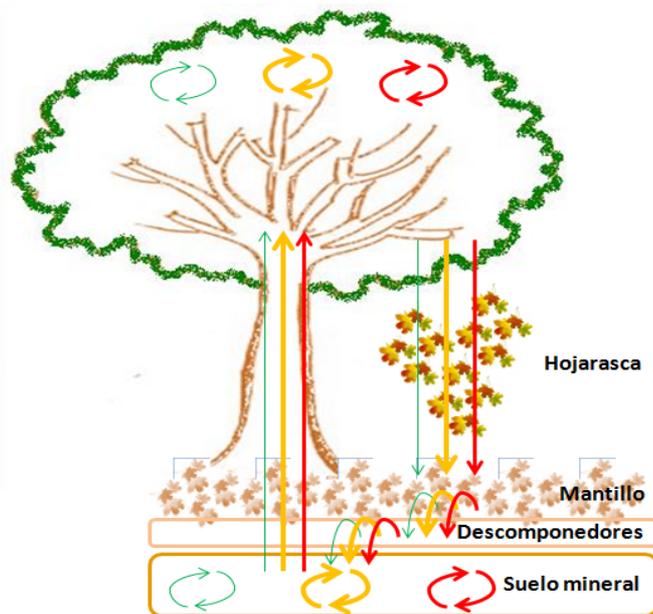


Figura 13. Modelo hipotético del ciclo biogeoquímico del fósforo y potasio en la selva. El grosor de las flechas indican la proporción de este nutriente en las tres diferentes épocas del año que fueron estudiadas (→ = época seca; → = época de lluvia; → = fines de época de lluvia).

8.5.3 Calcio

El calcio presenta mayores concentraciones en la hojarasca cuando la temporada de lluvia está por finalizar e inicia la seca, y las menores cantidades registradas de este nutriente se registran durante la temporada de lluvia. Este elemento es un componente estructural y se localiza principalmente en las paredes celulares, participa en el desarrollo y crecimiento (Marscher, 1995) y presenta poca movilidad en las plantas (Teixeira *et al.* (2002) esto explicaría el comportamiento de este elemento en la hojarasca. Las concentraciones de este nutriente varían dependiendo del desfronde que se presenta en la selva y parece ser proporcional a la presencia de ramas y hojas en este almacén. Cuando está sucediendo el crecimiento vegetativo, la floración y fructificación en la selva mediana subcaducifolia estudiada, la cantidad de calcio en la hojarasca disminuye, ya que esta siendo utilizado por la vegetación para sus procesos de desarrollo y crecimiento. Por otra parte, se observa que a principios de la temporada húmeda este elemento disminuye en la hojarasca. Lo anterior coincide con Tundis *et al.* (2004) y Teixeira *et al.* (2002) quienes también obtuvieron una disminución de las concentraciones de calcio cuando las lluvias están presentes y una mayor cantidad cuando la temporada seca está por finalizar y una marcada presencia de este elemento proporcional a la caída de hojarasca en selvas estacionales subcaducifolias. El análisis de correlación lineal indicó que el Ca presenta relaciones negativas con el N y el P en la temporada húmeda y con el K al finalizar las lluvias, todas en el mismo almacén, lo que muestra que cuando el calcio disminuye, el N, P y K aumentan en esas épocas del año, esto debido a que cuando la asimilación de N, P y K es mayor, disminuye la del calcio, al existir relaciones antagónicas entre éstos nutrientes (Parra *et al.*, 2002).

En el mantillo el calcio se presenta constante en la mayoría de los muestreos, esto es influenciado por la presencia de ramas, las cuales están presentes en este almacén en cantidades mayores en

comparación con otros componentes, debido a su lenta descomposición (Álvarez y Naranjo, 2003). Esto coincide con Campo *et al.* (2000) y Valdir *et al.* (2003) quienes indican una presencia de calcio constante en sus áreas de estudio (selva húmeda y plantio de acacia negra respectivamente). Existe una relación negativa entre el Ca y P en este almacén en la temporada húmeda ($r=-0.8797$) y una relación positiva entre Ca y N a finales de la época de lluvias ($r=0.9434$) según el análisis de correlación lineal. Esto puede ser explicado dado las relaciones antagónicas que se presentan entre estos elementos (Parra *et al.*, 2002).

La presencia de calcio en suelo fue mayor cuando las lluvias estaban por finalizar, debido a la rápida descomposición que se llevo a cabo por parte de las hojas en el mantillo al haber presencia de humedad y ser un componente de fácil degradación. Se registró una relación positiva entre la capacidad de intercambio catiónico, la materia orgánica y el Ca al finalizar las lluvias ($r=0.9980$ y -0.9983) esto puede explicar también la alta presencia de este nutrimento en esta época del año. Según Tundis *et al.* (2004) las concentraciones de este elemento en el suelo disminuyeron cuando la temporada de lluvias estaba presente, esto se debe a que la vegetación captó este nutrimento al finalizar la temporada seca e iniciar la húmeda, donde las plantas se encontraban en procesos de desarrollo y crecimiento en una selva estacional subcaducifolia, hecho contrario a lo que mencionan Filgueiras *et al.* (2001) quienes indican concentraciones menores en la temporada seca y mayores cuando hay presencia de lluvias en un fragmento de selva del Amazonas, mismas que pueden ser influenciadas por el pH que presenta su sitio de estudio, el cual es alcalino y en la selva en estudio, el pH es ácido, hecho que influye en la presencia de cationes como Ca^{+2} (Rhoades, 1982). El análisis de correlación indicó una relación negativa entre el Ca de la hojarasca y el Ca del suelo al finalizar la temporada de lluvias ($r=-0.9206$), hecho que es claro en la Figura 8 y Figura 11, donde se observa que cuando el calcio disminuye en la hojarasca, éste aumenta en el suelo.

