



El Colegio de la Frontera Sur

Determinantes de la acumulación y descomposición de la
hojarasca en bosques de la cuenca alta del Grijalva, Chiapas,
México

TESIS

Presentada como requisito parcial para obtener el grado de
“Maestra en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural”

Por:

Elsa Sarai Gaspar Santos

2013

Agradecimientos

Agradezco al apoyo del Fondo Institucional de Fomento Regional para el Desarrollo Científico, Tecnológico y de Innovación (FORDECyT) del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) a través del convenio 143303: “Gestión y estrategias de manejo sustentable para el desarrollo regional en la cuenca hidrográfica transfronteriza Grijalva”, apoyado por fondos concurrentes de la Secretaría de Recursos Naturales y Protección Ambiental (SERNAPAM) del estado de Tabasco. Al CONACyT por la beca (386235/255215) otorgada para la realización de sus estudios de maestría en ciencias en el Colegio de la Frontera Sur.

A Soledad Gómez Gómez, Zenaida Hernández López, Alfonso Luna Gómez, Henry E. Castañeda Ocampo, Miguel Martínez Icó, Abel J. Roblero Vázquez y Olmar Sántiz López, que gracias a su compañía el trabajo de campo fue más sencillo y agradable. A J. Anahí Hernández García y Erika Gómez Gómez por el contacto con las comunidades. A las personas de las comunidades de Benito Juárez, El Carrizal, Libertad Frontera, Plan Grande, Poblado Cambil, Vicente Guerrero por su hospitalidad, interés y colaboración en las distintas actividades del proyecto.

Con admiración y respeto al Dr. Mario González Espinosa, Dr. Neptalí Ramírez Marcial y Dr. David Álvarez por su paciencia, consejos, dedicación y aportaciones para la culminación de esta tesis.

A mis sinodales: Dra. María Mercedes Castillo Uzcanga, Dr. Alejandro Morón Ríos y Dr. Miguel Ángel Castillo Santiago, por sus aportaciones para mejorar el trabajo de tesis.

A Emmanuel Valencia Becerra, Karim Musalem Castillejos y Miguel Ángel Castillo Santiago por sus sugerencias, propuestas y colaboración para el manejo del Sistemas de Información Geográfico (SIG). A Diego Marín Díaz Bonifaz por la facilitación de las imágenes satelitales necesarias para la elaboración de mapas. A Hermilo Cruz y Mario Zúñiga por su asesoría y facilidades para la consulta de material bibliográfico.

A Emilio por su amor, apoyo incondicional y comprensión para lograr esta meta.

A mis padres por su apoyo incondicional y su amor.

A mis compañeros de generación 2011-2012, a Jenny, Primavera, Noé por regalarme horas de conversación y compartir buenos momentos.

Gracias a todos los que no se encuentran en este texto, pero que me contribuyeron, impulsaron, acompañaron y compartieron su sabiduría conmigo.

Índice

I. Resumen	6
II. Introducción	8
2.1. <i>Importancia de los bosques para el manejo de las cuencas</i>	8
2.2. <i>Importancia de la acumulación y descomposición de la hojarasca en el bosque</i>	11
2.3. <i>El bosque mesófilo de montaña en la parte alta de la cuenca del río Grijalva</i>	13
III. Objetivo	15
IV. Materiales y métodos	15
4.1. <i>Área de estudio</i>	15
4.2. <i>Composición y estructura del bosque</i>	16
4.3. <i>Muestreo y análisis de suelos</i>	17
4.4. <i>Acumulación de hojarasca</i>	18
4.5. <i>Descomposición de la hojarasca</i>	18
4.6. <i>Atributos químicos de la hojarasca</i>	19
4.7. <i>Valores de NDVI</i>	19
4.8. <i>Análisis estadístico</i>	20
V. Resultados	22
5.1. <i>Caracterización de los fragmentos forestales en las localidades</i>	22
5.2. <i>Características de los suelos</i>	23
5.3. <i>Acumulación de hojarasca</i>	23
5.4. <i>Descomposición de hojarasca</i>	24
5.6. <i>Atributos químicos de las hojas</i>	25
5.7. <i>Determinantes de la acumulación de hojarasca</i>	25
5.8. <i>Determinantes de la descomposición de la hojarasca</i>	27
VI. Discusión	27
6.1. <i>Estado de conservación de los bosques</i>	27
6.2. <i>Características edáficas de los sitios</i>	28
6.3. <i>Acumulación de hojarasca</i>	29

6.3.1. <i>Determinantes de la acumulación de hojarasca</i>	31
6.4. <i>Descomposición de la hojarasca</i>	32
6.4.1. <i>Determinantes de la descomposición de la hojarasca</i>	34
6.5. <i>Implicaciones para la restauración</i>	35
VII. Conclusión	36
VIII. Literatura citada	37
Cuadros ..	49
Figuras	60
Anexos	65

I. Resumen

La acumulación y descomposición de la hojarasca son procesos determinantes para el aporte de materia orgánica al suelo y el ciclo de nutrientes en el ecosistema. Promover estos procesos es una meta esencial de la restauración para reducir la erosión del suelo y el deslizamiento de laderas. Se cuantificó la hojarasca acumulada sobre el piso forestal en seis localidades de la cuenca alta del río Grijalva y se analizó el efecto de dos tipos de superficie (horizontal e inclinada). Se evaluó la descomposición de la hojarasca de *Alnus acuminata*, *Quercus segoviensis* y *Pinus tecunumanii*. Se compararon los atributos de la vegetación, las propiedades químicas y físicas de los suelos y la acumulación y descomposición de la hojarasca entre localidades con un análisis de varianza; se ajustaron modelos de regresión lineal múltiple para evaluar factores determinantes de la acumulación y descomposición de la hojarasca. Las localidades mostraron diferencias en su composición y estructura florística y en sus propiedades químicas y físicas de los suelos. Al término de 280-290 días, la localidad con mayor acumulación fue Libertad Frontera ($0.35 \pm 0.05 \text{ kg m}^{-2}$), tanto en superficie horizontal como inclinada. La acumulación de la hojarasca sobre superficie horizontal (0%), estuvo determinada positivamente por el área basal y la orientación al sol del fragmento forestal, y negativamente por la densidad de árboles y la fertilidad del suelo. La acumulación sobre superficie inclinada (52-104%), se relacionó con la densidad de árboles y la fertilidad del suelo, negativamente, y la orientación del fragmento hacia al sol, positivamente. La descomposición de las especies varió con los atributos químicos de su hojarasca en el orden *Alnus*>*Quercus*>*Pinus* y fue mayor en las localidades de ejido El Carrizal y Benito Juárez. La descomposición siempre fue menor en la localidad

de Poblado Cambil. La descomposición de las tres especies se explicó por la altitud dada la mayor humedad encontrada. Los sitios con mayor cobertura de dosel y orientación de la ladera hacia el suroeste contribuyeron positivamente a la descomposición de *Alnus*. Se propone a *Alnus acuminata* y *Quercus* spp. para la restauración por su aportación de materia orgánica y nutrimentos a través de la hojarasca.

Palabras clave: *Alnus*, descomposición, deslizamiento de laderas, materia orgánica, *Quercus*, *Pinus*

II. Introducción

2.1. Importancia de los bosques para el manejo de las cuencas

Los bosques son reservorio importante de la diversidad biológica y proporcionan múltiples servicios ecosistémicos, materias primas para consumo de la población, captación de agua, fertilidad del suelo y regulación climática (Perry, 1998; Lara et al., 2009; Quijas et al., 2012). No obstante, el efecto de la cobertura del dosel sobre la reducción de las consecuencias de eventos climáticos extremos se encuentra en debate (Laurance, 2007). Por una parte, se argumenta que los deslaves e inundaciones derivados de lluvias extremas no se relacionan con la cobertura en las partes altas de la cuenca alta (CIFOR, 2005). Por el contrario, se ha documentado empíricamente que la cobertura boscosa se correlaciona con el riesgo y severidad de las inundaciones o deslaves de las lluvias intensas (Bradshaw et al., 2007). El servicio ecosistémico de retención de humedad, protección y fertilidad del suelo no sólo depende de la presencia de cobertura arbórea y cobertura del suelo, sino de los atributos físicos y químicos que se desarrollan en el suelo a través de décadas y de la acumulación de humus en el suelo (Berg y McClaugherty, 2008).

El incremento de humus en el suelo contribuye a mejorar la estructura del suelo, incrementa la conductividad hidráulica y mejora la capacidad de almacenamiento del agua en el suelo (Bens et al., 2007; Berg y McClaugherty, 2008; Sayer y Tanner, 2010). La hojarasca constituye la fuente principal de humus, materia orgánica y nutrimentos en el ecosistema (Vitousek y Sanford, 1986; Vasconcelos y Luizao, 2004; Berg y McClaugherty, 2008; Celentano et al., 2011) y se encuentra determinada por la productividad primaria de los bosques (Yang et al., 2004). En los bosques de montaña,

donde el ciclo de nutrientes es relativamente lento y poseen de mediana a baja fertilidad los procesos de descomposición y acumulación de hojarasca son fundamentales para la formación de materia orgánica (Bruijnzeel y Veneklaas, 1998; Schessl et al., 2008; Sirajul y Chandra, 2009).

Los cambios en la configuración de los paisajes forestales, asociados a las actividades humanas, incluyendo la fragmentación de los bosques, pueden afectar procesos tales como, la acumulación y la descomposición de la hojarasca en el suelo (Whitmore y Sayer, 1992; Didham, 1998; Schessl et al., 2008). La acumulación de la hojarasca y su descomposición dependen de diversos factores como la producción de la hojarasca (Day, 1979), la composición y la estructura de la vegetación (Kumar y Deepu, 1992; Williams-Linera, 1996; Vasconcelos y Laurence, 2005; Scherer-Lorenzen et al., 2007), los flujos de viento y agua, la temperatura y la humedad en el ambiente, la fertilidad del suelo (Porta et al., 1999; Vitousek y Sanford, 1986; Vitousek et al., 1995), la actividad de la fauna edáfica (Lavelle et al., 1993), así como de la inclinación del terreno sobre la que se deposite la hojarasca y su exposición respecto al sol (Sariyildiz y Küçük, 2008).

Aunque se han documentado los procesos de descomposición y acumulación de hojarasca en diversos ecosistemas, son escasos los estudios que evalúan simultáneamente los diversos factores implicados en la acumulación y descomposición de la hojarasca (Dwyer y Merriam, 1981). Para el caso de los bosques de montaña de México, la información sobre la acumulación de la hojarasca es escasa y se concentra más en evaluar su producción y descomposición (Williams-Linera 2000; Loredó-Rocha

y Ramírez-Marcial, 2009) y poco en identificar los factores que determinan dichos procesos.

La Sierra Madre de Chiapas aloja, dentro de un complicado sistema orográfico, a la cuenca alta del río Grijalva, que comprende una extensión total de 58,025 km² (Plascencia-Vargas et al., en prensa). La cobertura forestal característica de esta cuenca alta incluye a los bosques de pino, bosques de encino, bosques de pino-encino, bosques de *Abies* y bosque de niebla o mesófilo de montaña (Breedlove, 1981), que se desarrollan sobre pendientes inclinadas con suelos someros de baja a mediana fertilidad. Actualmente, la cuenca del río Grijalva se considera como la más intervenida y poblada del país. La fuerte presión humana a la que se encuentra sometida han derivado en la degradación y destrucción de los bosques (Richter, 2000; Villafuerte, 2010). Como parte de una estrategia integral de restauración de los ecosistemas forestales de montaña es relevante la evaluación de los procesos de acumulación y descomposición de la hojarasca que ocurren actualmente bajo los distintos tipos de cobertura forestal presentes en la cuenca, lo cual permitirá comprender mejor aquellos factores que influyen en la cantidad y calidad de la materia orgánica en el suelo (Zhou et al., 2007). Esta información tiene implicación directa en la regulación de la fertilidad de los suelos, la cual es de vital importancia para el bienestar de la población dada la estrecha dependencia con los suelos para su economía de subsistencia. La información generada en estos estudios es fundamental como línea de base para evaluar futuros planes de restauración en la región (Rocha-Loredo y Ramírez-Marcial, 2009).

2.2. Importancia de la acumulación y descomposición de la hojarasca en el bosque

La acumulación y descomposición de la hojarasca son procesos en los cuales la materia orgánica se convierte a sus constituyentes más simples. La estabilización de la materia orgánica cuando se convierte en humus tiene importantes implicaciones en la estructura, fertilidad y estabilidad del suelo (Lavelle et al., 1993). En terrenos con pendientes abruptas, cuando se encuentra una densa cobertura forestal, la hojarasca puede disminuir el impacto de la lluvia y reducir la erosión hídrica del suelo al favorecer el escurrimiento laminar, y así, disminuir el escurrimiento turbulento (Gayoso y Alarcón, 1999; Miura et al., 2003). La hojarasca provee de recursos y hábitat para diversas especies de fauna edáfica (Lavelle et al., 1993) y propicia sitios seguros para la germinación y establecimiento de las semillas (Facelli y Pickett, 1991; Harper, 1997).

2.2.1. Factores que inciden en el proceso de la acumulación de la hojarasca

La hojarasca acumulada sobre el piso forestal es un importante almacén de nutrimentos para el bosque; no obstante, cuando la acumulación es alta y la descomposición es lenta se pueden retardar los procesos de nutrimentos del bosque (Vitousek y Sanford, 1986; Celentano et al., 2011). La variación espacial en la acumulación de la hojarasca puede verse afectada por las condiciones biofísicas del sitio, así como por las condiciones de la estructura y composición de la vegetación (Williams-Linera et al., 2000; Yang, et al., 2004; Zhou et al., 2007; Schessl et al., 2008; Tang et al., 2010), la capacidad de descomposición que se mantenga en el sitio (Day, 1979; Melillo et al., 1982), el clima (Aerts, 1997; Sayer y Tanner, 2010) y el efecto que ejerza la altitud (Martínez-Yrizar, et al., 1990; Vitousek et al., 1994; Dames et al., 1998). Por otra parte,

las condiciones de fertilidad y humedad en el suelo también son relevantes para la producción de hojarasca (Hernández et al., 1992; Vistousek et al., 1995).

2.2.2. Factores que inciden en el proceso de descomposición de la hojarasca

La descomposición de la hojarasca es un paso crítico en la incorporación de la materia orgánica, la mineralización de los compuestos orgánicos y el balance de carbono en los ecosistemas terrestres (Austin y Ballaré, 2010), que a su vez contribuyen a la estructura y fertilidad del suelo (Bens et al., 2007; Berg y McClaugherty, 2008). Se considera que la descomposición de la hojarasca puede estar determinada por tres factores: la fauna edáfica, el microclima y los atributos químicos que definen la calidad de la hojarasca (Lavelle et al., 1993; Vasconcelos y Lawrence, 2005; Tang et al., 2010). No obstante, se ha observado que otros factores como la fertilidad del suelo y la orientación de la ladera también pueden afectar dicho proceso (Tripathi et al., 2006; Sariyildiz y Küçük, 2008).

La temperatura y la precipitación ejercen un efecto importante sobre la descomposición de la hojarasca al propiciar condiciones de humedad favorables para la actividad de los microorganismos y la fauna edáfica (Lavelle et al., 1993; Berg y McClaugherty, 2008; Sariyildiz y Küçük, 2009). Se ha propuesto que la evapotranspiración real puede ser una medida robusta del clima, y se reconoce que mientras mayor sea la evapotranspiración real aumentará la descomposición de la hojarasca (Meetenmeyer, 1978; Aerts, 1997). Se puede esperar menor descomposición de la hojarasca en los lugares expuestos a períodos prolongados de altas temperaturas y de baja humedad (Dwyer y Merriam, 1981; Sirajul y Chandra, 2009), debido al efecto negativo que ejercen sobre la actividad microbiana. Se ha documentado en bosques de

Turquía un efecto positivo de las laderas orientadas hacia el norte sobre la descomposición de la hojarasca, dada la mayor cantidad de humedad alcanzada en estas laderas (Sariyildiz y Küçkü, 2008). Por otra parte, la calidad de la hojarasca, determinada por sus propiedades físico-químicas (e.g. la relación carbono/nitrógeno, relación lignina/nitrógeno, contenido de polifenoles, contenido de taninos y la estructura de la hoja) afectan la descomposición de la hojarasca (Melillo et al., 1982; Scherer-Lorenzen et al., 2007; Parson y Congdon, 2008). Se ha observado mayor descomposición en la hojarasca con baja relación carbono/nitrógeno y menor relación lignina/nitrógeno (Xuluc-Tolosa et al., 2003; Yang et al., 2004; Meier y Bowman, 2008). La disponibilidad de nitrógeno y humedad en el suelo pueden aumentar la velocidad de descomposición al favorecer la actividad de los microorganismos (Kumar y Deepu, 1992; Tripathi et al., 2006; Sariyildiz y Küçkü, 2009).

2.3. El bosque mesófilo de montaña en la parte alta de la cuenca del río Grijalva

Los bosques mesófilos de montaña son reconocidos por la alta diversidad biológica por unidad de superficie, además de su importancia para el mantenimiento del ciclo hidrológico y de nutrimentos (Hamilton, 1995; Aldrich, 1997). En México, los bosques mesófilos de montaña ocupan una superficie menor a 1% del territorio nacional (Rzedowski, 1978) y las sierras del sur de Chiapas, junto con Oaxaca, albergan la mayor superficie de estos bosques en el país (Toledo-Aceves et al., 2011). Los bosques mesófilos de montaña se encuentran entre los tipos de bosque más amenazados a nivel nacional; aunque se considera que en el pasado reciente no han sido ecosistemas muy extendidos, se estima que en México se ha perdido al menos el 50% de su

superficie original (Rzedowski, 1978; Toledo-Aceves et al., 2011; González-Espinosa et al., 2012). En la Sierra Madre de Chiapas, como en otras regiones del país, el cambio de uso del suelo y la tala ilegal han acelerado la deforestación y la degradación de los bosques mesófilos (Richter, 2000). La consecuente pérdida de procesos ecológicos y la alteración del funcionamiento de los bosques hace urgente diseñar estrategias de restauración forestal que permitan la recuperación de su composición, estructura y funcionamiento (Lamb y Gilmore, 2003; Lamb et al., 2005; González-Espinosa et al., 2007).

Los municipios de Motozintla de Mendoza y Mazapa de Madero forman parte de la cuenca alta del río Grijalva y en ambos municipios se presenta la urgente necesidad de establecer planes de restauración en áreas anteriormente ocupadas por bosques mesófilos de montaña y otros ecosistemas de montaña en Chiapas. La región ha sido densamente poblada durante los últimos 80 años, con la consecuente apertura de áreas para la agricultura y el pastoreo (Villafuerte, 2010). Como consecuencia, y en conjunción con eventos meteorológicos extremos como el paso de los ciclones Mitch en 1998 y Stan en 2005, se han presentado agudos problemas por deslizamiento de laderas deforestadas y cambios del curso de algunos ríos, así como inundaciones en las partes bajas de las cuencas en esos mismos años y posteriormente en 2007 y 2011. Como resultado del impacto sobre la cobertura forestal en las cabeceras de las cuencas, la ciudad de Motozintla de Mendoza presenta un alto riesgo y vulnerabilidad ante desastres. Uno de los objetivos de la restauración de bosques consiste en emplear especies nativas de la región que desde los primeros años contribuyan a la protección del suelo mediante el aporte de hojarasca, que propicie la descomposición por actividad

biológica en el suelo y que, a su vez, contribuyan a reducir el impacto de la lluvia sobre el suelo y favorezca la infiltración de agua (Bruijnzeel, 2004). Este estudio es el primero en realizarse en la región y estuvo encaminado a establecer una línea de base para evaluar los efectos benéficos de un programa regional de restauración que pudiera llegar a establecerse en comunidades dispuestas a seguirlo durante varios lustros.

III. Objetivo

El presente trabajo tiene como objetivo general analizar algunos factores de índole regional y a nivel de sitio que determinan la acumulación y descomposición de la hojarasca. En particular, en el estudio abordó los siguientes objetivos: (1) caracterizar la estructura y composición florística de los fragmentos forestales, las propiedades físicas y químicas del suelo, así como sus condiciones topográficas de seis localidades de la cuenca alta de río Grijalva; (2) evaluar experimentalmente en campo la descomposición de hojarasca de tres especies (*Alnus acuminata*, *Quercus segoviensis* y *Pinus tecunumanii*) en el conjunto de condiciones reconocidas en el punto anterior; y (3) determinar qué factores influyen en la acumulación y descomposición de la hojarasca para evaluar sus implicaciones en la posible restauración de los bosques en la región.

IV. Materiales y métodos

4.1. Área de estudio

El estudio se realizó en seis comunidades de la cuenca alta del río Grijalva: Benito Juárez (BJ), Ejido El Carrizal (EC), Libertad Frontera (LF), Poblado Cambil (PC), Plan Grande (PG) y Vicente Guerrero (VG) (Figura1), pertenecientes a los municipios de

Motuzintla de Mendoza (BJ, EC, VG y PG) y Mazapa de Madero (LF y PC). Las comunidades se ubican en un rango de altitud entre 1,260 y 2,340 m. Su geología está conformada por rocas sedimentarias, ígneas extrusivas, metamórficas del precámbrico y metamórficas de gneis, que dan origen a suelos que corresponden a un complejo mosaico constituido por acrisol húmico, andosol órdico, regosol dístrico, regosol, éutrico, fozem háplico y leptosol réndzico (Waibel, 1964; Carfantan, 1977; INEGI 1988). Para este estudio las localidades se eligieron con base en la disponibilidad e interés de los pobladores para participar en el proyecto. En tanto, que en los fragmentos elegidos para la restauración forestal (*astilleros*), de donde las comunidades extraen leña, se ubicaron las parcelas con ayuda de una imagen de satélite Google Earth y un GPS para evitar su traslapo y conseguir su distribución en toda la extensión del fragmento.

4.2. Composición y estructura del bosque

Durante los meses de febrero y marzo de 2012 se midió el porcentaje de cobertura de dosel de cuatro puntos distintos en cada orientación (N, S, E, W) dentro de cada parcela con un densiómetro esférico y se obtuvo un promedio. Se evaluó la composición (número de especies) y la estructura (densidad, área basal de diferentes clases de diámetro del tronco y la cobertura de dosel) dentro de 42 parcelas circulares de 0.1 ha. Dentro de cada parcela se establecieron círculos concéntricos con radios de 100 m² y 500 m² (Ramírez–Marcial et al. 2001). Dentro de las parcelas de 1000 m² se contó la densidad y se midió el diámetro a la altura del pecho (DAP, medido en el tronco principal a 130 cm de altura) de todos los individuos con DAP ≥ 20 cm, mientras que los

individuos con $10 < \text{DAP} < 20$ cm y $5 < \text{DAP} \leq 10$ cm se registraron sólo dentro de las parcelas de 500 y 100 m², respectivamente. Se realizaron colectas de herbario de las diferentes especies para confirmar sus identidades taxonómicas mediante el cotejo con ejemplares del herbario. La identificación de las especies se efectuó en el campo o en el herbario y fue posible con el apoyo técnico de personal del herbario de ECOSUR, Unidad San Cristóbal, que tenían familiaridad con la flora regional. El disturbio del bosque mediante extracción forestal se evaluó a partir de la cuantificación del área basal de los tocones encontrados en cada parcela.