8.5.4 Magnesio

Las concentraciones de magnesio en la hojarasca son constantes durante el año en estudio, pero en la temporada seca es cuando estas son mayores. Esto se debe a que el magnesio se concentra principalmente en las hojas, al formar parte de la molécula de la clorofila. Además de participar en el proceso de fotosíntesis, el magnesio activa muchas enzimas durante la respiración y formación de ADN (Salisbury y Ross, 1992). Tundis *et al.* (2004) y Teixeira *et al.* (2002) registraron una presencia constante de este nutrimento a lo largo de sus estudios, en una selva estacional subcaducifolia y una selva estacional montana respectivamente, al ser las hojas el componente vegetal que se presentó en cantidades mayores en la hojarasca. Existe relación positiva entre el Mg y el N ($r=0.9749$) y P ($r=0.8867$) en la temporada húmeda. Estas relaciones posiblemente se deban a que los tres nutrimentos participan en la formación de tejidos nuevos en las plantas, las cuales están llevando a cabo ese proceso en la selva al finalizar la sequía e iniciar la temporada de lluvias. El mantillo presenta las concentraciones más bajas de magnesio durante la temporada seca y se elevan en plena época de lluvias, para luego volver a disminuir conforme finaliza la temporada húmeda. Este comportamiento muestra que cuando la humedad es mayor en la selva, se lleva a cabo la liberación del magnesio en el mantillo, pero la transferencia de este nutrimento hacia el suelo es poca, lo que se comprueba al tener las concentraciones más altas cuando las lluvias están presentes en el mes de junio. Los resultados obtenidos coinciden con lo que reportan Barrantes y Ortiz (2011) y Campo *et al.* (2000) quienes indican que las concentraciones de magnesio en mantillo aumentan conforme las lluvias también lo hacen. El análisis de correlación señaló que existen relaciones positivas de magnesio en este almacén con el Ca en las tres

temporadas estudiadas en la selva mediana subcaducifolia, así como con el N de la hojarasca en la temporada húmeda. La relación que existe entre el Mg y Ca posiblemente se deba a que son cationes y tienen comportamientos parecidos, y la relación con el nitrógeno a que los dos forman parte de la molécula de la clorofila.

El magnesio en el suelo es mayor en la temporada seca, pero cuando hay lluvias en la selva mediana subcaducifolia, las concentraciones disminuyen y cuando retorna la sequía, vuelve a elevarse. La disminución del magnesio en la temporada húmeda se debe a que la vegetación ha tomado este nutrimento para el proceso de formación de nuevo ADN, lo cual sucede cuando la selva reverdece de nuevo en los meses de abril y mayo (Salisbury y Ross, 1992) además de que los suelos ácidos favorecen la tendencia a la lixiviación de magnesio, ya que hay menos sitios intercambiables (Cronquist, 1986; Rhoades, 1982). Se puede observar que cuando el pH en la selva disminuye, la capacidad de intercambio catiónico también lo hace. Lo anterior no coincide con lo que obtuvieron Filgueiras *et al.* (2001) quienes mencionan concentraciones menores en la temporada seca y mayores cuando hay presencia de lluvias, esto es influenciado por el pH alcalino que presenta su fragmento de selva en el Amazonas estudiada, cosa que no sucede con Tundis *et al.* (2004) quienes indican una caída brusca de este nutrimento cuando las lluvias se hacen presentes, en una selva estacional subcaducifolia. Existe una relación positiva entre el Mg y el Ca del suelo, debido a que son elementos que participan en el intercambio de cationes, por lo cual el comportamiento de ambos nutrimentos está influenciado por factores similares, como es el pH del suelo. También el análisis de correlación indicó que hay una relación negativa entre el Mg de la hojarasca y del suelo, lo cual puede explicarse con la fenología de la selva, porque cuando la vegetación ha absorbido este nutrimentos, en el suelo se lleva a cabo un empobrecimiento y viceversa.

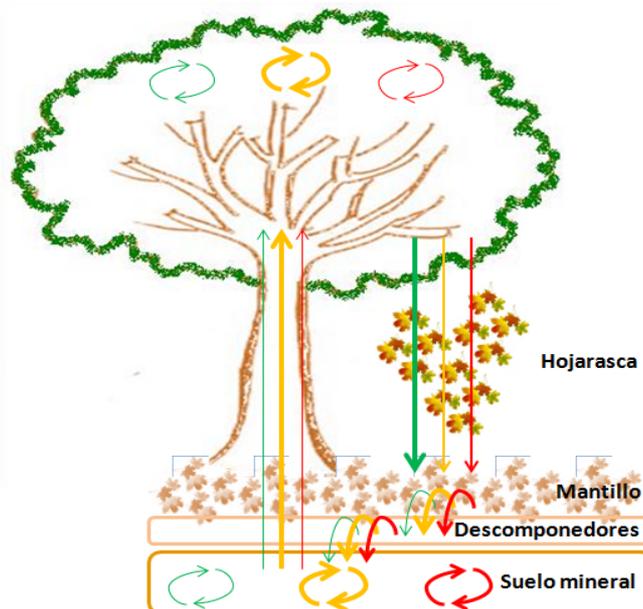


Figura 14. Modelo hipotético del ciclo biogeoquímico del calcio y magnesio en la selva. El grosor de las flechas indican la proporción de este nutrimento en las tres diferentes épocas del año que fueron estudiadas (—→ = época seca; —→ = época de lluvia; —→ = fines de temporada húmeda). Estos dos nutrimentos presentan comportamientos similares en la selva, pero el calcio presenta una mayor disminución en sus concentraciones en la hojarasca cuando la temporada húmeda está presente.

IX. CONCLUSIONES

El suelo en el que se ha establecido la selva mediana subcaducifolia es un fluvisol, que afecta negativamente las tasas de mineralización por su acidez y baja retención de humedad.

Las especies dominantes en la selva mediana subcaducifolia son *Hymenaea courbaril*, *Andira inermis*, *Coffea arabica* y *Syzygium jambos*.

La biomasa total del desfronde y la marcada estratificación vertical indican que el ecosistema está en la última etapa de la sucesión ecológica.

El ciclo interno del nitrógeno está influenciado por el alto porcentaje de hojas en el desfronde y por *Hymenaea courbaril*, *Andira inermis*, *Coffea arabica* y *Syzygium jambos*, especies que son dominantes ecológicas en la selva mediana subcaducifolia estudiada.

El ciclo del fósforo está determinado por la presencia de frutos y flores en la hojarasca, por los dominantes ecológicos de la selva y por el pH ácido del suelo.

El ciclo biogeoquímico del potasio es influenciado por el porcentaje de frutos y flores en el desfronde, y por la marcha anual de la precipitación.

El ciclo del calcio está determinado por las hojas y ramas del desfronde, y por el pH ácido del suelo de la selva mediana subcaducifolia.

El ciclo interno del magnesio en la selva está influenciado por el porcentaje de hojas presente en la hojarasca y por el pH ácido del suelo.

La cantidad de nutrientes que circulan a través de los almacenes biomasa vegetal, mantillo, y suelo a lo largo del año en la selva estudiada están influenciadas principalmente por el estado fenológico de la vegetación y humedad en el ambiente edáfico.

La mayor tasa de mineralización se presenta entre junio y agosto, cuando el mantillo es más rico en láminas foliares y frutos y los niveles de humedad son cercanos a la capacidad de campo, mientras que, la menor entre octubre y noviembre, cuando se concentra la lignina y celulosa, al haber mayor cantidad de ramas.

La relación tasa de desfronde/tasa de descomposición es positiva, de manera que el mantillo es un almacén que garantiza el suministro de nutrientes para la biota.

X. REFERENCIAS

- Addicott, F. T. 1982. Abscission. University of California Press. Estados Unidos de América, Berkely.
- Aerts, R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos* **79(3)**: 439-449.
- Alfaro, S. G. 2004. Suelos. (pág. 55-65). En: A. J. García-Mendoza, M. J. Ordóñez y M. Briones-Salas. Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología-Universidad Nacional Autónoma de México-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund. México, Distrito Federal.
- Alvárez, S. J. y G. E. Naranjo. 2003. Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México-Instituto de Ecología A. C. México, Xalapa.
- Anderson, J. M. y J. S. Ingram. 1993. Tropical Soil Biology and fertility. A handbook of methods. 2ª ed. CAB International. Inglaterra, Wallingford.
- Arriaga, L., J. M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa. 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México, Distrito Federal.
- Assis, M. 2007. Ecologia geral. Faculdade de Tecnologia e Ciências – Ensino a Distância. Bahia, Brasil.
- Audesirk, G., T. Audesirk y B. E. Byers. 2003. Biología, la vida en la tierra. 6ª ed.. Editorial Pearson. España, Madrid.
- Bojórquez, I., A. Hernández, D. García, O. Nájera, F. Flores, A. Madueño y R. Bugarín. 2007. Características de los suelos Cambisoles y fluvisoles de la llanura costera norte del estado de Nayarit, México. *Cultivos tropicales* **28(1)**: 19-24.
- Barrantes, L. T. y V. R. Ortiz. 2011. Distribución de nutrientes en *Guarea glabra* Vahl. en la cuenca del río San Lorencito en la Reserva Biológica Alberto ML Bienes de San Ramón, Alajuela, Costa Rica. *Biocenosis* **25(1-2)**: 68-78.
- Berg, B. y R. Laskowski. 2005. Litter decomposition: a guide to carbon and nutrient turnover. Academic Press. Estados Unidos de América, Nueva York.
- Binkley, D. 1993. Nutrición forestal: prácticas de manejo. Editorial Limusa. México, Distrito Federal.
- Bonilla, R., B. Roncallo, J. Jimeno y T. García. 2008. Producción y descomposición de la hojarasca en bosques nativos y de *Leucaena sp.*, en Codazzi, Cesar. *Revista Corpica-Ciencia y Tecnología Agropecuaria*. **9(2)**: 9-11.