4.3. Muestreo y análisis de suelos

En cada parcela de 1000 m² se evaluó la altitud, la pendiente y se obtuvieron tres muestras de suelo compuestas (derivadas de cinco submuestras con una separación de 3 m entre cada una de ellas). Los suelos se muestrearon a una profundidad de 0-20cm. Se decidió muestrear la capa superficial porque corresponde a la capa arable, a la de mayor concentración de raíces de hierbas, arbustos, así como de plántulas y juveniles de árboles y porque sería la de mayor influencia durante el posible establecimiento de una plantación de restauración de bosques. A cada muestra de suelo se le determinó el contenido de nitrógeno total (Nt, método semi microKjeldhal), de fósforo (P, método de Olsen), la capacidad de intercambio catiónico (CIC, método con acetato de amonio 1N y pH 7), la concentración de carbono orgánico (Corg, método de Walkley y Black), el pH (relación 1:2 con H₂O), la capacidad de campo (CC, método de columnas), la densidad aparente (DA, método de la probeta) y la textura (método de Bouyoucos). Previamente a los análisis en el laboratorio, los suelos se secaron a

temperatura ambiente, se trituraron y se tamizaron. El análisis de los suelos se realizó en el Laboratorio de Suelos de ECOSUR, Unidad San Cristóbal.

4.4. Acumulación de hojarasca

Se colectó cuidadosamente la hojarasca dentro de marcos de madera de 1 m² dispuestos sobre la superficie del suelo dentro de cada parcela. Con la finalidad de evitar el efecto de la pendiente de la ladera, se labraron en cada parcela dos terrazas con una superficie de 50 × 50 cm y 0% de inclinación. Se retiró previamente la hojarasca de la superficie de las terrazas para evaluar la hojarasca acumulada durante los 280-290 días de la evaluación. La hojarasca recolectada se guardó en bolsas de papel etiquetadas y ventiladas y se secó en hornos de aire forzado a 60°C durante 48 horas, o hasta que alcanzaran un peso constante. Esquema de muestreo de recolección de hojarasca en figura 2.

4.5. Descomposición de la hojarasca

Para evaluar la descomposición de la hojarasca se utilizó el método “*litterbag*” (Bockock y Gilbert, 1957). En total se utilizaron 774 bolsas de 20 × 20 cm, elaboradas con malla de polipropileno de 1 mm de apertura. Dentro de cada bolsa se colocaron 10 g de hojarasca de tres diferentes especies por separado, previamente secada a 60° en hornos de aire forzado durante 48 horas o hasta obtener un peso constante. Las especies utilizadas fueron: *Quercus segoviensis* Liebm., *Pinus tecunumanii* F.Schwerdtf. ex Eguluz & J.P. Perry y *Alnus acuminata* Kunth (en adelante *Alnac*, *Pintec* y *Queseg*). Se utilizaron seis bolsas de cada especie en cada parcela (total de

18 bolsas por parcela). Las bolsas se distribuyeron de forma sistemática dentro de la parcela, pero la identidad de las especies fue aleatoria, de manera que las especies estuvieran representadas en toda la parcela (Figura 2). Las bolsas se retiraron de los sitios de estudio después de 280-290 días. Cada bolsa se limpió cuidadosamente con un cepillo y se extrajo su contenido. La hojarasca de cada bolsa se secó en hornos de aire forzado a 60°C por 48 horas, o hasta obtener su peso constante. Finalmente, se pesó el remanente del material orgánico y se obtuvo la diferencia del peso de la hojarasca al inicio y al final del experimento como medida de la descomposición.

4.6. Atributos químicos de la hojarasca

Del total de la hojarasca recolectada para la descomposición se obtuvieron 10 muestras de cada una de las tres especies estudiadas (cada muestra contenía 30 g de peso seco de hojas). Las muestras se molieron y tamizaron en una malla de 1mm de apertura. Se determinó la cantidad de N (método microKjedahl), de carbono (método de Walkley y Black), contenido de taninos condensables por el método de reacción a la vainillina (Price y Butler et al., 1984), y el de hemicelulosa, lignina y celulosa por el método de Van Soest (1994). Los análisis se realizaron en el Laboratorio de Bromatología de ECOSUR, Unidad San Cristóbal.

4.7. Valores de NDVI

El valor del índice de vegetación diferencial normalizado (*NDVI*, *Normalized Difference Vegetation Index*) se ha utilizado a menudo para estimar la cantidad de biomasa fotosintética y se ha propuesto también como un indicador de la productividad primaria

neta acumulada (Rasmussen, 1996), su valor se encuentra estrechamente relacionado con la evapotranspiración y la descomposición de la hojarasca (Meetenmeyer, 1978). Para cada parcela estudiada en cada localidad se obtuvo el NDVI a partir del procesamiento de imágenes multiespectrales SPOT 5, del año 2011, con resolución de 10 m. Las imágenes se procesaron con los programas ERDAS versión 9.1 y ArcGis 9.2. El modelo para el cálculo de *NDVI* se construyó a partir de la herramienta “*Model builder*”, contenida en ArcGis versión 9.2, con el uso de las bandas 1 y 2, que corresponden al infrarrojo cercano y rojo, respectivamente. La ecuación utilizada fue:

$$NDVI = \frac{\text{Infrarrojo} - \text{Rojo}}{\text{Infrarrojo} + \text{Rojo}}$$

4.8. Análisis estadístico

Se utilizó un análisis de varianza con un criterio de clasificación para determinar las diferencias en las variables de composición (riqueza) y estructura (área basal, densidad de individuos y cobertura de dosel) de la vegetación entre las seis localidades y las diferencias. Asimismo, se utilizó un análisis de varianza con un criterio de clasificación para evaluar los atributos químicos de la hoja. Cuando fue necesario, los valores originales de las variables (*X*) se transformaron con $Y = \ln(X + 1)$ para satisfacer los supuestos del análisis paramétrico; cuando esta condición no se cumplió, se optó por evaluar las diferencias con la prueba de Kruskal-Wallis (Sokal y Rohlf, 1995). Los análisis de varianza fueron seguidos de pruebas de comparación múltiple de medias de Student-Newman-Keuls (*S-N-K*) (Sokal y Rohlf, 1995).

Para evaluar las diferencias de las variables edáficas entre localidades se utilizó un análisis de varianza mixto anidado con dos criterios de clasificación, con tres repeticiones, con localidades como factor fijo y parcelas anidadas en las localidades como factor aleatorio. Se utilizó un modelo de análisis de varianza con dos factores fijos (localidad y especie) y un factor aleatorio (parcela anidada en localidad) para evaluar las diferencias entre la descomposición de las tres especies. El efecto del tipo de área de acumulación de la hojarasca (superficie inclinada vs. terrazas horizontales) se evaluó con un análisis de varianza factorial mixto anidado con localidades y tipo de área de acumulación como factores fijos y parcela anidada en localidad como factor aleatorio. Finalmente, se utilizó un análisis de covarianza con un factor fijo (localidad) y uno aleatorio (parcela dentro de localidad), con la pendiente del área de recolección como covariable, para evaluar su efecto sobre la acumulación de la hojarasca sólo en las áreas inclinadas.

Con las variables edáficas se realizó un análisis de componentes principales (PCA) para reducir la dimensionalidad de los datos e identificar las causas de su variabilidad (Hair et al., 1999). Los valores característicos (eigenvalues) de los dos primeros componentes principales obtenidos fueron ingresados como variables predictivas para ajustar un modelo de regresión lineal múltiple (*backwards procedure*). Las variables altitud, área basal, densidad arbórea, inclinación de la pendiente, *NDVI*, orientación de la ladera y la riqueza de especies se incluyeron en el modelo para evaluar su efecto sobre la acumulación y descomposición de hojarasca. Se utilizó un análisis de ordenación mediante NMDS (*Non-Metric Multidimensional Scaling*) (Hair et al., 1999) para evaluar la asociación de las principales especies con las variables

ambientales. Todos los análisis se realizaron con el programa SPSS versión 15.0, excepto el NMDS que se efectuó con el programa R, versión 2.12 (R Development Core Team, 2012).

V. Resultados

5.1. Caracterización de los fragmentos forestales en las localidades

En general, las seis localidades presentaron diferencias en cuanto a la riqueza, densidad y área basal (Cuadro 1). En total se registraron 112 especies leñosas (predominantemente árboles) pertenecientes a 49 familias botánicas (Anexo 1). Las especies más importantes de acuerdo con su valor de importancia fueron *Quercus peduncularis* y *Pinus devoniana*. Las localidades con mayor riqueza de especies y mayor área basal fueron BJ y EC (Cuadro 1). En la localidad BJ las especies predominantes fueron *Cedrela salvadorensis* y *Pinus oocarpa*; mientras que en la localidad EC, se observó a *Quercus segoviensis* y *Pinus tecunumanii* como especies dominantes. En las localidades LF y PG sólo se registraron tres especies. Las especies dominantes en LF fueron *Quercus peduncularis* y *Pinus devoniana* en LF; en tanto, que en PG lo fueron *Pinus devoniana* y *Pinus montezumae*. La localidad PC estuvo dominada por *Quercus peduncularis* y *Acacia pennatula*. Las localidades con mayor porcentaje de cobertura del dosel fueron BJ y EC (Cuadro 1). Los valores de *NDVI* variaron entre localidades, las localidades que presentaron valores más altos fueron BJ y EC, mientras que PG y PC presentaron los valores más bajos (Cuadro 1).

5.2. Características de los suelos

Las propiedades de los suelos de las localidades fueron variables entre y dentro de las localidades para la mayoría de las variables edáficas. Se detectaron diferencias altamente significativas entre localidades y entre parcelas dentro de las localidades para el contenido de materia orgánica ($P \leq 0.0001$), de nitrógeno total ($P \leq 0.0001$), la capacidad de intercambio catiónico ($P \leq 0.0001$), el pH ($P \leq 0.0001$), la densidad aparente ($P \leq 0.0001$) y la capacidad de campo ($P \leq 0.0001$) (Cuadro 2). Para la relación C/N y el porcentaje de limo se encontraron diferencias sólo entre localidades ($P \leq 0.0001$ y $P = 0.032$, respectivamente (Cuadro 2). Las variables en las que no se encontraron diferencias entre localidades ($P > 0.10$), pero sí entre las parcelas dentro de las localidades, fueron los contenidos de fósforo, arena y arcilla (todas con $P \leq 0.0001$). Las localidades en las que se observaron los valores más altos de las propiedades del suelo relacionadas con su fertilidad (MO, Nt y CIC) fueron BJ y EC, las cuales, por otra parte, mostraron los valores de densidad aparente más bajos (Cuadro 3).

5.3. Acumulación de hojarasca

La acumulación de la hojarasca sobre superficie horizontal fue mayor que la encontrada sobre superficie inclinada. Se encontró una interacción entre las localidades y el tipo de superficie de recolección de la hojarasca acumulada ($P \leq 0.0001$) (Cuadro 4), y se encontró una diferencia marginal entre las parcelas dentro de las localidades ($P = 0.057$) (Cuadro 4). Los fragmentos de bosque de la localidad LF concentraron la mayor cantidad de hojarasca sobre superficies inclinadas ($0.35 \pm 0.05 \text{ kg m}^{-2}$), mientras que la menor acumulación en el mismo tipo de área de recolección se registró en los

fragmentos de bosque en VG ($0.09 \pm 0.01 \text{ kg m}^{-2}$). La mayor acumulación de hojarasca sobre superficies horizontales se registró en la localidad LF, con un promedio casi tres veces mayor ($1.03 \pm 0.11 \text{ kg m}^{-2}$) que en la acumulación sobre superficies inclinadas. En el resto de las localidades la acumulación sobre superficies horizontales varió entre 0.55 ± 0.11 y $0.40 \pm 0.05 \text{ kg m}^{-2}$ (Figura 3). No se encontró diferencia en la acumulación de hojarasca sobre las áreas de recolección en superficies inclinadas (50-104%) entre las localidades (pendiente como covariable) con $F_{5,36}=0.801$, $P=0.555$), ni entre las parcelas dentro de las localidades ($F_{36,42}=1.645$, $P=0.062$). Para la acumulación de hojarasca sobre superficies horizontales se observaron diferencias entre localidades ($F_{5,36}=10.990$, $P<0.001$) y no así para las parcelas dentro de las localidades ($F_{36,42}=1.15$, $P=0.333$).

5.4. Descomposición de hojarasca

La descomposición de la hojarasca por especie mostró el siguiente orden: *Alnacu*>*Queseg*>*Pintec* (Figura 4). Se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de peso remanente de hojarasca entre las localidades ($F_{5,36}=6.30$, $P \leq 0.0001$), entre las especies ($F_{2,620}=291.44$, $P \leq 0.0001$) y en la interacción entre las localidades y las especies ($F_{10,620}=7.37$, $P \leq 0.0001$). Asimismo, se observaron diferencias en el porcentaje de hojarasca remanente entre las parcelas dentro de las localidades ($F_{36,620}=3.40$, $P \leq 0.0001$). Los análisis de comparación múltiple mostraron que la mayor descomposición de hojarasca de *Alnacu* se presentó en los bosques de BJ, EC y VG (55.9, 56.0 y 53.0%, respectivamente). Mientras, que la descomposición de *Queseg* fue relativamente similar entre las localidades (29.8-38.3%). La

descomposición de *Pintec* fue similar entre cinco de las localidades (25.1 y 29.9%), salvo en la localidad de PG, donde la descomposición alcanzó 35%. La descomposición de las tres especies siempre fue menor en la localidad de PC (Figura 4).

5.6. Atributos químicos de las hojas

Los atributos químicos de la hojarasca de las tres especies fueron variables y *Alnacu* mostró características químicas que le pueden calificar como hojarasca de mejor calidad que la de *Queseg* y *Pintec*. La concentración de nitrógeno ($P \leq 0.0001$) y hemicelulosa ($P \leq 0.0001$) fueron mayores en *Alnacu* que en *Queseg* y *Pintec*, en tanto que la concentración de celulosa ($P \leq 0.0001$) taninos condensables ($P \leq 0.0001$), la relación C/N ($P \leq 0.0001$) y la relación L/N ($P \leq 0.0001$) presentaron mayores valores en las hojas de *Pintec*. La concentración de carbono foliar no varió entre las tres especies estudiadas (Cuadro 5).

5.7. Determinantes de la acumulación de hojarasca

El análisis de componentes principales realizado para las 11 variables edáficas, permitió extraer dos componentes que en conjunto explicaron 52% de la varianza total (Cuadro 6). El primer componente principal incluyó, de manera predominante, a tres variables químicas del suelo (contenido de nitrógeno [comunalidad, $c=0.923$], el contenido de materia orgánica [$c=0.916$] y la capacidad de intercambio catiónico [$c=0.677$]) y, en menor grado, a dos variables físicas (densidad aparente [$c=-0.809$] y la capacidad de campo [$c=0.671$]). En el segundo componente principal, las variables

físicas del suelo determinantes de la textura fueron las que tuvieron el mayor peso (contenido de arena [$c=-0.948$] y limo [$c=0.872$]) (Cuadro 6).

El modelo que mejor se ajustó a la acumulación de la hojarasca sobre la superficie inclinada explicó 28% de la varianza total. El modelo incluyó las variables orientación ($t=2.156$; $P=0.016$), el primer componente principal relacionado con la fertilidad del suelo ($t=-2.285$; $P=0.028$) y la densidad arbórea ($t=2.648$; $P=0.012$) (Cuadro 7). Es decir, cuando la orientación del fragmento se acercaba hacia el suroeste la acumulación de hojarasca fue mayor, mientras que la concentración de hojarasca fue mayor en aquellos fragmentos que presentaron baja densidad arbórea y baja fertilidad.

La variación en la acumulación de hojarasca en superficies horizontales se explicó hasta 39% con el modelo de regresión. Los factores que determinaron la acumulación de hojarasca sobre la superficie horizontal fueron el componente principal asociado a la fertilidad del suelo ($t=-3.529$; $P=0.001$), el área basal ($t=3.240$; $P=0.003$), la orientación del fragmento ($t=2.815$; $P=0.008$) y la densidad arbórea ($t=-2.774$; $P=0.009$). De este modo, se encontró mayor acumulación de hojarasca cuando la orientación del bosque se acercaba al suroeste y el área basal del fragmento era mayor. La acumulación de hojarasca fue mayor en aquellos fragmentos con menor fertilidad del suelo y baja densidad de árboles. El análisis de ordenación con NMDS indicó que las especies de *Pintec* y la mayor parte de las de *Queseg* se asociaron de manera inversa con el valor de *NDVI* y la capacidad de campo (eje 1) y de manera inversa con el contenido de materia orgánica, nitrógeno total, la capacidad de intercambio catiónico y el pH (Cuadro 8, Figura 5).

5.8. Determinantes de la descomposición de la hojarasca

De acuerdo con el análisis de regresión múltiple, los factores que determinan la descomposición dependen de la especie evaluada (Cuadro 9). El modelo de regresión ajustado para explicar la descomposición de *Alnacu* tuvo un coeficiente de determinación $R^2 = 0.62$ y los factores que contribuyeron fueron la cobertura de dosel ($t=4.77$, $P \leq 0.0001$), la altitud a la que se encontró el fragmento de bosque ($t=3.20$, $P=0.003$) y la orientación de la ladera del fragmento ($t=2.29$, $P=0.028$). El modelo de regresión con un mejor ajuste para la descomposición de *Queseg* explicó una proporción de la varianza total considerablemente menor ($R^2=0.19$) y los factores explicativos fueron la altitud a la que se encuentra el fragmento de bosque ($t=3.10$, $P=0.004$) y el componente principal relacionado con las propiedades físicas del suelo ($t=2.10$, $P \leq 0.046$). En el caso de *Pintec*, el modelo que mejor explicó la descomposición de su hojarasca tuvo un $R^2 = 0.17$ y sólo dependió de la altitud a la que se encuentra el fragmento de bosque ($t=3.143$, $P=0.003$).

VI. Discusión

6.1. Estado de conservación de los bosques

La amplitud latitudinal de Chiapas, su orografía e historia geológica determinan una enorme variedad de condiciones ecológicas y diversidad biológica (González–Espinosa et al., 2005). No obstante, las actividades humanas han sido durante las últimas décadas la causa principal de la deforestación y degradación de los bosques de montaña de Chiapas (Ochoa-Gaona y González-Espinosa, 2000; Ramírez-Marcial et al., 2001; Cayuela et al. 2006; CONABIO, 2010; Toledo-Aceves et al., 2011). Los sitios

evaluados en este estudio muestran diferencias en la composición (densidad arbórea, área basal y cobertura de dosel) y estructura florística (riqueza de especies) derivadas de la alta heterogeneidad física en la cuenca alta del río Grijalva. Se observó un severo y general deterioro en la composición y estructura de la vegetación de los bosques, a tal grado que en las localidades de LF y PG sólo se encontraron en promedio tres especies de árboles por parcela por localidad. La localidad en la que se encontró mayor área basal fue BJ ($39.7 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$), lo cual representa valores mayores a los reportados en un fragmento de bosque de pino degradado en la región de las Montañas del Norte de Chiapas, México (22 y $20 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$) (Ramírez-Marcial et al., 2001). La escasa riqueza florística y el área basal tan reducida reflejan el constante uso que se hace del bosque para abastecer los requerimientos de madera y leña por las poblaciones de la región (Gómez-Pineda, 2012).

6.2. Características edáficas de los sitios

La complejidad del sistema orográfico en el cual se encuentran los municipios de Motozintla de Mendoza y Mazapa de Madero se conforma por rocas ígneas, sedimentarias, metamórficas que dan origen a regosoles y acrisoles, predominantemente (Waibel, 1964; INEGI, 1985; Carfantán, 1977). Estos suelos son de baja a mediana fertilidad y de textura gruesa; se desarrollan sobre laderas de pendientes pronunciadas (52% a 104%), lo cual, aunado al deterioro o a la escasa cobertura de vegetación, pueden causar durante la estación lluviosa deslizamientos de suelos.

Con base en los análisis de las variables físicas, químicas y físico-químicas de los suelos de las localidades de estudio, se encontró que los suelos de las localidades PG, PC y LF pueden ser considerados como de baja fertilidad, en tanto que los suelos de las localidades de BJ y EC se pueden considerar como de fertilidad media (Gómez-Pineda, 2012). Los suelos de BJ y EC, a diferencia del resto de las localidades de estudio, se caracterizaron por presentar mayor concentración de MO, Nt, CIC, CC y menor DA. Esto puede deberse al tipo de vegetación que se desarrolla sobre ellos y a las características topográficas y del clima que persisten en las localidades, que contribuyen a la formación del suelo y a la cantidad de materia orgánica presente (Fisher y Binkley, 2000; Sebastiá et al., 2005). Lavelle et al. (1993), mencionan que la presencia de MO eleva la CIC, contribuye a la buena aireación, a la permeabilidad del agua y a la retención de humedad en los suelos, por lo cual, su presencia favorece la cohesión y estructuración del suelo.

6.3. Acumulación de hojarasca

Las técnicas utilizadas para la recolección de hojarasca difieren, por lo cual, resulta complicada la comparación entre estudios. Encontramos que la localidad con mayor acumulación de hojarasca fue LF ($0.38 \text{ Mg ha}^{-2} \text{ mes}^{-1}$), una acumulación ligeramente superior a los resultados reportados para un bosque bajo restauración forestal en el Parque Nacional Lagunas de Montebello, Chiapas ($0.20 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ mes}^{-1}$) e inferior para otras asociaciones dentro del mismo parque, como: bosque de pino ($0.43 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ mes}^{-1}$), bosque de pino encino-liquidámbar ($0.44 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ mes}^{-1}$), bosque de encino ($0.54 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ mes}^{-1}$), bosque pino-encino ($0.63 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ mes}^{-1}$) (Rocha-Loredo y Ramírez-Marcial,

2009), pero considerablemente menor a los obtenidos en un bosque mesófilo de montaña, en el centro de Veracruz ($0.71 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ mes}^{-1}$) (Williams-Linera, 1996).

Las diferencias en la acumulación y descomposición de la hojarasca en nuestro sistema de estudio pueden explicarse por las condiciones propias de cada localidad (Vitousek et al., 1994; Sariyildiz y Küçük, 2008). La acumulación puede deberse a que las localidades como LF y PG, las cuales presentaron mayor acumulación de hojarasca, estuvieron dominadas por las especies *Pinus devoniana*, *P. montezumae* y *Quercus peduncularis*, correspondientes a comunidades sucesionales relativamente tempranas y concentradas, en este estudio, en sitios relativamente pobres, con suelos poco fértiles, con baja capacidad de campo y bajos valores de pH que reducen la descomposición de la hojarasca y permiten mayor acumulación de hojarasca. Romero-Nájera (2000) y Galindo-Jaimes et al. (2012), mencionan que los rodales con predominancia de *Pinus* spp. inducen cambios microambientales y edáficos que simplifican la estructura de los bosques y condicionan la actividad de los organismos descomponedores.