- Bosco, I. J., J. Blanco y F. Castillo. 2004. Gestión forestal y ciclos de nutrientes en el marco del cambio global. (pág. 479-506). En: Valladares, F. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Ministerio de Medio Ambiente. Editorial Egraf, S. A. España, Madrid.
- Bouyoucos, G. J. 1962. Hydrometer method improved for making particle size analysis of soil. *Agronomy Journal*. **54(5)**: 464-465.
- Bray, J. R. y E. Gorham. 1964. Litter production in forest of the world (pág. 101-157). En: Cragg, J.B (ed.). *Advances in Ecological Research*. Cambridge University Press. Inglaterra, Londres.
- Buckman H. O. y N. C. Brady. 1991. Naturaleza y propiedades de los suelos. Editorial Limusa. México, Distrito Federal.
- Campo, J., J. M. Mass, V. J. Jaramillo y Y. A. Martínez. 2000. Calcium, potassium and magnesium cycling in a mexican tropical dry forest ecosystem. *Biogeochemistry*. **49**: 21-36.
- Carrero, J. M. y S. Planes. 2008. Plagas de campo. 13ª ed. Ediciones Mundi-Prensa. España, Madrid.
- Challenger, A. 1988. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Universidad Nacional Autónoma de México-Sierra Madre. México, Distrito Federal.
- Chapman, H. D. 1965. Cation exchange capacity. (pág. 891-901). En: Black, C. A. *Methods of analysis*. American Society of Agronomy. Estados Unidos de América, Wisconsin.
- Chapman, H. D. y F. P. Pratt. 1973. Métodos de análisis para suelos, plantas y aguas. Editorial Trillas. México, Distrito Federal.
- Couteaux, M., Bottner, P. y B. Berg. 1995. Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology and Evolution*. **10(2)**: 63-66.
- Cox, G. W. 2002. Laboratory manual of general ecology. Editorial Mc Graw Hill. Estados Unidos de América, Nueva York.
- Cronquist, A. 1986. Botánica básica. Editorial Continental. México, Distrito Federal.
- Cuanalo de la, C. H. 1990. Manual para la descripción de perfiles de suelo en el campo. 3ª ed. Colegio de postgraduados. México, Chapingo.
- Curtis, H., N. S. Barnes, A. Schek y G. Flores. 2006. Invitación a la biología. 6ª ed. Editorial Médica Panamericana. Argentina, Buenos Aires.
- Daily, G. C., S. Alexander, P. R. Eirlich, L. Goulder, J. Lubchenco, P. A. Matson, H. A. Mooney, S. Potel, S. H. Schneider, D. Tilman y G. M. Woodwell. 1997. Ecosystem services: benefits supplied to human societies by natural ecosystems. *Issues in Ecology*. **(2)**: 1-18.
- Dajoz, R. y M. M. J. Leiva. 2003. Tratado de ecología. 2ª ed. Ediciones Mundi-Prensa. España, Madrid.

- Díaz, G. J. R., A. O. Castillo y G. G. García. 2002. Distribución espacial y estructura arbórea de la selva baja subperenifolia en un ejido de la Reserva de la Biósfera Calakmul, Campeche, México. *Universidad y ciencia*. **18(35)**: 11-28.
- Dinerstein, E. D., M. Olson, D. J. Graham, A. L. Webster, S. A. Primm, M. P. Bookbinder y G. Ledec. 1995. Una evaluación del estado de conservación de las ecoregiones terrestres de América Latina y el Caribe. Banco Mundial con el apoyo del Fondo Mundial para la Naturaleza. Estados Unidos de América, Washington.
- Escudero-Berian A. 1982. Transferencias de nutrientes minerales desde el estrato arbóreo en monte adhesionado. Tesis Doctoral. Departamento de Ecología. Facultad de Biología. Universidad de Salamanca.
- Facelli, J. M. y S. T. A. Pickett. 1991. Plant litter: dynamics and effects on plant community structure. *Botanical Review*. **57(1)**: 1-32.
- Fassbender, H. W. y E. Bornemiza. 1987. Química de los suelos con énfasis en los suelos de América Latina. 2ª ed. Editorial Servicio editorial IICA. Costa Rica, San José.
- Ferri, M. G. 1985. Fisiología vegetal 1. 2ª ed. Editorial EPU. Brasil, São Paulo.
- Filgueiras, F. S. J., S. Crestana, F. J. Luizão y M. S. A. Fonseca. 2001. Nutriente no solo em floresta de terra firme cortada seletivamente na Amazônia Central. *Acta Amazônica*. **31(3)**: 381-396.
- Fioretto, A., C. Dinardo, S. Papa y A. Fuggi. 2005. Lignin and cellulose degradation and nitrogen dynamics during decomposition of three leaf litter species in a Mediterranean ecosystem. *Soil Biology & Biochemistry* **37(6)**: 1083-1091.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). 2004. Estudio de tendencias y perspectivas del sector forestal en América Latina al año 2020. Informe Nacional México. Consultado el 1 de Octubre de 2012 de: <http://www.fao.org/docrep/htm>.
- Foth, H. D. y L. M. Turk. 1980. Fundamentos de la ciencia del suelo. Compañía Editorial Continental. México, Distrito Federal.
- Francis, J. K. 1990(a). *Hymenaea courbaril* L. Algarrobo, locust. SO-ITF-SM-27. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. Estados Unidos de América, Nueva Orleans.
- Francis, J. K. 1990(b). *Syzygium jambos* (L.) Alst. Rose Apple. SO-ITF-SM-26. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. Estados Unidos de América, Nueva Orleans.
- García-Mendoza. A. 2004. Integración del conocimiento florístico. (pág.305-325). En: García-Mendoza, A. J., M. J. Ordóñez y M. Briones-Salas. Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología-Universidad Nacional Autónoma de México-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund. México, Distrito Federal.