Otros autores atribuyen la acumulación a la mayor riqueza de especies (Rocha-Loredo y Ramírez-Marcial; Scherer-Lorenzen et al., 2007), en general, relacionada también con un mayor grado de desarrollo sucesional. Por estas razones se esperaba que las localidades de BJ y EC presentaran mayor acumulación al contar con mayor área basal, riqueza de especies y porque mantienen elementos florísticos propios del BMM, como las especies de las familias Chloranthaceae, Lauraceae, Cornaceae, Araliaceae y Podocarpaceae (Rzedowski, 1996; González-Espinosa et al., 2011). Probablemente la mayor acumulación de hojarasca registrada en las localidades LF y PG se explica por la alta producción de hojarasca de especies caducifolias como

Quercus segoviensis y la baja tasa de descomposición con la que se relaciona a esta especie y a las especies de *Pinus* (Dames et al., 1998).

6.3.1. Determinantes de la acumulación de hojarasca

Entre las variables estudiadas, se encontró que la acumulación de la hojarasca sobre superficies inclinadas está determinada de manera negativa por la densidad arbórea y la fertilidad del suelo, y de forma positiva con la orientación de las parcelas hacia el suroeste. Mientras que, la acumulación de la hojarasca sobre superficies horizontales, además de la baja densidad arbórea, la orientación de las parcelas hacia el suroeste y la baja fertilidad del suelo, se vio favorecida por la mayor área basal. Williams-Linera y Tolome (1996), encontraron una relación positiva entre la caída de la hojarasca y el área basal de las especies dominantes (*Liquidambar macrophylla* y *Quercus* sp) en bosques mesófilos de montaña del centro de Veracruz, México. Esto es congruente con los resultados obtenidos en la presente investigación y ayuda a explicar la mayor acumulación encontrada en la localidad de LF, en la que *Pinus devoniana* y *Quercus segoviensis* son las especies con mayor área basal. Sin embargo, los resultados se contradicen con los de bosques tropicales del sureste de China (Tang et al., 2010) y de bosques húmedos caducifolios de los Ghats occidentales de India (Kumar y Deepu, 1992), en los cuales no se encontró relación entre la acumulación o producción de hojarasca y el área basal, densidad arbórea o la riqueza de especies de los rodales. Posiblemente, la relación inversa de la densidad arbórea con la acumulación de hojarasca se deba a la presencia de árboles de gran talla, que pueden producir gran cantidad de hojarasca en sitios con densidad relativamente baja.

Existe correlación entre la acumulación de la hojarasca y la orientación de la ladera. Sariyildiz et al. (2008), encontraron una mayor acumulación de hojarasca en laderas orientadas al norte en bosques caducifolios del noreste de Turquía. No obstante, nuestros resultados fueron contrarios y se registró mayor acumulación de hojarasca en las parcelas con laderas orientadas hacia el suroeste. Por un lado, las parcelas con laderas orientadas hacia al sur son afectadas por una mayor exposición al sol, que puede causar mayor déficit hídrico, con un efecto más pronunciado en latitudes medias (Holland y Steyn, 1975; Barbour et al., 1980). Por el contrario, la exposición de las parcelas hacia el sur pueden afectar negativamente la retención de humedad del suelo, la actividad de los microorganismos y la descomposición de la hojarasca (Sariyildiz, 2008b), comprometiendo la fertilidad del suelo. Encontramos mayor acumulación de hojarasca en suelos con baja fertilidad. Lavelle et al. (1993), mencionan que la materia orgánica contribuye de manera importante a aumentar la retención de humedad y al aporte de nutrientes, de tal manera que los suelos con escasa materia orgánica o baja fertilidad pueden presentar estrés hídrico en las plantas, lo cual puede conducir a una mayor frecuencia de la abscisión de hojas, sobre todo en especies caducifolias (Martínez-Yrizar y Sarukhán, 1990; Kumar y Deepu, 1992).

6.4. Descomposición de la hojarasca

En nuestro sistema de estudio, encontramos que en un período de 280-290 días *Alnacu* se descompuso entre 40-56%, mientras que las especies *Queseg* y *Pintec* se descompusieron entre 30-38% y 25-35%, respectivamente. Los resultados registrados son menores a los reportados por Rocha-Loredo y Ramírez-Marcial (2009), en distintos

bosques de montaña de la meseta central de Chiapas, quienes después de 300 días encontraron la descomposición de *Alnus* entre 61-67%, mientras que para otras especies como *Chiranthodendron*, *Clethra*, *Liquidambar*, *Pinus* y *Quercus* la descomposición fue de 34-52%. En ambos estudios el orden de la descomposición fue *Alnus*>*Quercus* spp.>*Pinus* spp., lo que indica un mayor peso de los atributos químicos de la hojarasca que de las condiciones ambientales.

La calidad de la hojarasca afectó la descomposición, de tal manera, que la hojarasca que concentró mayor cantidad de compuestos recalcitrantes, tales como la celulosa, lignina, taninos condensables y que también mostraron alta relación de C/N y L/N como fue el caso de la hojarasca de *Pintec* y la de *Queseg* presentaron escasa descomposición. Los resultados obtenidos son consistentes a los encontrados por otros autores, quienes mencionan que la descomposición de la hojarasca se encuentra negativamente correlacionada con la concentración de taninos condensables, lignina, la relación alta C/N y de L/N (Kumar y Deepu, 1992; Álvarez-Sánchez, 1996; Gholz et al.2000; Scherer-Lorenzen, 2007; Rocha-Loredo y Ramírez-Marcial, 2009) y se encuentra positivamente correlacionada con la alta concentración de nitrógeno (Xuluc-Tolosa et al., 2003). A pesar de haber evaluado las especies en forma individual, es posible que la interacción con la hojarasca de otras especies que se encuentran de forma natural dentro de la parcela hayan propiciado algún efecto aditivo o de bloqueo sobre en la descomposición de las especies evaluadas (Scherer-Lorenzen et al., 2007; Meier y Bowman, 2008).

6.4.1. Determinantes de la descomposición de la hojarasca

La descomposición de hojarasca de *Alnacu* se relacionó con la cobertura de dosel, la mayor altitud y la orientación de las parcelas hacia el suroeste. La cobertura de dosel induce y modera cambios ambientales, especialmente en la humedad del suelo, por lo cual, se genera un microclima que puede favorecer la actividad de la fauna del suelo, con efectos positivos sobre la descomposición (von Arx et al., 2012), era de esperarse que bajo doseles más cerrados la descomposición fuera mayor, al igual que los resultados obtenidos por Sariyildiz (2008a), quien registró mayor descomposición de la hojarasca de tres especies arbóreas en claros de bosques más cerrados (con diámetro <15 m) en Turquía. Contrario a nuestros resultados, Vitousek et al. (1994), reportó mayor descomposición de hojarasca de *Metrosideros polymorpha* en los sitios menor altitud, a lo largo de un gradiente altitudinal, de precipitación y en tres sustratos diferentes en Hawaii. Posiblemente, y no obstante a la menor temperatura, nuestro resultado se deba al aumento de la humedad en los sitios ubicados a mayores altitudes (Körner, 2007).

Encontramos mayor descomposición de hojarasca en las laderas expuestas hacia el suroeste, las cuales presentan temperaturas más elevadas, dada la cantidad de horas luz recibida (Holland y Steyn, 1975). Resultados contrarios mostraron Sariyildiz et al. (2008), quienes encontraron mayor descomposición de hojarasca de *Fagus orientalis*, *Quercus robur*, *Abies nordmanniana* y *Pinus sylvestris* en laderas orientadas hacia al norte en bosques de Turquía. La disponibilidad de datos a lo largo de un gradiente altitudinal ayuda a detectar los efectos combinados de un factor general, como la altitud, junto con las particularidades de los sitios (Körner, 2007); por

tanto, es posible que la altitud, la exposición de la ladera y la apertura de dosel interactúen generando un microclima que puede favorecer o inhibir la descomposición de la hojarasca, misma situación podría estar ocurriendo en nuestro sistema de estudio.

El uso de la variable *NDVI* a escala de sitio, como en la presente investigación, no fue de mayor utilidad para explicar la acumulación y descomposición de la hojarasca, no obstante haberse trabajado con imágenes de mayor resolución que las utilizadas en trabajos como los de Rosenzweig (1968), Meetenmeyer (1978) y Aerts (1997), probablemente esto se debe a que los trabajos realizados por los autores anteriormente mencionados trabajaron a escala regional.

6.5. Implicaciones para la restauración

La acumulación y descomposición de la hojarasca son procesos ecosistémicos clave en el ciclo de nutrientes y la protección del suelo. En un plan de restauración forestal es necesario identificar las especies arbóreas nativas que aporten más materia orgánica y favorezcan el retorno de nutrientes al suelo mediante la acumulación y descomposición de la hojarasca (Lamb y Gilmore, 2003; Bruijnzeel, 2004). Además de las condiciones biofísicas del sitio, los planes de restauración deben considerar las necesidades de las comunidades propietarias del territorio (Gómez-Pineda, 2012). Con base en los resultados de este estudio, se puede proponer el uso de *Alnus* al inicio de la restauración de laderas deforestadas debido a su alta producción y descomposición de hojarasca, además de su capacidad de fijación de nitrógeno (Sharma y Ambasht, 1987). La facilitación propiciada por *Alnus* podría ser aprovechada de manera

simultánea, o en secuencia, con la introducción de *Quercus* spp., especies productoras de alta cantidad de hojarasca y formadoras de doseles cerrados bajo los cuales pueden establecerse especies nativas tolerantes a la umbría (González-Espinosa et al., 2008; Ramírez-Marcial et al., 2010).

VII. Conclusión

1. Las particularidades de estructura y composición de la vegetación y de fertilidad del suelo determinaron la acumulación y descomposición de la hojarasca.
2. La acumulación de la hojarasca en los sitios de estudio se encontró por debajo de la reportada en otros bosques de montaña del país y fue mayor en los fragmentos con árboles de talla grande, pero sitios en condiciones de baja humedad y estrés hídrico, propiciado por la orientación de las laderas al suroeste, la baja densidad arbórea y la escasa fertilidad del suelo.
3. La descomposición de la hojarasca varió de acuerdo a sus atributos químicos en el orden de *Alnus*>*Quercus*>*Pinus*. La predominancia de doseles más cerrados, la altitud, la orientación de la ladera al suroeste y la fertilidad del suelo condicionaron la descomposición de la hojarasca.
4. Factores como la fertilidad del suelo y las condiciones microclimáticas propiciadas por doseles más cerrados son importantes para facilitar los procesos de acumulación y descomposición. Por lo cual, se recomienda utilizar especies de rápida descomposición como *Alnus acuminata* en junto con especies de *Quercus* que contribuyan a la fertilidad del suelo y que faciliten establecimiento de otras especies tolerantes a la sombra.

VIII. Literatura citada

- Aerts R., 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: A triangular relationship. *Oikos* 79:439-449.
- Aldrich M., Billington C., Edwards M. y Lailow R. 1997. Tropical montane cloud forests: An urgent priority for conservation. Boletín de biodiversidad, World Conservation Monitoring Centre (WCMC), Cambridge Reino Unido.
- Álvarez-Sánchez J. y Becerra E.R. 1996. Leaf decomposition in a Mexican tropical rain forest. *Biotropica* 28:657-667.
- Austin A.T. y Ballaré, C.L., 2010. Dual role of lignin in plant litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 107:4618-4622.
- Barbour M.G., Burk, J.H. y Pitts, W.D. 1980. *Terrestrial plant ecology*. Benjamin/Cummings.
- Bens O., Wahl N.A., Fischer, H. y Hüttl R.F. 2007. Water infiltration and hydraulic conductivity in sandy cambisols: Impacts of forest transformation on soil hydrological properties. *European Journal of Forest Research* 126:101-109.
- Berg B. y McClaugherty C. 2008. *Plant litter: decomposition, humus formation, carbon sequestration*. Springer. Berlín Alemania.
- Bockock K. L. y Gilbert O.J.W. 1957. The disappearance of leaf litter under different woodland conditions. *Plant Soil* 9:179-185.
- Bradshaw C. J., Sodhi N.S., PEH K.S.H. y Brook B.W. 2007. Global evidence that deforestation amplifies flood risk and severity in the developing world. *Global Change Biology* 13:2379-2395.

- Breedlove, D. E., 1981. *Flora of Chiapas*. Part I: Introduction to the Flora of Chiapas. California Academy of Sciences. San Francisco E.U.A.
- Bruijnzeel L.A. y Veneklaas E.J. 1998. Climatic conditions and tropical forest montane forest productivity: The fog has not lifted yet. *Ecology* 79:3-9.
- Bruijnzeel L.A. 2004. Hydrological functions of tropical forests: Not seeing the soil for the trees?. *Agriculture, Ecosystems and Environmental* 104:185-228.
- Cayueta L., Rey Banayas J.M. y Echeverría C. 2006. Clearance and fragmentation of tropical montane forests in the highlands of Chiapas, México (1975-2000). *Forest Ecology and Management* 226:208-218.
- Celentano D., Zahawi R.A., Finegan B., Casonoves F., Ostertag R., Cole R.J. y Holl K.D., 2011. Restauración ecológica de bosques tropicales en Costa Rica: Efecto de varios modelos en la producción, acumulación y descomposición de hojarasca. *Revista de Biología Tropical* 59(3):1323-1336.
- CIFOR (Center for International Forestry Research). 2005. Forests and floods; drowning in fiction or thriving on facts? Sindang Barang, Indonesia: FAO & CIFOR.
- CONABIO (Comisión Nacional de Biología). 2010. *El bosque mesófilo de montaña en México: Amenazas y oportunidades para su conservación y manejo sostenible*. Comisión nacional para su conocimiento y uso de la biodiversidad. México D.F.
- Dames J.F., Scholes M.C. y Straker, C.J. 1998. Litter production and accumulation in *Pinus patula* plantations of the Mpumalanga province, South Africa. *Plant and Soil* 203:183-190.
- Day F.P. Jr. 1979. Litter accumulation in four communities in the Dismal Swamp, Virginia. *American Midland Naturalist* 102:281-289.

- Didham R.K. 1998. Altered leaf litter decomposition rates in tropical forest fragments. *Oecología* 116:397-406.
- Dwyer L.M. y Merriam G. 1981. Influence of topographic heterogeneity on deciduous litter decomposition. *Oikos* 37(2):228-237.
- Facelli J.M. y Pickett T. A. 1991. Plant litter: Its dynamics and effects on plant community structure. *Botanical Review* 57(1):1-32.
- Fisher R.F. y Binkley D. 2000. *Ecology and management of forest soils*. Wiley. Nueva York E.U.A.
- Galindo-Jaimes L., González-Espinosa M., Quintana-Ascencio P.F. y García-Barrios L. 2002. Tree composition and structure in disturbed stands with varying dominance by *Pinus* spp. in the highlands of Chiapas, Mexico. *Plant Ecology* 162:259-272.
- Gayoso J. y Alarcón D. 1999. *Guía de conservación de suelos forestales*. Programa de producción forestal y medio ambiente. Facultad de ciencias forestales, Universidad de Chile.
- Gholz, H.L., Weding D.A., Smitherman S.M., Harmon M.E. y Parton W.J. 2000. Long-term dynamics of pine and hardwood litter contrasting environments; toward a global model of decomposition. *Global Change Biology* 6:751-765.
- Gómez-Pineda, E. 2012. Estrategias para la restauración forestal en comunidades del municipio de Motozintla, Chiapas, México. Tesis de Maestría. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR). San Cristóbal de las Casas, Chiapas.
- González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N, Méndez-Dewar G., Galindo-Jaimes L. y Golicher D. 2005. Riqueza de especies de árboles en Chiapas: variación espacial y dimensiones ambientales asociadas a nivel regional. En: González-Espinosa

- M., Ramírez-Marcial N. y Ruiz-Montoya L. (coords.), 2005. *Diversidad biológica en Chiapas*. México: Plaza y Valdés.
- González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N., Camacho-Cruz A., Holz S.C., Rey-Banayas J.M. y Parra-Vázquez M.R. 2007. Restauración de bosques en territorios indígenas de Chiapas: Modelos ecológicos y estrategias de acción. *Boletín de la sociedad botánica de México* 80:11-23.
- González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N., Camacho-Cruz A., Rey-Banayas, J.M. 2008. Restauración de bosques en montañas tropicales de territorios indígenas de Chiapas, México. En: González-Espinosa M, JM Rey-Banayas, Ramírez-Marcial N (eds.). Restauración de bosques en América Latina. Mundi Prensa, México México D.F.
- González-Espinosa M., Meave J.A., Lorea-Hernández F.G., Ibarra-Manríquez G. y Newton A.C. (eds.). 2011. *The red list of Mexican cloud forest trees*. Fauna & Flora Internacional.
- González-Espinosa M., Meave J.A., Ramírez-Marcial N., Toledo-Aceves T, Lorea-Hernández F.G., Ibarra-Manríquez, G. 2012. Los bosques de niebla de México: Conservación y restauración de su componente arbóreo. *Revista Ecosistemas* 21:36-52.
- Hair J.F. Jr, Anderson R.E., Tatham R.L. y Black W.C.1999. *Análisis multivariante*. Prentice Hall Iberia. Madrid España.
- Hamilton L. 1995. Mountain cloud forest conservation and research: A synopsis. *Mountain Research and Development* 259-266.
- Harper J.L. 1997. *Population biology of plants*. Academic Press. Londres Reino Unido.

- Hernández I.M., Santa-Regina I. y Gallardo J.F. 1992. Dinámica de la descomposición forestal en bosques de la cuenca del Duero (Provincia de Zamora): Modelización de la pérdida de peso. *Soil Research and Rehabilitation* 6:339-355.
- Holland P. G. y Steyn D. G. 1975. Vegetational responses to latitudinal variations in slope angle and aspect. *Journal of Biogeography* 2:179-183.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). 1985. Cartas temáticas 1:250 000. Información digital en formato shp; LAIGE-ECOSUR, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). 1988. Cartas geológica y edafológica 1:250 000. Información digital en formato shp; LAIGE-ECOSUR, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.
- Körner C. 2007. The use of "altitude" in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22:569-574.
- Kumar B.M. y Deepu J.K. 1992. Litter production and decomposition dynamics in moist deciduous forests of the Western Ghats in Peninsular India. *Forest Ecology and Management* 50:181-201.
- Lamb D. y Gilmour D. 2003. *Rehabilitation and reforestation degrades forest. Issues in forest conservation*. UICN. Gland Switzerland.
- Lamb D., Erskine D.P. y Parrotta A.G. 2005. Restoration of degraded tropical forest landscapes. *Science* 310:1628-1632.
- Lara A., Little C., Urrutia R., McPhee J., Álvarez-Garretón C., Oyarzún C., Soto D., Donoso P., Nahuelhual L., Pino M. y Arismendi I. 2009. Assessment of

- ecosystem services as an opportunity for the conservation and management of native forests in Chile. *Forest Ecology and Management* 248:415-429.
- Laurance F.W. 2007. Forest and floods. *Nature* 449:409-410.
- Laurance W.F., Lovejoy T.H., Vasconcelos H.L., Bruna E.M., Didham R.K., Stouffer, P.C., Gascon C., Bierregaard R.O., Laurance S.G. y Sampaio E., 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: A 22- year investigation. *Conservation Biology* 16:605-618.
- Lavelle P., Blanchart E., Martin A., Martin S. y Spain A., 1993. A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: Application to soils of the humid tropics. *Biotropica* 25:130-150.
- Martínez-Yrizar A. y Sarukhán, J., 1990. Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in Mexico over a five- year period. *Journal of tropical Ecology* 6:433-444.
- Meetenmeyer V. 1978. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology* 59:465-472.
- Meier C. L. y Bowman, D. W. Links between plant litter chemistry, species, diversity and below-ground ecosystem function. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 105:19780-19785.
- Melillo J.M., Aber J.D. y Muratore J.F. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition. *Ecology* 63:621-626.
- Miura S., Yoshinaga S. y Yamada T. 2003. Protective effect of floor cover against soil erosion on steep slopes forested with *Chamaecyparis obtuse* (hinoki) and other species. *Journal of Forest Restoration* 8:27-35.

- NOM-021-recnat-2000, 2001. Especificaciones de fertilidad, salinidad y clasificación de estudio, muestreo y análisis. Diario oficial de la federación.
- Ochoa–Gaona S. y González–Espinosa M., 2000. Land use and deforestation in the highlands of Chiapas, Mexico. *Applied Geography* 20:17-42.
- Parson A.S. y Congdon R.A. 2008. Plant nutrient and nutrient cycling in north Queensland tropical rain–forest communities of differing successional status. *Journal of tropical Ecology* 24:317-327.
- Perry D.A., Oren R. y Hart S.C. 2008. *Forest ecosystems*. JHUP.
- Porta J., López-Acevedo M. y Roquero C. 1999. *Edafología para la agricultura y el medio ambiente*. Mundi Prensa. Madrid España.
- Price V.S. y Butler S. 1978. Vainillin essay. *Journal Agriculture food chemistry* 26:1214-1218.
- Quijas S., Jackson L.E., Maass M., Schmid B., Raffaelli D., Balvanera P. 2012. Plant diversity and generation of ecosystem services at the landscape scale: expert knowledge assessment. *Journal of Applied Ecology* 1-12.
- R development Core Team. 2012. R: A language and environment for stadistical computing. R foundation for Statistical Computing, Vienna [www. R-project.org](http://www.R-project.org). Fecha de consulta: 18 de Julio del 2013.
- Ramírez-Marcial N., González-Espinosa M. y Williams-Linera G. 2001. Anthropogenic disturbance and tree diversity in montane rain forest in Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* 154:311-326.

- Ramírez-Marcial N., González-Espinosa M., Camacho-Cruz A., Ortiz-Aguilar D. 2010. Forest restoration in Lagunas de Montebello National Park, Chiapas, México. *Ecological Restoration* 23:354-360.
- Rasmussen M. S. 1996. Developing, simple, operational, consistent NDVI-vegetation models by applying environmental and climatic information: Part I. Assessment of net primary production. *International Journal Remote Sensing* 19:97-117.
- Rzedowski J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México, D.F.
- Rzedowski J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña México. *Acta Botánica Mexicana* 35:25-44.
- Richter M. 2000. The ecological crisis in Chiapas: A case study from Central America. *Mountain Research and Development* 20:323-339.
- Rocha-Loredo A.G. y Ramírez-Marcial N. 2009. Producción y descomposición de hojarasca en diferentes condiciones sucesionales del bosque de pino-encino en Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 84:1-12.
- Romero-Nájera I. 2000. Estructura y condiciones microambientales en bosques perturbados de Los Altos de Chiapas, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Rosenzweig, M. L., 1968. Net primary productivity of terrestrial communities: prediction from climatological data. *American Naturalist* 67-74.
- Sariyildiz T., Anderson, J.M. y Küçkü, M. 2008. Litter mass loss rates in deciduous and coniferous trees in Artvin, Northeast Turkey: Relationships with litter quality, microclimate and soil characteristics. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 32:547-559.

- Sariyildiz T. 2008a. Effects of Gap-Size Classes on Long-Term Litter Decomposition Rates of Beech, Oak and Chestnut Species at High Elevations in Northeast Turkey. *Ecosystems* 11:841-853.
- Sariyildiz T. 2008b. Effects of tree canopy on litter decomposition rates of *Abies nordmanniana*, *Picea orientalis* and *Pinus sylvestri*. *Scandinavian journal of forest research* 23:330-338.
- Sariyildiz T. y Küçkü M. 2009. Influence of slope position, stand type and rhododendron (*Rhododendron ponticum*) on litter decomposition rates of Oriental beech (*Fagus orientalis* Lipsky.) and spruce [*Picea orientalis* (L.) Link]. *European Journal Forest Restoration* 321:351-360.
- Sayer E. y Tanner E.V. 2010. Experimental investigation of the importance of litterfall in lowland semi-evergreen tropical forest nutrient cycling. *Journal of ecology* 98:1052-1062.
- Sebastiá M.T., Casals P., Vojniković S., Bogunić F. y Beus V. 2005. Plant diversity and soil properties in pristine and managed stands from Bosnian mixed forest. *Forestry* 78:297-303.
- Scherer-Lorenzen M., Bonilla, J.L. y Potvin C. 2007. Tree species richness affects litter production and decomposition rate in a tropical biodiversity experiment. *Oikos* 116: 2108-2124.
- Schessl M., Da Silva W. L. y Gottsberger G., 2008. Effects of fragmentation on forest structure and litter dynamics in Atlantic rainforest in Pernambuco Brazil. *Flora* 203:215-228.

- Sharma E. y Ambasht R.S. 1987. Litterfall, decomposition and nutrient release in an age sequence of *Alnus nepalensis* plantation stands in the eastern Himalaya. *The Journal of Ecology* 75:997-1010.
- Sirajul S.M. y Chandra N., 2009. Organic matter accumulation in hill forest of Chittagong region, Bangladesh. *Journal of forestry research* 20: 249-253.
- Sokal R. y Rohlf J.F. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. W.H. New York E.U.A.
- SPSS Inc. Released. 2006. SPSS for Windows, versión 15.0. SPSS Inc. Chicago.
- Tang J-W., Cio M., Zhang J-H. y Li M-H. 2010. Litterfall production, decomposition and nutrient use efficiency varies with tropical forest types in Xishuangbanna, SW China: A 10-year study. *Plant and Soil* 335:271-288.
- Toledo-Aceves T., Meave J.A., González-Espinosa M. y Ramírez-Marcial N. 2011. Tropical montane cloud forests: Current threats and opportunities for their conservation and sustainable management in Mexico. *Journal of environmental management* 92:1-8
- Tripathi S.K, Sumida A., Shibata H., Ono K., Uemura S., Kodana Y. y Hara, T. 2006. Leaf litterfall and decomposition of different above and belowground parts of birch (*Betula ermanii*) trees and dwarf bamboo (*Sasa Kuriensis*) shrubs in a young secondary forest in Northern Japan. *Biology and Fertility of Soils* 43:237-246.
- Van Soest PJ. 1994. Nutritional ecology of the ruminant. Cornell University Press. Ithaca, NY, USA.
- Vasconcelos H.L. y Luizao F.J. 2004. Litter production and litter nutrient concentrations in a fragmented Amazonian landscape. *Ecological Applications* 14:884-892.

- Vasconcelos H. L. y Laurance. W. F. 2005. Influence of leaf-litter decomposition in a fragmented Amazonian landscape. *Oecología* 144:456-462.
- Villafuerte S.D. y Mansilla E. 2010. *Vulnerabilidad y riesgos en la sierra de Chiapas: Dimensiones económica y social*. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
- Vitousek P.M. y Sanford R.L. Jr. 1986. Nutrient cycling moist tropical forest. *Evolution and Systematics* 17:137-67.
- Vitousek P.M., Turner D.R., Parton W.J. y Sanford R.L., 1994. Litter Decomposition on the Mauna Loa Environmental Matrix, Hawaii: Patterns, Mechanisms and Models. *Ecology* 75:418-429.
- Vitousek P. M., Gerrish G., Turner D.R., Walker, L.R. y Mueller-Dombois, D. 1995. Litterfall and nutrient cycling in four Hawaiiin montane rainforests. *Journal of Tropical Ecology* 11:189-203.
- Von Arx G., Dobbertin M. y Rebetez M. 2012. Spatio-temporal effects of forest canopy on understory microclimate in a long-term experiment in Switzerland. *Agricultural and forest meteorology* 167:144-155.
- Waibel L. 1964. *La Sierra Madre de Chiapas*. México: Sociedad Mexicana de Geografía y Estadística.
- Whitmore T.C. y Sayer J.A. 1992. *Tropical deforestation and species extinction*. Chapman & Hall. Londres Inglaterra.
- Williams-Linera G. y Tolome J. 1996. Litterfall, temperate and tropical dominant trees, and climate in a Mexican lower montane forest. *Biotropica* 28:649-656.

- Williams-Linera G., Devall M.S. y Álvarez-Aquino C. 2000. A Relict population of *Fagus grandifolia* var. Mexicana at the Acatlan Volcano, Mexico: Structure, litterfall, phenology and dendroecology. *Journal of Biogeography* 27:1297-1309.
- Xuluc-Tolosa F.J., Vester H.F.M., Ramírez-Marcial N., Castellanos-Albores J. y Lawrence D. 2003. Leaf litter decomposition of tree species in three successional phases of tropical dry secondary forest in Campeche, Mexico. *Forest Ecology and Management* 174:401-412.
- Yang, Y. S., Guo J. F., Chen G. S., Xie J. S., Cai L. P. y Lin P. 2004. Litterfall, nutrient return, and leaf-litter decomposition in four plantations compared with a natural forest in subtropical China. *Annals of Forest Science* 61:465-476.
- Zhang Q. y Zak J.C. 1995. Effects of gap size on litter decomposition and microbial activity in a subtropical forest. *Ecology* 76:2196-2204.
- Zhou G., Guan L., Wei X., Zhang D., Zhang Q., Yan J., Wen D., Juxiu L., Shuguang L., Huang Z., Kong G., Mo J. y Yu. Q. 2007. Litterfall production along successional and altitudinal gradients of subtropical monsoon evergreen broadleaved forest in Guangdong, China. *Plant Ecology* 188:177-89.

Cuadro 1. Características físicas y estructurales de las seis localidades de estudio en la cuenca alta del río Grijalva en los municipios de Motozintla, Mendoza y Mazapa de Madero, Chis. Identificación como en materiales y métodos. Medias con distinta letra en la misma fila indican diferencias ($P \leq 0.05$; prueba S-N-K). Entre paréntesis se dan valores extremos o \pm un error estándar de la media.

	BJ	EC	LF	PC	PG	VG
Número de parcelas evaluadas	8	8	8	6	5	6
Latitud (N)	15°21'	15°24'	15°20'	15°23'	15°23'	15°22'
Longitud (W)	92°18'	92°17'	92°10'	92°10'	92°18'	92°18'
Altitud (m)	1992-2087	1742-2338	1719-1979	1259-1690	1770-1828	1845-2066
Pendiente (%)	58-97	65-90	56-80	55-90	52-85	60-104
Cobertura del dosel (%)	82.3 ^a (± 3.1)	74.5 ^a (± 5.0)	58.2 ^b (± 3.2)	56.1 ^b (± 6.7)	55.1 ^b (± 4.9)	79.5 ^a (± 2.9)
NDVI	0.34 ^a (0.02)	0.32 ^a (0.03)	0.26 ^{ab} (0.03)	0.08 ^c (0.03)	0.18 ^b (0.02)	0.29 ^a (0.03)
Riqueza por DAP (cm)						
DAP > 20	44 ^a (2-17)	21 ^{ab} (3-8)	4 ^c (1-4)	19 ^{bc} (1-8)	6 ^{bc} (1-8)	14 ^b (3-7)
10 < DAP \leq 20	37 ^a (1-20)	22 ^a (1-7)	3 ^b (0-2)	10 ^a (1-5)	4 ^b (0-2)	14 ^a (2-5)
5 \leq DAP \leq 10	35 ^{ab} (0-4)	11 ^{ab} (0-4)	6 ^b (0-3)	14 ^a (0-5)	3 ^b (0-2)	11 ^a (1-3)
Riqueza por grupo						
Coníferas	4 ^{ab} (0-3)	4 ^a (0-2)	2 ^a (0-2)	0.0 ^b	3 ^a (1-2)	4 ^a (0-3)
Latifoliadas	69 ^a (9-22)	34 ^b (2-12)	5 ^d (1-2)	25 ^b (3-10)	3 ^{cd} (1-2)	17 ^{bc} (3-6)
Total (promedio por ha)	18 ^a (± 1.5)	8 ^b (± 1.1)	3 ^c (± 1.1)	6 ^b (± 1.0)	3 ^c (± 0.2)	6 ^b (± 0.7)
Densidad por DAP (cm)						
DAP > 20	216 ^a (± 23)	205 ^a (± 24)	22 ^a (± 23)	116 ^b (± 27)	98 ^b (± 20)	130 ^b (± 20)

Cuadro 1. Continuación

	BJ	EC	LF	PC	PG	VG
10<DAP≥20	245 ^a (±51)	210 ^a (±42)	160 ^{ab} (±48)	374 ^a (±91)	32 ^b (±8)	147 ^{ab} (±17)
5≤DAP≥10	862 ^a (±339)	262 ^a (±122)	163 ^a (±84)	557 ^a (±117)	720 ^a (±671)	400 ^a (±121)
Densidad por grupo						
Coníferas	106 ^b (±545)	74.0 ^a (±29)	145 ^a (±72)	0 ^b	744 ^a (±672)	285 ^a (±130)
Latifoliadas	1218 ^a (±303)	603 ^{ab} (±141)	398 ^b (±128)	1047 ^a (±179)	106 ^c (±40)	392 ^b (±89)
Total (ind. ha ⁻¹)	1374 ^b (±346)	678 ^b (±134)	544 ^b (±99)	1047 ^{ab} (±179)	850 ^{ab} (±650)	677 ^b (±106)
Área basal (m ² ha ⁻¹) por DAP (cm)						
DAP>20	32.5 ^a (±3.8)	22.8 ^b (±1.8)	18.3 ^{bcd} (±3.0)	8.7 ^d (±2.5)	15.6 ^c (±1.8)	14.8 ^{cd} (±1.9)
10<DAP≥20	3.9 ^a (±0.9)	4.1 ^a (±0.9)	3.2 ^a (±1.0)	7.2 ^a (±1.8)	0.5 ^b (±0.1)	2.4 ^a (±0.4)
5≤DAP≥10	3.2 ^a (±1.3)	1.1 ^a (±0.5)	0.8 ^a (±0.5)	2.9 ^a (±0.6)	3.0 ^a (±2.7)	1.6 ^a (±0.4)
Área basal por grupo (m ² ha ⁻¹)						
Coníferas	6.1 ^{ab} (±4.0)	11.2 ^a (±4.0)	8.0 ^a (±2.9)	0.0 ^b	15.4 ^a (±1.0)	7.7 ^a (±3.0)
Latifoliadas	33.6 ^a (±4.8)	16.8 ^b (±3.3)	14.3 ^b (±2.8)	18.8 ^{ab} (±2.3)	3.7 ^c (±1.0)	10.9 ^b (±2.3)
Total	39.7 ^a (±3.9)	28.0 ^b (±1.7)	22.4 ^c (±2.4)	18.8 ^c (±2.3)	19.0 ^c (±1.4)	18.6 ^c (±2.2)
Área basal tocones (tocones ha ⁻¹)	20.3 ^a (±6.1)	6.2 ^a (±3.6)	23.8 ^a (±11.3)	0.28 ^a (±0.28)	3.9 ^a (±3.9)	6.1 ^a (±2.3)

Cuadro 2. Análisis de varianza de las variables edáficas de los suelos de seis localidades de la cuenca alta del río Grijalva. FV=Fuente de variación, SC=suma de cuadrados, g.l.=grados de libertad, Loc=localidad, Par(Loc)=parcela dentro de localidad.

FV	g.l.	SC	F	P
Materia orgánica				
<i>Loc</i>	5	0.163	7.092	0.000
<i>Par(Loc)</i>	36	0.165	7.191	0.000
Nitrógeno total				
<i>Loc</i>	5	1.63	9.26	0.000
<i>Par(Loc)</i>	36	1.27	6.32	0.000
Relación C/N				
<i>Loc</i>	5	0.02	25.22	0.000
<i>Par(Loc)</i>	36	0.01	1.26	0.194
Fósforo total				
<i>Loc</i>	5	14.51	2.01	0.100
<i>Par(Loc)</i>	36	51.87	8.26	0.000
CIC				
<i>Loc</i>	5	1.84	5.39	0.001
<i>Par(Loc)</i>	36	2.46	2.59	0.000
pH				
<i>Loc</i>	5	0.80	13.37	0.000
<i>Par(Loc)</i>	36	0.43	5.10	0.000
Densidad aparente				
<i>Loc</i>	5	1.01	5.94	0.000
<i>Par(Loc)</i>	36	1.22	4.84	0.000
CC				
<i>Loc</i>	5	0.32	10.48	0.000
<i>Par(Loc)</i>	36	0.22	3.69	0.000

Cuadro 2. Continuación

FV	g.l.	SC	F	P
Arena				
<i>Loc</i>	5	0.24	1.56	0.195
<i>Par(Loc)</i>	36	1.11	10.50	0.000
Limo				
<i>Loc</i>	5	0.33	2.77	0.032
<i>Par(Loc)</i>	36	0.86	6.35	0.000
Arcilla				
<i>Loc</i>	5	0.06	1.81	0.136
<i>Par(Loc)</i>	36	0.25	6.75	0.000

Cuadro 3. Media y error estándar de las propiedades químicas y físicas del suelo de las seis comunidades de estudio en la cuenca alta del río Grijalva, en los municipios de Motozintla de Mendoza y Mazapa de Madero, Chis. BJ=Benito Juárez, EC=El Carrizal, LF=Libertad Frontera, PG=Plan Grande, PC=Poblado Cambil, VG=Vicente Guerrero. Medias con distinta letra dentro de la misma fila indican diferencias entre localidades ($P \leq 0.05$) con la prueba S-N-K (Sokal y Rohlf, 1995).

	BJ	EC	LF	PC	PG	VG
Materia orgánica (%)	6.80 ^a (0.60)	7.68 ^a (0.57)	4.06 ^b (0.28)	3.86 ^b (0.87)	3.45 ^b (0.34)	5.60 ^{ab} (1.00)
Carbono orgánico (%)	3.94 ^a (0.35)	4.45 ^a (0.33)	2.36 ^b (0.16)	2.24 ^b (0.51)	2.00 ^b (0.19)	3.25 ^{ab} (0.58)
N total (%)	0.39 ^a (0.03)	0.46 ^a (0.03)	0.20 ^b (0.01)	0.22 ^b (0.05)	0.21 ^b (0.03)	0.32 ^{ab} (0.06)
Relación C/N	10.10 ^c (0.02)	9.59 ^d (0.18)	11.74 ^a (0.23)	10.55 ^b (0.09)	9.66 ^{cd} (0.26)	10.04 ^c (0.03)
Fósforo (mg kg ⁻¹)	5.10 ^a (1.12)	15.92 ^a (5.18)	14.11 ^a (2.97)	5.97 ^a (1.67)	10.83 ^a (2.57)	9.79 ^a (2.43)
CIC (cmol kg ⁻¹)	24.96 ^{ab} (1.38)	24.90 ^a (0.66)	20.32 ^{bc} (1.07)	17.94 ^c (0.91)	17.54 ^c (1.51)	18.96 ^c (1.66)
pH	5.66 ^c (0.66)	6.06 ^b (0.09)	5.46 ^c (0.13)	7.10 ^a (0.11)	6.36 ^{ab} (0.15)	5.51 ^c (0.08)
DA (g ml ⁻¹)	1.02 ^c (0.03)	1.10 ^b (0.02)	1.17 ^a (0.03)	1.21 ^{ab} (0.04)	1.22 ^{ab} (0.04)	1.29 ^{ab} (0.07)
CC (%)	47.99 ^a (0.46)	37.23 ^b (1.56)	34.03 ^b (1.16)	35.54 ^b (2.82)	34.80 ^b (1.99)	37.40 ^b (1.00)
Arena (%)	41.78 ^a (2.41)	44.94 ^a (3.77)	49.80 ^a (1.23)	39.49 ^a (4.61)	40.30 ^a (7.66)	50.16 ^a (2.31)
Limo (%)	44.16 ^a (2.71)	37.92 ^{ab} (3.05)	31.58 ^b (1.73)	44.66 ^{ab} (3.65)	41.46 ^{ab} (6.91)	34.66 ^b (1.56)
Arcilla (%)	14.05 ^a (1.00)	17.15 ^a (1.21)	18.62 ^a (1.22)	15.84 ^a (1.45)	18.23 ^a (2.40)	15.17 ^a (1.31)

Cuadro 4. Análisis de varianza de la acumulación de hojarasca sobre superficies horizontales o inclinadas (50-105%), en bosques de seis localidades de la cuenca alta del río Grijalva, en los municipios de Motozintla de Mendoza y Mazapa de Madero, Chis. *Loc* = Localidad, *Sup* = tipo de superficie (horizontal e inclinada), *Par(Loc)* = parcela dentro de localidad.

FV	g.l.	SC	F	P
<i>Loc</i>	5	3.722	12.450	0.000
<i>Tipo sup</i>	1	5.598	139.749	0.000
<i>Loc</i> × <i>Tipo sup</i>	5	1.139	5.688	0.000
<i>Par(Loc)</i>	36	2.153	1.493	0.057

Cuadro 5. Medias de los atributos químicos de las hojas de las tres especies utilizadas para estimar la descomposición. Valores de las medias seguidas de distinta letra dentro de la misma columna indican diferencias entre las especies ($P \leq 0.05$) con la prueba *S-N-K* (Sokal y Rohlf, 1995).

Especies	C (%)	N (%)	Lignina (%)	Celulosa (%)	Hemicel (%)	Taninos (mgkg ⁻¹)	Rel C/N	Rel L/N
<i>Alnacu</i>	45.05 ^a (0.62)	1.57 ^a (0.03)	25.34 ^b (0.53)	4.11 ^b (0.43)	3.93 ^a (0.43)	0.05 ^c (0.00)	28.81 ^b (0.61)	16.23 ^c (0.53)
<i>Pintec</i>	44.32 ^a (0.42)	0.61 ^b (0.05)	40.45 ^a (0.26)	23.94 ^a (0.51)	0.86 ^c (0.07)	0.54 ^a (0.01)	76.03 ^a (5.45)	69.21 ^a (4.71)
<i>Queseg</i>	43.35 ^a (0.38)	0.68 ^b (0.02)	35.78 ^a (1.49)	15.97 ^c (0.33)	1.46 ^b (0.22)	0.13 ^b (0.01)	64.61 ^a (1.83)	53.14 ^b (53.14)

Cuadro 6. Varianza explicada, valores característicos (eigenvalores) y peso de 11 variables químicas y físicas del suelo incluidas en un análisis de componentes principales.

	Cargas de los factores extraídos		Comunalidades
	Factor 1	Factor 2	
Varianza explicada (%)	32.978	19.424	
Valor característico (eigenvalor)	3.628	2.137	
Variables introducidas			
Fósforo	-0.013	0.316	0.616
Nitrógeno	0.923	-0.191	0.944
Materia orgánica	0.916	-0.251	0.928
Relación C/N	-0.360	-0.310	0.588
CIC	0.677	-0.143	0.729
pH	-0.175	0.297	0.337
Densidad aparente	-0.809	0.018	0.684
Capacidad de campo	0.671	0.088	0.676
Arena	-0.205	-0.948	0.979
Limo	0.318	0.872	0.935
Arcilla	-0.265	0.256	0.742

Cuadro 7. Resultado de análisis de regresión múltiple por pasos en sentido inverso (backward procedure en inglés) para la acumulación de hojarasca en superficie horizontal (0%) e inclinada (50-104%) en seis comunidades de la cuenca alta del río Grijalva, en Motozintla de Mendoza y Mazapa de Madero. FV=fuente de variación, EE=error estándar, FIV=factor de inflación de la varianza. Ver selección de variables en materiales y métodos.

FV	Coefficiente	EE	<i>t</i>	<i>P</i>	FIV	<i>R</i> ²
Superficie con inclinación						
Constante	-0.046	0.141	-0.323	0.749		0.276
<i>Densidad</i>	-0.003	0.001	-2.648	0.012	1.118	
<i>Orientación</i>	0.001	0.000	2.516	0.016	1.062	
<i>Comp1</i>	-0.037	0.016	-2.285	0.028	1.256	
Superficie horizontal						
Constante	-0.265	0.234	-1.133	0.265		0.387
<i>Densidad</i>	-0.006	0.002	-2.774	0.009	1.118	
<i>AB</i>	0.239	0.074	3.240	0.003	1.394	
<i>Orientación</i>	0.001	0.000	2.815	0.008	1.062	
<i>Comp 1</i>	-0.095	0.027	-3.529	0.001	1.256	

Cuadro 8. Valores de correlación para los ejes principales del análisis de escalamiento multidimensional no métrico (*non-metric multidimensional analysis*, NMDS) para 15 variables edáficas y ambientales.

VARIABLES AMBIENTALES	EJE 1	EJE 2	R ²	P
NDVI	-0.987	0.162	0.317	<0.001
Altitud	-0.997	0.086	0.117	0.077
Pendiente	-0.588	-0.809	0.031	0.530
Azimut	0.999	0.050	0.120	0.083
pH	0.621	-0.784	0.363	<0.001
MO	-0.443	-0.897	0.237	0.007
Nt	-0.375	-0.927	0.248	0.006
Relación C/N	-0.188	0.982	0.111	0.088
P	0.492	-0.870	0.011	0.799
CIC	-0.400	-0.917	0.272	0.004
DA	0.569	0.822	0.211	0.012
CC	-0.945	-0.328	0.241	0.006
Arena	-0.436	0.900	0.050	0.356
Limo	0.023	-0.100	0.040	0.425
Arcilla	0.999	0.076	0.112	0.086

Cuadro 9. Resultado de análisis de regresión múltiple por pasos en sentido inverso (backward procedure en inglés) para la descomposición de hojarasca de tres especies en seis comunidades de la cuenca alta del río Grijalva, en Motozintla de Mendoza y Mazapa de Madero. FV=fuente de variación, EE=error estándar, FIV=factor de inflación de la varianza. Ver selección de variables en materiales y métodos.