Gélvez, P. I. M. 2008. Efecto del uso de suelo sobre la descomposición de hojarasca y grupos funcionales microbianos (cuenca del río La Vieja, Quindío). Tesis de licenciatura. Pontificia Universidad Javeriana. Facultad de Ciencias.

Gerrard, J. 1987. Alluvial soils. Editorial Van Nostrand Reinhold Company. Inglaterra, Londres.

Gómez, V. L. E. 2004. Reseña de "Las selvas tropicales húmedas de México. Recurso poderoso pero vulnerable" de Alejandro Estrada y Rosamond Coates-Estrada. Universidad Autónoma de Nuevo León. *Ciencia UANL* **7(3)**: 406-408.

Grime, J.P. 1982. Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación. Editorial Limusa. México, Distrito Federal.

Gros, A. y V. A. Domínguez. 1992. Abonos: guía práctica de la fertilización. 8ª ed. Ediciones Mundi-Prensa. España, Madrid.

Hooper, D. U., D. E. Bignell, V. K. Brown, L. Brussaard, J. M. Dangerfield, D. H. Wall, D. A. Wardle, D. C. Coleman, K. E. Boller, P. Lavelle, M. H. Van der Putten, P. C. De Rutier, J. Rusek, W. L. Silver, J. M. Tiedje y V. Wolters. 2000. Interactions between aboveground and belowground biodiversity in terrestrial ecosystems: patterns, mechanisms and feedbacks. *Bioscience* **50**: 1049-1061.

Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2010. Principales tipos de vegetación. México, Distrito Federal.

Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2001. Carta de uso actual del suelo y vegetación Serie III. México, Distrito Federal.

Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2000. Marco Geoestadístico. México, Distrito Federal.

Instituto Nacional de Estadística y Geografía-Dirección General de Geografía (INEGI-DGG). 1999. Superficies Nacional y Estatales. México, Distrito Federal.

Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 1982-1988. Suelos del Estado de Oaxaca, escala 1:250 000, Serie I. Cartas E14-6, E 14-8, E14-9, E14-11, E1412-D14-3, E15-7 y carta E1510-D15-1 no publicada. México, Distrito Federal.

Instituto Nacional de Ecología (INE). 2006. Manual de técnicas de análisis de suelos aplicadas a la remediación de sitios contaminados. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales-Instituto Nacional de Ecología- Instituto Mexicano del Petróleo. México, Distrito Federal.

IRENAT-Colegio de Postgraduados. 1993. Manual de procedimientos analíticos de suelos y plantas de laboratorio de fertilidad de suelos. Programa de intercalibración de análisis de suelos y plantas (ISP). IRENAT-Colegio de Postgraduados-Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo, A. C. México, Chapingo.

Jackson, M. L. 1982. Análisis Químico de Suelos. 4ª ed. Editorial Omega. España, Barcelona.

Jimenez-Salgado, T., L. E. Fuentes-Ramirez, A. Tapia-Hernández, M. A. Mascarva-Esparza, E. Martinez-Romero y J. Caballero-Mellado. 1997. *Coffea arabica* L., a new host plant for *Acetobacter*

diazotrophicus and insolation of other nitrogen-fixing acetobacteria. *Applied and Environmental Microbiology* **63(9)**: 3676-3683.

Jordan, C. F. 1985. Nutrient cycling in tropical forest ecosystems. Athens, Georgia Institute of Ecology, University of Georgia. Estados Unidos de América, Georgia.

Jordán, L. A. 2005. Manual de edafología. Departamento de cristalografía, mineralogía, y química agrícola. Universidad de Sevilla. España, Sevilla.

Julca-Otiniano, A., L. Meneses-Florián, R. Blas-Sevillano y S. Bello-Amez. 2006. La materia orgánica, importancia y experiencias de su uso en la agricultura. *IDESIA* **24(1)**: 49-61.

Kärelampi, L. 1971. Weight loss of leaf litter on forest soil surface in relation to weather at Kevostation, Finnish Lapland. *Report of the Kevo Subarctic Research Station* **8**: 101-103.

León-Rico, R. 2003. Efectos de la descomposición, la frugivoría y la remoción de frutos y semillas de especies arbóreas sobre los patrones de descomposición in situ en el suelo de la selva húmeda. (pág. 89-112). En: Álvarez, S. J. y G. E. Naranjo. Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de Facultad de Ciencias-Universidad Nacional Autónoma de México-Instituto de Ecología A. C. México, Xalapa.

Linares, M. P., P. L. J. Alías y S. P. Marín. 1995. Formas y fijación de potasio en fluvisoles calcáricos de La Vega Alta del Segura (Murcia). *Revista edafología* **1(1)**: 61-66.

Llorca, L. R. y C. I. Bautista. 2006. Prácticas de atmósfera, suelo y agua. Universidad Politécnica de Valencia. España, Valencia.

Marques, dos S. M. J. 2004. Probabilidad y estadística para ciencias químico-biológicas. 2ª ed. México. Universidad Nacional Autónoma de México-Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. México, Distrito Federal.

Marschner, H. 1995. Mineral nutrition of higher plants. Academic Press. Inglaterra, Londres.