FV	Coefficiente	EE	<i>t</i>	<i>P</i>	FIV	<i>R</i> ²
<i>Alnacu</i>						
Constante	-0.429	0.739	-0.580	0.565		0.617
<i>Dosel</i>	2.584	0.542	4.767	0.000	1.523	
<i>Altitud</i>	0.001	0.000	3.195	0.003	1.523	
<i>Orientación</i>	0.003	0.001	2.292	0.028	1.108	
<i>Queseg</i>						
Constante	1.670	0.709	2.355	0.024		0.186
<i>Altitud</i>	0.001	0.000	3.098	0.004	1.270	
<i>Comp 2</i>	0.179	0.087	2.062	0.046	1.284	
<i>Pintec</i>						
Constante	1.036	0.772	0.357	0.723		0.169
<i>Altitud</i>	0.001	0.000	3.143	0.003	1.263	

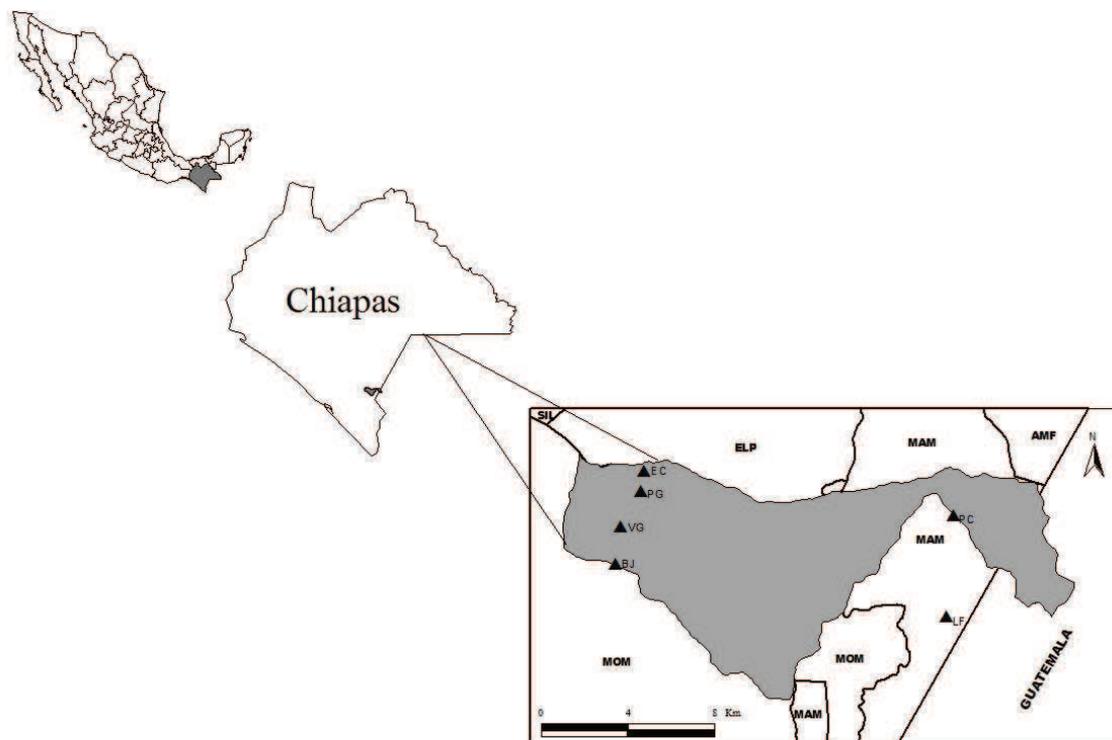


Figura 1. Localización de la cuenca en Chiapas, México y ubicación de las localidades en estudio (triángulos negros): BJ = Benito Juárez, EC=El carrizal, LF=Libertad Frontera, PC=Poblado Cambil, PG=Plan Grande, VG=Vicente Guerrero. Se indican también los municipios: AMF=Amatenango de la Frontera, ELP=El Porvenir, MAM=Mazapa de Madero, MOM=Motozintla de Mendoza, SI=Siltepec.

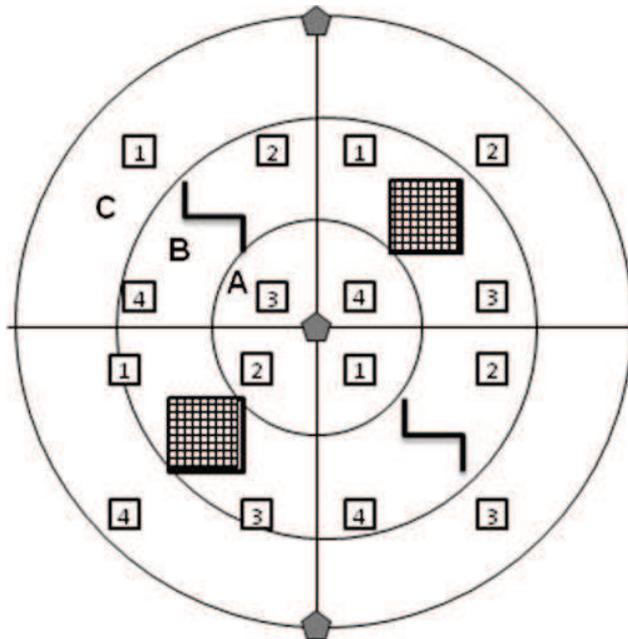


Figura 2. Esquema del muestreo de la vegetación y de la disposición de las áreas de recolección de la hojarasca, de descomposición de hojarasca y de muestreo de suelos dentro de las parcelas. A=parcelas de 100 m², B=parcelas de 500 m², C=parcela de 1000 m². L =recolección de hojarasca en superficie inclinada,  = recolección de hojarasca en superficie horizontal,  =bolsas de descomposición,  = muestreo de suelo.

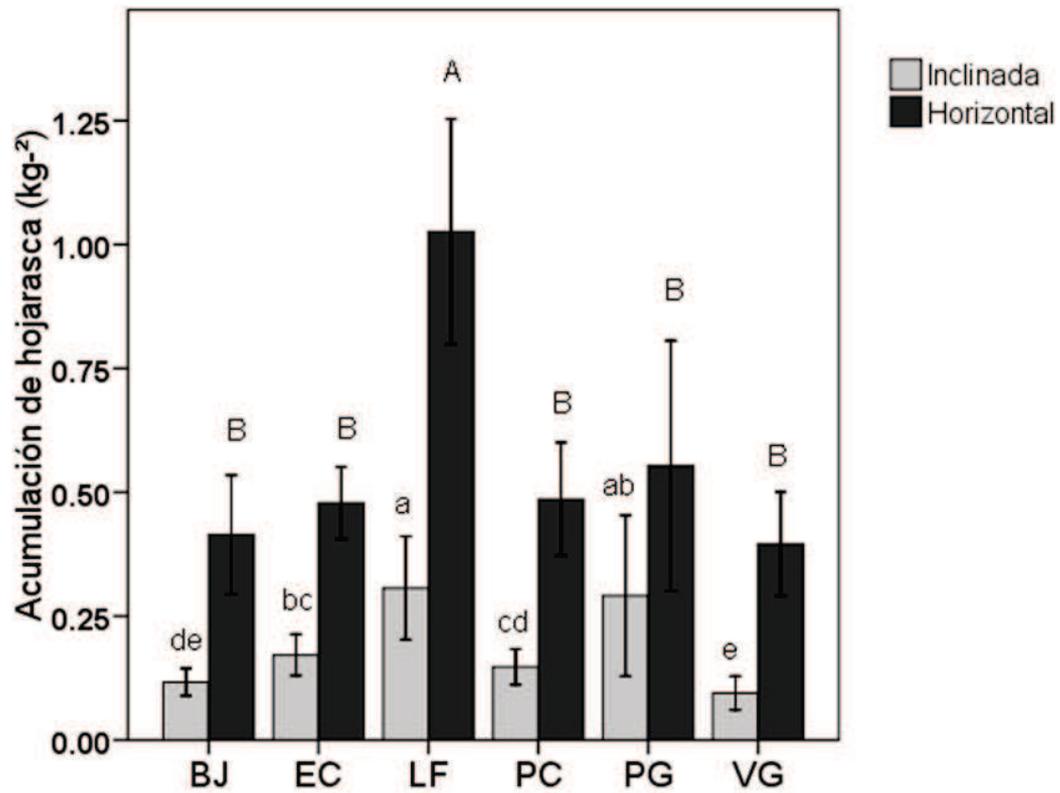


Figura 3. Acumulación de hojarasca (promedio e intervalo de confianza del 95%) en superficie horizontal (0%) e inclinada encontrada en seis comunidades de la cuenca alta del río Grijalva, en Motozintla y Mazapa de Madero, Chis. Letras minúsculas distintas indican diferencias ($P \leq 0.05$) en la acumulación de hojarasca en superficie inclinada, letras mayúsculas distintas indican diferencias ($P \leq 0.05$) en la acumulación de hojarasca en superficie horizontal con la prueba S-N-K (Sokal y Rohlf, 1995).

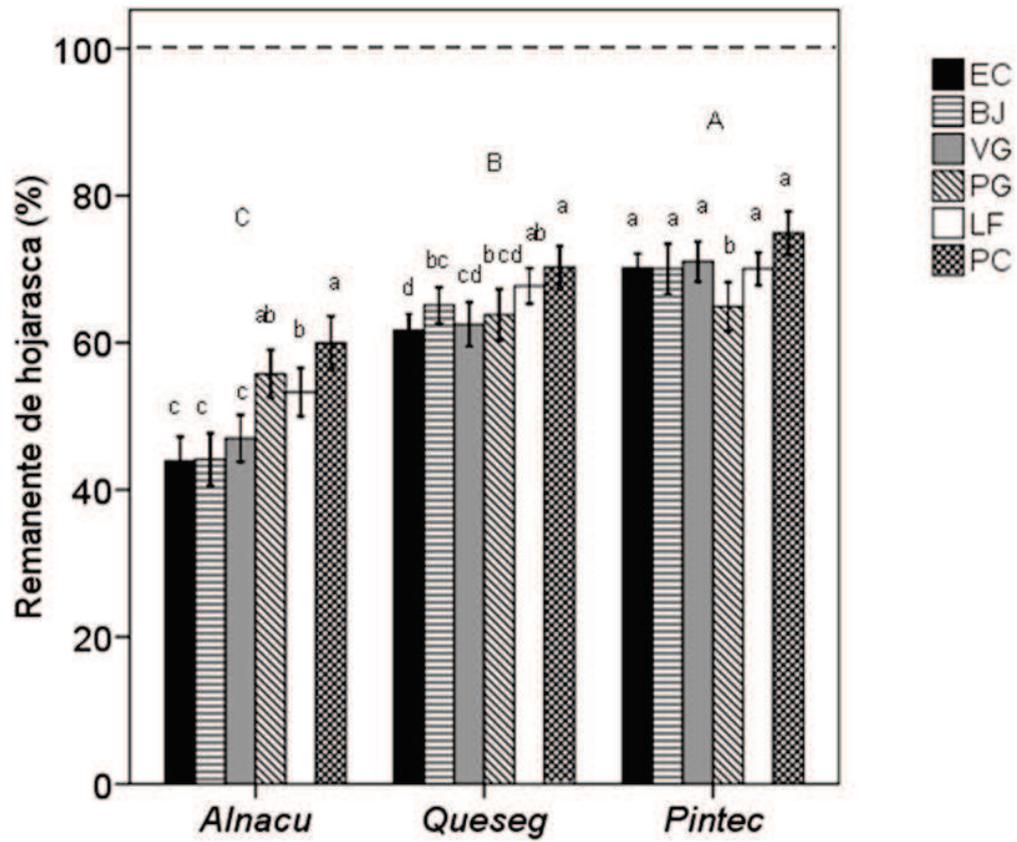


Figura 4. Porcentaje de peso remanente de hojarasca (media e intervalo de confianza del 95%) de las bolsas de descomposición para tres especies colocadas por separado en seis localidades en la cuenca alta del río Grijalva, en Motozintla y Mazapa de Madero, Chis. Letras minúsculas entre las barras dentro de especies indican diferencias entre localidades; letras mayúsculas indican diferencias de descomposición entre especies.

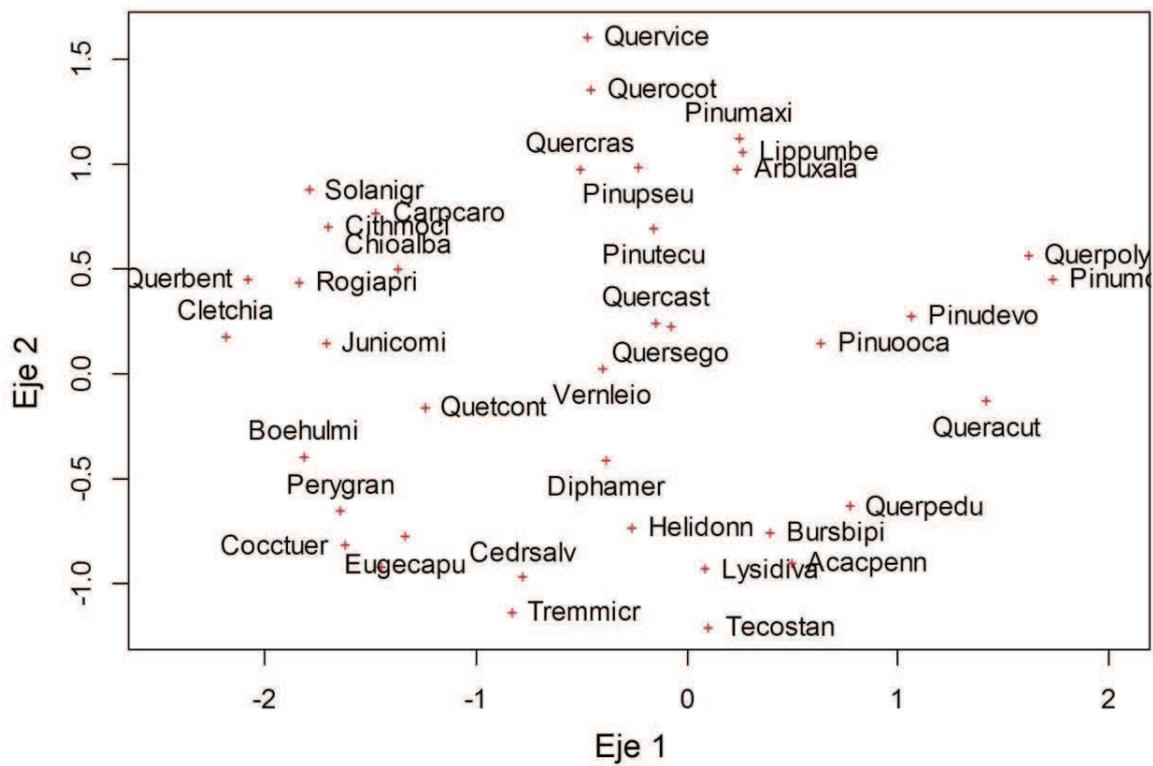


Figura 5. Distribución de 39 especies con valores de importancia mayor o igual a 30% sobre gradientes ambientales.

Anexo 1. Listado de especies encontradas en seis comunidades de la cuenca alta del río Grijalva, Chiapas.

Familia	Especie	Autoridad
ACTINIDACEAE	<i>Saurauia scrubida</i>	Hemsl.
ADOXACEAE	<i>Viburnum lautum</i>	C.V. Morton
ANACARDIACEAE	<i>Pistacia mexicana</i>	Kunth
APOCYNACEAE	<i>Plumeria rubra</i>	L.
	<i>Ilex costaricensis</i>	Donn.Sm.
AQUIFOLIACEA	<i>Ilex discolor</i>	Hemsl.
	<i>Ilex macfadyenii</i>	Rehder
	<i>Aralia humilis</i>	Cav.
	<i>Dendropanax arboreus</i>	(L.) Decne. & Planch.
ARALIACEAE	<i>Oreopanax echinops</i>	(Cham. & Schltld.) Decne. & Planch.
	<i>Oreopanax liebmannii</i>	Marchal
	<i>Oreopanax peltatus</i>	Linden
	<i>Oreopanax xalapensis</i>	(Kunth) Decne. & Planch.
	<i>Ageratina areolaris</i>	(DC.) Gage ex B.L.Turner
	<i>Baccharis vaccinioides</i>	Kunth
	<i>Critoniadelphus nubigenus</i>	(Benth.) R.M.King & H.Rob.
ASTERACEAE	<i>Perymenium grande</i>	Hemsl.
	<i>Sinclairia discolor</i>	Hook. & Arn.
	<i>Verbesina perymenioides</i>	Sch.Bip. ex Klatt
	<i>Vernonia canescens</i>	Kunth
ASTERACEAE	<i>Vernonia leiocarpa</i>	DC.
	<i>Vernonia scorpioides</i>	(Lam.) Pers.
BETULACEAE	<i>Carpinus caroliniana</i>	Walter
BIGNONACEAE	<i>Tecoma stans</i>	(L.) Juss. ex Kunth
BORAGINACEAE	<i>Cordia curassavica</i>	(Jacq.) Roem. & Schult.
BURSERACEAE	<i>Bursera bipinnata</i>	(DC.) Engl.
	<i>Bursera excelsa</i>	(Kunth) Engl.
	<i>Bursera simaruba</i>	(L.) Sarg.
CANNABACEAE	<i>Trema micrantha</i>	(L.) Blume

Anexo 1. Continuación

Familia	Especie	Autoridad
CELASTRACEAE	<i>Quetzalia contracta</i>	(Lundell) Lundell
CHLORONTHACEAE	<i>Hedyosmum mexicanum</i>	C. Cordem.
CLETHRACEAE	<i>Clethra chiapensis</i>	L.M. González
	<i>Clethra mexicana</i>	DC.
CLUSIACEAE	<i>Clusia salvinii</i>	Donn.Sm.
CORNACEAE	<i>Cornus disciflora</i>	DC.
CUPRESSACEAE	<i>Cupressus lusitánica</i>	Mill.
	<i>Juniperus comitana</i>	Martínez
ERICACEAE	<i>Arbutus xalapensis</i>	Kunth
EUPHORBIACEAE	<i>Acalypha macrostachya</i>	Jacq.
	<i>Bernardia dodecandra</i>	(Sessé ex Cav.) Govaerts
	<i>Sapium macrocarpum</i>	Müll. Arg.
FABACEAE	<i>Acacia pennatula</i>	(Schltdl. & Cham.) Benth
	<i>Cojoba arborea</i>	(L.) Britton & Rose
	<i>Diphysa Americana</i>	(Mill.) M.Sousa
	<i>Erythrina chiapasana</i>	Krukoff
	<i>Inga oerstediana</i>	Benth. Ex Seem.
	<i>Inga punctata</i>	Willd.
	<i>Leucaena diversifolia</i>	(Schltdl.) Benth.
	<i>Lysiloma divaricatum</i>	(Jacq.) J.F. Macbr.
FAGACEAE	<i>Quercus acutifolia</i>	Née
	<i>Quercus benthamii</i>	A.DC.
	<i>Quercus candicans</i>	Née
	<i>Quercus castanea</i>	Née
	<i>Quercus conspersa</i>	Benth.
	<i>Quercus crassifolia</i>	Benth.
	<i>Quercus laurina</i>	Bonpl.
	<i>Quercus peduncularis</i>	Née
	<i>Quercus polymorpha</i>	Schltdl. & Cham.

Anexo 1. Continuación

Familia	Especie	Autoridad
FAGACEAE	<i>Quercus segoviensis</i>	Liebm.
	<i>Quercus vicentensis</i>	Trel.
LAURACEAE	<i>Cinnamomum zapatae</i>	Lorea-Hern.
	<i>Licaria capitata</i>	(Schltdl. & Cham.) Kosterm.
	<i>Persea Americana</i>	Mill.
MALPIGHICEAE	<i>Bunchosia biocellata</i>	Schltdl.
MALVACEAE	<i>Ceiba acuminata</i>	(S. Waton) Rose
	<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	Turcz.
	<i>Heliocarpus donnellsmithii</i>	Rose
	<i>Heliocarpus terebinthinaceus</i>	(DC.) Hochr.
	<i>Hibiscus sp.</i>	L.
MELASTOMATACEAE	<i>Miconia desmantha</i>	Benth.
	<i>Miconia glaberrima</i>	(Schltdl.) Naudin
MELIACEAE	<i>Cedrela salvadorensis</i>	Standl.
	<i>Trichilia havanensis</i>	Jacq.
MONIMIACEAE	<i>Mollinedia viridiflora</i>	Tul.
MORACEA	<i>Ficus pertusa</i>	L. f.
MYRICACEAE	<i>Myrica cerifera</i>	L.
MYRTACEAE	<i>Eugenia capuliodes</i>	Lundell
ONAGRACEAE	<i>Fuchsia splendens</i>	Zucc.
	<i>Hauya elegans</i>	DC.
PAPAVERACEAE	<i>Bocconia arborea</i>	S.Watson
PENTAPHYLACACEAE	<i>Symplocarpon purpusii</i>	(Brandeggee) Kobuski
PHYLLONOMACEAE	<i>Phyllonoma laticuspis</i>	(Turcz.)
PINACEAE	<i>Pinus devoniana</i>	Lindl.
	<i>Pinus maximinoi</i>	H.E. Moore
	<i>Pinus montezumae</i>	Lamb.
	<i>Pinus oocarpa</i>	Schiede ex Schltdl.
	<i>Pinus pseudostrobus</i>	Lindl.

Anexo 1. Continuación

Familia	Especie	Autoridad
PINACEAE	<i>Pinus tecunumanii</i>	F. Schwerdtf. ex Eguluz & J.P.Perry
PIPERACEAE	<i>Piper psilorachis</i>	C. DC.
PODOCARPACEAE	<i>Podocarpus matudae</i>	Lundell
POLYGONACEAE	<i>Coccoloba tuerckheimii</i>	Donn.Sm.
PRICAMNIACEAE	<i>Alvaradoa amorphoides</i>	Liebm.
PRIMULACEAE	<i>Ardisia nigrescens</i>	Oerst.
	<i>Myrsine coriácea</i>	(Sw.) R. Br. Es Roem. & Schult.
RHAMNACEAE	<i>Rhamnus sharpii</i>	M.C.Johnst. & L.A.Johnst.
	<i>Prunus brachybotrya</i>	Zucc.
ROSASEAE	<i>Prunus lundelliana</i>	Standl.
	<i>Prunus rhamnoides</i>	Koehne
	<i>Prunus serótina</i>	Ehrh.
RUBIACEAE	<i>Arachnothryx buddleioides</i>	(Benth.) Planch.
	<i>Chiococca alba</i>	(L.) Hitchc.
	<i>Glossostipula concinna</i>	(Standl.) Lorence
	<i>Rogiera aprica</i>	(Lundell) Borhidi
RUTACEAE	<i>Zanthoxylum kellermanii</i>	P. Wilson
	<i>Zanthoxylum sp.</i>	
SOLANACEAE	<i>Solanum nigricans</i>	M. Martens & Galeotti
STYRACACEAE	<i>Styrax ramirezii</i>	Greenm.
URTICACEAE	<i>Boehmeria ulmifolia</i>	Wedd.
	<i>Urera caracasana</i>	(Jacq.) Gaudich. ex Griseb
VERBENACEAE	<i>Citharexylum donnell-smithii</i>	Greenm.
	<i>Citharexylum mocinni</i>	D. Don
	<i>Lippia umbellata</i>	Cav.