Martínez, Y. A. y J. Sarukhán. 1993. Cambios estacionales del mantillo en el suelo de un bosque tropical caducifolio y uno subcaducifolio en Chamela, Jalisco, México. *Acta botánica Mexicana* **21**: 1-6.

Millennium Ecosystem Assessment (MEA), 2005. Ecosystems and Human Well-being: Synthesis. Island Press. Estados Unidos de América, Washington D. C.

Montasedo B. y T. S. Fredericksen. 2000. Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal. Editorial El País. Bolivia, Santa Cruz de la Sierra.

Munsell. 1975. Munsell Soil Color Charts. Macbeth Division of Kollmorgen Corporation. Estados Unidos de América, Baltimore.

Muñoz, C., E. Zagal y C. Ovalle. 2007. Influence of trees on soil organic matter in Mediterranean agroforestry systems: an example from the 'Espinal' of central Chile. *European Journal of Soil Science* **58(3)**: 728-735.

- Myers, N. 1996. Environmental services of biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. **93(7)**: 2764-2769.
- Navarro, G. G. y B. S. Navarro. 2003. Química agrícola. 2ª ed. Ediciones Mundi-Prensa. España, Madrid.
- Norma Oficial Mexicana. 2003. Diario Oficial de la Federación. México, Distrito Federal.
- Nuñez, S. J. 1985. Fundamentos de edafología. 2ª ed. Editorial Universidad Estatal a Distancia. Costa Rica, San José.
- Oliveira, J. A. 1998. Caracterização física da Bacia do Ribeirão Cachimbal – Pinheiral, RJ e suas principais paisagens degradadas. Tesis de Maestría. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica.
- Oliveira, T. L., M. G. Pereira y C. E. G. Menezes. 2002. Produção de serapilheira e transferência de nutrientes em florestas secundárias localizadas na região de Pinheiral, RJ. *Ciência Florestal* **12(2)**: 9-16.
- Olsen, S. R. y L. E. Sommers. 1982. Phosphorus. (pág. 403-430). En: Page, A. L., R. H. Miller y D. R. Keeney. *Methods of soil analysis Part 2*. 2ª ed. American Society of Agronomy. Estados Unidos de América, Madison.
- Olson, J. S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* **44(2)**: 322-331.
- Oxford-Complutense. 2000. Ciencias de la tierra. Diccionarios Oxford-Complutense. España, Madrid.
- Parra, B. O. 2003. El planeta Tierra como sistema (pág. 33-44). En: Acuña, C. A., V. R. C. Aguilera, A. M. Aguayo, G. G. Azócar, R. R. Barra, R. D. Fuentes, S. P. González, N. R. Mendoza, B. K. Paredes, B. O. Parra, C. C. P. González, H. J. Rojas, A. H. Romero, B. M. Sobarzo, Z. C. Valdovinos, M. Valenzuela, C. A. Villalobos, Z. C. Zaror y P. R. Urrutia. *Conceptos básicos sobre medio ambiente y desarrollo sustentable*. Proyecto INET y GTZ. Argentina, Buenos Aires.
- Parra, M. A., R. Fernández-Escobar, C. Navarro y O. Arquero. 2002. Los suelos y la fertilización del olivar cultivado en zonas calcáreas. Ediciones Mundi Prensa. España, Barcelona.
- Pennington T. D. y J. Sarukhán. 2005. Árboles tropicales de México. Manual para la Identificación de las principales especies. Universidad Nacional Autónoma de México-Fondo de Cultura Económica. México, Distrito Federal.
- Pérez, G. E. A., J. Meave y C. Gallardo. 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Acta botánica mexicana* **(056)**: 19-88.
- Raghavendra, A. S. 1991. *Physiology of trees*. Editorial Wiley. Estados Unidos de América, Nueva York.

- Reichenbacher, B., A. Blieck, D. Erwin, W. Piller, M. Sandulescu y J. Talent. 2007. Terra e vida. As origens da diversidade. Versión portuguesa. Earth Sciences for Society Foundation. Portugal, Lisboa.
- Rhoades, J. D. 1982. Cation exchange capacity. En: Page, A. L., R.H. Miller, and D.R. Keeney (eds.) Methods of soil analysis. Part 2. Agronomy monograph no.9. 2ª ed. American Society of Agronomy. Estados Unidos de América. Madison.
- Rivera, V. G. 2010. Relación suelo-planta en tres coberturas vegetales del municipio de Putla Villa de Guerrero, Oaxaca. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza-UNAM.
- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. 1ra. Edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, Distrito Federal.
- Salas, M. S. H., V. A. Saynes y L. Schibli. 2003. Flora de la costa de Oaxaca, México: lista florística de la región de Zimatán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. **(72)**: 21-58.
- Salisbury, F. B. y C. W. Ross. 1992. Fisiología de las plantas. Editorial PARANINFO. España, Madrid.
- Sánchez, S., G. Crespo, M. Hernández y Y. García. 2008. Factores bióticos y abióticos que influyen en la descomposición de la hojarasca en pastizales. *Pastos y Forrajes*. **31(2)**: 99-118.
- Sarukhán, K. J. 1968. Los tipos de vegetación arbórea de la zona cálido-húmeda de México. (pág. 3-46). En: Pennington, T. D. y J. Sarukhán. Manual para la identificación de los principales árboles tropicales de México. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales-Food and Agriculture Organization of the United Nations. México, Distrito Federal.
- Schlesinger, W. H. 2000. Biogeoquímica: Un análisis del cambio global. Editorial Ariel S. A. España, Barcelona.
- Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). 2006. Vegetación y uso del suelo. Consultado el 18 de Agosto de 2010 de: http://app1.semarnat.gob.mx/dgeia/informe_resumen.html
- Singh, J. S. y S. R. Gupta. 1977. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *The Botanical Review* **43(4)**: 449-528.
- Teixeira, D. H. C., F. M. Dias, V. Silveira, F. M. A. Leite, O. A. Teixeira y J. R. S. Scolforo. 2002. Variação temporal de nutrientes na serapilheira de um fragmento de floresta estacional semidecidual montana em Lauras, Mg. *CERNE* **8(2)**: 001-016.
- Torres, C. R. 2004. Coberturas Vegetales. (pág. 105-117). En: García, A. J., M. J. Ordóñez y B. M. Salas. Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund. México, Distrito Federal.
- Tundis, V. A. R., I. A. Guerrini, W. K. Franken y F. R. C. Batista. 2004. Produção de serapilheira e ciclagem de nutrientes de uma floresta estacional semidecidual em zona ripária. *Árvore* **28(6)**: 793-800.

- Valdir, S. M., E. J. Brun, L. M. Rodrigues y E. M. dos Santos. 2003. Retorno de nutrientes via deposição de serapilheira em um povoamento de acácia-negra (*Acacia mearnsii* De Wild.) no estado do Rio Grande do Sul. *Árvore* **27(6)**: 791-798.
- Valladares. F. 2008. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. 2ª ed. Ed. Organismo Autónomo Parques Nacionales-EGRAF. España, Madrid.
- Valverde, V. T., C. J. A. Meave, L. J. Caraibas y Z. Cano-Santana. 2005. Ecología y medio ambiente. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. Pearson Educación de México. México, Distrito Federal.
- Velázquez, A., J. F. Mas, J. R. Díaz-Gallegos, R. Mayorga-Saucedo, P. C. Alcántara, R. Castro, T. Fernández, G. Bocco, E. Ezcurra y J. L. Palacio. 2002. Patrones y tasas de cambio de uso de suelo en México. Instituto de Geografía, UNAM. *Gaceta Ecológica* **(62)**: 21-37
- Walkley, A. y I. A. Black. 1934. An examination of Degtjareff method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Science* **37**: 29-38.
- Whitmore, T. C. 1992. An introduction to tropical rain forest. 3a ed. Oxford University press. Estados Unidos de América, Nueva York.
- Winckler, C. M. V., S. M. Valdir, P. J. Carbonera, J. B. Della-Flora y S. E. Moreira. 1999. Concentração e redistribuição de nutrientes nas folhas e no folheto em um povoamento de *Acácia mearnsii* de Wild. no Rio Grande do Sul. *Ciência Forestal* **9(1)**: 19-24.
- Zamora, C. P., G. G. García, G. J. S. Flores y J. J. Ortiz. 2008. Estructura y composición florística de la selva mediana subcaducifolia en el sur del estado de Yucatán. *Polibotánica* **(26)**: 33-66.

ANEXO I
LISTADO FLORÍSTICO

ACANTHACEAE

Barleria micans Nees in Benth.

ACTINIDACEAE

Saurauia aspera Turcz.

Saurauia serrata DC.

Saurauia villosa DC.

ANACARDIACEAE

Mangifera indica L.

APOCYNACEAE

Rauwolfia tetraphylla L.

ARACEAE

Monstera adansonii Schott

Philodendron scandens C.Koch & Sell

Syngonium podophyllum Schott

ARALIACEAE

Dendropanax arboreus (L.) Decne. & Planchon

BIGNONIACEAE

Godmania aesculifolia Standl.

BURSERACEAE

Bursera simaruba (L.) Sarg.

CECROPIACEAE

Cecropia obtusifolia Bert.

CHRYSOBALANACEAE

Hirtella racemosa Lam.

CLETHRACEAE

Clethra mexicana DC.

CLUSIACEAE

Calophyllum brasiliense Cambess.

COMMELINACEAE

Commelina rufipes var. *rufipes* Seub. in Mart.

COSTACEAE

Costus scaber Ruiz & Pav.

DRYOPTERIDACEAE

Ctenitis subincisa (Willd.) Ching

EUPHORBIACEAE

Croton draco Schlecht.

FABACEAE

Acacia cornigera Wild.

Andira inermis (W.Wright) DC.

Enterolobium cyclocarpum Griseb.

Hymenaea courbaril L.

FLACOURTIACEAE

Casearia arguta H.B.K.

Homalium senarium Sessé & Moc.

Lacistema aggregatum (Berg.) Rusby

HELICONIACEAE

Heliconia latispatha Benth.

LAURACEAE

Ocotea Veraguensis (Meisn.) Mez.

LYTHRACEAE

Lafoensia puniceifolia D.C.

MARANTHACEAE

Calathea soconuscum Matuda

MELASTOMATACEAE

Clidemia hirta D. Don.

Conostegia xalapensis D. Don

MELIACEAE

Guarea glabra Vahl

Trichilia havanensis Jacq.

MORACEAE

Ficus obtusifolia Kunth.

MYRSINACEAE

Parathesis rekoii Standl.