Acumulación y descomposición de hojarasca en Chiapas

1 Anexo 2. Manuscrito sometido a revisión para su posible publicación en la revista Bosques (Valdivia).

2 **Acumulación y descomposición de hojarasca en bosques secundarios del sur de la Sierra Madre**
3 **de Chiapas, México**

4 **Litter accumulation and decomposition in secondary forests of the southern Sierra Madre de**
5 **Chiapas, Mexico**

6 Autores: Elsa Saraí Gaspar-Santos^a, Mario González-Espinosa^{a*}, Neptalí Ramírez-Marcial^a, José David
7 Álvarez-Solís^b

8 ^aDepartamento de Conservación de la Biodiversidad, El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR),
9 Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n, C.P. 29290, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.

10 ^bDepartamento de Agricultura, Sociedad y Ambiente, El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR),
11 Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n, C.P. 29290, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.

12 *Autor para correspondencia: tel.: +52 967 674 9000, ext. 1318, fax: +52 967 674 9021, Correo
13 electrónico: mgonzale@ecosur.mx

14

15 RESUMEN

16 La acumulación y descomposición de la hojarasca son procesos determinantes del aporte de materia
17 orgánica al suelo y del ciclo de nutrientes en el ecosistema. Promover estos procesos es una meta
18 esencial de la restauración para reducir la erosión del suelo y el deslizamiento de laderas. Se cuantificó
19 la hojarasca acumulada sobre superficies horizontales e inclinadas (50-104%) y se evaluó durante 280-
20 290 días su descomposición con *Alnus acuminata*, *Quercus segoviensis* y *Pinus tecunumanii* en seis
21 localidades de la cuenca alta del río Grijalva (Chiapas, México). Se compararon entre sitios sus
22 atributos con análisis de varianza; se ajustaron modelos de regresión lineal múltiple para evaluar
23 factores determinantes de la acumulación y descomposición de la hojarasca. La acumulación de
24 hojarasca en ambos tipos de superficies fue favorecida por la orientación de la ladera al suroeste e
25 inversamente por la densidad de árboles y la fertilidad del suelo en cada sitio. La descomposición de las
26 especies varió con los atributos químicos de su hojarasca en el orden *Alnus*>*Quercus* >*Pinus*. La
27 descomposición se explicó por la altitud, con sitios más húmedos a mayores elevaciones; la cobertura
28 de dosel y la orientación de los fragmentos hacia al suroeste favorecieron la descomposición de *Alnus*

29 sobre las otras dos especies. Se propone el uso de *Alnus* (preferiblemente junto con *Quercus*) al inicio
30 de planes de restauración o reforestación con fines de mejorar la estructura y estabilidad del suelo,
31 debido a su mayor aporte de hojarasca, descomposición en materia orgánica y capacidad de fijación de
32 nitrógeno.

33 Palabras clave: *Alnus*, deslizamiento de laderas, *Quercus*, río Grijalva, *Pinus*.

34

35 SUMMARY

36 Litter accumulation and decomposition processes affect organic matter input and cycling of nutrients in
37 forest ecosystems. An essential goal of restoration and rehabilitation practices implies promoting these
38 processes in order to reduce soil erosion and land sliding risks in steep slopes. Over a period of 280-290
39 days we assessed litter accumulation on inclined (50-104%) and horizontal collecting surfaces, and
40 litter decomposition of *Alnus acuminata*, *Quercus segoviensis* and *Pinus tecunumanii* in six localities in
41 the upper watershed of the Grijalva River (Chiapas, Mexico). We used analysis of variance to compare
42 vegetation and soil attributes among localities, and we fitted multiple linear regression models to
43 identify explanatory variables of litter accumulation and decomposition. Litter accumulation on both
44 types of collecting surfaces was favored when the slope faced SW, and inversely by tree density and
45 soil fertility. The chemical attributes of the litter of the three studied species litter affected their in the
46 order *Alnus*>*Quercus*>*Pinus*. Litter decomposition was explained by elevation, with more humid sites
47 at higher elevations; canopy cover and orientation of the slope towards the SW favored decomposition
48 of *Alnus* litter more than that of the other species. We propose the use of *Alnus* (preferably along with
49 *Quercus* species) in the initial stages of a forest restoration program aimed to improve the structure and
50 stability of soils, given its high production of litter, highly decomposable into soil organic matter, and
51 nitrogen fixation ability.

52 Key words: *Alnus*, Grijalva River, landslides, *Quercus*, *Pinus*.

53

54 INTRODUCCIÓN

55 Los paisajes forestales proporcionan múltiples servicios ecosistémicos, tales como captación de agua,
56 conservación de biodiversidad, fertilidad del suelo y regulación climática (Lara *et al.* 2009, Quijas *et al.*
57 2012). Sin embargo, el efecto de la cobertura del dosel sobre la reducción de las consecuencias de

58 eventos climáticos extremos es materia de debate (Laurance 2007). Por una parte, se argumenta que
59 los deslaves e inundaciones derivados de lluvias extremas no se relacionan con la cobertura arbórea en
60 las partes altas de las cuencas (CIFOR 2005). Por el contrario, se ha documentado empíricamente que
61 la cobertura boscosa se correlaciona con el riesgo y severidad de las inundaciones o deslaves derivados
62 de lluvias intensas (Bradshaw *et al.* 2007). El servicio ecosistémico de retención de la humedad en el
63 suelo, depende no sólo de la presencia de cobertura arbórea, sino de los atributos físicos y químicos que
64 se desarrollan en el suelo a través de décadas, entre los que destaca la cantidad de humus (Berg y
65 McClaugherty 2008).

66 El aumento de humus en el suelo contribuye a mejorar la estructura e incrementa la capacidad de
67 infiltración y almacenamiento del agua y la conductividad hidráulica en el suelo (Bens *et al.* 2007). La
68 acumulación y descomposición de la hojarasca y su conversión en humus dependen de factores como la
69 productividad primaria, la composición y la estructura de la vegetación (Kumar y Deepu 1992; Scherer-
70 Lorenzen *et al.* 2007, Reich 2012), los flujos de viento y agua, la temperatura y la humedad en el
71 ambiente, la fertilidad del suelo (Vitousek *et al.* 1986), la actividad de los microorganismos y la fauna
72 edáfica (Lavelle *et al.* 1993), así como de la inclinación del terreno y su exposición respecto al sol
73 (Sariyildiz y Küçük 2008). La relación entre la hojarasca y el humus es de interés particular en los
74 bosques tropicales de montaña debido a que sus ciclos biogeoquímicos son relativamente lentos, sus
75 suelos tienen fertilidad media o baja (Hamilton 1995, Bruijnzeel y Veneklaas 1995), además de haber
76 sido fragmentados por las actividades humanas con el consecuente incremento en la vulnerabilidad ante
77 el deslizamiento de laderas (Bradshaw *et al.* 2007, Restrepo *et al.* 2009).

78 En las regiones montañosas del sur de México la fragmentación y degradación de diversos tipos de
79 bosques se han combinado con eventos meteorológicos extremos (Richter 2000, Restrepo *et al.* 2009,
80 Navarrete *et al.* 2010, Cortina-Villar *et al.* 2012). Los ciclones Mitch (en 1998) y Stan (en 2005)
81 provocaron en la parte alta de la cuenca del río Grijalva deslizamientos de laderas deforestadas y
82 cambios en el curso de algunos ríos; además, la severa deforestación en las regiones montañosas de
83 Chiapas se asoció en esos mismos años, así como en 2007 y 2011, a las inundaciones prolongadas en la
84 planicie costera del Golfo de México. Al igual que en otras regiones montañosas, la restauración de las
85 áreas arboladas es considerada de manera prioritaria para reducir el riesgo de las poblaciones montañas
86 ante los efectos del cambio climático (Körner y Ohsawa 2005, Luck *et al.* 2009).

87 A diferencia del establecimiento de plantaciones, en la restauración de bosques se utilizan especies
88 leñosas nativas que puedan reducir la erosión del suelo mediante el aporte y descomposición de su

89 hojarasca y así reducir el impacto de las gotas de lluvia sobre el suelo, la reducción de la escorrentía y
90 el incremento de la infiltración (Islam *et al.* 2001, Sodhi *et al.* 2005).

91 La predicción de los efectos favorables de la restauración requiere de un conocimiento detallado
92 de las interacciones de factores regionales con características de los sitios (Lamb 2003) y, a menudo,
93 los efectos de la restauración requieren de varios años para mostrarse. Este estudio tiene como
94 propósito el análisis de factores regionales y locales que determinan la acumulación y descomposición
95 de la hojarasca en bosques de montaña degradados, además de establecer una línea base de variables
96 relevantes sobre la cual sea posible evaluar la restauración en años venideros. Sus objetivos particulares
97 son: (1) caracterizar la estructura y composición florística de los fragmentos forestales degradados, las
98 propiedades físicas y químicas de sus suelos y sus condiciones topográficas en una serie de localidades
99 ubicadas a lo largo de un gradiente de condiciones biofísicas y de disturbio dentro de la cuenca alta del
100 río Grijalva; (2) determinar la acumulación de hojarasca en el conjunto de bosques reconocidos; (3)
101 evaluar la descomposición de la hojarasca de tres especies arbóreas nativas en condiciones de campo; y
102 (4) evaluar las implicaciones de los procesos de acumulación y descomposición de la hojarasca en la
103 restauración de los bosques de la región.

104

105 MÉTODOS

106 *Área de estudio.* El estudio se realizó en seis comunidades de la Sierra Madre de Chiapas que
107 accedieron a iniciar planes de restauración forestal en sus territorios: Benito Juárez (BJ), Ejido El
108 Carrizal (EC), Libertad Frontera (LF), Poblado Cambil (PC), Plan Grande (PG) y Vicente Guerrero
109 (VG), ubicadas en los municipios de Motozintla de Mendoza (BJ, EC, VG y PG) y Mazapa de Madero
110 (LF y PC) (Figura 1). Estas localidades se ubican entre 1,260 y 2,340 m de altitud y tienen suelos de
111 tipos acrisoles, andosoles, cambisoles y regosoles (INEGI, 1988), derivados de rocas ígneas,
112 metamórficas y sedimentarias (Carfantan, 1997).

113 Figura 1. Ubicación de la cuenca en Chiapas, México y de las localidades de estudio: BJ=Benito
114 Juárez, EC=ejido El Carrizal, LF=Libertad Frontera, PC=Poblado Cambil, PG=Plan Grande,
115 VG=Vicente Guerrero. Se indican también los municipios: AMF=Amatenango de la Frontera, ELP=El
116 Porvenir, MAM=Mazapa de Madero y MOM=Motozintla de Mendoza.

117 *Composición y estructura del bosque.* En cada fragmento elegido para la restauración forestal
118 (*astilleros*), de donde las comunidades extraen leña, se muestreó el número de especies, su densidad y

Acumulación y descomposición de hojarasca en Chiapas

119 área basal en 5-8 parcelas circulares de 1,000 m². Las parcelas se ubicaron con ayuda de una imagen de
120 satélite Google Earth y un GPS para evitar su traslapo y conseguir su distribución en toda la extensión
121 del fragmento. Dentro de las parcelas se contaron y se midió el DAP (diámetro a la altura del pecho,
122 1.30 m de altura) del tronco principal de los individuos con DAP \geq 20 cm. Los árboles con DAP entre 10
123 y 20 cm y entre 5 y 10 cm se registraron en parcelas circulares concéntricas de 500 y 100 m²,
124 respectivamente (Ramírez–Marcial *et al.* 2001). Se obtuvieron ejemplares de las especies de árboles
125 para cotejarlas con los depositados en el herbario de El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR). El
126 disturbio del bosque debido a la extracción forestal se evaluó a partir del área basal de los tocones
127 presentes cada parcela.

128 *Muestreo y análisis de suelos.* En cada parcela circular de 1000 m² se recolectaron tres muestras
129 compuestas de suelo entre 0 y 20 cm de profundidad (cada una derivada de cinco submuestras
130 separadas 3 m entre sí). Las muestras fueron secadas al sol, trituradas, tamizadas y llevadas al
131 Laboratorio de Suelos de ECOSUR para determinar: nitrógeno total, (método semi microKjeldhal),
132 fósforo, (método de Olsen), capacidad de intercambio catiónico, (CIC, método con acetato de amonio
133 1N y pH 7), concentración de Carbono orgánico, (método de Walkley y Black), pH (relación 1:2 con
134 H₂O), capacidad de campo (método columnas), densidad aparente (método de la probeta) y textura
135 (método de Bouyoucos).

136 *Acumulación de hojarasca.* Al inicio del estudio, en febrero de 2012, se limpió de hojarasca el área de
137 1 m² dentro de dos marcos de madera en cada parcela circular. El efecto de la pendiente sobre la
138 acumulación de hojarasca se evitó con dos terrazas de 50 × 50 cm y 0% de inclinación, labradas en cada
139 parcela. La hojarasca acumulada fue evaluada en las superficies inclinadas y horizontales después de
140 280-290 días. La hojarasca recolectada se guardó en bolsas de papel etiquetadas y ventiladas y se secó
141 en hornos de aire forzado a 60°C durante 48 horas, o hasta que alcanzaran un peso constante.

142 *Descomposición de hojarasca.* Se utilizó el método “*litterbag*” (Bockock y Gilbert 1957) para evaluar
143 la descomposición de la hojarasca de tres especies al cabo de 280-290 días en condiciones de campo:
144 *Alnus acuminata* Kunth, *Pinus tecunumanii* F.Schwerdtf. ex Eguiluz & J.P. Perry y *Quercus*
145 *segoviensis* Liebm. (en adelante *Alnacu*, *Pintec* y *Queseg*). Las tres especies son abundantes en la
146 región. En cada parcela circular se utilizaron seis bolsas de 20 × 20 cm para cada especie, con 10 g de
147 hojarasca secada previamente (18 bolsas por parcela); las bolsas fueron hechas con malla de

Acumulación y descomposición de hojarasca en Chiapas

148 polipropileno de 1 mm de apertura. En el laboratorio se extrajo la hojarasca de cada bolsa con un
149 cepillo y se secó en hornos de aire forzado a 60°C por 48 horas, o hasta peso constante. Se pesó el
150 remanente del material orgánico y se obtuvo la diferencia del peso de la hojarasca al inicio y al final del
151 estudio como medida de la descomposición.

152 *Calidad de hojarasca.* Se obtuvieron 10 muestras de hojarasca seca de 30 g de cada una de las tres
153 especies, las cuales se molieron y tamizaron con una malla de 1 mm de apertura. Se determinó el
154 contenido de nitrógeno (método Kjeldahl), carbono, taninos condensables (método de vainillina
155 acidificada; Price y Buttler 1984) y hemicelulosa, lignina y celulosa (método de Van Soest 1994). Los
156 análisis se realizaron en el Laboratorio de Bromatología de ECOSUR.

157 *Valores de NDVI.* El valor del índice normalizado de diferencia de la vegetación (*NDVI*, *Normalized*
158 *Difference Vegetation Index*) estima la cantidad de biomasa fotosintética acumulada en un píxel y se ha
159 propuesto a menudo como un indicador de la productividad primaria neta acumulada (Rasmussen
160 1996). En cada parcela circular en cada localidad se obtuvo el *NDVI* a partir de imágenes
161 multiespectrales SPOT 5, generadas en el año 2011, con resolución 10 m. Las imágenes se procesaron
162 con ERDAS versión 9.1 y ArcGis 9.2. El modelo final de *NDVI* se construyó con la herramienta
163 “*Model builder*” de ArcGis 9.2, con el uso de las bandas 1 y 2, que corresponden al infrarrojo y rojo,
164 respectivamente. La ecuación utilizada fue:

165

$$NDVI = \frac{\text{Infrarrojo} - \text{Rojo}}{\text{Infrarrojo} + \text{Rojo}} \quad [1]$$

166

167 *Análisis estadístico.* Se utilizó análisis de varianza (ANDEVA) con un criterio de clasificación para
168 determinar diferencias entre las seis localidades en las variables de composición (riqueza) y estructura
169 del bosque (área basal, densidad de individuos, apertura de dosel) y el *NDVI*, con 6-8 parcelas
170 circulares como repeticiones. Las diferencias entre las variables edáficas se evaluaron con un
171 ANDEVA mixto anidado con dos criterios de clasificación, con tres repeticiones, con localidades como
172 factor fijo y las parcelas, anidadas dentro de localidades, como factor aleatorio. Se utilizó un modelo de
173 ANDEVA factorial con dos factores fijos (localidad y especie) y un factor aleatorio (parcela anidada en
174 localidad) y seis repeticiones para evaluar el efecto de la calidad de las hojas sobre su descomposición.
175 El efecto del tipo de área de acumulación de la hojarasca (superficie inclinada vs. terrazas horizontales)

176 se evaluó con un ANDEVA factorial mixto anidado con localidades y tipo de área de acumulación
177 como factores fijos y parcela anidada dentro de localidad como factor aleatorio, con dos repeticiones.
178 Finalmente, se utilizó un análisis de covarianza con un factor fijo (localidad) y uno aleatorio (parcela
179 dentro de localidad), con la pendiente del área de recolección como covariable, para evaluar su efecto
180 sobre la acumulación de la hojarasca sólo en las áreas inclinadas. Los ANDEVA fueron seguidos de
181 pruebas de comparación múltiple de medias de Student-Newman-Keuls (S-N-K). Cuando fue
182 necesario, los valores originales de las variables (X) se transformaron con $Y = \ln(X + 1)$ para satisfacer
183 los supuestos del análisis paramétrico; cuando esta condición no se cumplió, se optó por evaluar las
184 diferencias con la prueba de Kruskal-Wallis (Sokal y Rohlf 1995). Se realizó un análisis de
185 componentes principales (PCA) con las variables edáficas para reducir la dimensionalidad de los datos
186 e identificar las causas de su variabilidad (Hair *et al.* 1999). Los valores característicos (eigenvalores)
187 de los dos primeros componentes principales obtenidos fueron ingresados como variables predictivas
188 para ajustar un modelo de regresión lineal múltiple (*backwards procedure*), junto con las variables
189 explicativas que mostraron baja o nula correlación entre sí, para evaluar su efecto sobre la acumulación
190 y descomposición de la hojarasca. Todos los análisis se realizaron con el programa SPSS versión 15.0.

191

192 RESULTADOS

193 *Caracterización de los fragmentos.* La riqueza de especies arbóreas, densidad y área basal difirieron
194 entre localidades (Cuadro 1). Se registró un total de 112 especies leñosas (predominantemente árboles)
195 de 49 familias botánicas. Las especies con mayor valor de importancia fueron *Quercus peduncularis* y
196 *Pinus devoniana*. Las localidades con mayor riqueza de especies y mayor área basal fueron BJ y EC
197 (Cuadro 1). Las especies con mayor predominio en BJ fueron *Cedrela salvadorensis* y *P. oocarpa*,
198 mientras que en EC fueron *Q. segoviensis* y *P. tecunumanii*. Sólo tres especies se encontraron en los
199 fragmentos de LF y PG, siendo más abundantes *Acacia pennatula*, *P. devoniana*, *P. montezumae* y *Q.*
200 *peduncularis*. Los fragmentos con doseles más cerrados se encontraron en BJ y EC (Cuadro 1). Los
201 mayores valores de *NDVI* se registraron en BJ y EC, y los menores en PG y PC (Cuadro 1).

Acumulación y descomposición de hojarasca en Chiapas

202 Cuadro 1. Características físicas y estructurales de las seis localidades de estudio. Identificación de las localidades como en Materiales y

203 Métodos. Medias con distinta letra en la misma fila indican diferencias ($P < 0,05$; prueba *S-N-K*). Entre paréntesis se dan valores extremos o \pm
 204 un error estándar de la media.

	BJ	EC	LF	PC	PG	VG
Número de parcelas evaluadas	8	8	8	6	5	6
Latitud (N)	15°21'	15°24'	15°20'	15°23'	15°23'	15°22'
Longitud (W)	92°18'	92°17'	92°10'	92°10'	92°18'	92°18'
Altitud (m)	1992-2087	1742-2338	1719-1979	1259-1690	1770-1828	1845-2066
Pendiente (%)	58-97	65-90	56-80	55-90	52-85	60-104
Cobertura del dosel (%)	82.3 ^a (± 3.1)	74.5 ^a (± 5.0)	58.2 ^b (± 3.2)	56.1 ^b (± 6.7)	55.1 ^b (± 4.9)	79.5 ^a (± 2.9)
<i>NDVI</i>	0.34 ^a (0.02)	0.32 ^a (0.03)	0.26 ^{ab} (0.03)	0.08 ^c (0.03)	0.18 ^b (0.02)	0.29 ^a (0.03)
Riqueza por DAP (cm)						
DAP > 20	44 ^a (2-17)	21 ^{ab} (3-8)	4 ^c (1-4)	19 ^{bc} (1-8)	6 ^{bc} (1-8)	14 ^b (3-7)
10 < DAP ≤ 20	37 ^a (1-20)	22 ^a (1-7)	3 ^b (0-2)	10 ^a (1-5)	4 ^b (0-2)	14 ^a (2-5)
5 ≤ DAP ≤ 10	35 ^{ab} (0-4)	11 ^{ab} (0-4)	6 ^b (0-3)	14 ^a (0-5)	3 ^b (0-2)	11 ^a (1-3)
Riqueza por grupo						
Coníferas	4 ^{ab} (0-3)	4 ^a (0-2)	2 ^a (0-2)	0.0 ^b	3 ^a (1-2)	4 ^a (0-3)
Latifoliadas	69 ^a (9-22)	34 ^b (2-12)	5 ^d (1-2)	25 ^b (3-10)	3 ^{cd} (1-2)	17 ^{bc} (3-6)
Total (promedio por ha)	18 ^a (± 1.5)	8 ^b (± 1.1)	3 ^c (± 1.1)	6 ^b (± 1.0)	3 ^c (± 0.2)	6 ^b (± 0.7)
Densidad por DAP (cm)						
DAP > 20	216 ^a (± 23)	205 ^a (± 24)	22 ^a (± 23)	116 ^b (± 27)	98 ^b (± 20)	130 ^b (± 20)
10 < DAP ≤ 20	245 ^a (± 51)	210 ^a (± 42)	160 ^{ab} (± 48)	374 ^a (± 91)	32 ^b (± 8)	147 ^{ab} (± 17)
5 ≤ DAP ≤ 10	862 ^a (± 339)	262 ^a (± 122)	163 ^a (± 84)	557 ^a (± 117)	720 ^a (± 671)	400 ^a (± 121)

Acumulación y descomposición de hojarasca en Chiapas

206 Cuadro 1. Continuación

	BJ	EC	LF	PC	PG	VG
Densidad por grupo						
Coníferas	106 ^b (±545)	74.0 ^a (±29)	145 ^a (±72)	0 ^b	744 ^a (±672)	285 ^a (±130)
Latifoliadas	1218 ^a (±303)	603 ^{ab} (±141)	398 ^b (±128)	1047 ^a (±179)	106 ^c (±40)	392 ^b (±89)
Total (ind. ha ⁻¹)	1374 ^b (±346)	678 ^b (±134)	544 ^b (±99)	1047 ^{ab} (±179)	850 ^{ab} (±650)	677 ^b (±106)
Área basal (m ² ha ⁻¹) por DAP (cm)						
DAP>20	32.5 ^{ab} (±3.8)	22.8 ^b (±1.8)	18.3 ^{bcd} (±3.0)	8.7 ^d (±2.5)	15.6 ^c (±1.8)	14.8 ^{cd} (±1.9)
10<DAP≤20	3.9 ^a (±0.9)	4.1 ^a (±0.9)	3.2 ^a (±1.0)	7.2 ^a (±1.8)	0.5 ^b (±0.1)	2.4 ^a (±0.4)
5≤DAP≤10	3.2 ^a (±1.3)	1.1 ^a (±0.5)	0.8 ^a (±0.5)	2.9 ^a (±0.6)	3.0 ^a (±2.7)	1.6 ^a (±0.4)
Área basal por grupo (m ² ha ⁻¹)						
Coníferas	6.1 ^{ab} (±4.0)	11.2 ^a (±4.0)	8.0 ^a (±2.9)	0.0 ^b	15.4 ^a (±1.0)	7.7 ^a (±3.0)
Latifoliadas	33.6 ^a (±4.8)	16.8 ^b (±3.3)	14.3 ^b (±2.8)	18.8 ^{ab} (±2.3)	3.7 ^c (±1.0)	10.9 ^b (±2.3)
Total	39.7 ^a (±3.9)	28.0 ^b (±1.7)	22.4 ^c (±2.4)	18.8 ^c (±2.3)	19.0 ^c (±1.4)	18.6 ^c (±2.2)
Área basal tocones (tocones por ha)	20.3 ^a (±6.1)	6.2 ^a (±3.6)	23.8 ^a (±11.3)	0.28 ^a (±0.28)	3.9 ^a (±3.9)	6.1 ^a (±2.3)

207

Acumulación y descomposición de hojarasca en Chiapas

208 *Características de los suelos.* La mayoría de las propiedades edáficas dentro y entre las localidades
 209 fueron diferentes en ($P < 0,001$; el contenido de limo fue diferente entre localidades con $P = 0,032$). Los
 210 contenidos de fósforo, arena y arcilla no difirieron entre fragmentos forestales ($P > 0,10$), pero sí entre
 211 las parcelas dentro de ellos ($P < 0,001$). Los mayores valores de variables relacionadas con la fertilidad
 212 (Materia Orgánica, Nitrógeno y CIC) se encontraron en BJ y EC; por el contrario, en esas mismas
 213 localidades se registraron los menores valores de densidad aparente (Cuadro 2).