MYRTACEAE

Syzygium jambos (L.) Alston

ORCHIDACEAE

Beloglottis costaricensis Schltr.

Platythelys vaginata (Hock.) Garay

PIPERACEAE

Piper scabrum Ruiz & Pavón

POLYGONACEAE

Coccoloba barbadensis Jacq.

RHAMNACEAE

Gouania lupuloides (L.) Urban

RUBIACEAE

Chiococca alba (L.) Hitchc.

Coffea arabica L.

Hamelia patens Jacq.

Mapouria graciliflora (Benth.) Oersted

Psychotria sp.

SAPINDACEAE

Cupania glabra Sw.

Serjania cardiospermoides Radlk.

SAPOTACEAE

Pouteria sapota Jacq.

SOLANACEAE

Jaltomata procumbens Cav.

ZINGIBERACEAE

Hedychium coronarium J. Koenig

Renealmia aromatica Griseb.

ANEXO II ANÁLISIS DE VARIANZA

Análisis de varianza para pesos de hojarasca en las diferentes fechas de muestreo.

Fuente	Suma de Cuadrados	Grados de libertad	Cuadrado Medio	Razón-F	Valor-P
Entre grupos	498424.	11	45311.3	27.12	0.0000
Intra grupos	280717.	168	1670.93		
Total (Corr.)	779141.	179			

Análisis de varianza para pesos de mantillo en las diferentes fechas de muestreo.

Fuente	Suma de Cuadrados	Grados de libertad	Cuadrado Medio	Razón-F	Valor-P
Entre grupos	11224.2	3	3741.39	3.74	0.0161
Intra grupos	56050.0	56	1000.89		
Total (Corr.)	67274.2	59			

Análisis de varianza para concentraciones de nutrimentos en hojarasca en las diferentes fechas de muestreo.

	Fuente	Suma de Cuadrados	Grados de libertad	Cuadrado Medio	Razón-F	Valor-P
N	Entre grupos	1.62143	11	0.147403	1.64	0.1166
	Intra grupos	4.30482	48	0.0896838		
	Total (Corr.)	5.92625	59			
P	Entre grupos	4.63027	11	0.420934	2.92	0.0050
	Intra grupos	6.91547	48	0.144072		
	Total (Corr.)	11.5457	59			
Ca	Entre grupos	14.7379	11	1.33981	2.74	0.0079
	Intra grupos	23.4888	48	0.489351		
	Total (Corr.)	38.2267	59			
Mg	Entre grupos	2.52539	11	0.229581	2.83	0.0063
	Intra grupos	3.8938	48	0.0811208		
	Total (Corr.)	6.41919	59			
K	Entre grupos	188.457	11	17.1325	8.61	0.0000
	Intra grupos	95.5086	48	1.98976		
	Total (Corr.)	283.966	59			

Análisis de varianza para concentraciones de nutrimentos en mantillo en las diferentes fechas de muestreo.

	Fuente	Suma de Cuadrados	Grados de libertad	Cuadrado Medio	Razón-F	Valor-P
N	Entre grupos	0.471392	3	0.157131	0.16	0.9202
	Intra grupos	15.4972	16	0.968575		
	Total (Corr.)	15.9686	19			
P	Entre grupos	0.0561647	3	0.0187216	0.12	0.9450
	Intra grupos	2.4305	16	0.151906		
	Total (Corr.)	2.48666	19			
Ca	Entre grupos	2.51028	3	0.836761	2.45	0.1011
	Intra grupos	5.4646	16	0.341538		
	Total (Corr.)	7.97489	19			
Mg	Entre grupos	0.0815847	3	0.0271949	1.62	0.2252
	Intra grupos	0.269345	16	0.0168341		
	Total (Corr.)	0.35093	19			
K	Entre grupos	78.4139	3	26.138	40.33	0.0000
	Intra grupos	10.3703	16	0.648141		
	Total (Corr.)	88.7841	19			

Análisis de varianza multifactorial para concentraciones de nutrimentos en suelo en las diferentes fechas de muestreo.

	Fuente	Suma de Cuadrados	Grados de libertad	Cuadrado Medio	Razón-F	Valor-P
N	A: Fecha de muestreo	191.444	2	95.7218	0.53	0.5947
	B: Profundidad	623.419	2	311.709	1.73	0.2000
	Residuo	3956.5	22	179.841		
	Total (Corr.)	4771.36	26			
P	A: Fecha de muestreo	46.0791	2	23.0395	4.92	0.0171
	B: Profundidad	5.97286	2	2.98643	0.64	0.5380
	Residuo	103.041	22	4.6837		
	Total (Corr.)	155.093	26			
Ca	A: Fecha de muestreo	0.0185297	2	0.00926485	2.30	0.1236
	B: Profundidad	0.228352	2	0.114176	28.38	0.0000
	Residuo	0.0885079	22			
	Total (Corr.)	0.335389	26			
Mg	A: Fecha de muestreo	2.62279	2	1.31139	3.36	0.0531
	B: Profundidad	13.8374	2	6.9187	17.75	0.0000
	Residuo	8.57741	22	0.389882		
	Total (Corr.)	25.0376	26			
K	A: Fecha de muestreo	31.4844	2	15.7422	3.71	0.0409
	B: Profundidad	9.51497	2	4.75749	1.12	0.03439
	Residuo	93.3849	22	4.24477		
	Total (Corr.)	134.384	26			