214 Cuadro 2. Media y error estándar de las propiedades químicas y físicas del suelo de las seis
 215 comunidades de estudio. Identificación de las localidades como en Materiales y Métodos. Medias con
 216 distinta letra en la misma fila son diferentes ($P < 0,05$) con la prueba *S-N-K*.

	BJ	EC	LF	PC	PG	VG
Materia orgánica (%)	6.80 ^a (0.60)	7.68 ^a (0.57)	4.06 ^b (0.28)	3.86 ^b (0.87)	3.45 ^b (0.34)	5.60 ^{ab} (1.00)
Carbono orgánico (%)	3.94 ^a (0.35)	4.45 ^a (0.33)	2.36 ^b (0.16)	2.24 ^b (0.51)	2.00 ^b (0.19)	3.25 ^{ab} (0.58)
Nitrógeno total (%)	0.39 ^a (0.03)	0.46 ^a (0.03)	0.20 ^b (0.01)	0.22 ^b (0.05)	0.21 ^b (0.03)	0.32 ^{ab} (0.06)
Relación C/N	10.10 ^c (0.02)	9.59 ^d (0.18)	11.74 ^a (0.23)	10.55 ^b (0.09)	9.66 ^{cd} (0.26)	10.04 ^c (0.03)
Fósforo (mg kg ⁻¹)	5.10 ^a (1.12)	15.92 ^a (5.18)	14.11 ^a (2.97)	5.97 ^a (1.67)	10.83 ^a (2.57)	9.79 ^a (2.43)
CIC (cmol kg ⁻¹)	24.96 ^{ab} (1.38)	24.90 ^a (0.66)	20.32 ^{bc} (1.07)	17.94 ^c (0.91)	17.54 ^c (1.51)	18.96 ^{bc} (1.66)
pH	5.66 ^c (0.06)	6.06 ^b (0.09)	5.46 ^c (0.13)	7.10 ^a (0.11)	6.36 ^{ab} (0.15)	5.51 ^c (0.08)
Densidad aparente (g ml ⁻¹)	1.02 ^c (0.03)	1.10 ^b (0.02)	1.17 ^a (0.03)	1.21 ^{ab} (0.04)	1.22 ^{ab} (0.04)	1.29 ^{ab} (0.07)
Capacidad de Campo (%)	47.99 ^a (0.46)	37.23 ^b (1.56)	34.03 ^b (1.16)	35.54 ^b (2.82)	34.80 ^b (1.99)	37.40 ^b (1.00)
Arena (%)	41.78 ^a (2.41)	44.94 ^a (3.77)	49.80 ^a (1.23)	39.49 ^a (4.61)	40.30 ^a (7.66)	50.16 ^a (2.31)
Limo (%)	44.16 ^a (2.71)	37.92 ^{ab} (3.05)	31.58 ^b (1.73)	44.66 ^{ab} (3.65)	41.46 ^{ab} (6.91)	34.66 ^b (1.56)
Arcilla (%)	14.05 ^a (1.00)	17.15 ^a (1.21)	18.62 ^a (1.22)	15.84 ^a (1.45)	18.23 ^a (2.40)	15.17 ^a (1.31)

217

218 *Acumulación de hojarasca.* Se encontró una interacción entre las localidades y el tipo de superficie de
 219 recolección (inclinada u horizontal) de la hojarasca acumulada ($F_{5,120} = 5,69$, $P < 0,001$), y una diferencia
 220 marginal entre las parcelas dentro de las diferentes localidades ($F_{36,120} = 1,49$, $P = 0,057$). La acumulación
 221 de hojarasca sobre superficies inclinadas (50-105% de pendiente como covariable) fue similar entre
 222 localidades ($F_{1,41} = 0,801$; $P = 0,555$) y entre las parcelas dentro de los fragmentos de bosque
 223 ($F_{36,41} = 1,645$; $P = 0,062$). La acumulación de hojarasca sobre superficies horizontales fue diferente entre

Acumulación y descomposición de hojarasca en Chiapas

224 localidades ($F_{5,36}=10,99$; $P<0,001$), pero no entre las parcelas dentro de los fragmentos de bosque
225 ($F_{36,42}=1,15$, $P=0,33$). La acumulación de hojarasca sobre superficies inclinadas varió por un factor de
226 cuatro entre VG ($0,09\pm 0,01$ kg m⁻²) y LF ($0,35\pm 0,05$ kg m⁻²). La mayor acumulación de hojarasca
227 sobre superficies horizontales se registró también en LF, con un promedio casi tres veces mayor
228 ($1,03\pm 0,11$ kg m⁻²) al de la acumulación sobre superficies inclinadas en la misma localidad. En el resto
229 de los fragmentos de bosque la acumulación sobre superficies horizontales durante el periodo de
230 evaluación varió entre 0,40 y 0,55 kg m⁻² (Figura 2).

231 Figura 2. Acumulación de hojarasca promedio (\pm intervalo de confianza de 95%) en superficies
232 horizontales (0%) e inclinadas en las seis comunidades de estudio. Letras minúsculas distintas indican
233 diferencias ($P<0,05$) en la acumulación de hojarasca en superficies inclinadas; letras mayúsculas
234 distintas indican diferencias ($P<0,05$) en la acumulación de hojarasca en superficies horizontales con la
235 prueba de *S-N-K*.

236 *Descomposición de hojarasca.* Aunque se encontraron diferencias entre las especies en cuanto a su
237 descomposición ($F_{2,620}=291,44$; $P<0,001$) en el siguiente orden *Alnacu*>*Queseg*>*Pintec* (Figura 3), se
238 encontró una interacción con las localidades ($F_{10,620}=7,37$; $P<0,001$). Asimismo, se observaron
239 diferencias en el porcentaje de hojarasca remanente entre las parcelas dentro de los fragmentos en cada
240 localidad ($F_{36,620}=3,40$; $P<0,001$). La descomposición de hojarasca de *Alnacu* fue mayor en los
241 fragmentos de bosques en BJ, EC y VG (55,9, 56,0 y 53,0%, respectivamente). La descomposición de
242 *Quercus* fue relativamente similar entre las localidades (29,8-38,3%). Finalmente, la descomposición
243 de *Pintec* fue más baja (25,1-29,9%), salvo en la localidad de PG, donde la descomposición alcanzó
244 35%. La descomposición de las tres especies siempre fue menor en PC (Figura 3).

245
246 Figura 3. Porcentaje de peso remanente de hojarasca (media e intervalo de confianza de 95%) de la
247 descomposición de tres especies en las seis localidades de estudio. Letras minúsculas entre las barras
248 dentro de especies indican diferencias entre localidades; letras mayúsculas indican diferencias ($P<0,05$)
249 de descomposición entre especies con la prueba de *S-N-K*.

250 *Atributos químicos de las hojas.* La concentración de nitrógeno y hemicelulosa ($P<0,001$ en ambos
251 casos) fueron mayores en *Alnacu* que en *Queseg* y *Pintec*, en tanto que la concentración de celulosa,
252 taninos condensables, la relación C/N y la relación Lignina/N presentaron mayores valores en las hojas

Acumulación y descomposición de hojarasca en Chiapas

253 de *Pintec* ($P<0,001$ en todos los casos). La concentración de carbono no fue diferente en las hojas de
254 las tres especies (Cuadro 3).

255 Cuadro 3. Medias ($\pm 1\text{EEM}$) de atributos químicos de hojas de tres especies utilizadas para estimar
256 descomposición de hojarasca. Medias con distinta letra en la misma columna son diferentes ($P<0.05$)
257 con la prueba de *S-N-K*.

Especies	C (%)	N (%)	Lignina (%)	Celulosa (%)	Hemicel (%)	Taninos (mg kg ⁻¹)	Rel C/N	Rel Lig./N
<i>Alnacu</i>	45.05 ^a (0.62)	1.57 ^a (0.03)	25.34 ^b (0.53)	4.11 ^b (0.43)	3.93 ^a (0.43)	0.05 ^c (0.00)	28.81 ^b (0.61)	16.23 ^c (0.53)
<i>Pintec</i>	44.32 ^a (0.42)	0.61 ^b (0.05)	40.45 ^a (0.26)	23.94 ^a (0.51)	0.86 ^c (0.07)	0.54 ^a (0.01)	76.03 ^a (5.45)	69.21 ^a (4.71)
<i>Queseg</i>	43.35 ^a (0.38)	0.68 ^b (0.02)	35.78 ^a (1.49)	15.97 ^c (0.33)	1.46 ^b (0.22)	0.13 ^b (0.01)	64.61 ^a (1.83)	53.14 ^b (53.14)

258

259 *Determinantes de la acumulación de hojarasca.* Se extrajeron del análisis de componentes principales
260 realizado sobre las 11 variables edáficas dos componentes que en conjunto explicaron 52% de la
261 varianza total (Cuadro 4). El primer componente incluyó, de manera predominante, al contenido de
262 nitrógeno (0,923), el contenido de materia orgánica (0,916) y la capacidad de intercambio catiónico
263 (0,677) y, en menor grado, a las variables físicas densidad aparente (-0,809) y capacidad de campo
264 (0,671). En el segundo componente las variables físicas determinantes de la textura y relacionadas con
265 la capacidad de retención de agua fueron las que tuvieron el mayor peso: contenido de arena (-0,948) y
266 limo (0,872) (Cuadro 4). El modelo que mejor se ajustó a la acumulación de hojarasca en superficies
267 inclinadas explicó 28% de la varianza total e incluyó la densidad arbórea ($t=-2,648$; $P=0,012$), la
268 orientación ($t=2,156$; $P=0,016$) y el componente principal relacionado con la fertilidad del suelo ($t=-$
269 $2,285$; $P=0,028$). Es decir, la acumulación de hojarasca fue mayor cuando la orientación del fragmento
270 tuvo valores cercanos al suroeste en fragmentos pocos densos sobre suelos de baja fertilidad. La
271 variación en la acumulación de hojarasca en superficies horizontales se explicó hasta 39% con el
272 modelo de regresión. Los factores que determinaron la acumulación de hojarasca sobre la superficie
273 horizontal fueron el componente principal asociado a la fertilidad del suelo ($t=-3,529$; $P=0,001$), el área
274 basal ($t=3,240$; $P=0,003$), la orientación del fragmento ($t=2,815$; $P=0,008$) y la densidad arbórea ($t=-$

Acumulación y descomposición de hojarasca en Chiapas

275 2,774; $P=0,009$). Esto es, la mayor acumulación de hojarasca se asoció con la orientación de la ladera
 276 hacia el suroeste en rodales con mayor área basal, pero en rodales con baja densidad y baja fertilidad
 277 del suelo.

278 Cuadro 4. Varianza acumulada, valores característicos (eigenvalores) y peso de 11 variables químicas
 279 y físicas del suelo incluidas en un análisis de componentes principales.

	Cargas de los factores extraídos		Comunalidades
	Factor 1	Factor 2	
Varianza explicada (%)	32.978	19.424	
Valor característico (eigenvalor)	3.628	2.137	
Variables introducidas			
Fósforo	-0.013	0.316	0.616
Nitrógeno	0.923	-0.191	0.944
Materia orgánica	0.916	-0.251	0.928
Relación C/N	-0.360	-0.310	0.588
CIC	0.677	-0.143	0.729
pH	-0.175	0.297	0.337
Densidad aparente	-0.809	0.018	0.684
Capacidad de campo	0.671	0.088	0.676
Arena	-0.205	-0.948	0.979
Limo	0.318	0.872	0.935
Arcilla	-0.265	0.256	0.742

280

281 *Determinantes de la descomposición de la hojarasca.* Los factores que determinan la descomposición
 282 dependieron de la especie. El modelo de regresión ajustado para explicar la descomposición de *Alnacu*
 283 explicó 0.62% de la variación total y los factores que contribuyeron fueron la cobertura de dosel
 284 ($t=4,77$; $P<0,001$), la altitud del fragmento de bosque ($t=3,20$; $P=0,003$) y la orientación de la ladera
 285 ($t=2,29$; $P=0,028$). Esta es, *Alnacu* se descompuso con mayor rapidez en laderas altas de orientación
 286 SO con bosques cerrados. El modelo de regresión con un mejor ajuste para la descomposición de
 287 *Queseg* explicó una proporción de la varianza total considerablemente menor ($R^2=0,19$) y los factores
 288 explicativos fueron la altitud del fragmento de bosque ($t=3,10$; $P=0,004$) y el componente principal
 289 relacionado con retención de humedad en el suelo ($t=2,10$; $P<0,046$), lo que indica una mayor

290 descomposición en sitios altos con suelos que retienen mayor humedad. En el caso de *Pintec*, el modelo
291 que mejor explicó la descomposición de hojarasca tuvo también un valor bajo del coeficiente de
292 determinación ($R^2=0,17$) y sólo dependió de la altitud a la que se encuentra el fragmento de bosque
293 ($t=3,143$; $P=0,003$).

294 DISCUSIÓN

295 Este trabajo evalúa dos procesos ecosistémicos fundamentales resultantes de la presencia de cobertura
296 arbórea: la acumulación y la descomposición de hojarasca. El estudio se efectuó en fragmentos de
297 bosque de la porción mexicana de la cuenca alta del río Grijalva que han sido afectados en su estructura
298 y composición florística por mucho tiempo (Gómez-Pineda 2012). Los fragmentos representan las
299 áreas más densamente arboladas y la población manifestó interés por implementar en ellas un plan de
300 restauración con especies nativas de su preferencia. Las especies elegidas deben cumplir con el doble
301 propósito de abastecer de leña a las comunidades además de aportar cobertura arbórea, que mediante la
302 acumulación y descomposición de la hojarasca, ayude a mitigar la erosión del suelo, los riesgos de
303 deslizamientos de laderas y la ocurrencia esporádica de grandes avenidas en las partes más bajas de las
304 cuencas. No obstante que se encuentran cercanos y en la misma cuenca, los fragmentos estudiados son
305 diferentes en su composición florística y estructura, así como en atributos de sus suelos.

306 *Acumulación de hojarasca.* Las técnicas utilizadas para evaluar acumulación de hojarasca han sido
307 muy diferentes, lo cual complica la comparación de sus resultados. Como en otros estudios, las
308 diferencias en la acumulación y descomposición de la hojarasca pueden explicarse por las condiciones
309 de cada localidad (Vitousek *et al.* 1994, Sariyildiz y Küçük 2008). La mayor acumulación de hojarasca
310 se encontró en LF ($0.38 \text{ Mg ha}^{-2} \text{ mes}^{-1}$), una acumulación casi dos veces mayor a la de un bosque en
311 restauración del Parque Nacional Lagunas de Montebello, Chiapas ($0.20 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ mes}^{-1}$), pero inferior a
312 la observada en asociaciones más maduras del mismo parque: bosque de pino ($0.43 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ mes}^{-1}$),
313 bosque de pino-encino (o roble)-liquidámbar ($0.44 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ mes}^{-1}$), bosque de encino ($0.54 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ mes}^{-1}$)
314 y bosque de pino-encino ($0.63 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ mes}^{-1}$) (Rocha-Loredo y Ramírez-Marcial 2009), así como a
315 la de un bosque de niebla de Veracruz, México ($0.71 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ mes}^{-1}$) (Williams-Linera 1996). En el área
316 de estudio, las especies de *Pinus* y la mayoría de *Quercus* spp. se encuentran en sitios relativamente
317 pobres, con suelos poco fértiles, con baja capacidad de campo y bajos valores de pH que también
318 reducen la descomposición de la hojarasca y así permiten su mayor acumulación (Gaspar-Santos 2013).

319 La acumulación de la hojarasca sobre superficies inclinadas fue afectada de manera negativa por la
320 densidad arbórea y la fertilidad del suelo, pero fue favorecida por la orientación de las parcelas hacia el
321 suroeste. Sobre superficies horizontales, además de la baja densidad arbórea, la orientación de las
322 parcelas hacia el suroeste y la baja fertilidad del suelo, la acumulación fue favorecida por una mayor
323 área basal. Williams-Linera y Tolome (1996) encontraron una relación positiva entre la acumulación de
324 hojarasca y el área basal de las especies dominantes (*Liquidambar macrophylla* y *Quercus* spp.) en un
325 bosque de niebla del centro de Veracruz. Los resultados obtenidos son coincidentes y es posible
326 explicar la mayor acumulación encontrada en LF, localidad en la que *Pinus devoniana* y *Quercus*
327 *segoviensis* mostraron mayor área basal. Sin embargo, los resultados se contradicen con los de bosques
328 tropicales del sureste de China (Tang *et al.* 2010) y de bosques húmedos caducifolios de los Ghats
329 occidentales de India (Kumar y Deepu 1992), en los cuales no se encontró relación entre la
330 acumulación o producción de hojarasca y el área basal, densidad arbórea o la riqueza de especies de los
331 rodales. Posiblemente, la relación inversa de la densidad arbórea con la acumulación de hojarasca se
332 deba a la presencia de árboles de gran talla, que pueden producir gran cantidad de hojarasca en sitios
333 con densidad relativamente baja.

334 La acumulación de hojarasca y la orientación de la ladera pueden estar relacionadas, pero en
335 función de las condiciones regionales en cuanto a latitud, la posición de las cadenas montañosas y las
336 rutas de los vientos húmedos. Por ejemplo, Sariyildiz y Küçkü (2008) encontró una mayor acumulación
337 de hojarasca en laderas orientadas al norte en bosques caducifolios del noreste de Turquía. En este
338 estudio se encontró una mayor acumulación en las laderas orientadas hacia al suroeste. Por una parte,
339 las laderas orientadas al sur tienen una mayor exposición al sol, que puede causar mayor déficit hídrico,
340 con un efecto más pronunciado en latitudes medias (Holland y Steyn 1975, Barbour *et al.* 1980), con
341 consecuencias negativas en la retención de humedad del suelo, la actividad de los microorganismos y, a
342 la postre, la descomposición de la hojarasca (Sariyildiz 2008). Por otra parte, la materia orgánica
343 incrementa la retención de humedad y el aporte de nutrimentos (Lavelle *et al.* 1993), y se ha señalado
344 que los suelos con escasa materia orgánica o baja fertilidad pueden acentuar el estrés hídrico y conducir
345 a una mayor abscisión de hojas, sobre todo en especies caducifolias, y así aumentar la acumulación de
346 hojarasca (Martínez-Yrizar y Sarukhán 1990, Kumar y Deepu 1992).

347 *Descomposición de hojarasca.* En 280-290 días se encontró una descomposición de la hojarasca de
348 *Alnus acuminata* de 40-56%, mientras que en *Quercus segoviensis* y *Pinus tecunumanii* fue de 30-38%

349 y 25-35%, respectivamente. Estos valores son menores a los de bosques de montaña de la meseta
350 central de Chiapas (México) (Rocha-Loredo y Ramírez-Marcial 2009), donde al cabo de 300 días se
351 encontró una descomposición de *A. acuminata* de 61-67% y de 34-52% para *Chiranthodendron*
352 *pentadactylon*, *Clethra suaveolens*, *Liquidambar styraciflua*, *Pinus oocarpa*, *Quercus crassifolia* y *Q.*
353 *sapotifolia*. En ambos estudios el orden de la descomposición fue *Alnus*>*Quercus* spp.>*Pinus* spp., lo
354 que indica un mayor peso de la calidad de la hojarasca que de las condiciones ambientales.

355 La hojarasca con menor descomposición (*Quercus* y *Pinus*) fue aquella con mayor concentración
356 de compuestos recalcitrantes, como la celulosa, lignina, taninos condensables y que también tuvo una
357 alta relación de C/N y Lignina/N. Esto es consistente con estudios en los que la descomposición se
358 correlaciona inversamente con la concentración de taninos condensables, lignina, una relación alta C/N
359 y de Lignina/N (Kumar y Deepu 1992, Álvarez-Sánchez 1996, Gholz *et al.* 2000, Scherer-Lorenzen
360 2007, Rocha-Loredo y Ramírez-Marcial 2009) y, de manera directa, con una alta concentración de
361 nitrógeno (Xuluc-Tolosa *et al.* 2003).

362 La descomposición de hojarasca de *Alnus* se relaciona con una mayor cobertura de dosel, la mayor
363 altitud y la orientación de las parcelas hacia el suroeste. La cobertura del dosel induce y modera
364 cambios ambientales locales, especialmente en la humedad y fauna del suelo, con efectos positivos
365 sobre la descomposición (von Arx *et al.* 2012). Sariyildiz (2008) registró una mayor descomposición de
366 la hojarasca de tres especies en la medida en que los claros en bosques de Turquía eran menores (<15
367 m de diámetro). Vitousek *et al.* (1994) encontraron en Hawaii mayor descomposición de hojarasca de
368 *Metrosideros polymorpha* en sitios húmedos a menor altitud, a lo largo de un gradiente altitudinal y en
369 tres sustratos diferentes. Posiblemente, y no obstante la ocurrencia de menores temperaturas, el
370 resultado se debe al aumento de la humedad en los sitios de mayor altitud. La mayor descomposición
371 de hojarasca en las laderas expuestas al suroeste puede deberse a la presencia de mayores temperaturas
372 dada la mayor cantidad de horas de luz recibidas (Holland y Steyn 1975).

373 *Implicaciones para la restauración.* La descomposición de la hojarasca es un proceso ecosistémico
374 clave del ciclo de nutrientes. En un plan de restauración forestal se requiere identificar las especies
375 arbóreas nativas que aporten más materia orgánica y favorezcan el retorno de nutrientes al suelo
376 mediante la acumulación y descomposición de la hojarasca (Lamb y Gilmore 2003, Sodhi *et al.* 2005).
377 El plan de restauración debe considerar, además de las condiciones biofísicas del sitio, las necesidades
378 de las comunidades propietarias del territorio (Gómez-Pineda 2012). Con base en los resultados de este

379 estudio, se puede proponer el uso de *Alnus* al inicio de la restauración de laderas deforestadas debido a
380 su alta producción y descomposición de hojarasca, además de su capacidad de fijación de nitrógeno
381 (Sharma y Ambasht 1987). La facilitación propiciada por *Alnus* podría ser aprovechada de manera
382 simultánea, o en secuencia, con la introducción de *Quercus* spp., productores de alta cantidad de
383 hojarasca y que forman doseles cerrados bajo los cuales pueden establecerse especies nativas tolerantes
384 a la sombra (González-Espinosa *et al.* 2008, Ramírez-Marcial *et al.* 2010).

385

386 CONCLUSIONES

387 Las diferencias en la composición y estructura de la vegetación y de la fertilidad del suelo de los
388 fragmentos de bosque estudiados determinan la variación local en los procesos de acumulación y
389 descomposición de la hojarasca. La descomposición de la hojarasca de tres especies estudiadas varió en
390 en función de sus atributos químicos en el orden *Alnus acuminata* > *Quercus segoviensis* > *Pinus*
391 *tecunumanii*) y se relacionó con la cobertura del dosel, la altitud y la exposición de las laderas hacia al
392 suroeste. La acumulación fue mayor en los fragmentos con escasa fertilidad del suelo, baja humedad y
393 que reciben mayor cantidad de luz, factores que mantienen condiciones de estrés hídrico y restringen la
394 descomposición de la hojarasca. Se sugiere la conveniencia de concentrar los esfuerzos iniciales de
395 restauración con *Alnus acuminata* y *Quercus* spp. por su aportación de materia orgánica y nutrientes
396 a través de la hojarasca.

397

398 AGRADECIMIENTOS

399 Agradecemos a Henry E. Castañeda Ocaña, Soledad Gómez Gómez, Zenaida Hernández López,
400 Alfonso Luna Gómez, Miguel Martínez Icó, Eliana Noguera Savelli, Olmar Sántiz López y Abel de J.
401 Roblero Vázquez por su apoyo en el trabajo de campo. Emmanuel Valencia Barrera y Karim Musálem
402 Castillejos ayudaron con el SIG, Guadalupe Pérez, Miguel Ángel López y J. Jesús Carmona con los
403 análisis de laboratorio de suelos y hojas y Érika Gómez Pineda y J. Anahí Hernández García en el
404 contacto con las comunidades. Deseamos agradecer a las numerosas personas de las comunidades por
405 su hospitalidad y apoyo en diferentes actividades del proyecto. Alejandro Morón Ríos, María Mercedes
406 Castillo Uzcanga y Miguel Ángel Castillo Santiago ofrecieron valiosos comentarios. Este trabajo ha
407 sido posible gracias al apoyo del Fondo Institucional de Fomento Regional para el Desarrollo
408 Científico, Tecnológico y de Innovación (FORDECyT) del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología

409 (CONACyT) a través del convenio 143303: “Gestión y estrategias de manejo sustentable para el
410 desarrollo regional en la cuenca hidrográfica transfronteriza Grijalva”, apoyado por fondos
411 concurrentes de la Secretaría de Recursos Naturales y Protección Ambiental (SERNAPAM) del estado
412 de Tabasco. ESGS agradece al CONACyT por una beca (386235/255215) otorgada para la realización
413 de sus estudios de maestría en ciencias.

414

415

416

417 REFERENCIAS

- 418 Álvarez-Sánchez J, ER Becerra. 1996. Leaf decomposition in a Mexican tropical rain forest. *Biotropica*
419 28:657-667.
- 420 Barbour MG, JH Burk, WD Pitts. 1980. Terrestrial plant ecology. Menlo Park, CA, EUA.
421 Benjamin/Cummings.
- 422 Bens O, NA Wahl, H Fischer, RF Hüttl. 2007. Water infiltration and hydraulic conductivity in sandy
423 cambisols: impacts of forest transformation on soil hydrological properties. *European Journal of*
424 *Forest Research* 126:101-109.
- 425 Berg B, C McLaugherty. 2008. Plant litter: decomposition, humus formation, carbon sequestration.
426 Berlín, Alemania. Springer. 338 p.
- 427 Bockock KL, OJW Gilbert. 1957. The disappearance of leaf litter under different woodland conditions.
428 *Plant Soil* 9:179-185.
- 429 Bradshaw CJ, NS Sodhi, KSH PEH, BW Brook. 2007. Global evidence that deforestation amplifies
430 flood risk and severity in the developing world. *Global Change Biology* 13:2379-2395.
- 431 Bruijnzeel LA, EJ Veneklaas. 1988. Climatic conditions and tropical forest montane forest productivity:
432 the fog has not lifted yet. *Ecology* 79:3-9.
- 433 Carfantan JC. 1977. La cobijadura de Motozintla-un paloarco volcánico en Chiapas, México. *Revista*
434 *Mexicana de Ciencias Geológicas* 1:133-137.
- 435 CIFOR (Center for International Forestry Research). 2005. Forests and floods; drowning in fiction or
436 thriving on facts? Sindang Barang, Indonesia. FAO & CIFOR. 20 pp.

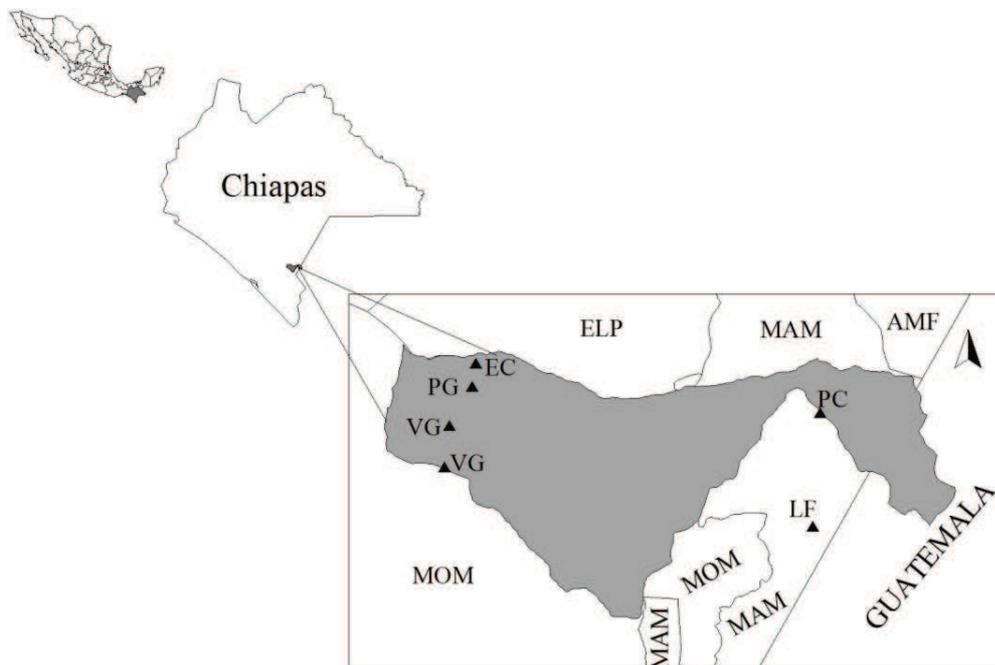
- 437 Cortina-Villar S, H Plascencia-Vargas, R Vaca, G Schroth, Y Zepeda, L Soto-Pinto, J Nahed-Toral.
438 2012. Resolving the conflict between ecosystem protection and land use in protected areas of the
439 Sierra Madre de Chiapas, Mexico. *Environmental Management* 49:649-662.
- 440 Gaspar-Santos ES. 2013. Determinantes de la acumulación y descomposición de la hojarasca en
441 bosques de la cuenca alta del río Grijalva, Chiapas, México. Tesis de maestría en ciencias. San
442 Cristóbal de las Casas, Chiapas, México. El Colegio de la Frontera Sur. 66 pp.
- 443 Gholz HL, DA Weding, SM Smitherman, ME Harmon y WJ Parton. 2000. Long-term dynamics of
444 pine and hardwood litter contrasting environments; toward a global model of decomposition.
445 *Global Change Biology* 6:751-765.
- 446 Gómez-Pineda E. 2012. Estrategias para la restauración forestal en comunidades del municipio de
447 Motozintla, Chiapas, México. Tesis de maestría en ciencias. San Cristóbal de las Casas, Chiapas,
448 México. El Colegio de la Frontera Sur. 46 pp.
- 449 González-Espinosa M, N Ramírez-Marcial, A Camacho-Cruz, JM Rey-Benayas. 2008. Restauración de
450 bosques en montañas tropicales de territorios indígenas de Chiapas, México. *In: González–*
451 *Espinosa M, JM Rey-Benayas, N Ramírez-Marcial, eds. Restauración de bosques en América*
452 *Latina. México, DF, México. Mundi Prensa. p. 132-174.*
- 453 Hair JF Jr, RE Anderson, RL Tatham, WC Black. 1999. Análisis multivariante. Madrid, España.
454 Prentice Hall. 799 pp.
- 455 Hamilton L. 1995. Mountain cloud forest conservation and research: A synopsis. *Mountain Research*
456 *and Development* 15:259-266.
- 457 Holland PG, DG Steyn. 1975. Vegetational responses to latitudinal variations in slope angle and aspect.
458 *Journal of Biogeography* 2:179-183.
- 459 INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). 1988. Carta temática y edafológica 1:250 000.
460 Información digital en formato shp; LAIGE-ECOSUR. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas,
461 México.
- 462 Islam KR, MR Ahmed, MK Bhuiyan, A Badruddin. 2001. Deforestation effects on vegetative
463 regeneration and soil quality in tropical semi-evergreen degraded and protected forest of
464 Bangladesh. *Land degradation & Development* 12:45-56.
- 465 Körner C, M Ohsawa. 2006. Mountain systems. *In: Hassan R, R Scholes, N Ash, eds. Ecosystem and*
466 *human well-being: current state and trends. Millennium Ecosystem Assessment, Vol. 1.*
467 Washington, DC, EUA. Island Press, p. 681–716.

- 468 Kumar BM, JK Deepu. 1992. Litter production and decomposition dynamics in moist deciduous forests
469 of the western Ghats in Peninsular India. *Forest Ecology and Management* 50:181-201.
- 470 Lamb, D. y Gilmour, D., 2003. Rehabilitation and reforestation degrades forest. Gland, Suiza. IUCN.
471 110 pp.
- 472 Lara A, C Little, R Urrutia, J McPhee, C Álvarez-Garretón, C. Oyarzún, D Soto, P. Donoso, L
473 Nahuelhual, M Pino, I Arismendi. 2009. Assessment of ecosystem services as an opportunity for
474 the conservation and management of native forests in Chile. *Forest Ecology and Management*
475 248:415-429.
- 476 Laurance FW. 2007. Forest and floods. *Nature* 449:409-410.
- 477 Lavelle P, E Blanchart, A Martin, S Martin, A Spain. 1993. A hierarchical model for decomposition in
478 terrestrial ecosystems: Application to soils of the humid tropics. *Biotropica* 25:130-150.
- 479 Luck GW, KMA Chan, Fay JP. 2009. Protecting ecosystem services and biodiversity in the world's
480 watersheds. *Conservation Letters* 2:179-188.
- 481 Martínez-Yrizar A, J Sarukhán. 1990. Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in Mexico over a
482 five- year period. *Journal of Tropical Ecology* 6:433-444.
- 483 Navarrete D, D Méndez, A Flamenco, P Alba. 2010, Situación actual, fragmentación, áreas prioritarias
484 de conservación y principales amenazas del bosques mesófilo de Chiapas. In: MA Pérez, C
485 Tejeda, E Silva, eds. Los bosques mesófilos de montaña en Chiapas: situación actual, diversidad y
486 conservación. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. p.
487 295-531.
- 488 Price VS, S Butler. 1978. Vainillin essay. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 26:1214-1218.
- 489 Quijas S, LE Jackson, M Maass, B Schmid, D Raffaelli, P Balvanera. Plant diversity and generation of
490 ecosystem services at the landscape scale: Expert knowledge assessment. *Journal of Applied*
491 *Ecology* 49:929-940.
- 492 Ramírez-Marcial N, M González-Espinosa, A Camacho-Cruz, D Ortiz-Aguilar. 2010. Forest
493 restoration in Lagunas de Montebello National Park, Chiapas, Mexico. *Ecological Restoration*
494 23:354-360.
- 495 Reich PB, 2012. Key canopy traits drive forest productivity. *Proceedings of the Royal Society B* 279:
496 2128-2134.
- 497 Restrepo C, RW Lawrence, Aaron BS, B Rainer. 2009 Landsliding and its multiscale influence on
498 mountain escapes. *BioScience* 59:685-698.

- 499 Rocha-Loredo AG, N Ramírez-Marcial. 2009. Producción y descomposición de hojarasca en diferentes
500 condiciones sucesionales del bosque de pino-encino en Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad*
501 *Botánica de México* 84:1-12.
- 502 Sariyildiz T, 2008. Effects of gap-size classes on long-term litter decomposition rates of beech, oak and
503 chestnut species at high elevations in northeast Turkey. *Ecosystems* 11:841-853.
- 504 Sariyildiz T, Küçkü. 2008. Litter mass in deciduous and coniferous trees in Artvin,northeast Turkey:
505 Relationships with litter quality, microclimate, and soil characteristics. *Turkish Journal of*
506 *Agriculture and Forestry* 32:547-559.
- 507 Scherer-Lorenzen M, JL Bonilla, C Potvin. 2007. Tree species richness affects litter production and
508 decomposition rater in a tropical biodiversity experiment. *Oikos* 116:2108-2124.
- 509 Sharma E, RS Ambasht. 1987. Litterfall, decomposition and nutrient release in an age sequence of
510 *Alnus nepalensis* plantation stands in the eastern Himalaya. *Journal of Ecology* 75:997-1010.
- 511 Sokal R, JF Rohlf. 1997. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research.
512 Freeman, New York, NY, EUA. 887 pp.
- 513 Tang J-W., M Cio, J-H Zhang, M-H Li. 2010. Litterfall production, decomposition and nutrient use
514 efficiency varies with tropical forest types in Xishuangbanna, SW China: A 10-year study. *Plant*
515 *and Soil* 335:271-288
- 516 Van Soest PJ. 1994. Nutritional ecology of the ruminant. Ithaca, NY, EUA. Cornell University Press.
517 476 pp.
- 518 Vitousek PM, RL Jr. Sanford.1986. Nutrient cycling moist tropical forest. *Annual Review of Ecology*
519 *and Systematics* 17:137-67.
- 520 Vitousek PM, DR Turner, WJ Parton, RL Sanford. 1994. Litter decomposition on the Mauna Loa
521 environmental matrix, Hawaii: Patterns, mechanisms and models. *Ecology* 75:418-429.
- 522 von Arx G, M Dobbertin, M Rebetez. 2012. Spatio-temporal effects of forest canopy on understory
523 microclimate in a long-term experiment in Switzerland. *Agricultural and Forest Meteorology*
524 167:144-155.
- 525 Williams-Linera G, J Tolome. 1996. Litterfall, temperate and tropical dominant trees, and climate in a
526 Mexican lower montane forest. *Biotropica* 28:649-656.
- 527 Xuluc-Tolosa FJ, HFM Vester, N Ramírez-Marcial, J Castellanos-Albores, D Lawrence. 2003. Leaf
528 litter decomposition of tree species in three successional phases of tropical dry secondary forest in
529 Campeche, Mexico. *Forest Ecology and Management* 174:401-412.

Acumulación y descomposición de hojarasca en Chiapas

530
531
532
533
534
535
536
537
538
539
540
541
542
543
544



545

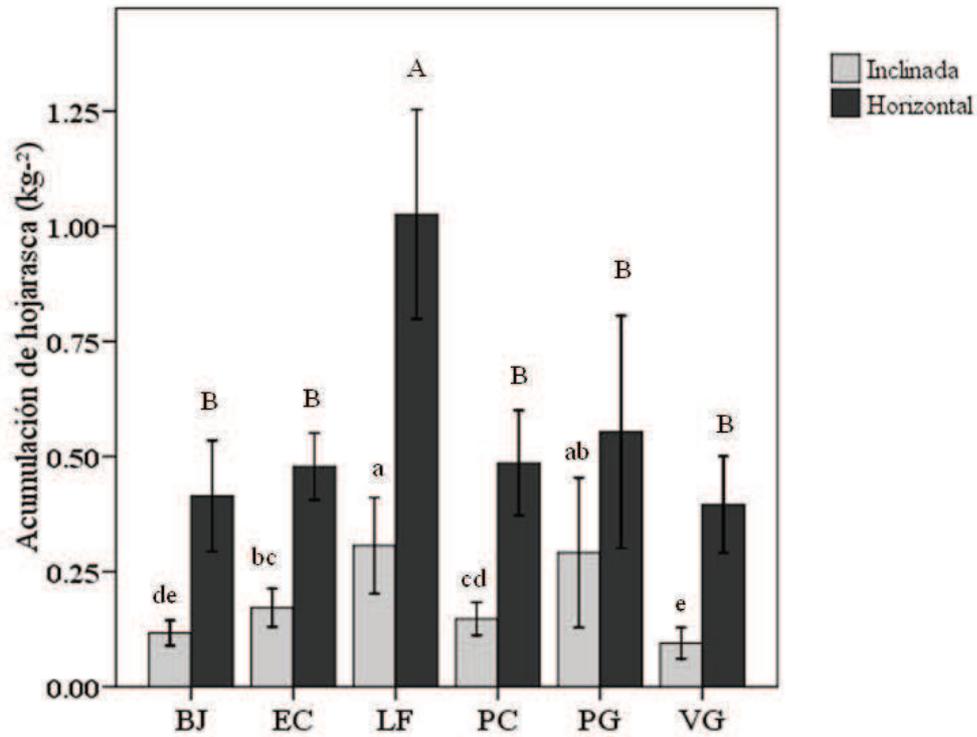
546 Figura 1. Ubicación de la cuenca en Chiapas, México y de las localidades de estudio: BJ=Benito
547 Juárez, EC=ejido El Carrizal, LF=Libertad Frontera, PC=Poblado Cambil, PG=Plan Grande,

Acumulación y descomposición de hojarasca en Chiapas

548 VG=Vicente Guerrero. Se indican también los municipios: AMF=Amatenango de la Frontera, ELP=El
549 Porvenir, MAM=Mazapa de Madero y MOM=Motozintla de Mendoza.

550

551



552

553 Figura 2. Acumulación de hojarasca promedio (\pm intervalo de confianza de 95%) en superficies
554 horizontales (0%) e inclinadas en las seis localidades de estudio. Letras minúsculas distintas indican
555 diferencias ($P \leq 0,05$) en la acumulación de hojarasca en superficies inclinadas; letras mayúsculas
556 distintas indican diferencias ($P \leq 0,05$) en la acumulación de hojarasca en superficies horizontales con la
557 prueba de *S-N-K*.

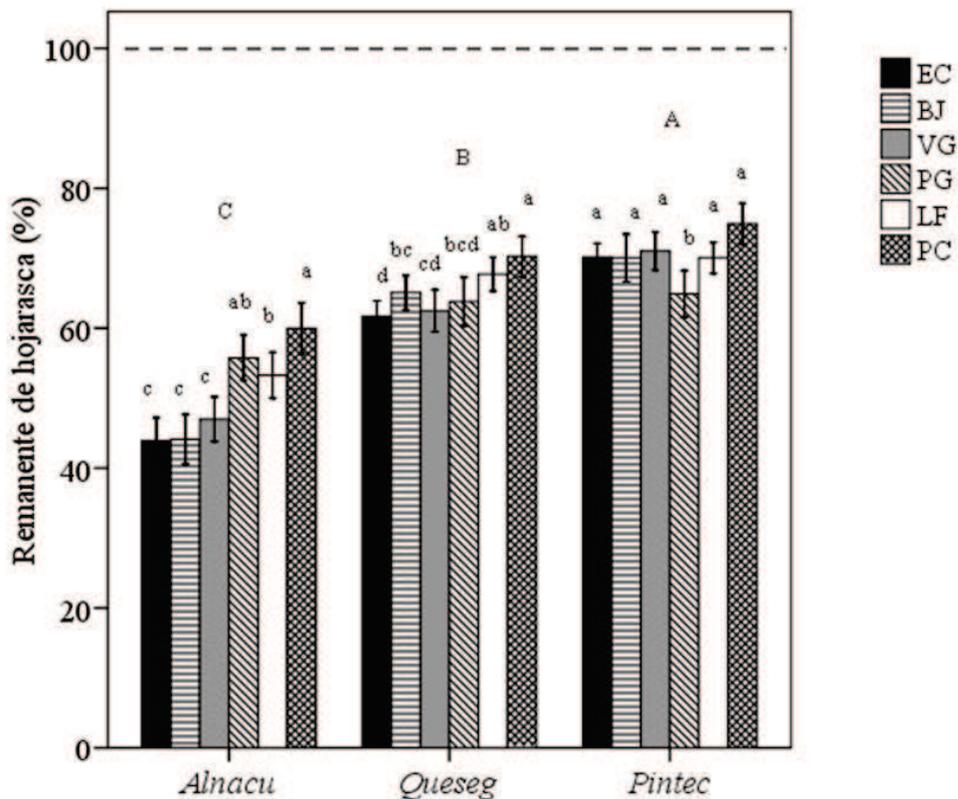
558

559

560

561

562



563

564 Figura 3. Porcentaje de peso remanente de hojarasca (media e intervalo de confianza de 95%) de la
 565 descomposición de tres especies en las seis localidades de estudio. Letras minúsculas entre las barras
 566 dentro de especies indican diferencias entre localidades; letras mayúsculas indican diferencias de
 567 descomposición entre especies con la prueba de ($P \leq 0,05$, *S-N-K*).
 568